# Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen.

Von

Dr. **Carl Chun.**

Mit 2 Tafeln.

---

Die histiologische Durchforschung des Baues der Cölenteraten nimmt in der neuesten Zeit ein besonderes Interesse in Anspruch, da zu erwarten steht, dass man bei der einfachen Organisation vielfach Structurverhältnisse auffinden werde, die als Ausdruck einer noch nicht streng specificirten physiologischen Leistung den Ausgangspunkt zur Zurückführung complicirter Erscheinungen auf einfache Principien abgeben können.

In der That scheint diese Erwartung nicht getäuscht worden zu sein.

Die innigen Wechselbeziehungen zwischen Nerv und Muskel, welche als undenkbar erscheinen lassen, dass beide in ihren Elementen je getrennt auftreten könnten, sucht eine geistvolle Hypothese daraus zu erklären, dass diese Systeme in ihrer niedrigsten Ausbildungsform bei Hydra als untrennbare morphologische Einheit an das Substrat einer Zelle gebunden sind.

In kühnem Anlaufe gibt man einem unabweisbaren physiologischen Postulate den consequentesten Ausdruck durch den versuchten Nachweis, dass bei den höher entwickelten Cölenteraten, wahrscheinlich überhaupt im Thierreiche, die Muskeln nur als die contractilen Endausbreitungen der Nerven aufzufassen sind.

Es schien mir von Interesse das Nervensystem einer Gruppe von hoch entwickelten Cölenteraten zu prüfen, welche einerseits ein von allen früheren Forschern beschriebenes Sinnesorgan besitzt, andererseits durch die eigenartige Weise der Ortsbewegung zu einer seit Anfang des Jahrhunderts spielenden Controverse Veranlassung gab.

Das Studium der zarten und anmuthigen Rippenquallen im Winter und Sommer 1877 hat mich zu einer monographischen Bearbeitung der Gruppe geführt, welche durch das zuvorkommende Anerbieten des Herrn Dr. Dohrn von Seiten der zoologischen Station zu Neapel publicirt werden wird.

Aus dieser Bearbeitung bringe ich im Auszuge ein Capitel zur Sprache, soweit mir dasselbe auch ohne zahlreiche Abbildungen verständlich zu sein scheint.

Indem ich das Sinnesorgan zum Ausgangspunkt der Untersuchung wählte, gelangte ich zu Ergebnissen, welche mir zuvor paradox erschienen wären, und zu Anschauungen, welche weder den herrschenden conform sind, noch mit den Ergebnissen der neuesten Untersuchung in Einklang stehen.

## I. Das Nervensystem der Rippenquallen.

Das Sinnesorgan der Ctenophoren liegt als kegelförmiger Körper in der Hauptachse des Ctenophorenleibes an dem der Mundöffnung entgegengesetzten Pole. Die Spitze des Kegels schaut nach der Mundöffnung, indess die Basis von einer bei einigen Arten halbkreisförmigen, bei anderen einem Kegelmantel vergleichbaren Glocke überwölbt wird. Bereits bei Embryonen beginnen rechtwinklig zu der durch die Tentakeln und Magengefässe bestimmten Ebene zwei anfänglich halbkreisförmige, dann immer länger sich ausziehende Platten, die sogenannten Polplatten, als flache Ausbreitungen des Sinneskörpers sich anzulegen. Darunter gabelt sich das vom Trichter entspringende, in der Hauptachse verlaufende Gefäss dichotomisch. Die beiden Seitenäste münden bei sämmtlichen Arten in einer Ebene, welche die durch Polplatten und Magengefässe bestimmten Hauptebenen unter einem Winkel von 45° kreuzt, durch zwei Oeffnungen neben den Polplatten aus. Zeitweilig lassen sie einen ansehnlichen Strom der die Gefässe erfüllenden Flüssigkeit austreten, indess durch Wasseraufnahme von dem Munde aus eine Füllung des Gefässsystemes bewerkstelligt wird. Kommt, wie bei *Beroë*, das unpaare Trichtergefäss in Wegfall, so entspringen die Seitengefässe direct aus dem Trichter.

Die Grösse des Sinneskörpers variirt je nach den Altersstadien. Bei ausgewachsenen Thieren aller Arten beträgt der Durchmesser der von der Glocke überwölbten Basis 1,5—2 mm. Das Wachsthum des bei Embryonen relativ ansehnlichen Organes hält nicht gleichen Schritt mit der Grössenzunahme der übrigen Körpertheile, so dass es späterhin nur einen verschwindenden Theil der Körpermasse ausmacht und bisweilen von der in seiner Umgebung mächtig sich entwickelnden Gallerte ganz eingehüllt wird. Nie schnürt es sich jedoch völlig von dem am Sinnespole flimmernden Ektoderm ab (die Flimmercilien messen z. B. bei *Cydippe hormiphora* durchschnittlich 0,02 mm), sondern repräsentirt bei sämmtlichen Arten eine sehr übereinstimmend gebaute charakteristische Modification der complicirten äusseren Epithellage.

Wie feine durch den Sinneskörper gelegte Schnitte und Macerationspräparate lehren, so zeigt er sich aus einem zarten Epithel zusammengesetzt. Die nach dem einen Ende sich zuspitzenden, 0,025—0,03 mm langen Zellen kehren ihre 0,006 mm breite Basis nach aussen, bilden also mit dieser die äussere Begrenzung des kegelförmigen oder einer vierseitigen Pyra-

mide mit abgestumpften Kanten gleichenden Organes. Die kleinen ovalen Kerne (0,007—0,01 mm lang und 0,001—0,002 mm breit) liegen in der breiten basalen Hälfte der Zelle. Bei dem Uebergang in den Polplatten werden letztere im Verhältniss zu ihrer Länge allmälig breiter, so dass schliesslich die Mitte der Polplatten von einem einfachen Plattenepithel gebildet wird. An ihrem Rande erhält sich dagegen das Cylinderepithel und bekleidet die bei *Beroë* schon frühzeitig sich anlegenden Läppchen.

Sämmtliche Zellen des Sinneskörpers und der Polplatten tragen in sehr verschiedenartiger Weise sich ausbildende Cilien. Ausserordentlich feine und nur mit den stärksten Vergrösserungen wahrnehmbare Wimpern bedecken den Boden des Sinneskörpers und verursachen eine zarte Flimmerung. Um so mächtiger entwickeln sich die Cilien der Randzellen, um kurz nachdem der Embryo die Eihülle verlassen, oft noch innerhalb derselben, zu der anfangs erwähnten Glocke zu verschmelzen. Letztere ist bei dem erwachsenen Thiere vollständig geschlossen bis auf sechs am Boden befindliche Oeffnungen. Eine der Glocke aufliegende Epithellage, [1]) deren Existenz entwicklungsgeschichtlich schwer zu deuten wäre, konnte ich nicht auffinden.

Die Randzellen der Polplatten tragen feine 0,025 mm lange Geisseln, die Mittelzellen je ein kleines 0,03 mm langes und an der Basis 0,007 mm breites Ruderplättchen, das oft noch seine Entstehung aus verschmolzenen Cilien kund gibt. Sie verursachen durch ihr Schlagen eine energische Strömung der Wassertheilchen nach dem Sinneskörper zu, indessen je eine der Mitte der Polplatte zugewendete Oeffnung eine directe Mischung des in der Glocke befindlichen Seewassers mit dem der Umgebung vermittelt. Am meisten Interesse nehmen die Bildungen innerhalb der Glocke in Anspruch. Den Quadranten des Körpers entsprechend gewahrt man vier gegen die Mitte der Glocke zu sich verbreiternde scharf abgegrenzte Platten. Dieselben endigen in vier mit breiter halbkreisförmig geschwungener Basis aufsitzenden, einer 2 ähnlich gekrümmten Federn. Nach oben verschmälern sie sich und senken sich in einen Haufen von Otolithen derart ein, dass letzterer inmitten der Glocke nach allen Seiten frei beweglich in den vier Federn pendelt. Die vier Platten verschmälern sich gegen den Rand der Glocke hin und treten durch vier der oben erwähnten Oeffnungen nach aussen, um sich gleich darauf in je zwei zu dem ersten Schwimmplättchen der acht Ruderreihen verlaufende und mit dreieckig verbreiterter Basis sich ansetzende Aeste zu theilen.

Letztere repräsentiren die von fast sämmtlichen Beobachtern beschriebenen Flimmerrinnen. Untersucht man nämlich die Structur dieser Platten und der acht Rinnen, so ergibt sich, dass

---

[1]) H. Fol, Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Rippenquallen. 1869. pag. 12. Taf. III. Fig. 5.

sie aus Cilien gebildet sind, welche bis zu 0,01 mm aufsteigen, sich dann mehr oder minder scharf rechtwinklig umknicken und mit der horizontal verlaufenden umgebogenen Hälfte über mehrere der nachfolgenden Cilien weglegen. Bei der Aufsicht zeigen sich die Umbiegungsstellen als regelmässig gruppirte, scharf umschriebene Punkte. Die vier Federn, in welche jene Platten direct übergehen, sind, wie die Entwicklungsgeschichte und Macerationspräparate beweisen, aus stärker entwickelten und flächenhaft verschmolzenen Cilien hervorgegangen. Proportional mit der durch das ganze Leben hindurch sich mehrenden Zahl der zu tragenden Otolithen verbreitert sich die Basis der Federn bis zu 0,03 mm.

Die Otolithen werden, wie Kowalewsky [1]) zuerst erkannte, in den Zellen des Sinneskörpers erzeugt und dann ausgestossen. Ihre Bildung findet am regsten in der Jugend statt, dauert jedoch noch während des ganzen Lebens fort und zwar betheiligen sich daran vorzugsweise die Randzellen des Sinneskörpers an den Stellen, wo er nicht in die Polplatten übergeht. Man erkennt sie zunächst als krümelige, später verschmelzende Körnchen von unregelmässiger Gestalt, welche mit wenig Plasma umhüllt austreten und durch das Spiel der Cilien dem Haufen zugesellt werden. Offenbar in Folge der leicht klebenden Eiweisshülle heften sie den übrigen ziemlich fest an.

Nicht zu verwechseln mit den die Otolithen erzeugenden Zellen sind vier Gruppen von Zellen, welche glänzende, in Carmin sich nicht färbende Körner von verschiedener Grösse bergen. Die Bedeutung dieser bei dem erwachsenen Thier sich halbkreisförmig gegen die Mitte des Sinneskörpers zu erstreckenden Zellgruppen werde ich später erörtern.

Bedenkt man, dass die Glocke mit Seewasser erfüllt ist, so wird es einerseits begreiflich, dass bei dem geringen specifischen Gewicht der Otolithen die Federn mit Leichtigkeit eine anscheinend grosse Last tragen, andererseits wird die Feinheit eines Mechanismus verständlich, dessen exacte und anziehende Thätigkeit zwar in wenig Worten sich schildern lässt, zu dessen Verständniss jedoch erst viele mühselige und zeitraubende Versuche führten.

Ist es gelungen unter Beobachtung aller Vorsichtsmaassregeln einen Sinneskörper aus dem lebenden Thiere herauszupräpariren und ihn in geeigneter Lage auf dem Objectträger geschützt auszubreiten (oft eine missliche Arbeit bei der Zartheit der Gewebe und der leicht zerfliessenden Gallerte namentlich von *Eucharis*, welche mir gerade die wichtigsten Aufschlüsse gab), so gewahrt man, dass die vier grossen Federn in beständigem Spiel begriffen sind. Bald stürmisch, bald in längeren Intervallen schlagen sie gegen die Otolithen an oder bringen vielmehr den

---

[1]) Kowalewsky, Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mém. de l'Acad. de St-Pétersbourg. 7e sér. Tom. X. 1866. pag. 7.

ganzen Haufen zum Erzittern, da sie sich ja von oben in denselben einsenken. Wartet man die zur Beobachtung günstigsten Momente ab, wo vielleicht nur eine oder zwei der Federn in längeren Intervallen anschlagen, so bemerkt man, dass synchronisch auch die gesammte an die Basis der Feder sich ansetzende Cilienplatte derart erzittert, dass sämmtliche Cilien mit ihren freien Enden eine Excursion in centrifugaler Richtung machen. Es wird hierdurch ein Totaleindruck hervorgebracht, der sich am besten einer durch kurzes Antreten des Pedals bewirkten Verschiebung der Claviatur vergleichen lässt. Beobachtet man genauer, so findet man, dass die an die Feder zunächst angrenzenden Cilien zuerst die Bewegung eingehen und dass dieselbe sich mit grosser Schnelligkeit centrifugal fortpflanzt. Die Profilansicht belehrt über die Art und Weise des Vorganges. Indem nämlich die Feder an die Otolithen anschlägt, zieht sie die nächsten Cilien an, mit denen sie theilweise verschmilzt. Letztere legen sich, wie oben bemerkt, mit ihren umgebogenen Enden über einander weg und pflanzen mechanisch den einmal ausgeübten Zuge fort. Ehe wir nun den schliesslichen Effect dieser Bewegung betrachten, wird es zum besseren Verständniss thunlich sein die Structur der acht Flimmerrinnen in das Auge zu fassen.

Während innerhalb der Glocke jeder Zelle eine ziemlich starke Cilie der Platte entspricht, so ändert sich ausserhalb das Verhältniss nach und nach der Art, dass auf das Territorium einer Zelle innerhalb der Flimmerrinnen bis zu 20 scharf rechtwinklig geknickter Cilien zu stehen kommen. Die den Boden der Flimmerrinnen bildenden Zellen sind mehr oder minder lang spindelförmig ausgezogen und bergen ebensolche kleine ovale Kerne, wie die Zellen des Sinneskörpers. In vielen Fällen, besonders bei erwachsenen Thieren, glückt es nicht mehr die Zellen durch Maceration zu isoliren, da sie zu einem homogenen Zug verschmelzen und nur durch die regelmässige Stellung der Kerne und Cilien ihre frühere Trennung documentiren. Die Flimmerrinne hebt sich zwar nach Behandlung mit Reagentien durch ihren histiologischen Bau scharf von dem übrigen Ektoderm ab, auf dessen namentlich bei *Cestum* und *Beroë* höchst complicirte und erst durch das Studium der Entwicklung verständliche Structur hier einzugehen, zu weit führen würde; doch begleiten sie zu beiden Seiten bei jüngeren in regem Wachsthum begriffenen Thieren Zellen, welche einerseits allmälig in die spindelförmigen Zellen der Rinne eingehen und noch nicht in den Verband der übrigen eingetretene Cilien angelegt haben, andererseits alle Uebergänge zu gewissen Zellformen des Ektoderms aufweisen. Durch dieses allmälige Eingehen von Ektodermzellen in die Zellen der Flimmerrinnen erklärt es sich, dass proportional mit der Grösse und dem Alter des Thieres die Rinnen sich verbreitern.

Sie setzen sich mit dreieckiger Basis an das je erste Ruderplättchen der acht Ruder-

reihen an. Ihre Zellen gehen direct in die Basalpolster der Ruderplättchen über und die Cilien verschmelzen mit letzteren. Hieraus ergibt es sich, dass die Gewebselemente der Flimmerrinnen generisch nicht von denen der Ruderreihen verschieden sind. Es lehrt dies auch leicht jede grössere *Beroë*, bei welcher in der Umgebung des dreieckigen Ansatzes oft mehrere Cilien der Flimmerrinnen zu kleinen Ruderplättchen verschmelzen und allmälig sich verbreiternd die Ansatzstelle umsäumen. Wie zuerst Will in seinen »Horae Tergestinae« erkannte, so sind die Ruderplättchen nur aus flächenhaft verschmolzenen Cilien hervorgegangen. Das Epithel ihrer Basalpolster ist einschichtig, nicht mehrschichtig (Fol). [1]) Die Zellen sind nur wenig grösser als diejenigen des Sinneskörpers (0,03—0,05 mm lang), denen sie sonst durchaus gleichen. Durch geeignete Maceration gelingt es, sie mit ihrem in Hunderte feiner Cilien sich auflösenden Antheil an den Ruderplättchen zu isoliren.

Verfolgt man die Flimmerrinnen rückwärts zum Sinnesorgan, so verschmelzen, wie oben erwähnt, je zwei zu den beiden Rippen eines Quadranten verlaufende Rinnen zu einer Cilienplatte. Meist sind diese beiden Rippen oder Ruderreihen durch die ungleiche Zahl der Schwimmplättchen als grosse und kleine Rippe unterscheidbar. Am prägnantesten tritt der Grösseunterschied beider bei dem *Cestum* hervor, welches mit Unrecht als eine Ctenophore mit nur vier Ruderreihen beschrieben wird. [2]) Wie nämlich aus dem Verlauf der acht Flimmerrinnen, aus der Gefässvertheilung und aus der Entwicklung resultirt, so haben wir die bereits von älteren Forschern, zuletzt noch von Fol [3]) erwähnten, in der Nähe des Sinneskörpers isolirt stehenden, vier Gruppen von je 4—8 Ruderplättchen als die vier kleinen Rippen zu betrachten, welche in ihrer Ausbildung gegen die vier übrigen enorm sich verlängernden Rippen zurückgeblieben sind.

Bei allen Ctenophoren lässt sich nun erkennen, dass die Cilienplatte aus zwei ungleich grossen Hälften zusammengesetzt ist, von denen die kleinere sich an die grössere in die Feder endigende Hälfte anlehnt und als Flimmerrinne zu der kleinen Rippe eines Quadranten verläuft.

Bei *Cydippe hormiphora* sind beide Hälften der Cilienplatte nur durch je eine Reihe stärkerer und bei der Aufsicht viereckig erscheinender Cilien repräsentirt. Höchstens bilden sich gegen die Basis der Federn in der zu der grösseren Rippe verlaufenden Hälfte beiderseits noch einige Cilien aus.

---

[1]) Fol, l. c. pag. 10. Taf. IV. Fig. 1 u. 2.

[2]) Gegenbaur, Studien über Organisation und Systematik der Ctenophoren. Arch. f. Naturgesch. 1856. XXII. Jahrg. S. 196.

[3]) Fol, l. c. pag. 8. Taf. II. Fig. 6.

Schlägt die Feder an den Otolith an, so erzittern gleichzeitig beide Hälften. Nur selten konnte ich bei *Beroë*, welche die Trennung der Cilienplatte in zwei ungleich grosse Hälften am deutlichsten erkennen lässt, beobachten, dass die kleinere Hälfte nicht gleichzeitig die Bewegung einging.

Nachdem die morphologische Uebereinstimmung zwischen den Zellen des Sinnesorganes, der Flimmerrinnen und der Basalpolster erkannt war und die Glocke, die vier Federn, die Cilienplatten, Flimmerrinnen und Schwimmplättchen sich als homologe, wenn auch physiologisch ungleichwerthige Bildungen erwiesen hatten, so war den Vermuthungen über den Effect jener eigenthümlichen Bewegungserscheinungen kein allzuweiter Spielraum gelassen. Aus mannigfachen Versuchen an ausgeschnittenen Stücken, Larven und unversehrten Thieren resultirte, dass der durch Anschlagen einer der vier Federn an die Otolithen gegebene Bewegungsanstoss vermittelst des durch Cilienplatten und Flimmerrinnen gebildeten Leitungsapparates in kürzester Zeit auf die beiden ersten Schwimmplättchen des entsprechenden Quadranten übertragen wird. Indem diese, sowie die folgenden successive einen Schlag ausführen und wieder in die Ruhelage zurückkehren, läuft anscheinend eine Welle über die Ruderreihen hinweg.

Nach der Art und Weise, wie die Bewegung des ersten Ruderplättchens sich über die gesammte nachfolgende Reihe fortpflanzt, zerfallen die Rippenquallen in zwei morphologisch scharf gesonderte Gruppen.

Bei den Cydippen, Beroiden und Cestiden berühren sich die Basalpolster der Ruderplättchen so innig, dass der durch den Schlag des ersten Ruderplättchens ausgeübte Reiz sich in den eine continuirliche Reihe bildenden Basalzellen direct fortpflanzt.

Anders liegen dagegen die Verhältnisse bei den gelappten Rippenquallen. Ihre Basalpolster stehen weit auseinander und berühren sich nicht. Um trotzdem durch den Schlag des ersten Ruderplättchens die übrigen Ruder der gesammten Rippe zu veranlassen, successive nach kurzer Zeit dieselbe Bewegung auszuführen, gelangt zwischen je zwei Schwimmplättchen eine Flimmerrinne von dem Bau der zu dem Sinnesorgan verlaufenden zur Entwicklung, setzt sich in derselben Weise mit dreieckig verbreiterter Basis an jedes Schwimmplättchen an und vermittelt durch denselben Mechanismus der rechtwinklig geknickten, in die Schwimmplättchen übergehenden und aus denselben auf der anderen Seite entspringenden Cilien eine Fortpflanzung des Bewegungsanstosses.

Die Bewegung der Ctenophoren vermittelst Schwimmplättchen wird demnach in dem Sinnesorgan regulirt. Schlagen die Federn an die Otolithen an, so laufen ebensoviele Wellen über die jeder Feder entsprechenden zwei Rippen weg, als Anschläge erfolgten.

Je nachdem nun die Federn rascher oder langsamer, bald alle zusammen, bald einzeln erzittern, wird durch die anziehende Thätigkeit der irisirenden Schwimmplättchen die Fortbewegung bald beschleunigt, bald verlangsamt, bald in ihrer Richtung geändert.

Gestützt auf diese Beobachtungen erkläre ich das nach Analogie eines Gehörorganes niederer Thiere gebaute Sinnesorgan mit sammt den Polplatten für das Centralnervensystem der Rippenquallen und die von ihm ausstrahlenden acht Radiär- oder Flimmerrinnen nebst den acht Ruderreihen für ebensoviele von demselben ausstrahlende Nerven. Dass ich die Basalpolster der Schwimmplättchen mit in das Bereich des Nervensystems ziehe, und nicht blos die Radiärrinnen bis zu ihrem Ansatz an das erste Schwimmplättchen als Nerven betrachte, geschieht in Berücksichtigung der Verhältnisse bei den gelappten Ctenophoren und der unbestreitbaren Homologieen, welche in den vier Federn gewissermaassen nur eigenthümlich modificirten Schwimmplättchen erkennen lassen. Wie die Thätigkeit dieser Federn nicht befremdlicher scheint, als das Spiel der Cilien in dem Gehörorgan der Mollusken und Crustaceen, so sehe ich auch in dem Schlagen der Schwimmplättchen keine specifische Verschiedenheit von dem durch Anschlagen der Federn an die Otolithen sich kund gebenden Bewegungsakte.

## II. Die Bewegung der Rippenquallen.

Die innige Beziehung des Centralnervensystemes zu den Bewegungsorganen, die ganz vereinzelt dastehende Thatsache, dass ein Theil desselben locomotorische Funktionen ausübe, und seine später noch genauer zu erörternde Emancipation von der Muskulatur mussten Veranlassung bieten die Bewegung der Ctenophoren eingehend zu prüfen. Hat sie doch seit jeher die Aufmerksamkeit der Beobachter gefesselt und noch jeden bewogen seiner Bewunderung über dies anmuthige und wechselvolle Spiel in beredten Worten Ausdruck zu geben. Fragt man, worin gerade das Fesselnde ihrer Bewegung bestehe, warum die übrigen Quallen trotz ihrer oft glanzvollen äusseren Erscheinung doch nicht in dem Maasse stundenlang zur Beobachtung herausfordern, so mag der Grund wesentlich in zwei Momenten liegen. Einerseits ist es das fremdartige, in solcher Vollkommenheit nicht wieder durchgeführte Princip einer Bewegung vermittelst Ruderplättchen, andererseits die Fähigkeit in jedem beliebigen Augenblicke die Bewegungsrichtung durch Drehung der Längsachse des Körpers um ihren Mittelpunkt ändern zu können. Wie hülflos scheint ein *Rhizostoma*, das auf ein Bewegungshinderniss, in eine Ecke des Bassins oder zwischen einige Felsstücke gerathen ist und nun stundenlang vergebens sich abmüht vom Fleck zu kommen, gegenüber der bisweilen mit der Geschwindigkeit

eines Fisches dahinschiessenden, den leisesten Anstoss vermeidenden *Beroë;* welche Grazie entwickeln nicht die Cydippen mit ihrem Spiel der bald in langen Curven ausgezogenen, bald im Moment eingestreckten Fangfäden, dem Rhythmus der über die Rippen weglaufenden irisirenden Wellen, im Vergleich mit dem monotonen Einerlei der durch das Wasser sich pumpenden Akalephe!

Gerade das Eigenartige und anscheinend Paradoxe, dass Thiere mit einer wohl ausgebildeten Muskulatur, befähigt die mannigfachsten Krümmungen des Körpers auszuführen, doch bei der Fortbewegung offenbar keine Muskelcontractionen ausführen, mag die Ursache gewesen sein, dass die Beobachter in ihren Anschauungen über die Art, wie diese Bewegung zu Stande komme, ausserordentlich von einander abweichen. Ohne hier die Ansichten alle aufzuzählen, mag nur bemerkt sein, dass, während die älteren Forscher eine Fortbewegung entweder ausschliesslich vermittelst der Ruderplättchen [Eschscholtz [1])] oder ausschliesslich vermittelst der Muskulatur [Lamarck, Mertens [2])] annehmen, andere hingegen zu einer Vereinigung beider Ansichten geführt wurden [Gegenbaur [3])], gerade die neuesten Beobachter [Fol [4]), Eimer [5])] mit Will und Agassiz [6]) den Ruderplättchen entweder gar keine oder nur eine sehr untergeordnete Rolle bei der Fortbewegung zuerkennen. Ich hoffe, nicht nur durch Beobachtung der Bewegung am lebenden Thier, sondern allein schon durch den anatomischen Befund darzulegen, dass in Folge der Anordnung der Muskulatur eine Betheiligung letzterer an der Fortbewegung bei Beroë, den Cydippen und cydippenförmigen Jugendformen der gelappten Ctenophoren und des Cestum*) mechanisch unmöglich ist, dass bei den gelappten Ctenophoren die Anordnung der Fasern in den Lappen eine Förderung der Vorwärtsbewegung durch Zusammenschlagen der Lappen gestattet, und dass endlich bei *Cestum* eine kräftige oberflächlich parallel der Längsausdehnung streichende Muskulatur vorwiegend, wenn auch nicht ausschliesslich eine Fortbewegung vermittelt.

---

[1]) Eschscholtz, System der Akalephen pag. 4.

[2]) H. Mertens, Beobachtungen über die beroëartigen Akalephen. Mém. de l'Acad. imp. d. sciences de St.-Pétersbourg. VI. sér. Tome II. 1833 pag. 486.

[3]) Gegenbaur, l. c. pag. 169.

[4]) Fol, l. c. pag. 6.

[5]) Eimer, Zoolog. Studien auf Capri, I. Ueber Beroë ovatus. 1873 pag. 46.

[6]) L. Agassiz, Contrib. to the nat. hist. of the Un. States. Vol. III. pag. 166.

*) Die cydippenförmige Larve der *Eucharis multicornis* ist von Will als *Cydippe brevicostata* beschrieben und ziemlich kenntlich abgebildet worden; auch Kölliker beschreibt sie kurz als *Eschscholtzia pectinata* (Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. IV. pag. 315). Die Cestumlarve sieht ihr zum Verwechseln ähnlich, lässt sich jedoch leicht daran erkennen, dass die Seitenfäden der Tentakel in oft gelb pigmentirte Knöpfchen endigen. Die Entwicklung beider Larvenformen zum ausgebildeten Thier werde ich in der ausführlichen Arbeit

Fassen wir zunächst die Möglichkeiten in das Auge, welche z. B. der mit so kräftiger Muskulatur ausgestatteten Beroë eine Fortbewegung vermittelst Contractionen gestatten könnten, so reduciren sich dieselben in Folge der gegebenen Anordnung der Fasern, wie aus Eimer's im Ganzen richtigen Abbildungen leicht ersichtlich ist, auf zwei. Einmal könnte eine Vorwärtsbewegung dadurch erfolgen, dass die den Magen umgebenden Ringfasern sich contrahirten und das Wasser zur Mundöffnung hinaustrieben, oder es könnten die starken unter dem Ektoderm das Thier in der ganzen Länge vom Mund- zum Sinnespol durchziehenden Fasern sich abwechselnd contrahiren. Im ersten Falle würde die Beroë mit dem Sinneskörper voran sich nach Art der Medusen durch das Wasser pumpen, vorausgesetzt, dass die Ringfasern sich in der That so kräftig contrahiren könnten und dass die halbflüssige Gallerte den erschlaffenden Fasern als Antagonist entgegenzuwirken vermöchte; im anderen Falle würde sie sich wie ein *Cestum* durch das Wasser schlängeln. Beidemal müssten in Anbetracht der Schnelligkeit, mit der bisweilen eine Beroë durch das Wasser schiesst, höchst energische Contractionen zu erkennen sein. Beobachtet man jedoch eine im Bassin oder in dem freien Meere lebhaft schwimmende Beroë, so wird es nicht gelingen auch während der rapidesten Bewegung nur die leisesten Contractionen des Körpers wahrzunehmen. Da zudem alle Ctenophoren bei lebhafter Action sich vorwiegend mit dem Mundpol voran bewegen, so können sie keinenfalls nach Art der Medusen ihre Fortbewegung bewerkstelligen. Wer sich trotzdem nicht damit befreunden wollte, dass die Schwimmplättchen das Bewegungsagens repräsentiren, könnte vielleicht auf die Idee kommen, dass die Ctenophoren auf irgend welche Weise das Wasser aus den oben erwähnten beiden Oeffnungen zur Seite der Polplatten so heftig auspumpen, dass dadurch ein Rückstoss erfolge, der sie mit dem Mundpol voran durch das Wasser treibe.

Um mir Gewissheit zu verschaffen, ob dies Moment überhaupt zur Bewegung beitragen könne, injicirte ich die Gefässe des lebenden Thieres mit indifferenten Farbstoffen, z. B. mit chinesischer Tusche. So behandelte Thiere, welche mit Leichtigkeit den Gefässverlauf bis in das Detail verfolgen lassen, leben ebenso lange und bewegen sich in ebenderselben Weise wie nichtinjicirte. Würde nun die Fortbewegung durch Ein- und Auspumpen von Wasser erfolgen, so müsste die schwarze Flüssigkeit sofort aus dem Magen und den Gefässen durch den Mund oder die beiden Oeffnungen am Sinnespole entleert werden. Da man jedoch ein sich bewegendes

---

eingehend schildern und will hier nur noch der merkwürdigen Thatsache Erwähnung thun, dass ich die *Cydippe brevicostata* im Laufe des Sommers geschlechtsreif antraf. Ich konnte die Entwicklung ihrer Eier, welche durchaus mit derjenigen von *Eucharis* übereinstimmt, bis zum Ausschlüpfen der jungen Cydippen verfolgen.

Thier beliebig lang beobachten kann, ohne eine Spur von ausfliessender Injectionsmasse zu gewahren, so kann die Bewegung auch nicht durch Rückstoss erfolgen. Wohl aber bemerkt man, dass ein ruhig am Boden liegendes Thier ab und zu eine ziemliche Quantität Flüssigkeit aus den Excretionsöffnungen ausfliessen lässt und hierauf vom Mund aus den Trichter mit reinem Seewasser füllt. Dass Cydippen oft langsam ohne irgend eine Bewegung auszuführen in die Tiefe steigen, erklärt sich daraus, dass, wie injicirte Exemplare zeigen, ein wenig Flüssigkeit austritt und das Thier durch Vermehrung seines specifischen Gewichtes allmälig sinkt. Die Versuche von Will mit Hälften von Beroë, welche, trotzdem dass die Schwimmplättchen weggenommen wurden, sich langsam vorwärts bewegten, sind mir durchaus nicht beweisend. Denn wenn es auch gelänge einer Ctenophore ohne sonstige Verletzung sauber die Schwimmplättchen abzutragen, so reicht immer noch, wie ich mich überzeugte, die energische Flimmerung des Magens aus, um eine langsame Vorwärtsbewegung zu bewirken. Will sucht die Thatsache, dass bei der Bewegung keine Contractionen des Körpers wahrzunehmen sind, sich damit zu erklären, dass vielleicht durch äusserst kurze und kaum sichtbare Contractionen, nach Art wie z. B. Wasserschnecken an der Oberfläche des Wassers hinzukriechen vermögen, eine Fortbewegung erfolge. Beobachtet man jedoch die kräftigen Bewegungen einer Meduse, welche sie trotz der im Wasser so erleichterten Bedingungen zur Fortbewegung noch ausführen muss, um mit erträglicher Schnelligkeit vom Platze zu kommen, so leuchtet ein, dass sie mit minimalen Contractionen schwerlich einen Effect erzielen wird. Ein solches wäre nur dann möglich, wenn die Contractionen sich rasch wiederholten, also eine schwirrende Bewegung resultirte. Doch abgesehen davon, dass schwer denkbar ist, mit welchem Körpertheil die Beroë solche rasch sich repetirende minimale Contractionen ausführen könnte, um mit dem Mund voran durch das Wasser zu eilen, so werden überhaupt bei einer derartigen Bewegungsweise gerade die höchsten Anforderungen an die Kraftleistungen der Muskeln gestellt. Wie nun eine Ctenophore mit ihrer zarten viel verästelten Muskulatur dem gewachsen sein soll, kann ich nicht absehen.

Anders dagegen liegen die Verhältnisse, wenn ein Thier sich nicht inmitten des Wassers bewegt, sondern sei es an der Oberfläche des Wassers, sei es an einem festen Gegenstand einen Stützpunkt gewinnt und damit in die Lage versetzt ist, minimale Contractionen zu einem Gesammteffect zu combiniren. In der That entdeckte ich eine Ctenophore, welche zu meinem nicht geringen Erstaunen vollständig nach Art der Wasserschnecken an der Oberfläche des Wassers oder an festen Gegenständen hinzukriechen vermag. Dies merkwürdige Thier erschien in einem grossen Schwarme im Februar 1877 nach einem fast vier Wochen anhaltenden

Scirocco mit mehreren pelagischen Formen, welche bisher nur von der amerikanischen Ostküste beschrieben sind. Offenbar wurden sie durch Stürme in das Mittelmeer verschlagen und darum früher noch nicht beobachtet. Ich nenne diese Ctenophore dem so früh verstorbenen Panceri zu Ehren *Pancerina singularis*. Sie erreicht nicht ganz die Grösse einer erwachsenen Beroë, mit welcher sie im freien Meere leicht zu verwechseln ist. Wie diese besitzt sie eine weite Mundöffnung, unterscheidet sich jedoch auf den ersten Blick durch zwei ausserordentlich lange mit secundären Fäden besetzte, in eine Scheide zurückziehbare Senkfäden. Während sie durch diese Merkmale ein vollständiges Bindeglied zwischen den Beroiden und Cydippen bildet, so zeichnet sie sich vor allen übrigen Ctenophoren durch die Art ihrer Gefässvertheilung aus. Von dem Trichter entspringen nämlich zwei Schenkel, welche ein wenig sich verbreiternd längs der oberen Hälfte des Magens abwärts laufen und etwa in der Mitte des Körpers durch dichotomische Theilung den unter den Rippen verlaufenden Gefässen den Ursprung geben.

Setzt man die im freien Meere sehr mobilen Thiere in ein Bassin, so beginnen sie nach einigem Umherschwimmen den Mund allmälig bis zu der Stelle, von welcher aus die Gefässe sich vertheilen, gegen die Glaswände zu pressen. Es entsteht durch die Verbreiterung des Mundes eine fast handgrosse Fläche, vermittelst deren sich nun die Thiere sehr langsam unter beständigem Spiel der Tentakeln von der Stelle bewegen. Ein Bassin voll solcher kriechender Rippenquallen, von denen einige auch an der Oberfläche des Wassers ihren Mund ausgebreitet haben, gewährt einen höchst sonderbaren Anblick Es gelang mir nicht, wie bei kriechenden Schnecken, regelmässige Contractionswellen über den Mundrand weglaufen zu sehen, so dass ich der Ansicht bin, dass auch hier vorzugsweise die in lebhafter Thätigkeit begriffenen Cilien des Mundrandes das langsame Weiterkriechen verursachen. Bisweilen beachtete ich, dass auch Cydippen und junge Beroë, wenn auch lange nicht in solcher Vollkommenheit wie die *Pancerina*, ihren Mund wider die Wände der Gefässe pressten.

Gelegentlich der Beschreibung des *Cestum* und *Vexillum parallelum* macht Fol [1]) einen Einwand gegen die Ortsveränderung vermittelst der Ruderplättchen geltend, welchen auch Eimer sehr plausibel findet. »Nach jedem Schlage muss das Ruder in seine ursprüngliche Stellung zurückkehren, ehe es einen zweiten Schlag ausführt. Da aber das Ruder starr und nach der einen Richtung nicht biegsamer ist als nach der anderen, so folgt daraus, dass die Wirkung des Schlages jedesmal fast vollkommen wieder vernichtet wird. Kämen nicht die durch Muskeln bewirkten Contractionen des ganzen Körpers hinzu, so würde eine Rippenqualle einem Boote gleichen, dessen Ruder sich weder drehen, noch aus dem Wasser heben liessen;

[1]) Fol, l. c. pag. 6.

sie käme nicht von der Stelle.« Dass Fol von einer unrichtigen Voraussetzung ausgeht, beweist der Umstand, dass ich die an warmen Frühjahrstagen bei bedecktem Himmel und glatter See zahlreich aufsteigenden und anscheinend regungslos platt daliegenden Thiere unter lebhaftem Schlagen der Schwimmplättchen mit ziemlicher Geschwindigkeit in der Richtung der Hauptachse mit dem Munde voran sich fortbewegen sah. In einem grossen Bassin gehaltene Thiere zeigen gelegentlich ebenfalls diese Bewegungsrichtung, welche keine Ctenophore, insonderheit nicht das *Cestum* mit Hülfe der Muskulatur einschlagen kann. Die Beobachtung von schlagenden Schwimmplättchen mit schwachen Vergrösserungen lehrt, dass die Wirkung des Schlages bei der Rückkehr in die Ruhelage keineswegs aufgehoben wird, indem die in der Ruhe dachziegelförmig übereinander liegenden Schwimmplättchen der Reihe nach einen kräftigen Schlag in entgegengesetzter Richtung, also gegen den Sinneskörper zu, ausführen und langsam in die Ruhelage zurückkehren. Doch hat es die Ctenophore auch in der Gewalt die Schwimmplättchen umgekehrt kräftig gegen den Mund schlagen zu lassen und dadurch eine Ortsveränderung mit dem Sinnespol voran zu bewerkstelligen. Bei dieser Art von Bewegung scheinen die über die Ruderreihen laufenden Wellen von dem Munde aus gegen den Sinnespol zu laufen. Man kann sie gelegentlich, wiewohl selten, bei allen Ctenophoren wahrnehmen, besonders wenn sie mit dem Mund inmitten schneller Bewegung plötzlich auf ein Hinderniss stossen. Auch bemerkte ich sie häufig, wenn ich die Thiere aus dem Seewasser in Wasser von geringerem oder grösserem Salzgehalt und von anderer Temperatur versetzte. Solche gewissermaassen erschreckte Thiere schlagen ebenso wie absterbende oft abnorm mit ihren Schwimmplättchen. Bald zittern letztere insgesammt ruhelos hin und her, bald bildet ein Ruderplättchen den Ausgangspunkt von zwei in entgegengesetzter Richtung verlaufenden Wellensystemen oder es schlagen die Plättchen einer Rippe in entgegengesetztem Sinne als die einer anderen. Es fällt auch nicht schwer sich zu überzeugen, dass die Ctenophore nach Belieben mehr oder minder kräftig die Ruderplättchen schlagen lässt, so dass oft keine Ortsveränderung erfolgt, sondern nur eine lebhafte Strömung der Wassertheilchen längs der Körperoberfläche vermittelt wird.

Schickt sie sich jedoch zur Fortbewegung an, so schlagen die Ruder kräftig, und proportional mit der Schnelligkeit der Ortsveränderung nimmt die Zahl der in der Zeiteinheit über die Rippen weglaufenden Wellen zu, bis endlich bei lebhafter Action das Auge nicht mehr distinkte Wellen zu unterscheiden vermag. — Ich bin demnach zu der Ansicht gelangt, dass sämmtliche Ctenophoren sich zum weitaus grössten Theil ausschliesslich, zum kleinsten Theil nur gelegentlich vermittelst der Schwimmplättchen bewegen und diese Bewegung in der oben erörterten Weise durch das Centralnervensystem reguliren.

## III. Angaben früherer Beobachter über das Nervensystem der Rippenquallen.

Bei den eigenartigen Verhältnissen, welche das Nervensystem der Ctenophoren zu erkennen gibt, wird es von Interesse sein die Angaben früherer Beobachter in aller Kürze anzudeuten.

Milne Edwards [1]) entdeckte bei *Lesueuria vitrea* den Sinneskörper und deutete ihn als »*organ oculiforme*«. Auch Agassiz [2]) betrachtet das Sinnesorgan als »*eye speck*«. Im Allgemeinen bemühte man sich nun entweder in der Nähe des Sinnesorganes ein Centralnervensystem aufzufinden oder ersteres selbst als solches zu deuten und von ihm ausstrahlende Nerven zu erkennen. Es fällt indess nicht schwer nachzuweisen, dass die von Milne Edwards, Will und Fol [3]) als Nerven gedeutete, zum Magen, den Gefässen und Polplatten verlaufende Fasern nur Muskelfasern repräsentiren, welche in der gabligen Theilung des Trichtergefässes sich ansetzen und allerdings leicht den Anschein erwecken, als gingen sie von dem Sinneskörper selbst aus.*) Die Flimmerrinnen sind zwar von keinem Beobachter als Nerven gedeutet worden, sobald sie bei erwachsenen Thieren deutlich als solche hervortraten, aber offenbar wurden sie von mehreren Beobachtern (M. Edwards, Agassiz, Will, Kowalewsky) als Nerven angesprochen, wenn bei schwachen Vergrösserungen oder bei Embryonen ihre Structur verborgen blieb. Die bei den gelappten Rippenquallen von einem Schwimmplättchen zum anderen ziehenden Flimmerrinnen haben Kölliker [5]) und Gegenbaur [6]) vor Augen gehabt. »Bei *Eucharis*«, so lauten die Angaben Kölliker's, »zieht von jedem Flimmerplättchen zum anderen ein feingranulirter, blasser, an den Plättchen leicht angeschwollener Strang, der an einen Nerven erinnerte, doch gab derselbe keine Aeste ab und waren auch die einzelnen Stränge nicht mit einander in Communication.«

---

[1]) M. Edwards, Ann. des sc. nat. 2e sér. t. XVI.

[2]) L. Agassiz, Contrib. to the Nat. Hist. of the Acalephae of North Am. Appendix in Memoirs of the Ann. Acad. of Arts and Sciences. Vol. IV, part II, pag. 348 u. 364, pl. 5.

[3]) Fol, l. c. pag. 12.

[5]) Kölliker, Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. IV, S. 316.

[6]) Gegenbaur, l. c. pag. 180.

*) Die etwas unbestimmt gehaltenen Angaben über einen unter der Otolithenplatte gelegenen Zellhaufen (Fol) oder eine körnige Substanz, [4]) welche als Centralnervensystem fungiren könnten, scheinen mir durch Betrachtung des Sinneskörpers von der Polplattenebene aus entstanden zu sein. Da bei dieser Ansicht der eine Ast des sich gabelnden Trichtergefässes den Sinneskörper verdeckt, so entsteht je nach dem Einstellen des Tubus ein sehr verworrenes Bild, welches noch undeutlicher wird, wenn in der Gabeltheilung, wie dies oft der Fall ist, die im Gefässinhalt suspendirten Körnchen und Fetttröpfchen sich ansammeln. Dass übrigens die von jenem Zellhaufen (dem optischen Durchschnitt des Gefässes) abgehenden Fasern contractil und nicht nervöser Natur (Fol) sind, hebt bereits Wagener hervor.

---

[4]) G. R. Wagener, Archiv f. Anat. und Physiologie, 1866, p. 126.

Gegenbaur [1]) deutet bei *Eurhamphaea* diese von Schwimmplättchen zu Schwimmplättchen ziehenden »Fädchen« geradezu als Nerven und findet, dass sie sich in zwei gelblichen Knötchen am Trichterende vereinigen, welche er als Ganglien betrachtet. Ueber diese Ganglien lauten jedoch die Angaben etwas unbestimmt, so dass ich keine sichere Vermuthung darüber habe, welche Gebilde er als solche gedeutet haben mag.

Den Zusammenhang der Flimmerrinnen mit den Cilienplatten hat offenbar Wagener [2]) erkannt, nachdem Leuckart [3]) zuerst auf die Cilienplatten aufmerksam geworden war. »Ziemlich leicht«, so berichtet Leuckart, »bemerkte man im Innern der Kapsel noch eine eigenthümliche Einrichtung. Bei einer näheren Betrachtung schienen auf dem Boden derselben noch zwei Reihen von zarten Flimmercilien befestigt zu sein, die im Mittelpunkt, wo der grosse Haufen von Otolithen gelegen war, sich kreuzten. Durch die Action dieser Wimperhaare, die (wie an den sogenannten Rippen) in Querreihen hintereinander gruppirt zu sein schienen, wurden eben die Bewegungen der Otolithen verursacht.« Die vier Federn erkannte zuerst Hensen, [4]) welcher offenbar auch die Cilienplatten vor Augen hatte und nur die bei der Aufsicht als scharf umschriebene regelmässig gestellte Punkte erscheinenden Cilien für ebensoviele Kerne von Nervensträngen deutete. Auch Claus [5]) und Fol [6]) erwähnen der in den Otolithenklumpen sich einsenkenden Federn, wobei Fol bemerkt, dass der Otolithenklumpen erst zitterte, wenn die Ruder in Bewegung gesetzt wurden.

Während die meisten der hier angedeuteten Beobachtungen über das Nervensystem nur gelegentlich angestellt wurden, oder auch bei eingehenderem Studium wegen der schwierigen Behandlung so zarter Objecte zu keinem befriedigenden Resultat führten, so lauteten die Ergebnisse der letzten mit allen neueren technischen Hülfsmitteln unternommenen Untersuchung um so überraschender, als sie abweichend von sämmtlichen früheren Angaben einen ungeahnten Nervenreichthum bei Beroë nachwiesen. Eimer [7]) entdeckte, dass das gesammte Gallertgewebe von einer ungeheuren Menge nur mikroskopisch nachweisbarer Nervenfasern durchzogen wird. Besonders reichlich treten sie in Verbindung mit zahlreichen Ganglienzellen in der oberflächlichsten Schicht der Gallerte auf, welche am Afterpol sich verdickt und als

---

[1]) Gegenbaur, l. c. p. 180.

[2]) G. R. Wagener, Arch. f. Anat. und Physiologie, 1866. pag. 118.

[3]) Frey & Leuckart, Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere, 1847, pag. 39.

[4]) Hensen, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XIII. pag. 358.

[5]) Claus, Bemerkungen über Ctenoph. und Medusen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XIV, pag. 386.

[6]) Fol, l. c. pag. 11.

[7]) Eimer, Zool. Studien auf Capri. I. Ueber Beroë ovatus. pag. 52—82.

»*nervea*« das noch unvollkommen localisirte Centralnervensystem repräsentirt. Nur in den acht Radien unterhalb den acht Radiärrinnen sammeln sich zahlreiche Nervenfasern zu gemeinsamen Zügen, ohne jedoch irgend eine Beziehung zu dem Sinnesorgan erkennen zu lassen. Letzterem glaubt Eimer auf Grund seines anatomischen Befundes die Bedeutung als specifisches Sinnesganglion absprechen zu dürfen. Jede Epithelzelle wird von einer auf das Centrum des Zellkerns zulaufenden Primitivfibrille versorgt, welch' letztere aus dichotomisch sich theilenden varicösen Nervenfädchen entspringt. Eine Verfolgung dieser Nervenfäden führt zu der merkwürdigen Thatsache, dass sie die directe Fortsetzung von Muskelfäden bilden, dass somit ein Gewebe von »Neuromuskelfasern« sehr prägnant bei den Ctenophoren differenzirt ist.

## IV. Kritik der Anschauungen Eimer's über das Nervensystem von Beroë ovatus.

Vergleicht man mit diesen Resultaten diejenigen, welche sich mir über das Nervensystem der Rippenquallen ergaben, so mögen wohl selten zwei an demselben Objecte zu demselben Zwecke unternommene Untersuchungen zu so vollständig mit einander unvereinbaren Anschauungen geführt haben. Obwohl Eimer manche überraschende Thatsachen bei der Schilderung des Nervensystemes von *Beroë* vorbringt, so bietet dasselbe doch in seinem histiologischen Bau, in seinen innigen Beziehungen zu der Muskulatur und den Epithelien so viel Anklänge an bekannte Verhältnisse, dass seine Angaben gewiss sympathischer scheinen, als die von mir gegebene Schilderung und fast paradox klingende Deutung anscheinend unvermittelt dastehender Erscheinungen.

Eine eingehende Besprechung und Prüfung der Anschauungen Eimer's mag daher um so mehr hier am Platze sein, als sie mehrfach Anlass zu Erörterungen von allgemeinerem Interesse bieten wird.

Der Grund so abweichender Ergebnisse scheint mir in den verschiedenen individuellen Ansprüchen zu liegen, welche man an die physiologische Dignität eines Nervensystems niederer Thiere nach der Summe der bisher bekannt gewordenen Thatsachen und Anschauungen stellt. Um einer späteren Erörterung hier nicht vorzugreifen, so mag nur darauf hingewiesen werden, welche Anhaltepunkte sich darbieten, wenn es sich um die Statuirung eines Nervensystems bei niederen Organismen handelt.

Ein sehr nahe liegender und sicherer ist der, ein Sinnesorgan zum Ausgangspunkt der Forschung zu nehmen und von diesem aus den Leitungsapparaten und einem Centralnervensystem nachzugehen. Diesen Weg hat die Forschung seit jeher bei Medusen und theilweise

bei den Ctenophoren eingeschlagen, indess Deutungen, welche die Sinnesorgane nicht zum Ausgangspunkt nahmen, so diejenigen von L. Agassiz, sich als verfehlt erwiesen.

Sind jedoch keine specifischen Sinnesorgane zu beobachten, so wird man zunächst die Aufmerksamkeit darauf richten müssen, ob sich Bildungen vorfinden, welche durch die Homologie ihrer Lagerung und durch ihre histiologische Structur eine Vergleichung mit nervösen Apparaten nahe verwandter Thiere zulassen. Ergeben sich jedoch bei mangelnden Sinnesorganen nur zweifelhafte Homologien, so ist die Untersuchung auf jenen Weg gewiesen, welchen Eimer bei der Statuirung des Nervensystems von *Beroë* einschlug. Nach der Summe der über den Bau des Nervensystems höherer Thiere gewonnenen histiologischen und physiologischen Anschauungen sucht man durch sorgfältiges Studium des gesammten Thierkörpers Organe aufzufinden, welche einerseits keine aus dem Aufbau und der Lebensweise des Organismus resultirende anderweitige Funktion besitzen, andererseits in ihrer histiologischen Structur sich an bekannte Verhältnisse anreihen lassen. Es leuchtet jedoch ein, dass bei dem Uebertragen von bei höheren Thieren gültigen Begriffen und Anschauungen auf niedrig stehende man sich nicht durch äussere morphologische Aehnlichkeiten zu weitgreifenden Schlüssen verleiten lassen darf, sondern zu erwarten hat, auf eigenthümlich ausgeprägte Erscheinungen zu stossen, welche ein Theil der höheren Thiere in noch nicht oder unvollkommen erkannter Weise im embryonalen Leben durchläuft. In allen Fällen wird der Nachweis zu erbringen sein, dass die als nervös gedeutete Bildung, wo nicht vielleicht sich selbst als einen Theil des Ektoderms, so doch in ihrer Lagerung unverkennbare Beziehungen zu einer Entstehung aus demselben erkennen lässt.

Erweist sich doch selbst das durch Greeff, Ludwig u. A. geschilderte Nervensystem der Echinodermen noch zeitlebens in seiner Totalität so unverkennbar als eine locale Modification der äusseren Epithellage!

Das Experiment wird schliesslich der Deutung morphologischer Verhältnisse zu Hülfe kommen müssen. Man darf jedoch die Tragweite physiologischer Versuche bei den niedersten Organismen, speciell bei Cölenteraten, nicht allzuhoch anschlagen, so lange nicht die mikroskopische Analyse ihnen vorausging. Bei den eigenartigen Verhältnissen, welche letztere zu Tage fördert, wird man sich von vornherein sagen müssen, dass auch die Experimente nicht mit dem gewohnten Maassstabe zu messen sind. Während sich aus dem morphologischen Befund leicht Rückschlüsse auf den Ausfall experimenteller Untersuchungen gründen lassen, gibt durchaus nicht umgekehrt das Experiment in allen Fällen untrüglichen Aufschluss über den Sitz der Erregung und über die Beschaffenheit der nervösen Apparate. Wohl aber vermag das Experiment bei streitigen Deutungen von morphologischen Verhältnissen als entscheidendes Correctiv einzutreten.

Gehen wir nun zu einer Besprechung von Eimer's Anschauungen über, so ist zunächst zu verwundern, dass Eimer nicht ein Organ zum Ausgangspunkt seiner Untersuchung über das Nervensystem wählte, welches von allen früheren Forschern als Sinnesorgan gedeutet wurde, wenn auch die Ansichten über die specifische Energie desselben nicht harmoniren. Obwohl er selbst überzeugt ist, dass ein percipirender Apparat vorliegt, ein »Sinneskörper«, der sogar nach seiner Entdeckung vier Augenflecke trägt, so bleibt er doch über den Bau desselben »gewissermaassen vor der offenen Thür stehen«. Halten wir deshalb in unserer Kritik ebenfalls den Weg ein, welchen Eimer zur Entdeckung eines Nervensystems einschlug.

In dem Gallertgewebe der *Beroë* unterscheidet er drei Gruppen von Fasern: Muskel-, Bindegewebs- und Nervenfasern. Ausserdem treten in den peripherischen Lagen noch zahlreiche multipolare Ganglienzellen auf. Obwohl es gewiss dankenswerth ist, dass zum ersten mal eingehend der Versuch gemacht wird, jene überraschende Fülle von Formen in dem Gallertgewebe unter einheitliche Gesichtspunkte zu stellen und Charakteristika zur Unterscheidung der einzelnen Gewebselemente aufzustellen, so gesteht doch Eimer (p. 30), dass zwischen den typischen Formen von Muskel- und Bindegewebsfasern sich vollkommene Uebergangsformen finden und durch kein Mittel eine Grenze zwischen den Fäden festzustellen ist, welche die geringste Menge contractiler Substanz enthalten und zwischen solchen, welche derselben gänzlich entbehren.

Anscheinend schärfer sind dagegen die Nervenfasern charakterisirt. Es mag gestattet sein, dieselben mit Eimer's eigenen Worten zu schildern. (p. 56). »Die Nervenfasern durchziehen als isolirte Fäden den Körper unseres Thieres. Nur in den acht Radien treten ihrer zahlreiche zu gemeinsamen Zügen zusammen; aber sie laufen auch hier isolirt nebeneinander her und vereinigen sich nicht zu geschlossenen Bündeln. Es gibt nur isolirte Nervenfasern, keine Nervenstämme im Körper von *Beroë*.

»Die gröberen dieser Nervenfasern sind drehrunde, blasse, sehr feine (ich maass solche von 0,0008—0,002 mm Durchmesser) Fäden, welche sich vor Bindegewebsfasern insbesondere dadurch auszeichnen, dass sie gewöhnlich während ihres Verlaufs von Stelle zu Stelle, und zwar nicht in sehr kurzen Abständen, varicöse Anschwellungen zeigen, von denen diese und jene einen, selten zwei oder mehrere, durch ihre Grösse und Kugelgestalt charakterisirte Kerne oder Zellen enthält. Derartige grosse kugelige Kerne, die ausserdem ein hervorragend grosses und glänzendes Kernkörperchen führen, sind eine Eigenthümlichkeit nicht nur der Fasern, sondern auch aller Zellen, welche dem Nervensysteme unserer Thiere zugehören.«

(p. 47). »Die so beschaffenen Nervenfasern lassen sich nun in ungemein langem Verlaufe

durch das Gallertgewebe hindurch verfolgen, wobei sie sich — eine weitere charakteristische Eigenschaft — durch einen auffallend geradlinigen Verlauf auszeichnen. Während dieses Verlaufs sieht man häufig von einer ihrer Varicositäten ein Nervenfädchen seitlich abtreten, dessen Hülle in diejenige des Hauptfadens direct übergeht. Durch solche Abgabe von Seitenästen wird die Nervenfaser feiner und feiner. In anderen Fällen verzweigt sie sich plötzlich von einer oder mehreren nicht weit von einander entfernt gelegenen Varicositäten aus in zahlreiche dichotomisch sich weiter verästelnde, ebenfalls varicöse, aber nur selten noch kernführende Fädchen. Gewöhnlich wiederum von einer Varicosität aus, oder aber durch allmälige dichotomische Theilung, lösen sich diese Nervenfasern zweiter Ordnung in unmessbar feine Fibrillen auf, welche ich Primitivfibrillen nennen will, womit nichts weiter gesagt sein soll, als dass wir in denselben die letzten nicht weiter zerlegbaren Nervenfädchen vor uns haben. Die Primitivfibrillen ziehen gleich den übrigen Nervenfäden schnurgerade durch den Körper. Sie haben alle denselben Durchmesser. Sie theilen sich nicht mehr; wohl aber gabeln sie sich in Aestchen, welche von gleicher Dicke wie sie selbst sind.«

(p. 58.) »Die im Gallertgewebe von Beroë zerstreut liegenden Ganglienzellen stehen einerseits unter sich selbst, andererseits, wie eben bemerkt, mit den Nervenfasern in Verbindung.

»Diese Verbindung wird bewerkstelligt durch Ausläufer, welche entweder schon Primitivfibrillen sind, oder welche, gleich den Nervenfäden zweiter Ordnung, sich erst in Primitivfibrillen auflösen. — Die Ganglienzellen sind feinkörnig, sehr verschieden gestaltet, häufig aber zur Sternform ausgezogen und stets multipolar. Die Ausläufer treten meistens in grosser Anzahl von ihnen ab, häufig zahlreiche von einem Punkte, so dass pinselförmige Ausstrahlungen entstehen. Oft ist eine Ganglienzelle der Sammelpunkt einer geradezu ungeheuren Anzahl von Nervenfädchen, welche aus den verschiedensten Gegenden hergezogen kommen und sich in der relativ kleinen Zelle vereinigen, wie zahllose Telegraphendrähte in einer Telegraphenamtsstube.«

Halten wir hier zunächst inne und fragen wir uns, wie Eimer dazu kommt, in dem kleinsten Stück Gallerte eine so ungeheure Zahl von Nervenfäden und Primitivfibrillen zu sehen, aus welchen Beweggründen er jene Fäden für nervös erklärt und jene meist in der Nähe der Körperoberfläche zerstreuten Zellen, die Bindegewebskörperchen früherer Autoren, als Ganglienzellen deutet.

Ist es schon im gegebenen Falle recht schwierig bei Wirbelthieren sicher zu entscheiden, ob ein feiner Faden nervöser Natur ist und erlangt man in zweifelhaften Fällen ein sicheres Urtheil darüber erst durch Zurückverfolgen dieses Fadens zu einem stärkeren Nerven und zu

den Centralorganen, so wird man bei der abweichenden Structur der Nerven wirbelloser Thiere, sobald nicht ein augenscheinlicher Zusammenhang mit dem Centralnervensystem zu constatiren ist, noch weit vorsichtiger in den Deutungen sein müssen. Umsonst sucht man in der Schilderung Eimer's nach irgend einem Beweise für die nervöse Natur der in Rede stehenden Gebilde. Er hat weder den Abgang jener Fäden von einem Centralnervensystem oder von einem Sinnesorgan beobachtet, noch wird irgend ein physiologischer Grund erwähnt. Wenn man also nicht annehmen will, dass die Deutung eine ganz willkürliche gewesen ist, so müssen gewisse Aehnlichkeiten in Form und Structur maassgebend gewesen sein. Allerdings ist nicht zu leugnen, dass jene in lange feine Fäden sich ausziehenden Zellen eine gewisse Aehnlichkeit mit Ganglienzellen von Wirbelthieren zur Schau tragen und dass das Auftreten von Varicositäten an den Fibrillen nicht ohne Analogie mit gewissen Nervenfasern dasteht.

Vergebens habe ich mich jedoch bemüht an dem lebenden Thiere mit den stärksten Vergrösserungen jene Varicositäten wahrzunehmen, obwohl unter geeigneten Verhältnissen die feinsten Fädchen sich scharf von der leicht zerfliesslichen Gallerte abheben. Ein Tropfen eines Reagens genügt jedoch um alsbald jene Knötchen erscheinen zu lassen. Es wird gewiss immer allgemeiner die Ueberzeugung sich Bahn brechen, dass die Varicositäten der Nervenfasern von Wirbelthieren nur Kunstproducte — allerdings sehr charakteristische — repräsentiren und dass die grössere oder geringere Häufigkeit, mit der sie entgegentreten, den besten Prüfstein für den mehr oder minder tief greifenden Einfluss des angewendeten Reagens abgeben.

Ich habe mich bemüht an vielen durchsichtigen Formen der pelagischen Fauna, an *Pterotrachea*, *Phyllirhoe*, *Alciope*, *Asterope*, den Salpen und Zoeen im Leben etwas von Varicositäten wahrzunehmen, allein stets ohne Erfolg. Obwohl es fast überflüssig scheint zu bemerken, wie dringend nöthig es ist, die Gewebe im frischem Zustand, womöglich am unversehrten lebenden Thiere, zu beobachten und von hier aus sich ein Urtheil über die alterirenden und schätzenswerthen Einwirkungen des angewendeten Reagens zu bilden, so wird doch immer wieder gegen jene Grundbedingung gefehlt.

Auch Eimer hat es versäumt das Gallertgewebe frisch zu untersuchen, obwohl ihm ein reiches Material lebender Thiere zur Verfügung stand. Wir erfahren nirgends, wie Muskel-Bindegewebs- und Nervenfasern sich ohne Einwirkung der Reagentien verhalten und ob auch hier im Leben die angegebenen Unterscheidungsmerkmale sich erkennen lassen, sondern hören nur, dass zum Studium des Nervensystems bestimmte Zusatzflüssigkeiten und die stärksten Vergrösserungen nöthig sind, weil die Untersuchung des frischen Gewebes wegen der blassen Fasern nicht weit führe. Die angewendeten Zusatzflüssigkeiten bestehen in einer stark ver-

dünnten Essigsäure (1 : 500) in der Cohnheim'schen Vergoldungsmethode, die sich jedoch höchst unzuverlässig erwies, und in Lösungen von doppeltchromsaurem Kali.

Ich habe nicht verfehlt die Zuverlässigkeit dieser Methoden zu prüfen, erkannte jedoch bald, dass vielleicht nur wenige Gewebe an Empfindlichkeit gegen Reagentien sich mit dem zarten Gallertgewebe der Ctenophoren messen können. Keine Reagentien wirken verderblicher darauf ein, als Lösungen anorganischer Salze und die angewendeten Säuren. Sie rufen jene Bilder hervor, welche Eimer getreu copirte und zu seinen Schlüssen verwerthete — Bilder, welche auf den ersten Blick belehren, dass man es nicht mehr mit einem normalen Gewebe zu thun hat. Unter den Zusatzflüssigkeiten leistete mir die Kleinenberg'sche Pikrinschwefelsäure ziemlich gute Dienste; die besten jedoch das Aussetzen der Gewebe in Dämpfe starker Lösungen von Ueberosmiumsäure (1 : 100—1 : 50). Es erstarren durch diese Behandlung die Fasern fast momentan und gewinnen gewissermaasen nicht mehr Zeit jene pathologischen Processe einzugehen, welche bei allmäliger Einwirkung der oben genannten Chemikalien auftreten. Die Vergleichung so gewonnener und mit ammoniakfreien Pikrocarminlösungen gefärbter Präparate mit dem lebenden Gewebe überzeugt sowohl von der Präcision und Zuverlässigkeit dieser Methode, wie sie auch das Auge zur Wahrnehmung feinerer Structurverhältnisse am frischen Gewebe schärft. Umsonst wird man sich nun bemühen mit den besten Immersionslinsen auf diesen Präparaten das charakteristische Merkmal der Eimer'schen Nervenfasern und Ganglien, nämlich die Varicositäten, zu entdecken.

Sehen wir nun weiter zu, wodurch die Nervenfasern sich zunächst von den Bindegewebsfasern unterscheiden. (p. 29). »Die typischen Bindegewebsfasern unseres Thieres sind drehrunde, stark lichtbrechende, feine (Durchmesser 0,0025 mm und weniger) Fäden von geradem bis stark geschlängeltem Verlauf, welche meistens von Stelle zu Stelle durch Kerne, die jedoch in sehr grossen Abständen von einander entfernt liegen, spindelförmig aufgetrieben sind. Die gröberen Fasern lassen in ihrem Innern einen hellen Streifen erkennen, welcher in vielen Fällen als Canälchen erscheint, so dass dann die ganze Faser als hohles Röhrchen sich darstellt.«

Was zunächst letztere Angabe betrifft, so müssten die Bindegewebsfasern in ihrem Innern mit Luft oder einem sonstigen Gasgemenge erfüllt sein und durch ihr Lichtbrechungsvermögen im frischen Zustand sich sehr auffällig vor den mit Plasma oder einer Flüssigkeit erfüllten Fasern auszeichnen. Allein die Beobachtung lehrt, dass weder im Leben, noch in den vorsichtig den Einwirkungen von schonenden Reagentien ausgesetzten Fasern sich irgend eine Höhle vorfindet, überhaupt irgend eine Faser, welche sich durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen vor den übrigen auszeichne.

Aus den angeführten Messungen erhellt, dass die Dicke der Fasern kein Unterscheidungsmerkmal zwischen Bindegewebe und Nerven abgibt. Ebensowenig kann ein charakteristisches Merkmal für die Nerven sein, dass sie sich durch »einen auffallend geradlinigen Verlauf auszeichnen«, da ja auch die Bindegewebsfasern einen »geraden bis welligen Verlauf« aufweisen und auf Taf. VII. eher die Bindegewebsfasern, bis auf eine wellige, sich durch einen auffallend geradlinigen Verlauf vor den Nerven charakterisiren.

So bliebe denn als einzig noch haltbares Merkmal die Beschaffenheit der Kerne übrig.

»Grosse kuglige Kerne, die ausserdem ein hervorragend grosses und glänzendes Kernkörperchen führen, sind eine Eigenthümlichkeit nicht nur der Fasern, sondern auch aller Zellen, welche dem Nervensysteme angehören.«

Da Eimer durch gesperrten Druck offenbar andeuten will, dass diesem Merkmal grosser Werth beizulegen ist, so sollte man erwarten, dass durch Maassangaben dieser Satz bestätigt werde. Im Texte findet man jedoch auch nicht eine einzige Grössenangabe weder über die Kerne der Nerven, noch über die der Muskel- und Bindegewebsfasern.

Man ist allein auf die hin und wieder in den Tafelerklärungen gemachten Angaben über Vergrösserung angewiesen, um sich ein Urtheil über die Grösse der Kerne zu bilden.

Wirft man nun einen Blick auf diejenigen Figuren, wo Bindegewebs- und Nervenfasern ausdrücklich als solche bezeichnet in demselben Präparate vorkommen, so wird man wiederum enttäuscht. In Fig. 69 sind die Kerne des Bindegewebes rund und sowohl Kern wie Kernkörperchen genau ebenso gross wie diejenigen der Nerven, in Fig. 65 (wo allerdings in Zweifel gestellt ist, ob eine Bindegewebs- oder Muskelfaser vorliegt) sogar theilweise grösser als die Nervenkerne!

Aus dem Mitgetheilten ergibt sich, dass kein einziger haltbarer Unterschied zwischen Nerven und Bindegewebe besteht, wie dies ja auch *a priori* einleuchtend sein musste, da, wenn zwischen Muskulatur und Bindegewebe bei *Beroë* zugestandenermaassen keine Grenze zu ziehen ist, die Muskulatur hinwiederum die gleich zu besprechenden innigen Beziehungen und Uebergänge in die Nervenfasern aufweist, auch letztere von den Bindegewebsfasern generisch nicht verschieden sein können.

In ihrem weiteren Verlaufe theilen sich nun die Nervenfasern; sie werden durch Abgabe von Seitenästen feiner und feiner, bis sie sich endlich durch wiederholte dichotomische Theilung in ein Netz von Primitivfibrillen auflösen, welches schliesslich die Communication zwischen den einzelnen Nerven vermittelt und zahlreiche Ganglienzellen in sich eingeschaltet enthält.

Ich muss gestehen, dass es kaum ein wunderbareres Verhalten gibt, als die Art, wie sich jede Faser in der Nähe ihrer Ansatzstelle verästelt, bis sie schliesslich in eine Menge unmessbar feiner Fäden zerlegt sich anheftet. Die Mannigfaltigkeit und Zartheit ist weder mit Worten erschöpfend zu schildern, noch durch bildliche Darstellung annähernd zu erreichen.

Durch die erwähnte Behandlung mit den Dämpfen der Ueberosmiumsäure gelingt es nun, auch die feinsten Fibrillen zu verfolgen.

Zunächst erweisen sich diese »Primitivfibrillen« nicht als aus »feinsten hintereinandergelegenen Pünktchen oder Stäbchen — kleinsten Varicositäten« — zusammengesetzt, sondern als solide, nicht unterbrochene feine Fädchen. Weiterhin konnte ich kein so complicirtes fibrilläres Netz auffinden, wie es Eimer beschreibt und in Fig. 71 abbildet. Es ist durchaus nöthig, nur solche Schnitte zur Untersuchung zu verwenden, welche rechtwinklig zur Körperoberfläche, überhaupt senkrecht zur Anheftungsstelle der in Rede stehenden Nerven geführt sind. Es ist dies zwar eine mühsame Manipulation, doch gelingt es, unter Wasser durch die in Folge der Osmiumbehandlung etwas erstarrte Gallerte hinreichend feine Schnitte zu legen. Sobald dieselben schräg gerathen, so entsteht bei dieser reichen Verästelung der Anschein eines sich oft durchkreuzenden und verflechtenden Maschenwerks, welches auch bei starken Vergrösserungen leicht zu Täuschungen veranlassen kann. Eimer hat offenbar beliebige Theile der Gallerte zerzupft und untersucht; nur in wenigen Fällen lässt sich entscheiden, in welcher Richtung das Präparat entnommen wurde.

Doch noch ein weiterer Punkt macht gegen die Existenz eines fibrillären Netzes misstrauisch. Eimer sagt, dass er dasselbe prachtvoll vermittelst der Goldmethode in seinen Verzweigungen zu verfolgen vermochte, auch sind die betreffenden Figuren nach diesen Präparaten entworfen. Allein diese Methode erwies sich als höchst unzuverlässig, so dass sie völlig unbrauchbar für die weitere Untersuchung war. Ich glaube den Grund dieser Unzuverlässigkeit in der verschiedenen Art, wie das Gold in der Gallerte reducirt wird, gefunden zu haben. In den meisten Fällen sehen wir letztere nach der Reduction mit ausserordentlich feinen Pünktchen, den einzelnen Goldkörnchen, durchsät; bisweilen stehen sie in Gruppen oder Kreisen zusammen und in seltenen Fällen sind sie reihenweise aneinandergeordnet, förmliche Maschenwerke bildend. Solche seltene leicht täuschende Reactionen scheint Eimer theilweise zu den Abbildungen benutzt zu haben. Eine Betrachtung der Taf. VII. lehrt übrigens, dass die Auflösung der Nervenfibrillen in ein Primitivfibrillennetz durchaus nicht in der Weise stattfindet, wie man es nach der Darstellung erwarten sollte, da fast sämmtliche Fibrillen der Ganglien und Nerven blind endigen. Unter all den Tausenden von feinsten Fädchen fand ich höchst selten welche,

von denen mit Sicherheit zu constatiren war, dass sie in ein von einer anderen Faser ableitbares Fädchen übergingen. Es scheint mir auch leicht erklärlich, dass bei so extensiver Verästelung viele feine Fäden andere Fasern antreffen und mit diesen verschmelzen.

Im weiteren Gange der Untersuchung gelangt Eimer zu einer der wichtigsten Entdeckungen, wie sich diese consequent aus seinen Anschauungen ergeben musste.

(p. 65). »Wenn man den Tubus des Mikroskops ungefähr auf die Höhe des Epithels der Körperoberfläche einstellt, so sieht man zahlreiche Primitivfibrillen zu demselben aufsteigen und in dessen Zellen eintreten. Aufmerksamer Beobachtung kann es nicht entgehen, dass jede Epithelzelle von einer Primitivfibrille versorgt wird; schwieriger, wegen der ausserordentlichen Feinheit und Zartheit der entsprechenden Theile, ist zu entscheiden, wie diese Fibrille in der Zelle endigt. Ich kann nur soviel sagen, dass ich dieselbe stets auf das Centrum des Kernes zu gerichtet sah, so dass ich zu der Ansicht hinneige, es werde sich später ihre Endigung im Kernkörperchen feststellen lassen. — Diese Nervenfädchen, welche die Epithelzellen versorgen, sind die letzten Zweige sich dichotomisch gabelnder Primitivfibrillen und diese wieder sind hervorgegangen aus dichotomisch sich theilenden varicösen Nervenfasern.« »Die Verfolgung der Nervenfasern nach abwärts führt nun auf eine der bemerkenswerthesten Thatsachen, deren ich in dieser Abhandlung Erwähnung zu thun habe. Es sind nämlich diese Nerven die directe Fortsetzung von Muskelfasern.«

Zunächst ist es nun mit dem thatsächlichen Befunde schwer zu vereinbaren, dass Eimer jede Epithelzelle von einer Primitvfibrille versorgt sein lässt. Es müssten demnach ebenso viele Primitivfibrillen wie Zellen vorhanden sein, während bereits oberflächliche Beobachtung zeigt, dass oft auf das Territorium eines Kernes und ihn zunächst umgebenden Plasma's eine grössere Zahl von Fibrillen zulaufen, oft wieder gar keine.

Bereits früher wurde bemerkt, dass es kaum eine complicirtere Bildung gibt, als das Ektoderm des ausgebildeten Thieres und dass erst die Entwicklung Aufschluss gibt über all die sonderbaren Zellkörper, in denen die Kerne oft nur noch in Rudimenten nachzuweisen sind, indess dazwischenliegende Zellgruppen verschmelzen und stellenweise eine lebhafte Kernwucherung erkennen lassen.

Dass nach Eimer das Ektoderm aus einem platten polygonalen Epithel (p. 24) bestehe, jede Epithelzelle von einer wahrscheinlich im Kernkörperchen endigenden Primitivfibrille versorgt werde, wie sogar auf Fig. 56 und 58 gezeichnet ist, kann ich nur für eine theoretischen Vorstellungen zu Liebe gemachte Beobachtung halten.

Ein missliches Ding ist es ferner um die Endigungen dieser Primitivfibrillen in den Epithelzellen. Nie ist es gelungen mit positiver Sicherheit nachzuweisen, dass wirklich unter all den Tausenden von Fibrillen eine einzige in die Epithelzelle oder gar in Kern- und Kernkörperchen eintrete. Ebensowenig kann die Beschreibung und Abbildung von an Muskelfasern endigenden Primitivfibrillen uns überzeugen, dass es sich hier um eine wirkliche Nervenendigung handele. Ich selbst habe es für ein vergebliches Bemühen erkannt in den mir vor Augen gekommenen Fällen sowohl in Epithelzellen wie in die Muskeln eine Spur von einer Fibrille eintreten zu sehen.

Die Verfolgung dieser Primitivfibrillen nach rückwärts führt Eimer sodann zu der bemerkenswerthen Thatsache, dass diese von Muskeln ihren Ursprung nehmen. Mit der Entdeckung von »Neuromuskelfasern« in dem Gallertgewebe von *Beroë* weist Eimer die volle Berechtigung der von Kleinenberg [1]) in Bezug auf die Ektodermzellen von *Hydra* aufgestellten Ansichten nach.

Ehe wir jedoch erörtern, inwiefern eine Homologisirung beider Bildungen zulässig ist — vorausgesetzt, dass die Primitivfibrillen nervöser Natur sind — wollen wir die Neuromuskelfasern selbst einer Betrachtung unterwerfen.

(p. 66.) »Die Endverzweigungen wohlcharakterisirter Muskelfasern verästeln sich plötzlich weiter als Nervenfasern. Im Ende des contractilen Theils der Faser liegt jedesmal ein Kern. Gewöhnlich aber ist dieses Ende zu einer Anschwellung erweitert, von welcher die Nerven einzeln oder büschelweise entspringen. Die Anschwellung zeigt in den meisten Fällen die Eigenschaften des übrigen Theils der Muskelfaser, manchmal ist sie jedoch körnig und ganglienzellenartig. Dann hört das Sarkolemma an ihrer unteren Grenze auf, seine gewöhnlichen Eigenschaften, insbesondere seine Querfaltung zu zeigen und wird zum Neurilemm. — Es werden jedoch auch contractile Aeste ohne Vermittelung eines Kerns oder einer Anschwellung allmälig zu Nervenfasern.«

»Es können die Primitivfibrillen direct als solche von den Muskelfasern oder von ihren Verzweigungen, bezw. von den endständigen Anschwellungen derselben entspringen. Gewöhnlich entstehen dann ausgesprochen pinselförmige Figuren dadurch, dass zahlreiche Primitivfibrillen von einem und demselben Punkte ab nach verschiedenen Richtungen hin ausstrahlen.«

Ich kann nur bestätigen, dass die contractilen Aeste ganz allmälig sich meist dichotomisch verästeln, so dass es unmöglich scheint, auch nur eine Andeutung von plötzlichem Uebergang

---

[1]) N. Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtl. Unters. p. 26.

wahrzunehmen. Theilen sich stärkere Aeste, so liegt in der Theilungsebene ein Kern, welcher bei Abgabe feinerer Aeste meist in Wegfall kommt. Oft theilen sich die Fasern nicht dichotomisch, sondern lösen sich in ein »pinselartiges Büschel unendlich feiner Fibrillen« auf [1]). Auch hier gelingt es nicht nachzuweisen, dass ein plötzlicher Uebergang, der für eine andere Funktion und Beschaffenheit der Fibrillen spräche, wahrnehmbar ist. Das Sarkolemm geht in die Fasern über, ohne im mindesten eine veränderte Structur aufzuweisen, (dass die Querfaltungen des Sarkolemms an der Muskelfaser durch mechanische Eingriffe entstehen, hat bereits Wagener [2]) erkannt), die contractile Rindenschicht setzt sich in die Fasern fort und umgibt in den stärkeren Fibrillen noch einen allmälig dem Auge entschwindenden Faden der in der Theilungsebene flächenhaft sich ausbreitenden Markschicht. Das Entstehen solcher Bilder, in denen plötzlich die Muskeln in feine Fibrillen auszustrahlen scheinen, kann man sich leicht jederzeit vor Augen führen, wenn man auf das frische Gewebe unter dem Mikroskope die Lösungen von anorganischen Salzen einwirken lässt.

Gesetzt jedoch, es seien die Fibrillen nervöser Natur, so wird die Frage zu beantworten sein, was denn ein Muskel zu leisten vermag, der quer die Gallerte durchsetzend sowohl gegen das Ektoderm als auch in der Nähe des Magens in nervöse Fibrillen sich auflöst? Wenn seine Contractionen nicht einen illusorischen Effect hervorbringen sollen, weil er ja keinen Ansatzpunkt hat, so müssen die Nerven noch eine zweite Funktion übernehmen und als Zugapparate dienen.

Denjenigen Theil der äusseren Gallerte, der von den Fibrillen der Neuromuskelfasern durchzogen wird, dessen innere Grenze also mit dem Beginn des contractilen Theils der Fasern zusammenfällt, nennt Eimer zugleich auch wegen seines Reichthums an Ganglienzellen die »*nervea*.« Sie, und zwar besonders ihr etwas verdickter den Afterpol überziehender Theil, fungirt nun nach seiner Ansicht als Centralnervensystem, da ein solches bei Beroë noch gar nicht körperlich differenzirt ist. (p. 63.) In ihr sammeln sich schliesslich sämmtliche Nerven, auch die bereits oben erwähnten acht in den Radien verlaufenden Züge von isolirten Nervenfasern. Man sollte nun erwarten, dass, da die Nerven gegen den Afterpol hinstrahlen und die *Nervea* sich hier verdickt, leicht eine nähere Beziehung zwischen Nerven und Sinneskörper sich constatiren lasse. Auffallenderweise sammeln sich jedoch die Nerven nicht in dem Sinneskörper, sondern verlieren sich, bevor sie diesen erreichen, vollständig nach beiden Seiten in die *Nervea*. (p. 62.) »So sehr nahe es liegt diesen Körper, wenn auch nicht als Gehirn, so doch

---

[1]) Gegenbaur, l. c. pag. 165.

[2]) Wagener, l. c. pag. 125.

als specifisches Sinnesganglion aufzufassen, — ich dürfte ihm auf Grund meines anatomischen Befundes nicht einmal diese Bedeutung zugestehen.«

Wie es nun Eimer verantworten will ein Nervensystem entdeckt zu haben, das schliesslich mit dem einzigen Sinnesorgan, das sogar nach seiner Entdeckung vier Augen trägt, in keinerlei Beziehung tritt, bleibt mir schwer verständlich.

Sollte es denn da nicht logischer gewesen sein, anstatt diesem Sinneskörper die Bedeutung als specifisches Sinnesorgan abzusprechen, sich eher die Frage vorzulegen, ob wirklich zwingende Gründe vorhanden sind, die in Rede stehenden Fasern und Zellen als Nerven und Ganglien zu deuten? Statt dessen wird eine auf schwachem Fundamente ruhende Anschauung bis in die letzten Consequenzen durchgeführt und es kann nicht fehlen, dass schliesslich der Widersprüche und Unwahrscheinlichkeiten genug sich finden.

Die Abbildungen Eimer's von dem Sinneskörper lassen sich ebensowenig wie die Beschreibung in Einklang bringen mit dem so fein organisirten, bei allen Arten durchaus übereinstimmend gebauten Organe. Nicht einmal gelingt es an dem lebenden Thiere sich von dem Vorhandensein der Augenflecke zu überzeugen; auch kann ich mir kein Urtheil darüber erlauben, was Eimer an dem durch Conservirung in den genannten Flüssigkeiten fast unkenntlich gewordenen Organe als Pigmentflecke gedeutet haben mag. Trotzdem glaube ich, dass seine Vermuthung, es möchten die von Kölliker [1]) bei *Eschscholtzia cordata* neben der Gehörkapsel erwähnten zwei braunrothen Pigmentflecke, ebenso die von Agassiz [2]) beschriebenen ganglionähnlichen Anschwellungen unbestimmter Natur bei *Pleurobrachia* und *Bolina* mit dem Vorkommen von Augen in Beziehung zu setzen sein, durchaus gerechtfertigt ist. Bei der jugendlichen *Eschscholtzia* liegen jene vier (nicht zwei) rosenrothe Pigmentflecke über vier auch noch bei dem erwachsenen Thier ziemlich deutlich hervortretenden Zellgruppen, welche gerade jene oben erwähnten lichtbrechenden, mit Carmin sich nicht färbenden Körper bergen. Obwohl auch über den gesammten Körper der *Eschscholtzia* Gruppen von rosenroth pigmentirten Ektodermzellen zerstreut sind und ich dadurch anfänglich der Ansicht war, dass auch die innerhalb der Glocke liegenden vier Pigmentflecke mit einer specifischen Sinneswahrnehmung nichts gemein hätten, so überzeugte mich der Befund bei Embryonen, welche im Begriff stehen die Eihülle zu verlassen, dass hier ein sehr primitives Organ für Lichtperception vorliegt. Dieselben Zellgruppen, welche die glänzenden Körner bergen, scheiden nämlich auf ihren Kuppen das Pigment ab, noch ehe überhaupt an anderen Körpertheilen ein solches auftritt. Im spätern

[1]) Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. IV. pag. 316.

[2]) L. Agassiz, l. c. pl. 5. Fig. 9 und 10.

Alter verwischt sich etwas das Verhalten der lichtbrechenden Körper zum Pigment, indem letzteres reichlich abgesondert wird und in zwei Gruppen verschmolzen das untere Drittel der Glocke einnimmt. Bemerkenswerth ist es nun, dass überhaupt die cydippenförmigen Jugendformen der gelappten Ctenophoren und des *Cestum*, auch die jugendliche *Beroë*, eine sehr distinkte Gruppirung der lichtbrechenden Körper in vier rundliche Haufen aufweisen, indess im späteren Leben auch diese letzte Andeutung an die ehemalige Funktion schwindet und sie sich, wie erwähnt, meist im Bogen gegen die Mitte des Sinneskörpers ausziehen.

## V. Entwicklung der Muskulatur bei den Rippenquallen.

Wurde im Vorhergehenden durch die Kritik nur der hauptsächlichsten Resultate von Eimer's Untersuchung mehrfach darauf hingewiesen, dass einerseits eine scharfe Trennung des Gallertgewebes in Bindegewebs-, Muskel- und Nervenfasern nicht möglich ist, dass andererseits die Deutung gewisser Fasern und zelliger Elemente als nervöser Apparate zum Mindesten nicht fest begründet, ja sogar durch ihr Verhalten zum Sinneskörper in Frage gestellt ist, so wird es geboten sein, zu untersuchen, ob nicht die Anschauungen Eimer's einer Auffassung weichen können, welche die wunderbare Complicität des Secretgewebes von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus betrachtend nachzuweisen sucht, dass nur Entwicklungsstufen und verschiedenartige Ausbildungsweisen einer einzigen Gewebeform vorliegen.

Den Ausgangspunkt meiner jetzigen Darlegung bildet die bekannte Beobachtung Kowalewsky's, dass in die helle Secretschichte sich verästelnde Zellen einwandern.

Es mag nun zunächst dahingestellt bleiben, ob diese Zellen wirklich einwandern oder nur passiv nach Art der Osteoblasten durch das fortwährend abgesonderte Secret eingeschlossen werden und in die Mitte zu liegen kommen. Jedenfalls ist es weder Kowalesky noch mir gelungen ein actives Wandern wahrzunehmen, obwohl bei der Leichtigkeit, mit welcher die Zellen die feinsten Ausläufer treiben, ein actives Wandern in das Secret mir nicht unwahrscheinlich dünkt.

Um zu entscheiden, ob vielleicht jede beliebige Hautzelle einwandern kann oder ob nur bestimmt charakterisirte Elemente dazu befähigt sind, untersuchte ich eingehender das Ektoderm von Embryonen der *Eucharis*, welche gerade die beginnende Mageneinstülpung zeigten. Es fielen mir bald Gruppen von Zellen auf, welche von den übrigen polygonalen Epithelzellen sich durch einen leisen Stich in das Grünliche, namentlich jedoch durch ein stärkeres Lichtbrechungs-

vermögen ziemlich deutlich auszeichneten. Durchschnittlich sind diese Zellen fast um das Doppelte kleiner (im Mittel 0,008 mm) als die übrigen noch polygonalen Ektodermzellen (im Mittel 0,018 mm). Je weiter der Magen sich einzustülpen beginnt, je deutlicher sich die von Kowalewsky und A. Agassiz [1]) als Dottersäcke gedeuteten Bildungen abheben, desto prägnanter treten auch jene Zellgruppen hervor. Durch lebhafte Theilung drängen sie sich eng aneinander, bis kurz nach Abscheiden einer noch dünnen und klaren Secretlage einige zur Hälfte in dieselbe hineinragen, mit der anderen noch im Ektoderm stecken und schliesslich ganz aus dem Verbande der übrigen in das Secret rücken. So findet man denn immer unter jenen Gruppen von stärker lichtbrechenden Zellen die ersten eingewanderten und je tiefer liegenden, desto reicher sich verästelnden Muskelzellen. Das Aussehen der noch in dem Ektoderm der Embryonen steckenden Muskelzellen erinnerte mich alsbald an ähnliche Zellgruppen, wie ich sie in dem Ektoderm sämmtlicher erwachsener Ctenophoren, besonders reichlich in der Umgebung des Sinnespoles und des Mundrandes aufgefunden hatte, ohne über ihre Bedeutung in das Reine gekommen zu sein. Eine erneute Prüfung ergab, dass diese Zellen an Grösse und Structur genau den embryonalen Muskelzellen gleichen, dass auch bei dem erwachsenen Thiere die ersten eingewanderten Zellen stets unter diesen bald in grösseren, bald in kleineren Gruppen oder Reihen zusammenliegenden, oft bereits mit der einen Hälfte eingewanderten Muskelzellen zu finden waren. Ein besonders geeignetes Object bieten wegen ihrer Durchsichtigkeit die Mundränder von *Eucharis*, zumal auch nach dem Aussetzen in Osmiumdämpfe die betreffenden Zellgruppen durchaus ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen beibehalten. Die Zellen messen hier, ehe sie sich zu verästeln beginnen, 0,008—0,015 mm. Ihre ein glänzendes Kernkörperchen bergenden Kerne (0,005 mm) sind um das Doppelte kleiner als die übrigen Ektodermzellen (0,01 mm).

Es kann nicht Wunder nehmen, dass auch im späteren Leben dieselben Processe, wenn auch nicht mit der gleichen Intensität wie in der embryonalen Periode, sich abspielen, da einerseits ein Analogon bereits bei der Otolithenbildung erwähnt wurde, andererseits die Thatsache, dass die Gallerte alter Thiere ausserordentlich reich mit Gewebselementen durchsetzt ist, auf eine ständige Neubildung hinweist. Es ist mir durchaus nicht unwahrscheinlich, dass man unter den Ctenophoren vielleicht ebenso riesige Formen entdecken wird, wie sie ab und zu z. B. unter den Cephalopoden beobachtet werden.

Halten wir uns an ein concretes Beispiel, so erreicht die geschlechtsreife *Eucharis multi-*

[1]) A. Agassiz, Embryology of the Ctenophorae in Mem. of the Am. Acad. of Arts and Sciences. Vol. X. pag. 368.

*cornis* nach den Angaben Will's in Triest eine durchschnittliche Grösse von etwa 7—9 cm. In Neapel beobachtete ich häufig Exemplare von doppelter, fast dreifacher Grösse. Eine der grössten maass 25 cm, doch gewahrte ich vom Boote aus bisweilen noch grössere, ohne dass es gelungen wäre sie unverletzt zu schöpfen. Allein auch diese werden nach den Angaben Milne Edwards[1]) wiederum beinahe um das Dreifache von den bei Palermo beobachteten Exemplaren, die offenbar in gegen starken Wellenschlag und Siroccostürme geschützten Buchten leben, übertroffen.

Bedenkt man, dass, wie aus der um ein Drittel verkleinerten Abbildung hervorgeht, ein Exemplar mit abgerissenen Lappen vorliegt, (M. Edwards hat mit Unrecht, im Glauben ein unverletztes Thier vor sich zu haben, eine neue Species: *Eucharis Palermitana* gebildet) so hat das ganze Thier eine Höhe von fast $^3/_4$—1 Meter. Das ist schon eine respectable Grösse für die zarteste aller Ctenophoren, gewiss auch aller pelagischen Formen. Die Vermuthung liegt nahe, dass unter günstigen Verhältnissen bei den übrigen resistenteren Arten ganz andere Grössenverhältnisse zur Ausbildung gelangen mögen, so lange überhaupt noch das durch Uebersetzen eines Thieres vom Kleinen in das Grosse entstehende Missverhältniss zwischen Fläche und Masse durch Oberflächenvergrösserung (Lappenbildung) ausgeglichen werden kann und mit dem gesteigerten Nahrungsbedürfniss eine Einbusse an Gewandtheit der Bewegung nicht eintritt.

Vergleicht man ferner die verschieden grossen Exemplare der *Eucharis*, so findet man, dass die um den Sinneskörper gelegenen Partien am regsten wachsen, so dass derselbe bei grossen Exemplaren in das oberste Drittel des Körpers zu liegen kommt. Es ist nun bemerkenswerth, dass gerade an den am regsten sich vergrössernden Partien des Körpers auch die Gruppen der einwandernden Muskelzellen am reichlichsten sich vorfinden. Ihre relative Häufigkeit an den einzelnen Körpertheilen gibt demnach einen Maassstab zur Beurtheilung der Grössenzunahme der betreffenden Regionen.

Sind die Muskelzellen eingewandert, so theilt sich ihr Kern; die beiden neuen Kerne rücken auseinander und der dazwischen liegende Theil der Zelle beginnt sich zu einer Faser auszuziehen. Solche Muskeln findet man häufig an Stellen, wo sie in ihrer weiteren Ausbildung local beschränkt sind. Sie heften sich namentlich bei allen Ctenophoren zwischen den peripherischen Gefässen und der Haut an, durchsetzen in regelmässigen Abständen quer die Gallerte

---

[1]) M. Edwards, Sur l'appareil gastro-vasculaire etc. Ann. d. sc. nat. IV. Ser. T. VII. 1857. Pl. 14. pag. 298.

der Lappen von *Eucharis* und die von der Mundöffnung des *Cestum* ausgehenden, längs des ganzen Randes eine Rinne bildenden Falten.

Bei ausgewachsenen Thieren spannen sie sich sogar bisweilen zwischen dem Sinneskörper und der Gabeltheilung des Trichtergefässes aus. Als ich zum ersten Male diese Beobachtung machte, glaubte ich von dem Sinneskörper ausstrahlende Fasern gefunden zu haben. Ein genaueres Nachforschen ergab jedoch, dass sie in keinem Zusammenhang mit letzterem stehen. Sie fehlen oft bei gleichgrossen Exemplaren derselben Art, werden bei jüngeren Thieren meist ganz vermisst und sind, wenn vorhanden, in nichts von den übrigen zwischen den Gefässen und der Haut entwickelten Muskelfasern zu unterscheiden.

In der Spitze der Tastpapillen von *Eucharis* und *Cestum* lassen sie sich leicht beobachten. Durch ihre Contractionen und eigene Art der Festheftung vermögen sie jene Papillen mit den sonderbaren auf der Spitze sitzenden Tastzellen und Tasthaaren vorzuschnellen. Für die Art, wie sich die Muskelfasern weiter ausbilden, sind wiederum die Papillen an denjenigen Stellen, wo sie mit allmälig verbreiterter Basis in die Körpermasse übergehen, sehr lehrreich. Proportional mit dem grösseren disponiblen Raume beginnt auch die Faser sich weiter zu verästeln, indem die beiden Kerne sich wiederum theilen und auseinanderrücken. Dadurch dass nun die Kerntheilung und das damit verbundene Auseinanderziehen der Fasern immer weiter fortschreitet, bis endlich an den Uebergangsstellen in die Körpermasse die Fasern sich dem Zuge der übrigen anschliessen, wird jenes zierlich verästelte muskulöse Flechtwerk der Papillen gebildet.

Je mehr Raum der eingewanderten Muskelzelle geboten ist, desto länger und feiner zieht sie sich aus, so dass bei den Larven das gesammte Gallertgewebe, wie es sich zwischen dem Magen und der Oberfläche und zwischen den einzelnen Gefässen in hier nicht näher zu schildernder Anordnung ausbildet, aus sehr feinen, in der Nähe ihres Ansatzes verästelten, contractilen Fasern besteht. Da die Kerne der Fasern von derselben Grösse wie diejenigen der eingewanderten Zellen sind, so erklärt sich bei der Feinheit des Fadens, dass sie durchweg wandständig liegen, umgeben von einem körnigen Plasma. Die Beobachtung sich contrahirender Fasern lehrt, dass nur die stärker lichtbrechende Substanz contractil ist und dass das den Kern umgebende Plasma bei der Contraction keine Gestaltveränderungen kundgibt. Während in der frühesten Jugend alle Fasern des Gallertgewebes von gleicher Dicke sind, so ändert sich das Verhältniss mit dem Wachsthum des Thieres. Manche Muskeln werden kräftiger; ihre wandständigen Kerne werden mit dem körnigen Plasma mehr und mehr von der contractilen Substanz umgeben und lassen dadurch die Faser spindelförmig aufgetrieben erscheinen, bis sie

schliesslich vollständig in die Mitte des Fadens gelangen. Das körnige Plasma differenzirt sich zu der Markschicht, die contractile lichtbrechende Substanz zu der Rindenschicht. Die anfänglich kugligen Kerne werden oval und theilen sich innerhalb der Markschicht noch reg weiter. Gerade bei Beroë lassen sich alle möglichen Uebergangsstufen von den fast unmessbar feinen Fäden mit ihren runden wandständigen Kernen bis zu den 0,07 mm breiten Fasern mit lang elliptischen Kernen auffinden.

Indem nun bei der Theilung der Fasern oft ein Fortsatz sich stark verdickt, ein anderer dagegen seine ursprüngliche Feinheit beibehält, gewährt es bisweilen den Anschein, als ob eine secundäre Verbindung zweier Fasern stattgefunden habe. Wenn ich auch das Secretgewebe vorzugsweise auf unvollkommene Theilung der eingewanderten Muskelzellen und auf ungleiche Ausbildung der einzelnen Fasern zurückführen möchte, wie man solche in der That bei Jugendformen beobachten kann, so findet man, dass die immer neu einwandernden Muskelzellen erwachsener Thiere vielfach mit ihren Ausläufern sich an stärkere Muskelfasern anheften und von letzteren, gewissermaassen dem Baugerüste aus, sich weiter zu verzweigen beginnen.

Eine Verschmelzung von Muskelzellen habe ich jedoch deutlich bei der Ausbildung jener kräftigen, unter dem Ektoderm hinziehenden, unverästelten Muskeln wahrgenommen. Am besten gelingt es bei den Larven des *Cestum*, sobald sie sich abzuplatten beginnen, jenen Process zu verfolgen. Auch hier liegen die Kerne der zu einer Faser zusammentretenden Zellen zuerst wandständig, bis sie ziemlich schnell in das Innere gelangen.

Während ich in diesen kurzen Ausführungen hauptsächlich nur die Principien zur Deutung der bei dem ausgebildeten Thiere vorliegenden Verhältnisse auseinandersetzte und späterhin ausführlich durch Schilderung des Entwicklungsmodus der Muskulatur vom embryonalen Leben an die mannigfachen Complicationen auf jene Anschauungen zurückführen werde, so mag dies doch in der hier vorliegenden Frage für eine Beurtheilung der Deutungen Eimer's genügen.

Um meine Ergebnisse den letzteren kurz gegenüberzustellen, so lauten diese folgendermaassen: Das gesammte Gallertgewebe der Ctenophoren ist contractil; das von Eimer geschilderte Nervensystem, sowie die Neuromuskelfasern existiren nicht als solche; die an Ganglienzellen und Nerven reiche »*Nervea*« wird gebildet durch die eingewanderten Muskelzellen und durch die in der Nähe ihrer Ansatzfläche sich verästelnde Muskulatur; die zu acht Zügen vereinigten Nervenfasern sind ebensoviele in der Nähe des Sinneskörpers sich vereinigende deutlich contractile Fasern; ein Eintreten der »Primitivfibrillen« in Kern und Kernkörperchen polygonaler Ektodermzellen ist umsoweniger zu beobachten, als *Beroë* ein solches Ektoderm überhaupt nicht besitzt.

Entgegen der Angabe, dass bei *Beroë* ein Centralnervensystem noch nicht körperlich differenzirt sei, finde ich ein bei sämmtlichen Ctenophoren sehr übereinstimmend gebautes Centralnervensystem. Dasselbe zeigt bei einigen Arten rudimentäre Augen und gibt acht in ihrem Verlaufe zu den Basalpolstern der Schwimmplättchen entschwellenden Nerven den Ursprung. Durch das Spiel der vier an die Otolithen anschlagenden Federn regulirt es vermittelst des den Nerven aufsitzenden aus Cilien gebildeten Leitungsapparates die Ortsbewegung der Ctenophoren. Unter den acht Nerven streichen acht Züge feiner, von Eimer als Nerven gedeuteter, Muskelfasern, welche durch ihre (am besten bei *Eucharis* wahrnehmbare) Contractionen zur Bildung einer Rinne beitragen, in welche die »Radiärrinnen« bei Insulten zu liegen kommen.

Es mag gestattet sein einige dieser Ergebnisse näher zu begründen und die Einzelbeobachtungen dem Rahmen allgemeiner Anschauungen einzufügen, zumal man nur hierdurch auf den Weg der Vermittlung zwischen extremen Ansichten geführt wird und den Gang einer späteren Untersuchung in bestimmte Bahnen geleitet sieht.

Dass das Gallertgewebe in seiner Totalität contractil ist, ergab sich sowohl aus der Entwicklungsgeschichte und der daraus resultirenden Unmöglichkeit, auch nur einen haltbaren Unterschied zwischen anderen in der Gallerte statuirten Geweben zu erkennen, als auch durch directe Beobachtung. Es fällt zwar nicht leicht, sich an jedem beliebigen Stück ausgeschnittener Gallerte von der Contractilität der feineren Fasern zu überzeugen, da die meist gleichzeitigen Contractionen stärkerer Muskeln störend einwirken, allein man braucht nur die Larven in toto zu beobachten, um sich die Contractilität der feineren Fasern vor Augen zu führen. Eimer müsste das Gewebe der Larven für durchweg nervös erklären, wenn er seine für Beroë angegebenen Charakteristika auch auf die übrigen Ctenophoren übertragen wollte.

Die Contractionen der eingewanderten Muskelkörperchen gewahrt man leicht sowohl an den Spitzen der Tastpapillen von *Eucharis* und *Cestum*, als auch bei Embryonen kurz nach Abscheiden der Secretschichte. Bereits vor der Einwanderung beweisen schwache Contractionen des Mundrandes, dass die embryonalen, in oben angedeuteter Weise im Ektoderm steckenden Zellgruppen contractil sind.

Ein Einwandern der Muskelzellen konnte ich auch von dem Magen aus beobachten. Bei dem erwachsenen Thiere gelang es mir jedoch nicht mit befriedigender Klarheit die Gruppen einwandernder Zellen in dem Entoderm aufzufinden. Ein Einwandern der Zellen von den irrthümlich durch Kowalewsky und A. Agassiz als Dottersäcke bezeichneten Bildungen, welche sich von den bei den ersten Furchungsprocessen abtheilenden grossen Zellen herleiten und späterhin durch Entstehen einer Spalte den Trichter und die davon ausgehenden Gefässe bilden, war nicht zu beobachten.

Eimer hat nirgends beachtet, dass die tieferliegenden Schichten der Gallerte alle Uebergänge der eingewanderten Muskelzellen in Muskelfasern aufweisen, ebensowenig, dass eine *Nervea* sich auch an dem Magen vorfindet. Dass dieselbe am Sinnespole besonders reichlich entwickelt ist, findet seine Erklärung darin, dass dort ein reges Wachsthum sich geltend macht. Auch gegen den Mundrand hin nimmt bei Beroë die Zahl der Muskelzellen zu.

## VI. Das Neuromuskelgewebe und die Muskelirritabilität.

Die Beobachtung, dass die Muskeln an der Grenze der Nervea plötzlich Function und Structur ändern und in sogenannte Nervenfibrillen aufgelöst gegen das Ektoderm verlaufen und selbst in die Kerne der Ektodermzellen eintreten sollen, hat Eimer veranlasst die Muskeln als »Neuromuskelfasern« zu deuten und diesem Befunde eine tiefere phylogenetische Bedeutung beizulegen. Anknüpfend an die oben angezogenen Beobachtungen Kleinenberg's glaubt Eimer nachweisen zu können, dass dem Neuromuskelsystem überhaupt eine grössere Verbreitung unter den Cölenteraten zukomme. Die wichtigsten greifbaren Zustände in der stufenweisen Ausbildung des Neuromuskelsystemes liegen nach ihm in *Hydra* und *Beroë* vor. (p. 76). Soweit ich seine etwas dunkel gehaltenen Auseinandersetzungen verstehe, so neigt er sich einer Auffassung zu, welche Häckel in präciser Form in seiner Gastraea-Theorie folgendermaassen entwickelte: (p. 41)

»In dritter Reihe bildeten sich gleichzeitig Nervensystem und Muskelsystem aus.

Die schönen Untersuchungen Kleinenberg's über die Ontogenese der *Hydra* haben uns über die gleichzeitige Entstehung dieser beiden Organsysteme belehrt, die in der innigsten Wechselwirkung sich befinden. Das höchst interessante Neuromuskelsystem der *Hydra* führt sie uns unmittelbar in »statu nascendi« vor Augen. Die aus dem Exoderm der *Hydra* entwickelte Neuromuskelzelle zeigt uns die Functionen beider noch in einem einzigen Individuum erster Ordnung vereinigt. Erst mit deren Trennung, mit der Arbeitstheilung derselben in Nervenzellen und Muskelzellen treten die beiden Organsysteme sich selbständig gegenüber. Wirkliche Muskeln im strengsten Sinne des Begriffes gibt es daher erst bei denjenigen Thieren, wo es auch wirkliche Nerven gibt und umgekehrt.«

In diesem Sinne hat Ed. van Beneden [1]) zu deuten versucht, dass bei *Hydractinia* ein zweiter der Muskelfaser anliegender Kern gefunden wird. »*La cellule neuromusculaire*

[1]) E. v. Beneden, De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Brux. 1874. Taf. II. Fig. 5. pag. 24.

*s'est divisée en cellule neuroépithéliale, en fibre nerveuse et en fibre musculaire (cellule musculaire).«*

Eine noch weiter gehende Differenzirung des Neuromuskelsystems liegt nun nach Eimer in dem Gewebe der *Beroë* und, wie er neuerdings nachzuweisen sucht, bei allen Akalephen, wahrscheinlich überhaupt bei den Cölenteraten vor.

Wie die Neuromuskelfaser der Beroë aus der Neuromuskelzelle der *Hydra* phylogenetisch entstanden zu denken ist, hat auch Huxley [1]) in der neuesten Zeit erörtert. Im Gegensatz zu Kleinenberg's Auffassung schreibt er den Fasern der Neuromuskelzellen nur eine leitende Function zu und stellt sich vor, dass das von Eimer für *Beroë* geschilderte Verhalten darauf zurückzuführen sei, dass jene Fasern durch Entwicklung eines mächtigen Mesoderms sich trennten und verlängerten.

Dass überhaupt der Begriff einer Neuromuskelzelle aufgestellt werden konnte, der ja die Auffassung involvirt, dass die charakteristischen Elemente für das Nervensystem höherer Thiere: Ganglienzellen und Fasern, bei den niedersten Organismen in dieser histiologischen Differenzirung noch nicht zu erkennen sind, hängt innig mit den Anschauungen zusammen, die sich allmälig in der neuesten Zeit über den functionellen Werth des äusseren Keimblattes bei Larven und tiefstehenden Metazoen entwickelten. Während die Entdeckung, dass das Medullarrohr der Wirbelthiere aus dem Hornblatt entstehe und sich von demselben abschnüre, anfänglich Staunen und Zweifel erregte, so scheint sie uns leicht begreiflich, seitdem es sich herausstellte, dass durch die gesammte Thierreihe hindurch mit seltener Constanz die Differenzirung eines Nervensystems an dasjenige Blatt anknüpft, welches durch einen von aussen kommenden Eindruck unmittelbar betroffen wird.

Da nun einerseits Larven von mit nervösen Apparaten ausgestatteten Thieren zu einer Zeit in das freie Leben treten, wo das Nervensystem überhaupt noch nicht angelegt ist, da andererseits bei den niederen Cölenteraten keine Spur von einem gesonderten Nervensystem wahrzunehmen ist, trotzdem in beiden Fällen die Functionen des Empfindens und Wollens sich unverkennbar abspielen, so werden wir zu der Annahme gedrängt, dass das Ektoderm als Nervensystem fungire. Bildet doch das Sinnesepithel niederer Thiere vielfach so unverkennbar nur eine leichte Modification der äusseren Epithellage; erweist sich letztere doch noch bei höheren Thieren als Träger der Tastempfindung und fehlt ihr die Fähigkeit, Reize weiter zu leiten, selbst nicht bei Thieren, welche Nerven differenzirten, wie ich am Schlusse dieser Mittheilungen nachzuweisen gedenke!

---

[1]) T. Huxley, A manual of the anatomy of invertebrated animals. London 1877. pag. 63.

Als nun Kleinenberg entdeckte, dass die von ihm als Ektodermzellen gedeuteten, das Nervensystem darstellenden Zellkörper der *Hydra* an ihren Enden in contractile Fortsätze auslaufen, so schien ein für unabweisbar gehaltenes physiologisches Postulat eine anschauliche Illustration in dem Verhalten dieser Neuromuskelzellen zu finden.

So befriedigend und anziehend es auf den ersten Blick erscheinen muss, die innigen Wechselbeziehungen zwischen Nerv und Muskel phylogenetisch aus der Arbeitstheilung einer einzigen »Neuromuskelzelle« herzuleiten und die Muskeln als die contractilen Endausbreitungen der Nerven aufzufassen, so muss ich mich doch entschieden gegen diese Auffassung aussprechen.

Seit Albrecht v. Haller die Lehre von der Irritabilität des Muskels aufstellte, hat die Idee des grossen Mannes in der Neuzeit bei Histiologen und Physiologen fast allgemeinen Anklang gefunden. Gewiss ist es das Zeichen eines genialen Kopfes, mit unzulänglichen Hülfsmitteln, mit unzureichender Einsicht, ja sogar durch unrichtige Beobachtungen doch zu allgemeinen Wahrheiten und fruchtbringenden Hypothesen durchzudringen. So wurden auch bald alle seine Beweise für die Irritabilität für unzulänglich erkannt, allein jene Idee erwies sich als lebensfähig und rief eine Reihe scharfsinniger Untersuchungen hervor.

Den hauptsächlichsten Anstoss erhielten dieselben durch die Versuche Claude Bernard's [1]) mit dem amerikanischen Pfeilgift. Die merkwürdige Thatsache, dass die Muskeln auf einen Reiz sich contrahirten, obwohl die Nerven durch das Curare gelähmt waren, benutzten Bernard und Pelouze um die Muskelirritabilität mit besseren Gründen als Haller zu stützen. Wenn auch Bernard's Schlüsse theilweise übereilt waren, so bemühten sich doch während einer langen daran anschliessenden Polemik Kölliker, [2]) Wundt, [3]) Kühne, [4]) Krause und Andere theils auf directem, theils auf indirectem Wege die Irritabilitätslehre zu verfechten.

So schlagend und überraschend manche der Versuche scheinen, so muss man doch gestehen, dass ein ungetrübter directer Beweis noch nicht geführt worden ist, auch nicht eher geführt werden wird, als bis die Frage nach der motorischen Nervenendigung bei den bis jetzt untersuchten Wirbelthieren und Wirbellosen nicht mehr mit so widersprechenden Angaben zu kämpfen hat. Trotzdem wird auch der scrupulöseste Zweifler sich nicht verhehlen können, dass bei den guten Gründen, die man für eine Muskelirritabilität vorbrachte, der ungetrübte

[1]) Comptes rend. 1850. T. XXXI. pag. 533—537

[2]) Kölliker, Phys. Unters. über d. Wirkung einiger Gifte. Verh. d. Würzb. phys. Gesellsch. vom 29. März und 12. April 1856 u. Zeitschr. f. wiss Zool. Bd IX. pag. 434

[3]) Wundt, Die Lehre von der Muskelbewegung. 1858. pag. 154—166.

[4]) Kühne, Arch. f. Anat. u. Physiologie 1860. p. 477.

directe Beweis an geeigneten Objecten — gewiss zunächst an wirbellosen Thieren — in aller Strenge geliefert werden wird.

Wenn also in der Physiologie die Annahme immer allgemeineren Anklang findet, dass der Muskel sich ohne vermittelnden Einfluss motorischer Nerven verkürzen kann, dass er mithin aus eigener Initiative die in ihm angehäufte Spannkraft in lebendige Kraft umzusetzen vermag — dann ist es kein nothwendiges Postulat unseres Denkens, dass Nerv und Muskel sich phylogenetisch als untrennbare morphologische Einheit aus einer einzigen »Neuromuskelzelle« differenzirten. Können wir uns dann nicht Thiere denken, welche eine ausgebildete Muskulatur besitzen, ohne die Spur eines Nervensystems aufzuweisen, oder solche, die ein Nervensystem differenzirten, ohne über contractile Elemente zu disponiren, oder endlich solche, welche neben einer wohl ausgebildeten Muskulatur ein Nervensystem entwickeln, ohne dass beide Systeme in irgend eine Beziehung zu einander treten? Wenn man auch entgegnete, dass immerhin die Muskelirritabilität bis jetzt nur eine Hypothese ist, welche zwar besser begründet scheint, als die Hypothese, dass die Muskelthätigkeit nur eine Folge der nervösen Erregung sein kann, so scheinen mir doch Thatsachen vorzuliegen, welche mit den phylogenetischen Erörterungen Häckel's u. A. nicht in Einklang zu bringen sind.

Ein Jeder weiss aus eigener Erfahrung, dass ein energischer Willensimpuls den ermüdeten und erschlafften Körper zu ausgiebigen Kraftleistungen befähigt, dass er aber auch die reflectorischen Bewegungen zu hemmen vermag. Letztere Fähigkeit scheint ausser den Grosshirnhemisphären in hervorragendem Grade den Sehhügeln und Corpora quadrigemina eigen zu sein. Verletzungen derselben vermehren auf den leisesten Reiz hin beträchtlich den Trieb zu Bewegungen. Liegen somit Hemmungscentren im Gehirn der Wirbelthiere vor, so scheint auch die Thatsache nicht mehr so wunderbar, dass Hemmungsnerven sich differenzirten. Seit E. Weber entdeckte, dass nach Reizung des Vagus die Herzbewegung sistirt, ist durch eine lange Controverse seine Entdeckung in allen Punkten bestätigt worden und durch neue Thatsachen ist die Lehre fest begründet, dass Nerven existiren, welche die Spannkräfte des Muskels erregen, jedoch deren Umsetzung in lebendige Kraft hemmen. Es scheint sich sogar die Ueberzeugung Bahn zu brechen, dass überhaupt dem motorischen Nervensysteme ein antagonistisches Hemmungsnervensystem gegenüberstehe.

Wie das Curare die motorischen Nerven afficirt, so lähmt offenbar das Strychnin das Hemmungsnervensystem und erregt dadurch in so hohem Grade den Reflexmechanismus.

Stellen wir uns nun auf den Boden der Descendenzlehre und fragen, wie der Zusammenhang zwischen Hemmungsnerv und Muskel entstanden zu denken ist, so scheint mir eine Neuro-

muskelzelle, welche mit dem protoplasmatischen nach aussen gewendeten Fortsatz die Contractionen hemmende Reize auf die contractile Faser leitet, ein absurdum zu sein. Da gerade die Existenz von Hemmungsnerven diejenige eines irritabelen Muskels voraussetzt, so werden wir zu der Annahme gedrängt, dass erst secundär das Nervensystem mit dem Muskel in Verbindung trat, dass seine motorischen und hemmenden Qualitäten erst erworben wurden, nachdem die Sinnesorgane aus dem gleichsam neutralen Bildungsmateriale des Gemeingefühls [1]) in ihren specifischen Energieen sich abgespalten hatten und das Bedürfniss entstand die Perceptionen in zweckmässiger Weise dem Gesammtorganismus zu Gute kommen zu lassen.

Allerdings weist uns die Annahme einer secundären Verbindung des Nervenmuskelsystems immer wieder auf die Irritabilitätslehre hin.

Dass in der That die Muskelirritabilität sich an einer ganzen Thiergruppe demonstriren lässt, dass die Rippenquallen neben einem ausgebildeten Nervensystem eine wohlentwickelte Muskulatur differenziren, ohne dass beide Systeme zu gemeinsamer Action zusammentreten, war der eigentlich Zweck meiner Mittheilungen.

Man könnte zwar einwenden, dass bei den Ctenophoren ein von aussen kommender Reiz immer zuerst das Ektoderm treffe und dass die Ektodermzellen erst die Contractionen auslösen. Allein abgesehen davon, dass auch nach sorgfältigem Wegschneiden jeglicher Epithellage die Gallertmuskulatur sich contrahirt, so beweisen auch die Zusammenziehungen der Muskelzellen, so lange sie noch in dem Ektoderm stecken, also einem von aussen kommenden Reiz direct zugänglich sind, dass eine Vermittelung anderer Gewebselemente zur Auslösung von Contractionen nicht nöthig ist.

Noch auffälliger tritt letzteres Verhalten bei den Hydroiden, speciell bei *Hydra* hervor.

Während bei den Ctenophoren die Muskelzellen an Zahl und Grösse gegen die übrigen Ektodermzellen zurücktreten, so bilden sie sich in dem Ektoderm der *Hydra* mächtiger aus. Eine intermediäre Gallertlage fehlt oder ist nur schwach als Stützlamelle entwickelt und damit kommt ein mit zelligen und fasrigen Elementen ausgestattetes Mesoderm nicht zur Ausbildung. Die Muskelzellen verweilen zeitlebens im Ektoderm und zeigen meist ein Verhalten fixirt, das die Ctenophorenmuskeln kurz nach ihrer Einwanderung durchlaufen. Der protoplasmatische Theil der Muskelzelle, welcher dem wandständigen Kern mit umgebendem Plasma an jungen Ctenophorenmuskeln, also auch der späteren Markschichte homolog ist, tritt frei zu Tage und wird von einem Reiz unmittelbar getroffen. Er selbst verhält sich jedoch anscheinend passiv

[1]) J. Ranke, Beiträge z. Lehre v. d. Uebergangssinnesorganen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXV. pag. 160.

und contrahirt sich ebensowenig, als an den Fasern der Ctenophoren bei der Contraction eine Gestaltveränderung an dem körnigen den Kern umgebenden Plasma bemerkbar ist.

Allerdings hätten wir nach der Darstellung Kleinenberg's das äussere Blatt der *Hydra* als Mesoderm aufzufassen, da ja das Ektoderm als Keimschale abgeworfen wird. Es scheinen mir jedoch dieser Auffassung manche Bedenken entgegenzustehen. Abgesehen davon, dass wir dann im Mesoderm Nesselkapseln anträfen, die bei Cölenteraten nur im Ektoderm und Entoderm beobachtet sind, und dass ein Vergleich mit den übrigen Hydroidpolypen, welche keine Keimschale bilden und doch denselben histiologischen Bau der beiden Keimblätter erkennen lassen, nicht durchzuführen wäre, so scheint es mir auch a priori nach chemischen Principien unwahrscheinlich, dass eine totale Umwandlung der ganzen äusseren einschichtigen Zelllage in Chitinsubstanz (pag. 72) stattfinde. Dies wäre nur dann denkbar, wenn Chitin und die Albuminate somere Verbindungen repräsentirten, was bekanntlich nicht der Fall ist.

Mag man jedoch verschiedener Ansicht über die Deutung der äusseren Zelllage bei *Hydra* sein, so sehe ich in beiden Fällen in der »Neuromuskelzelle« das Prototyp einer irritabeln Muskelzelle; es bildet nicht der nach aussen gelegene Zellkörper morphologisch das motorische Nervenelement für seine Muskelfasern; es hat sich nicht, wie Häckel, Gegenbaur,[1]) Ed. v. Beneden, Eimer und Huxley auszuführen versuchen, das Nervenmuskelsystem durch feinere Differenzirung aus der einen Nervenmuskelzelle entwickelt.

Für die hier nur kurz angedeutete Anschauung scheinen mir die Thatsachen der Ontogenese eher zu sprechen, als dafür, dass die Muskeln als die contractilen Endausbreitungen der Nerven aufzufassen sind.

Noch keinem Forscher ist es gelungen nachzuweisen, dass die Mesodermzellen durch unvollkommene Theilung der Ektodermzellen ihren Ursprung nahmen; dass ein Verbindungsfaden erhalten blieb, der sich späterhin als nervöser Leitungsapparat documentirte. Meist grenzt sich das Ektoderm scharf gegen das Mesoderm ab und es scheinen sogar neuere sorgfältige Untersuchungen[2]) darauf hinzuweisen, dass wenigstens bei einem Theil der Wirbellosen das Mesoderm seinen Ursprung den sich reichlich nährenden und rege theilenden Entodermzellen verdankt.

---

[1]) Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anat. 1878. pag. 31.

[2]) C. Rabl, Ueber die Entwicklungsgesch. d. Malermuschel. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1876.

H. Reichenbach, Die Embryonalanlage und erste Entwicklung d. Flusskrebses. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX. pag. 148 u. 164. S. ebenda die Angaben früherer Beobachter über Abstammung des Mesoderms vom Entoderm.

Weiterhin durchlaufen die Embryonen das Stadium, in welchem die Ctenophoren zeitlebens verharren. Die Muskulatur gibt sich in ihrer ersten Anlage kund, das Nervensystem tritt in seiner Gliederung schärfer hervor, allein beide Gewebe sind noch in keinerlei Beziehung zu einander getreten. Das Herz des Hühnchens pulsirt rhythmisch am zweiten Tage, ohne dass das Mikroskop eine Spur von Nervenelementen in ihm nachzuweisen vermag.

Wie sich endlich beide Gewebe aufsuchen und in Contact treten, auf welche Weise jene »wunderbare Kraftmaschine« in den Nerven ihren Werkführer findet — darüber wird die bis jetzt sehr stiefmütterlich behandelte histiologische Durchforschung der Larvenstadien Aufschluss geben.

Eine solche functionelle Abhängigkeit entwickelte sich, nachdem die Muskulatur in den Dienst der Fortbewegung getreten war und das Bedürfniss oder die Möglichkeit gegeben war, äussere die Sinnesorgane treffende Einwirkungen zu zweckentsprechenden Contractionen zu verwerthen.

Man würde jedoch zu weit gehen, wenn man jedesmal da, wo eine Fortbewegung durch Muskelkraft stattfindet, auf einen Connex der contractilen Fasern mit nervösen Leitungsapparaten schliessen wollte. Ich kann mir vorstellen, dass Thiere existiren, bei denen die contractilen Elemente ganz oder zum Theil so angeordnet sind, dass durch eine aus der Irritabilität resultirende Contraction eine Propulsion bewirkt wird.

Erst dann wird man auf eine functionelle Abhängigkeit des Nervenmuskelsystems schliessen dürfen, wenn die Fortbewegung vermittelst Contractionen einer Regulirung unterworfen ist — sobald man mit anderen Worten von einer bestimmbaren, dem Willen unterworfenen Bewegung sprechen kann.

Freilich wird es im gegebenen Falle recht schwer fallen zu entscheiden, ob der Bewegungsact auf die Irritabilität hin erfolgte, ob er auf Reflexbewegungen beruhte oder ob er einem freiwilligen Antriebe entsprang. Wenn wir unter Reflexbewegungen solche verstehen,[1]) bei welchen der auf einen Reiz hin erfolgende Bewegungsact immer dieselbe Form hat; unter freiwilligen solche, welche ohne nachweisbare unmittelbar vorangegangene Veranlassung erfolgen, oder auf einen Reiz keine constante Form des Bewegungsactes aufweisen, sondern letzteren immer einem bestimmten Zweck anpassen, so fällt es nicht leicht bei einer Meduse zu entscheiden, welcher von den drei Categorieen ihr Bewegungsact zuzurechnen ist. In allen Fällen kann bei ihr in Folge der Anordnung der Muskulatur nur derselbe Bewegungsact resultiren

---

[1]) Goltz, Beiträge zur Lehre v. d. Functionen der Nervencentren des Frosches. Berlin. 1869. pag. 91.

und wenn sie anscheinend spontane Bewegungen ausführt, so mag die Ansicht dessen, der den Effect einem Complex von Reflexmechanismen oder der Irritabilität zuschreibt, nicht von vornherein zu verwerfen sein.

Die lebhaften Pumpenbewegungen eines *Rhizostoma*, das sich stundenlang vergeblich abmüht einem Hinderniss aus dem Wege zu gehen, können wir wohl einem Willensacte zuschreiben, welcher in Folge der nicht oder nur unvollkommen dem Thiere eine Drehung gestattenden Organisation, nicht zum Ziele führt; allein mit Sicherheit werden wir erst die geschickten zweckentsprechenden Bewegungen, durch welche eine *Beroë* nicht in ähnliche Situation geräth, auf Rechnung einer Regulirung durch ein Centralnervensystem setzen dürfen.

Eine weitere Verfolgung dieser schwierigen Frage ist hier nicht am Ort, zumal sie schliesslich doch nur die Ueberzeugung aufdrängt, dass die unterscheidenden Merkmale zwischen willkürlicher und reflectirter Bewegung einerseits, zwischen reflectirter und aus der Muskelirritabilität resultirender Bewegung andererseits, wohl in ihrer divergentesten Ausbildung bei den höchsten Organismen prägnant hervortreten, bei niedrig organisirten Wirbellosen jedoch unmerklich in einander überfliessen. Der praktische Werth, wenn ich mich so ausdrücken darf, welchen diese theoretischen Erörterungen bieten, liegt darin, dass wir zu der Einsicht kommen, es brauche die Muskulatur auch im Dienste der Ortsbewegung nicht in allen Fällen einen morphologischen Zusammenhang mit dem Nervensystem aufzuweisen.

## VII. Das Gallertgewebe der Rippenquallen im Vergleich mit dem der Medusen.

Wie eben angedeutet, vermögen die Medusen gewiss in vieler Beziehung Aufschlüsse über die berührten Fragen zu geben, zumal fünf Forscher [1]) zum Theil gleichzeitig sich des interessanten Stoffes bemächtigten und zu erwarten steht, dass im Widerstreite der Meinungen eine Klärung und Annäherung an die Wahrheit erfolgen wird.

Unter ihnen hat sich Claus [2]) in ähnlichem Sinne gegen die Deutung der Neuromuskelzellen ausgesprochen, indess Eimer [3]) findet, dass das Nervensystem der Craspedoten und

---

[1]) Eimer, Ueber künstliche Theilbarkeit von Aurelia aurita etc. Würzburger Verhandlungen N. F. Bd. VI. 1874.

Romanes, On the Locomotor System of Medusae. Philos. Transact. of the Roy. Soc. Vol. 166. 1877.

Oscar und Richard Hertwig, Ueber das Nervensystem und die Sinnesorgane d. Medusen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI. N. F. IV. 3.

[2]) Claus: Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Akalephen. Separatabdruck aus dem XXXVIII. Bande d. k. Akad. d. Wissensch. 1877. pag. 28 u. 29.

[3]) Eimer, Ueber künstl. Theilbarkeit und über das Nervensystem d. Medusen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XV.

Acraspedoten »wie vorausgesetzt, in voller Uebereinstimmung« mit jenem der Ctenophoren (*Beroë*) stehe.

Jede Untersuchung geht planmässig von leitenden Gesichtspunkten aus, wenn sie nicht den Schein eines zusammenhanglosen Haschens nach zufällig Merkwürdigem auf sich laden will. Gewiss ist es darum von Eimer's Standpunkt aus gerechtfertigt, dass er es unternimmt die Gültigkeit seiner Anschauungen an einer verwandten Gruppe zu prüfen. Allgemeine Gesichtspunkte bestimmen den Gang einer Untersuchung, allein sie sind auch vice versa durch die Resultate bestimmbar. Geht man von einer im Princip richtigen Idee aus, so vermag dieselbe in zweifelhaften Fällen auch den richtigen Ausschlag zu geben und den Beobachter auf die wahre Fährte zu leiten. Ob jedoch die Voraussetzungen richtig waren, lehrt erst der Einklang mit den Thatsachen. Ist es darum geboten den Beobachtungen nicht die Zwangsjacke vorgefasster Meinungen anlegen zu wollen, so schadet es auch nicht, wenn von entgegengesetzten Gesichtspunkten aus dasselbe Object in das Auge gefasst wird.

Es sei darum gestattet kurz zu prüfen, ob die Voraussetzung Eimer's, es müsse das Nerven- und Neuromuskelsystem bei den Scheibenquallen in Uebereinstimmung mit jenem der *Beroë* sein, richtig ist.

Vergleicht man zunächst die Muskulatur der Ctenophoren mit derjenigen der Medusen, so zeichnet sich erstere durch wesentliche Eigenthümlichkeiten vor letzterer aus. Die Ctenophoren besitzen durchweg glatte und reich verästelte Fasern. Nur in wenigen Fällen (*Cestum*) lagern sich dieselben zu zusammenhängenden Zügen quer an einander und zeigen dann keine oder nur geringe Verästelungen und Anastomosen. Die Fasern, welche die Gallerte durchsetzen, ziehen durchweg isolirt, wenn auch eine Gemeinsamkeit in dem Streichen berechtigt sie in Gruppen zu theilen. Sucht man zunächst eine Erklärung für die hervorragendste Eigenthümlichkeit der Ctenophorenmuskulatur, nämlich für ihre ganz exquisit-reiche Verästelung, so scheint die Lebensweise Aufschluss zu geben. Ihre Muskeln dienen nicht zur Ortsbewegung. Bei den geringen Anforderungen, welche an ihre Leistungsfähigkeit gestellt werden, vergrössern sie durch reiche Verästelung ihre Fläche, verringern jedoch dadurch ihren Querschnitt, folglich ihre Kraft. Sie gewinnen durch das Ausstrahlen in Fasern eine breitere Ansatzfläche, und damit sind die Ctenophoren in die Lage versetzt, mit wenig Muskeln ein gegebenes Terrain zu beherrschen. Allein umgekehrt proportional zu der vergrösserten Ansatzfläche verhält sich der auf jeden Punkt derselben ausgeübte Zug. Immerhin reicht derselbe aus, um den gewünschten Effect (Krümmungen des Körpers, Einziehen der Ruderreihen in eine Rinne) hervorzubringen. Wo jedoch die Ansprüche an die Leistungsfähigkeit höher gestellt sind, da treten, wie in den

Lappen der *Eucharis* oder in der ganzen Länge des *Cestum*, jene starken unverästelten Fasern auf.

Es ist interessant durch die Thierreihe hindurch zu verfolgen, wie einerseits bei den mittelst Cilien oder Ruderplättchen (Gephyreen) sich bewegenden Larven eine verästelte Muskulatur auftritt, wie andererseits bei ausgebildeten Thieren mit den geringeren Ansprüchen an Leistungsfähigkeit die Tendenz zur Verästelung zunimmt.

So sind der Magen, der Darm, die Ovarien und das Herz der Arthropoden von prächtig verästelten quergestreiften Muskeln umsponnen.

Vergebens wird man jedoch die verästelten Fasern da suchen, wo erhebliche Kraftleistungen zu vollbringen sind. Es überrascht, dass unter den Ctenophoren gerade *Beroë* sich durch eine relativ kräftige und reiche Muskulatur auszeichnet, obwohl sie sich, wie früher erörtert wurde, nur vermittelst der Ruderplättchen fortbewegt.

Die an veränderte Bedingungen angepasste Lebensweise gibt wiederum den Schlüssel zum Verständniss dieses Verhältnisses an die Hand. Das auffälligste Merkmal für die Beroiden liegt in dem gänzlichen Mangel eines Tentakelapparates. Wenn auch dadurch die äussere Form vereinfacht scheint, so lehren doch die Feinheit in der histiologischen Ausbildung der Gewebe und mannigfache Eigenthümlichkeiten des Baues, dass wir nicht mit Häckel[1]) die *Beroë* als die Stammform der Ctenophoren zu betrachten haben, sondern als einen sehr divergenten und eigenartig entwickelten Zweig.

Bei niederen Thieren dreht sich das Leben fast nur um die Befriedigung der vegetativen Bedürfnisse. Wo, wie bei den Ctenophoren, die geschlechtlichen Functionen sich in Folge der erleichterten Bedingungen zum Zusammentreffen von Samen und Ei lediglich auf Produktion der letzteren beschränken, die Embryonen und erwachsenen Thiere jedoch in Folge ihrer Zartheit leicht äusseren Unbilden erliegen, da wird durch Massenproduction von Geschlechtsstoffen der Schaden compensirt.

Es überrascht, welche Mengen von Eiern, welche Wolken von Sperma in einem halben Tage von einer geschlechtsreifen *Beroë* entleert werden. Das wäre nun nicht möglich, wenn nicht durch reichliche Nahrung ein Umsatz des zur eigenen Erhaltung überflüssigen Materials in Ei und Samen erfolgen könnte. Die Nahrung wird nun bei den übrigen Ctenophoren vermittelst der Tentakel eingefangen, wozu auch die *Eucharis* nebenbei sehr geschickt ihre Lappen zu verwenden weiss. Sind diese Fangapparate nach und nach rudimentär geworden und

---

[1]) Häckel, Generelle Morphologie II. Bd. pag. LXI.

schliesslich ausgefallen, so musste durch Vervollkommnung anderweitiger Einrichtungen ein Aequivalent geschaffen werden. Das Thier erlangt eine gedrungene Gestalt und wird befähigt gewandt das Wasser zu durchschneiden und der Beute nachzujagen. Während die meisten anderen Ctenophoren durch die lang ausgezogenen Senkfäden ein weites Jagdgebiet beherrschen, so ist *Beroë* allein auf ihre Mundöffnung angewiesen. Diese verbreiterte sich und damit war die Möglichkeit gegeben auch grössere Thiere zu bewältigen. Es ist erstaunlich, was sie darin zu leisten im Stande ist. Ihre Lieblingsspeise bilden gerade die *Eucharis*, wie ich anfänglich oft zu meinem Schaden gewahr wurde. So setzte ich einmal in ein weites Bassin eine der grössten *Eucharis*, welche ich erhalten hatte. Bei der Grösse des Thieres hielt ich es nicht für nöthig eine in demselben Bassin befindliche halb so grosse *Beroë* herauszufangen. Allein alsbald gerieth letztere in lebhafte Bewegung, schwamm in grossen Kreisen umher und stürzte sich mit breit geöffnetem Maul über die wehrlose *Eucharis*. Binnen einer Viertelstunde war sie bewältigt, und zu einem unförmlichen Ballon aufgedunsen lag die *Beroë* verdauend auf dem Boden. Wie wären solche Leistungen denkbar, wenn nicht kräftige Ringfasern um den Mundrand ein Entweichen der gefassten Beute verhinderten und eine wohlentwickelte Gallertmuskulatur das Platzen oder Nachgeben der weichen Gallerte verhüteten? Doch noch andere Einrichtungen kommen zu Hülfe. Der Magen ist gegen den Mundrand zu mit den zuerst von Will beschriebenen grossen säbelförmigen Cilien besetzt. Dieselben sind mit ihren Spitzen von dem Mundrand abgewendet, vermögen jedoch Excursionen von 45° auszuführen. Beobachtet man nun eine junge *Beroë*, welche gerade eine Beute gefasst, hat unter dem Mikroskope, so gewahrt man, dass die säbelförmigen Cilien in lebhafter Action begriffen sind. Sie haken sich in die Gallerte ihrer Beute ein und so zieht sich gewissermassen die *Beroë* wie eine Schlange über das in Tausenden kleiner Widerhaken gefangene Thier weg. Die stärker entwickelte Muskulatur fordert ebenfalls ihre reichlichere Ernährung. So beginnen denn mit zunehmendem Alter die Gefässe sich zu verästeln und einen unmittelbareren Contact der durch die Wimperrosetten in die Gallerte diffundirenden Nahrungsflüssigkeit mit den Fasern herzustellen. Deutet man die Polplatten, wie das mit Recht geschieht, als ein Sinnesorgan, vielleicht als Geruchsorgan, so wird es begreiflich sein, dass sie bei *Beroë* durch Vergrösserung ihrer Fläche in Folge des Auswachsens zu Zotten für feinere Perception der Nahrung befähigt werden.

Wenn wir also das Abweichende in der Organisation von *Beroë* und damit auch die kräftigere Muskulatur auf den Ausfall des Tentakelapparates zurückführen konnten, wenn über die Structur des Gallertgewebes der Ctenophoren überhaupt uns die eigene Ortsveränderung vermittelst Ruderplättchen Aufschluss gab, so werden auch manche Besonderheiten in dem Gewebe

der Medusen und zwar gerade die in Rede stehenden, aus der Harmonie zwischen Organisation und Lebensweise verständlich werden.

Den Contractionen der ringförmigen Muskulatur wirkt als Antagonist die elastische Gallertscheibe entgegen. Aus diesem Grunde ist es schon undenkbar, dass die letztere aus einer so nachgiebigen, fast flüssigen Masse bestehe, wie die Gallerte der Ctenophoren. Wie bereits M. Schultze[1]) hervorhebt, so ist immer noch die Gallerte der grossen Acraspedoten viel zu flüssig, als dass sie ohne ein elastisches Fasernetz mit Erfolg den Contractionen entgegenwirken könnte. Mit der Vollkommenheit in der Entwicklung dieses Fasernetzes und mit der Zahl der eingebetteten zelligen Elemente steigert sich auch die Festigkeit und Elasticität der Scheibe.

Wie bereits Häckel vermuthete, auch F. E. Schultze[2]) nicht abgeneigt ist anzunehmen und ich direct an den Knospen der *Velella spirans*, der *Chrysomitra*, beobachten konnte, so entstehen diese elastischen Fasern dadurch, dass von dem Ektoderm aus Fortsätze in die Gallerte einstrahlen, die nun jedenfalls die ganze Umbrella durchsetzend und mit einander anastomosirend eine elastische Beschaffenheit annehmen. Zugleich wandern bei den Acraspedoten in die Gallerte Zellen ein und zwar am regsten in der Region der Randlappen. Eine Contractilität dieser Zellen ist nicht zu beobachten. Sie ziehen sich nicht wie die Muskelzellen der Ctenophoren durch Theilung der Kerne zu Fäden aus, verhalten sich sogar insofern umgekehrt, als sie meist bei ihrer Einwanderung noch stark verästelt sind und ganz allmälig gegen die Mitte der Gallerte zu mehr kuglig zusammengezogen gefunden werden. In Bezug auf ihren physiologischen Werth ist man berechtigt sie als Bindegewebszellen zu bezeichnen.

Eimer hat nun dadurch, dass er, gestützt auf seine Beobachtungen über künstliche Theilbarkeit der Medusen, die Randkörper zu Ausgangspunkt der Untersuchung wählte, einen Fehler vermieden, der ihn gerade bei *Beroë* zu weitgreifenden Schlüssen veranlasste. Allein ich glaube, dass er in dem Bestreben einen Einklang mit den bei *Beroë* erhaltenen Resultaten zu erzielen, auch hier zu weit geht. Ich muss durchaus der Anschauung der Gebrüder Hertwig beipflichten, dass das Nervensystem der Acraspedoten in acht getrennten Anlagen durch den aus schmalem Cylinderepithel bestehenden Belag der Randkörperstiele repräsentirt wird. Einen Nervenring konnte ich ebensowenig bei Acraspedoten auffinden, als es mir gelang bei *Rhizostoma Cuvieri* und *Cassiopeia Bourbonica* von den Randkörpern in die Gallerte nach allen Richtungen hin ausstrahlende Nerven wahrzunehmen. Es laufen nur die Sinnesepithelzellen der Randkörper,

---

[1]) M. Schultze, Ueber den Bau der Gallertscheibe der Medusen. Sitzungsber. d. naturf. Gesellschaft zu Halle. Bd. III. 2.

[2]) F. E. Schultze, Ueber d. Bau v. Syncoryne Sarsii und der zugehörigen Meduse, Sarsia tubulosa. p. 18.

welche ausserordentlich den den Sinneskörper der Ctenophoren zusammensetzenden Elementen gleichen, in feine Fibrillen aus. Letztere durchflechten sich mannigfach, wie dies auch Hertwig und Eimer hervorheben, doch gelang es mir nicht einen Connex dieser Fibrillen mit den sonstigen Gewebselementen der Gallerte zu erkennen. Eimer[1]) glaubt jedoch einen Theil der die Gallerte durchziehenden elastischen Fasern und Bindegewebszellen dem Nervensystem zurechnen zu müssen. Dass er sich mit diesen Deutungen auf ein problematisches Gebiet begibt, beweist sein Zugeständniss, dass Unterscheidungsmerkmale zwischen Bindegewebs- und Nervenzellen sich nicht mehr aufstellen lassen. Nach den kurzen vorliegenden Mittheilungen zu schliessen, müsste ich mehrfach die gegen seine Anschauungen über das Nervensystem der *Beroë* vorgebrachten Einwände wiederholen, allein es bleibt zunächst die ausführliche Publikation abzuwarten.

Offenbar ist das Nervensystem der Acraspedoten primitiver ausgebildet, als dasjenige der Craspedoten, indess die Ctenophoren insofern wieder vereinfachte Verhältnisse aufweisen, als ein Ausstrahlen der den Sinneskörper und die Radiärrinnen zusammensetzenden Ektodermelemente in Fibrillen weder von Eimer, noch von mir nachgewiesen werden konnte. Die Eigenartigkeit des Nervensystems der Ctenophoren und die Unmöglichkeit zwischen Nervenfasern und Ganglien zu unterscheiden erklärt sich eben durch die Art der Ortsbewegung vermittelst Schwimmplättchen. Wenn es erlaubt ist den Vergleich anzuwenden, so verhält sich bei ihnen der Nerv zu dem Lokomotionsorgan, dem Schwimmplättchen, wie bei höheren Thieren zu dem Muskel.

Gemäss dieser kurzen Auseinandersetzung kann ich die Voraussetzung Eimer's, dass bei den Medusen ein System von Neuromuskelfasern analog dem der *Beroë* zu finden sei, nicht bestätigen. Soweit ich die Verhältnisse bei Acraspedoten prüfte, glaube ich zu dem Schlusse berechtigt zu sein, dass ein System von Neuromuskelzellen und Neuromuskelfasern den Cölenteraten nicht zukommt.

## VIII. Betrachtungen über das Gehörorgan der Rippenquallen.

Kehren wir nun schliesslich nochmals zu dem von mir geschilderten Centralnervensystem der Ctenophoren zurück, so scheint mir die auffallende Thatsache, dass da, wo es zum ersten Male unter den Metazoen auftritt, es in Gestalt eines Gehörorgans die Regulirung der Ortsbewegung übernimmt, nicht so ganz unvermittelt dazustehen. Vielleicht bietet diese Thatsache einer vergleichenden Physiologie den Schlüssel zur Erklärung der von Flourens[2]) entdeckten

---

[1]) Eimer, l. c. pag. 9.

[2]) Flourens, Recherches expérimentales sur les Propriétés et les Fonctions du Système nerveux. Seconde éd. pag. 454 III — 460 VI.

Erscheinung, dass nach Zerstörung der halbzirkelförmigen Canäle die operirten Thiere das Vermögen verlieren geordnete Bewegungen auszuführen. Seine vielfach wiederholten und bestätigten Versuche haben sogar Veranlassung gegeben in dem Gehörorgane der höheren Wirbelthiere ein durch Utriculus und die halbzirkelförmigen Canäle charakterisirtes Sinnesorgan für das Gleichgewicht zu sehen (Goltz). Es fehlt jedoch durch die gesammte Reihe der Wirbellosen und niedrigsten Wirbelthiere hindurch an jeglichem Anhaltspunkt um beurtheilen zu können, ob und wie aus dem so typisch der Regulirung der Bewegung vorstehenden Gehörorgan der Ctenophoren zwei specifische Sinnesqualitäten sich entwickelten.

Auf der anderen Seite scheint mir die Frage, ob überhaupt die Ctenophoren schallpercipirende Apparate besitzen, nicht so leicht zu beantworten.

Ich dachte zunächst aus einem auf einen Ton erfolgenden Bewegungsact darauf schliessen zu können, dass sie Töne empfinden.

Es war mir aufgefallen, wie ausserordentlich empfindlich eine unversehrt eingefangene und etwa einen halben Tag der Ruhe überlassene *Eucharis* gegen die leiseste Erschütterung durch Zusammenschlagen der Lappen reagirte. Dass diese Bewegung nicht erfolgte, wenn ich auf verschiedene Weise in der Luft erzeugte Töne wirken liess, war begreiflich, da die wenigen an der Oberfläche des Wassers etwa nicht reflectirten Schallwellen keinen genügenden Reiz ausüben mochten. Allein wenn ich auch auf verschiedene Weise einen Schall in das Wasser übertrug und daraufhin ein Erschrecken des vorher ruhig schwebenden Thieres wahrnahm, so konnte ich doch mich nie sicher überzeugen, dass bei dem Uebertragen nicht eine Erschütterung mit unterlief, welche den Reflex verursachte. Wenn es auch gelänge durch verfeinerte Apparate einen Schall rein in das Wasser überzuleiten, so glaube ich doch nicht, dass die Ctenophoren wirklich Töne zu unterscheiden vermögen. Ich konnte im Gehörorgan keine Hörstäbchen auffinden, wenn man nicht etwa die vier grossen die Otolithen tragenden Federn als solche betrachten wollte. Angenommen jedoch, sie seien befähigt auf Töne mitzuschwingen, so lässt sich aus ihrer gleichen Grösse erschliessen, dass sie jedenfalls nicht für verschiedene Töne abgestimmt sind. Beobachtet man jedoch das Spiel dieser Federn und die Art, wie sie durch dasselbe die Bewegung der Schwimmplättchen reguliren, so scheint es mir von vornherein unwahrscheinlich, dass sie während dieser Action befähigt sind Töne oder Geräusche zu percipiren. Ich kann mir nur denken, dass eine ruhig im Wasser schwebende Ctenophore, welche manchmal eine Minute lang keine Bewegung der Schwimmplättchen zeigt, ein plötzliches Geräusch zu percipiren vermag und dadurch zur Flucht veranlasst wird, während der Ortsbewegung jedoch weitere Töne nicht mehr wahrnimmt. Da die Schwimmplättchen in der Ruhe zwar dachziegel-

förmig übereinander liegen, jedoch sich nicht gegenseitig berühren, so erscheint die Vermuthung dass sie bei ihrer Zartheit befähigt sind wenigstens an ihren Enden mitzuschwingen, gemäss dem über das Nervensystem Mitgetheilten nicht absurd. Doch haben solche Vermuthungen nur geringen Werth, so lange die Zurückführung morphologischer Verhältnisse auf physiologische Momente bei den Gehörorganen niederer Thiere so viel des Problematischen enthält und vor Allem die physiologische Dignität der Otolithen noch nicht klar erkannt ist.

Hensen [1]) hat letztere in zwei Gruppen gesondert, in ruhende und schwingende. Es wird sich empfehlen unter den schwingenden Otolithen solche zu unterscheiden, welche, wie bei den Ctenophoren, durch Federn getragen werden, und solche, welche frei in der Flüssigkeit schweben, ohne mit den Federn oder Cilien mechanisch verbunden zu sein. Für ihren physiologischen Werth scheint Form und chemische Constitution irrelevant zu sein.

## IX. Das Farbenspiel des Cestum veneris.

Die Entwicklung der acht von dem Gehörorgan entspringenden Nerven aus Ektodermzellen, welche sich spindelförmig ausziehen und Cilien entwickeln, das allmälige Eintreten jener Zellen in den Verband des leitenden Stranges lässt vermuthen, dass, wie überhaupt die Nerven morphologisch nur eigenartig entwickelte Züge des Ektoderms repräsentiren, so auch physiologisch letzterem die Fähigkeit einen Reiz fortzupflanzen nicht ganz mangeln möge.

In der That kann ich mir nicht anders eine Erscheinung deuten, welche in ihrer Pracht und Zartheit nicht wenig den Reiz vermehrt, mit dem die Natur so freigebig die Rippenquallen ausstattete. Als ich vom Boote aus ein *Cestum* vorsichtig in ein Gefäss schöpfte, erglänzte nach und nach das ganze Thier in blaugrüner bis tief ultramarinblauer Farbe. Es wäre ein vergebliches Bemühen die Zartheit und das leuchtende Colorit dieser Farbe mit dem Pinsel wiedergeben zu wollen. Als ich das Thier wieder ausgoss, konnte ich es noch in ziemlicher Tiefe von weither durch das Farbenspiel erkennen.

Es fiel mir auf, dass ich nie freilebende Thiere gewahrte, welche unter normalen Verhältnissen diese Erscheinung zeigten, so oft ich auch darnach ausschaute, wenn sie bei ruhiger See massenhaft an die Oberfläche kamen. Erst als ein lang anhaltender Scirocco eine Fülle pelagischer Thiere in die Buchten am Posilipp getrieben hatte, bemerkte ich trotz des starken Wellenschlages eine Menge der wunderbaren aus der Tiefe blaugrün hervorleuchtenden *Cestum*. Dieser Umstand, sowie Versuche an eingefangenen Thieren zeigen, dass die Farbenerscheinung

[1]) Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XIII. pag. 353—358.

ähnlich dem Phosphoresciren bei Nacht, nur auf äusseren Reiz hervortritt. Berührt man ein eingefangenes *Cestum*, welches man mehrere Stunden der Ruhe überliess, an einer beliebigen Körperstelle, so beginnt von derselben das Blau sich über die ganze Oberfläche zu verbreiten. Am intensivsten tritt es in der Nähe der unter den langen Rippen, durch die Mitte des Thieres und längs des Mundrandes verlaufenden Gefässe in etwa fingerbreiter Zone auf, um gegen die zwischenliegenden Theile allmälig zarter zu werden. Die Schnelligkeit, mit welcher sich die Farbe über das Thier verbreitet, wechselt. Nach etwa einer Minute hat sie sich völlig ausgedehnt und beginnt immer intensiver zu werden, bis nach vielleicht 10 Minuten die gewöhnliche Durchsichtigkeit sich wieder einstellt. Reizt man das Thier öfter, nachdem die Farbe verblasste, so tritt eine Ermüdung ein, und die Intensität sowie der Verbreitungsbezirk werden mit der Wiederholung des Reizes immer geringer. Häufig beobachtete ich, dass absterbende Thiere das Farbenspiel zeigten; selbst der abgehende Schleim schien dann oft ebenso gefärbt.

Betrachtet man ein gereiztes Thier mit der Loupe, so gewahrt man eine Menge blauer über die Oberfläche zerstreuter Punkte. Die Beobachtung unter dem Mikroskope lehrt, dass die bei dem Abblenden je nach dem Einfallswinkel alle Uebergänge vom Grünblau bis zu dem tief Ultramarinblau aufweisenden Farben sich an bestimmt charakterisirte Zellen des Ektoderms anknüpfen. Im durchfallenden Lichte scheinen die betreffenden Zellen blassgelblich und verursachen, wenn sie zahlreich entwickelt sind, den leisen gelbvioletten Ton des ungereizten Thieres. Bereits bei den von mir freilebend beobachteten cydippenförmigen Cestumlarven beginnen einzelne Ektodermzellen einen gelblichen Inhalt zu differenziren. Derselbe nimm nach und nach zu, drängt den Kern meist bei Seite und erfüllt als opalartige amorphe Masse die Zelle. Späterhin wird der Zellkern meist ganz resorbirt.

Ich habe über die chemische Constitution dieser gegen Säuren und Haloide ziemlich resistenten und indifferenten Substanz mir keine Klarheit verschaffen können. Nach Behandlung mit Ueberosmiumsäure behält sie ihr charakteristisches gelbliches Aussehen bei und zeigt sogar bei auffallendem Licht noch schwach den blauen Schein. Eine Structur konnte ich auch bei den stärksten Vergrösserungen nicht wahrnehmen. Lässt man ein frisches Stück von einem *Cestum* längere Zeit auf dem Objectträger liegen, so beginnt gleichzeitig mit dem Auflösen der Gallerte auch die gelbliche Masse zu zerfliessen, ohne dadurch von ihren optischen Eigenschaften zu verlieren. Dies erklärt, warum der Schleim absterbender Thiere noch den bläulichen Schimmer besitzt.

Ein solches Farbenspiel scheint mir bis jetzt ohne Analogie dazustehen. Man könnte es am ehesten noch dem Fluoresciren vergleichen, obwohl bis jetzt kein Körper bekannt ist, der erst auf Reize hin fluorescire.

Was uns jedoch für die vorliegende Frage interessirt, ist der Umstand, dass diese Zellen durch das ganze Ektoderm zerstreut liegen und unter sich in keiner Verbindung stehen. Da sich trotzdem von der berührten Stelle aus das Farbenspiel über die gesammte Oberfläche verbreitet, so kann ich mir diese Erscheinung nicht anders deuten, als dass auch dem Ektoderm des *Cestum* die Fähigkeit zukommt Reize weiter zu leiten.

Wie nun die »*δημιουργήσασα φύσις*« eine immer tiefer greifende Arbeitstheilung durchführte, bis schliesslich nur bestimmte Ektodermzellen zu specifischen Perceptionen befähigt wurden, andere dieselben in immer vollkommenerer Weise weiterleiteten; auf welche Weise der Nerv sich die Herrschaft über den Muskel aneignete und eine motorische Nervenendigung entstand — das sind Fragen, deren hypothetische Behandlung voraussichtlich bald einer mühevollen Lösung auf empirischem Wege weichen wird.

Marburg a. L., im Januar 1878.

# Tafelerklärung.

## Taf. I.

Fig. 1. *Eucharis multicornis* Esch. Centralnervensystem in der Aufsicht. Nach dem Leben $\frac{500}{1}$ Prisma. Die Contouren der Glocke sind nicht eingezeichnet.

Fig. 2. *Cestum Veneris* Les. Centralnervensystem im Profil. Theilweise im optischen Querschnitt. Nach dem Leben $\frac{270}{1}$ Pr.

Nur die zwei zu der grossen Rippe verlaufenden Nerven sind eingezeichnet.

*o* Otolithenhaufen.
*o'* In der Bildung begriffene Otolithen.
*f* Federn.
*c* Grosse Cilienplatte.
*c'* Kleine Cilienplatte.
*n* Nerven.
*s* Lichtbrechende Körner.
*g* Glocke.
*p* Randzellen der Polplatten.
*p'* Wölbung der Polplatten bei dem Uebergang in den Sinneskörper.
*p''* Mitte der Polplatten.
*m* Unter den Nerven herziehende Muskeln.
*mc* Ringmuskeln.
*mv* In der Gabeltheilung des Trichtergefässes sich ansetzende Muskeln.
*v* Gefäss.
*vo* Optischer Durchschnitt der Gefässwandung mit sich ansetzenden Fasern.
*e* Excretionsöffnung.

## Taf. II.

Alle Figuren nach Präparaten, welche durch Aussetzen in Dämpfe von Ueberosminmsäure und nachherige Färbung mit Picrocarmin erhalten wurden. Mit dem Prisma nach 500facher Vergrösserung entworfen.

Fig. 1. *Eucharis multicornis.* Zellen der Schwimmplättchenbasis mit ihrem in feine Cilien sich zerlegenden Antheil an dem Schwimmplättchen.

Durch 36stündiges Liegen in verdünnter Picrocarminlösung macerirt.

Fig. 2. *Cestum Veneris.* Ektoderm eines mittelgrossen Thieres zwischen den beiden langen Rippen.

Die grossen Zellkörper mit verästeltem Kern und festem stärker das Licht brechendem Inhalt (*a*) drängen sich hier nicht wie an den meisten übrigen Körperstellen eng zusammen.

*g* gelbe Zellen (s. S. 49).

*m* Gruppe von Muskelzellen (s. S. 29).

*k* Mit glänzenden Körnern erfüllte Zellen.

*n* Kern.

Fig. 3. *Cestum Veneris.* Gruppe von Muskelzellen aus der Spitze einer Tastpapille (s. S. 31).

Fig. 4. Sinnesepithel aus dem Gehörorgan der von Claus (Studien über Ctenophoren und Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV) als Larve mit zwei Kränzen von Schwimmplättchen beschriebenen Ctenophore. Macerirt wie Fig. 1.

Die durch die Grösse ihrer Kerne (*n*) sich auszeichnenden Zellen laufen in einen flaschenförmigen die Cilien tragenden Hals aus und sind oben durch eine zarte Cuticula (*c*) verbunden. Die bis zur Basis reichenden Zellen haben gegen die Gallerte zu eine stärkere Cuticula (*c'*) ausgeschieden, indess die nicht bis zur Basis sich erstreckenden zugespitzt endigen.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Jahr/Year: 1877-1879

Band/Volume: 11_1877-1879

Autor(en)/Author(s): Chun Carl

Artikel/Article: Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. 181-230