

# Die Actinien

anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung  
des Nervenmuskelsystems untersucht

von

**Oscar Hertwig und Richard Hertwig.**

(Fortsetzung aus Bd. XIII, N. F. VI.)

---

## II. Kapitel.

Die Bedeutung der Actinien für allgemeinere morphologische Fragen, für die „Blättertheorie“, für die Histogenese etc. ist bis jetzt noch von keiner Seite recht gewürdigt worden. Dass ihnen aber eine solche in reichlichem Maasse zukommt, wurde uns um so mehr klar, je tiefer wir, ausgehend von denselben Gesichtspunkten, die sich uns bereits in zwei früheren Arbeiten über den Organismus der Medusen als fruchtbringend erwiesen hatten, in den elementaren Bau der histologisch so wenig erkannten Thiere eindringen. In dem vorausgehenden speciellen Theil, welcher die Anatomie und Histologie der einzelnen Körpertheile getrennt behandelt, konnte die soeben betonte allgemeinere Bedeutung der Actinien-Organisation nicht in das rechte Licht gestellt werden. Dasselbe soll daher jetzt noch in einem besonderen Abschnitte geschehen, in welchem wir die beim Studium der Actinien gewonnenen Befunde, soweit sie für die Blättertheorie und für die Histogenese von Werth sind, nach allgemeineren Principien kurz zusammenfassen und dabei nach verschiedenen Richtungen weiter verwerthen wollen.

### I. Abschnitt.

Zusammenfassung der bei dem Studium der Actinien erhaltenen histologischen Befunde.

Die Actinien sind dreischichtige Organismen, sie bestehen aus zwei Epithellamellen und einer mittleren Stützlamelle, aus dem

Ekto-, Meso- und Entoderm. Wenn wir den feineren Bau dieser Schichten näher betrachten, so werden wir mit zwei Erscheinungen von grösserer morphologischer Bedeutung bekannt.

Erstens nimmt an der Organentwicklung der Actinien das Entoderm einen aussergewöhnlich grossen Antheil, wie es in gleichem Maasse bei keinem anderen Coelenteraten wiederkehrt (Taf. XVII, Fig. 2—4, 8—10). Nicht allein dass von diesem die Septen, Mesenterialfilamente, Acontien und Geschlechtsorgane geliefert werden, auch der grösste Theil der Körpermuskulatur und ein Theil des Nervensystems gehört ihm an. Daher die charakteristische Erscheinung, dass der coelenterische Raum von geschlängelten Falten und zusammengeknäuelten Fäden dicht erfüllt ist, während sich nach Aussen nur die Tentakeln durch Ausstülpung aller drei Schichten gebildet haben. Die Organentwicklung der Actinien ist also mit einem Worte eine vorzugsweise entodermale.

Zweitens muss uns sofort die grosse Aehnlichkeit auffallen, welche zwischen den histologischen Elementen des Ektoderms und des Entoderms nachweisbar ist. Da ist keine Andeutung von dem tiefgreifenden Gegensatz, der nach der Annahme der Autoren zwischen Ektoderm und Entoderm bestehen soll und der ja auch in vielen Fällen in der That besteht; vielmehr gehen beide Schichten ohne wesentliche Veränderung ihrer histologischen Eigenschaften am unteren Rand des Schlundrohrs in einander über. Es empfiehlt sich daher bei einer einheitlichen Darstellung der Histologie der Actinien auf die übliche Eintheilung nach Ektoderm, Mesoderm und Entoderm zu verzichten und anstatt dessen die einzelnen Gewebsformen gemäss ihrer histologischen Beschaffenheit nach einander zu betrachten.

Die Epithelzellen der Actinien zeichnen sich durchweg durch ihre ausserordentliche Länge und Feinheit aus; zumal an contrahirten Theilen, an denen ihre Länge noch bedeutend zunimmt, werden sie zu ganz schmalen Fäden, die in einer Anschwellung den kleinen Kern enthalten; sie sind auf allen Punkten der Körperoberfläche mit Flimmern bedeckt. Während aber beim *Cerianthus* die Flimmern sowohl auf den Zellen des Ektoderms (Taf. XXIV, Fig. 14) als auch des Entoderms (Taf. XXIV, Fig. 5) zu Büscheln vereint aufsitzen, unterscheiden sich bei den Actinidae die ektodermalen und entodermalen Zellen, indem nur die ersteren (Taf. XX, Fig. 1—5b) mit vielen Flimmern, die letzteren (Taf. XXII und Taf. XXIII, Fig. 7) dagegen jede mit einer ein-

zigen langen Geissel versehen sind. Unwichtig sind die Unterschiede, die im Inhalt der Zellen zwischen Ektoderm und Entoderm hervortreten. Im Entoderm sind die Epithelzellen mit grösseren und kleineren Fettkörnchen und mit eiweissartigen Concretionen normaler Weise stark erfüllt; namentlich wird eine reiche Ansammlung von Nährstoffen im Epithel beobachtet, welches die weiblichen Geschlechtsorgane überzieht (Taf. XXIII, Fig. 1—13). Im Ektoderm fehlen derartige Einlagerungen und bestehen die Epithelzellen aus einer mehr rein protoplasmatischen Substanz.

Die Aufnahme fester Nahrungsstoffe findet daher hauptsächlich wenn nicht ausschliesslich vom Entoderm aus statt. Hiermit mag es auch zusammenhängen, dass in ihm allein sich die parasitischen gelben Zellen finden, welche einen nie fehlenden Bestandtheil vieler Actinienarten ausmachen (Taf. XIX, Fig. 5 y). — Das sind bereits alle Unterschiede, die sich zwischen den beiden Epithelblättern hervorheben lassen; in allen anderen geweblichen Differenzirungen herrscht eine nahezu vollkommene Uebereinstimmung. Wenn wir von den indifferenten Stützzellen absehen, welche im Epithel bald spärlicher bald reichlicher vertreten mit breiter Basis auf ihrer Unterlage festsitzen, so lassen sich die verschieden functionirenden Elemente des Entoderms und Ektoderms in drei Kategorien eintheilen: 1) in Nesselzellen, 2) in Drüsenzellen, 3) in die Zellen des Nervenmuskelsystems.

1) Die Nesselzellen sind sowohl im Ektoderm als auch im Entoderm verbreitet, in ersterem sind sie am reichlichsten an den Tentakeln und Randsäckchen (Taf. XVIII, Fig. 10 u. 13 c), in letzterem an den Mesenterialfilamenten (Taf. XXI, Fig. 10 u. 15 c) und an den Acontien (Taf. XXI, Fig. 11 u. 12 c) angehäuft. In beiden Blättern treten sie in verschiedenen Modificationen auf. Mehrere Beobachtungen machen es uns wahrscheinlich, dass die Nesselzellen mit dem Nervensystem in Verbindung stehen, indem sie nach der Stützlamelle zu sich in feine Fibrillen verlängern (Taf. XX, Fig. 5 c).

2) Gleich den Cnidoblasten sind die Drüsenzellen auf beide Blätter und zwar in zwei verschiedenen Arten vertheilt. Die eine Zellenart besitzt einen ganz homogenen Inhalt, der von Protoplasmanetzen durchsetzt wird (Taf. XIX, Fig. 5—7 d<sup>1</sup>), die andere ist mit glänzenden Körnern erfüllt, die sich in Picrinsäure, chromsaurem Kali und Carmin stark färben (Taf. XIX, Fig. 6—7 d<sup>2</sup>, Fig. 14. 15). Im Ektoderm sind die Zellen entsprechend der durchschnittlich bedeutenderen Höhe des Epithels schlauchförmig,

im Entoderm nähern sie sich dagegen zuweilen schon mehr der Ei- oder Kugelform. Durch fibrilläre Ausläufer an der Basis hängen sie wahrscheinlich in beiden Fällen mit dem Nervensystem zusammen. Im Entoderm beobachtet man die grösste Zahl von Drüsenzellen an dem Mittelstreifen der Mesenterialfilamente, welchem eine vorzugsweise secretorische Function zukommt (Taf. XXI, Fig. 10 u. 13); spärlicher finden sie sich an den übrigen Stellen, an den Septen, an der inneren Seite des Mauerblattes, der Mundscheibe und des Schlundrohres. Im Ektoderm treten die Körnerzellen in grösseren Mengen im Bereich der Mundscheibe und des Schlundrohres (Taf. XIX, Fig. 6 u. 7) auf; die homogenen Drüsenzellen dagegen an dem Mauerblatt (Taf. XVIII, Fig. 5; Taf. XIX, Fig. 8).

3) Das grösste Interesse in histogenetischer Beziehung bietet uns das Muskelnervensystem dar, das bei den Actinien sich im Ektoderm und Entoderm in ziemlich gleichartiger Weise entwickelt hat. Es setzt sich aus denselben 3 histologischen Elementen zusammen, die wir schon bei dem Studium der Medusen als die von Anfang an vorhandenen Grundbestandtheile des Muskelnervensystems erkannt haben. Es sind daher in ihm zu unterscheiden 1) Muskel-, 2) Sinnes- und 3) Ganglienzellen, welche durch Nervenfibrillen untereinander zu einem einheitlichen System verbunden sind.

Die Muskelzellen sind je nach den einzelnen Actinienarten und bei diesen wieder je nach der Körpergegend in vierfach verschiedener Weise differenzirt. Die ursprünglichste und einfachste Form sind die Epithelmuskelzellen, das heisst Muskelzellen, die noch an der epithelialen Begrenzung des Körpers vollständig Theil nehmen. Bei den Actinien kommt diese Form, mit Ausnahme des Röttken'schen Ringmuskels, überall im Entoderm vor (Taf. XXII, Fig. 8 und 11). An den Septen, an der entodermalen Seite des Schlundrohres, des Mauerblattes, der Mund- und Fusscheibe, an der Innenseite der Tentakeln lernt man bald cubische, bald cylindrische, bald fadenförmige Epithelzellen kennen, die auf ihrem peripheren Ende entweder mit vielen Flimmern (*Cerianthus* Taf. XXIV, Fig. 5 u. 6) oder mit einer langen Geissel (Actinien) bedeckt sind und an ihrer verbreiterten Basis eine einzige glatte Muskelfaser ausgeschieden haben. Die Faser ist bei manchen Arten kurz, bei anderen aber erreicht sie eine bedeutende Länge. Als Bestandtheil des entodermalen Epithels ist auch der Körper der Epithelmuskelzelle mit Fettkörnchen und Eiweissconcretionen

dicht erfüllt oder er ist bei manchen Arten durch die parasitischen gelben Zellen aufgebläht.

Echte Epithelmuskelzellen werden im Ektoderm der Actinien zwar vermisst, doch tritt uns bei *Cerianthus* eine zweite Form des Muskelgewebes — wir nennen sie die *intraepitheliale* — entgegen, welche Form sich aus der zuerst besprochenen leicht ableiten und als ein nächst höherer Entwicklungszustand beurtheilen lässt (Taf. XXIV, Fig. 7). An den Tentakeln und am Mauerblatt von *Cerianthus* nämlich sind die nach Aussen von dem Mesoderm gelegenen glatten Muskelfasern in ihrer Mitte je mit einem langen spindelförmigen Zellenkörper versehen, der zwischen die Epithelzellen sich etwa bis zu ihrer Mitte hineinschiebt, aber an der Oberflächenbegrenzung selbst keinen Antheil mehr nimmt und an seiner Peripherie auch keine Flimmern mehr trägt. Die Muskelzellen sind daher halb aus dem ektodermalen Epithel ausgeschieden, halb gehören sie demselben noch an. Dadurch vermitteln sie einen Uebergang zwischen echten Epithelmuskelzellen und einer dritten Form des Muskelgewebes, welche ihrer Lage nach als die *subepitheliale* bezeichnet werden kann.

Das subepitheliale Muskelgewebe wurde im Ektoderm aller Actinien an den Tentakeln und an der Mundscheibe beobachtet. Hier sind die Muskelfasern lange, schmale Bänder, die auf ihrer nach dem Epithel gewandten Seite eine dünne Lage von Protoplasma und in dieser einen Kern besitzen (Taf. XXI, Fig. 7). Das Muskelkörperchen, wie wir das Protoplasma plus Kern benennen können, entspricht dem Körper einer Epithelmuskelzelle und ist durch allmähliche Verkürzung und Ausscheidung aus dem Epithel entstanden zu denken.

Die vierte Form ist das mesodermale Muskelgewebe. Die einzelnen Elemente sind auch hier Fasern mit Protoplasma und Kern, sie liegen aber nicht einzeln neben einander im Mesoderm, wie die subepithelialen Fasern im Ektoderm, sondern sind zu Bündeln vereint, deren Peripherie von den Muskelfibrillen, deren Axe von den dazu gehörigen Kernen und Protoplasma, den Muskelkörperchen, eingenommen wird (Taf. XVIII, Fig. 11 u. 12). Jedes Bündel ist von mesodermalem Bindegewebe umhüllt. Hier liegt somit eine ähnliche Bildung wie bei höheren Thieren vor, nur hat sich um das Muskelprimitivbündel noch nicht das angrenzende Bindegewebe zu einer besonderen Scheide, einem Sarcolemm, differenzirt.

Wenn wir jetzt von der Form der einzelnen Muskelzellen, die

wir in vier histogenetisch wichtigen Modificationen kennen gelernt haben, zu der Anordnung derselben in Muskellagen übergehen, so finden sich auch hier wieder verschiedene Einrichtungen vor, die von einander abgeleitet und als Glieder einer kontinuierlichen Entwicklungsreihe dargestellt werden können. Im einfachsten Falle sind benachbarte Muskelfasern parallel zu einander in der Weise angeordnet, dass sie zwischen Epithel und Mesoderm eine zusammenhängende glatte Lage bilden (Taf. XIX, Fig. 2 u. 5 m). Eine derartige einfache Muskellamelle kann entweder aus Epithelmuskelzellen oder aus intraepithelialen oder aus subepithelialen Elementen bestehen; sie wurde an der entodermalen und ektodermalen Seite der Tentakeln vieler Actinien, sowie im Bereich des ganzen Entoderms bei *Cerianthus* und *Zoanthus* angetroffen. Von dieser ursprünglichen Anordnungsweise aus findet eine Weiterentwicklung in der Weise statt, dass sich die Muskellamelle in zahlreiche Falten legt. Die nach der freien Körperoberfläche zu entstehenden Thäler und Berge werden ausgeglichen, weil das über den Fasern liegende Epithel eine verschiedene Dicke annimmt und mit kurzen Zellen die Höhe der Falten bedeckt und mit langen Zellen die Tiefe der Thäler ausfüllt (Taf. XIX, Fig. 3, 17, 18 m). Ebenso passt sich das Mesoderm allen Veränderungen der Muskulatur an, dringt in die Falten hinein und dient ihnen zur Stütze. Die Untersuchung verschiedener Körpertheile und verschiedener Actinienarten hat uns mit zahlreichen Graden in der Einfaltung der Muskellamelle bekannt gemacht. Am meisten gefaltet war dieselbe bei den Actinien im Bereich des Entoderms, wie uns die Muskelfahnen an den Septen (Taf. XVIII, Fig. 4, Taf. XVII, Fig. 2—4, 6, 10) und der Röttkeken'schen Ringmuskel von *Tealia* (Taf. XVII, Fig. 9) lehrten. Diesen Vorkommnissen schliesst sich ferner der Ringmuskel von *Anthrea cereus* an, welcher sehr unansehnlich ist und daher leicht übersehen werden kann, im Uebrigen aber sich wie bei *Tealia* dicht nach aussen von den Tentakeln (zwischen diesen und den Bourses marginales) vorfindet. Bei *Cerianthus* dagegen bot uns die ektodermale Muskulatur sowohl am Mauerblatt als an der Mundscheibe (Taf. XXIV, Fig. 11 u. 15) interessante Beispiele dar. In allen diesen Fällen sind durch Einfaltung Muskelblätter entstanden, die sich senkrecht zur Körperoberfläche stellen, eine ansehnliche Höhe erreichen können und wie die Blätter eines Buches dicht an einander gepresst sind. Jedes Blatt erhält vom Mesoderm her eine dünne bindegewebige Stützlamelle, welche auf beiden Seiten von Muskelfasern bedeckt wird. Die Muskel-

blätter sind entweder einfach (*Cerianthus*), oder sie sind seitlich noch mit kleineren secundären Blättern besetzt (Muskelfalten der Septen, Ringmuskel).

Durch Einfaltung einer ursprünglich einfachen Muskellamelle lässt sich ferner auch die schon besprochene Anordnungsweise der mesodermalen Muskulatur erklären. Wenn die Thäler zwischen den Falten nach Aussen durch Verwachsung der Ränder abgeschlossen werden, entstehen kreisrunde oder abgeplattete Röhren von Muskelfasern, die ringsum von der Stützsubstanz eingehüllt sind. Ihrer definitiven Lage nach müssen sie zum Mesoderm oder zu der mittleren Körperschicht gerechnet werden, mit Rücksicht auf ihre Entwicklung aber gehören sie einem der beiden Grenzblätter, dem Ektoderm oder dem Entoderm an. Bei den Actinien lernten wir im Ganzen nur 4 hierher gehörige Fälle kennen, von denen indessen ein jeder etwas Besonderes darbot. Nur in einem Falle, an den Tentakeln von *Tealia crassicornis* (Taf. XVIII, Fig. 12), waren die Muskeln aus dem Ektoderm entstanden, in den anderen Fällen, welche durch die Ringmuskeln von *Tealia crassicornis*, *Actinoloba dianthus* und *Sagartia parasitica* geliefert werden, leiteten sie ihren Ursprung vom Entoderm her. Bei *Tealia crassicornis* ist ein kleiner Theil der Muskulatur durch Abschnürung in das Mesoderm übergetreten (Taf. XVIII, Fig. 9), bei *Actinoloba dianthus* der gesammte Ringmuskel (Fig. 11). Das Letztere gilt auch von *Sagartia parasitica*, auf welche wir genauer eingehen wollen, da wir sie im speziellen Theil nicht berücksichtigt haben.

Der Ringmuskel von *Sagartia parasitica* liegt in der Stützlamelle des Mauerblattes da, wo dieselbe sich in die Mundscheibe fortsetzt, also unmittelbar nach aussen von den Tentakeln. Trotz seiner Mächtigkeit veranlasst er keinen Wulst, wie es bei *Tealia* und *Actinoloba* der Fall ist, weil er in der Stützlamelle ganz vergraben liegt und weil diese, bei *Sagartia parasitica* schon an und für sich sehr stark, am oberen Ende des Thieres allmählig an Dicke zunimmt. Die verborgene Lage bringt es mit sich, dass der Muskel von conservirenden Reagentien nur schwer erreicht und daher durch Quellung häufig so sehr verändert wird, dass man die Muskelfibrillen nicht mehr erkennen kann.

Der Muskel ist sowohl vom Entoderm als vom Ektoderm durch eine breite Schicht von Bindesubstanz getrennt; er ist somit von seinem Mutterboden, dem Entoderm, so vollständig losgelöst, dass nur die Vergleichung mit den übrigen Actinien noch seinen entodermalen Ursprung errathen lässt.

Schon bei der Betrachtung mit schwachen Systemen kann man im Muskel zwei Particen unterscheiden, von denen die eine nach dem Ektoderm, die andere nach dem Entoderm zu liegt. Die letztere ist die ansehnlichste und bildet bei grossen Thieren auf dem Querschnitt eine lange und breite Masse, die sich nach abwärts zu einem Zipfel zuspitzt; sie wird durch quer verlaufende starke Bindegewebszüge in lauter ovale oder keilförmige Stücke zerlegt. Jedes solches Stück besteht wieder aus einzelnen Muskelprimitivbündeln, die durch dünne Scheidewände gegen einander abgegrenzt werden. So entsteht ein Bild ganz ähnlich dem Bild eines quer durchschnittenen Wirbelthiermuskels. Freilich überwiegen im Muskelprimitivbündel das Protoplasma und die zugehörigen Kerne bedeutend, während die Muskelfibrillen nur eine dünne, einschichtige, an die Bindesubstanz grenzende Lage zusammensetzen.

Die zweite Partie des Muskels unterscheidet sich dadurch, dass die Complexe von Primitivbündeln durch breitere Brücken von Bindesubstanz von einander getrennt werden; die Bindesubstanz kann sogar so sehr überwiegen, dass die Primitivbündel von einander isolirt werden und dann einzeln oder zu kleineren Gruppen vereint in der Stützlamelle geborgen sind.

Die Vergleichung von jüngeren und älteren Thieren lehrt ferner, dass der Muskel beim Wachsthum eine bedeutende Volumszunahme erfährt. Da nun die breite bindegewebige Scheidewand, welche sich zwischen die Ringfasern des Entoderms und den Muskel einschiebt, die Annahme ausschliesst, dass die Volumszunahme durch Muskelfasern bedingt werde, welche aus dem Entoderm ausscheiden und in die Tiefe rücken, so bleibt nur die zweite Annahme übrig, dass der Muskel in sich selbst wächst. Eine genauere Prüfung führt demgemäss auch zu dem Resultat, dass die Primitivbündel eine Vermehrung erfahren. Ihre Querschnitte ergeben nur zum Theil rundliche, kreisförmige oder ovale Figuren, zum Theil bilden sie vielfach eingeschnürte und gelappte Formen. Jedes Bündel wächst in derselben Weise, wie die Muskellamellen an anderen Orten des Actinienkörpers, dadurch, dass seine Oberfläche sich einfaltet. Die eingefalteten Particen werden sich wahrscheinlich abschnüren, so dass neue Primitivbündel durch Abspaltung von vorhandenen hervorgehen. Für diesen Process spricht einmal die Analogie mit den Vorgängen, wie sie überhaupt beim Wachsthum der Muskeln im Körper der Actinien maassgebend sind, und ferner die Beobachtung, dass die an einer Stelle eingefalteten Bündel,



wenn man sie in ihrem weiteren Verlauf verfolgt, in mehrere Theile sich gabeln. Man kann dies schon auf dickeren Querschnitten sehen, wenn man durch Veränderung der Einstellung sich abwechselnd tiefere und höhere Schichten zur Anschauung bringt; dann sieht man, dass Bündel in zwei oder mehrere kleinere Bündel zerfallen. Wir brauchen wohl kaum besonders hervorzuheben, wie sehr die erörterten Verhältnisse zu Gunsten der Ansicht sprechen, dass auch bei den höheren Thieren die Muskeln durch Theilung der Primitivbündel wachsen.

Ueber die Bedeutung, welche der Einfaltung und der Abschnürung der Muskulatur zukömmt, wird man keinen Augenblick zweifelhaft sein können. Durch den so klar gekennzeichneten Entwicklungsprocess, der sich in verschiedenen Modifikationen abspielt, wird auf einem gegebenen Raum eine beträchtliche Zunahme der Muskelmasse ermöglicht, ohne dass in Folge derselben eine Vergrösserung der Körperoberfläche nothwendig geworden wäre. Es erfährt daher auch beim Wachsthum der Muskellamelle die darüber gelegene Epithelschicht keine Vergrösserung in der Fläche, sondern sie passt sich nur in der Form ihrer Zellen den entstehenden Niveaudifferenzen an.

Das soeben erläuterte Princip des Muskelwachsthums zeigt sich nicht allein auf die Actinien beschränkt, sondern kann in ähnlicher Weise auch sonst noch im Thierreich beobachtet werden. Coelenteraten und Würmer bieten uns Beispiele in reicher Auswahl dar. Verschiedene Grade der Einfaltung einer Muskellamelle haben wir (67 u. 68a) schon früher bei den craspedoten Medusen, bei *Carmarina* und bei *Aequorea*, und hat gleichzeitig *Claus* (60) bei Siphonophoren beschrieben. In's Mesoderm eingebettete Röhren von Muskelfasern kennen wir aus eigener Anschauung von den Tentakeln der *Charybdeiden*, an denen sie *Claus* (59) zuerst nachgewiesen hat; wir kennen sie ferner von den *Lucernarien*, von denen sie *Kling* (74) und *Taschenberg* (92) abgebildet haben. Aehnliche Verhältnisse zeigt uns die Muskulatur der Würmer, auf welche einer von uns in einer anderen Arbeit demnächst zurückkommen wird. Alle diese Befunde lehren übereinstimmend, dass ursprünglich die Muskelfasern in der Fläche in Lamellen angeordnet sind, dass das Muskelwachsthum mit Einfaltung beginnt und seinen Abschluss dadurch findet, dass von Bindegewebe umschlossene Muskelbündel entstehen. Die weite Verbreitung dieser in allen Einzelheiten übereinstim-

menden Vorgänge deutet darauf hin, dass wir es mit einem gesetzmässigen Process von allgemeinsten Bedeutung zu thun haben.

Der zweite wesentliche Bestandtheil des Nervenmuskelsystems sind die Sinneszellen, Elemente von ganz derselben Form, wie wir sie schon früher bei den Medusen nachgewiesen haben (Taf. XX, Fig. 1—4a). Es sind zarte Fäden, in denen der Kern eine kleine Anschwellung bedingt, welche an der Peripherie ein Haar tragen und an der Basis gewöhnlich in zwei feine Nerven-fibrillen übergehen, die ihrerseits noch weitere Ausläufer abgeben können. Ueberall am Actinienkörper stimmen sie in ihren äusseren Merkmalen überein; nirgends haben sie sich, wie es bei den Medusen allgemein der Fall ist, zu specifischen Sinnesorganen, sei es zu Hörorganen oder zu primitiven Augen oder zu besonderen Tastapparaten, weiter entwickelt. Der hierin zu Tage tretende geringe Differenzierungsgrad findet einen weiteren Ausdruck in der gleichmässigen Verbreitung der Sinneszellen. Diese sind in beiden Körperschichten fast überall, wenn auch an einzelnen Stellen in grösserer Anzahl als an anderen, nachzuweisen. Im Ektoderm finden sie sich besonders reichlich an den Tentakeln und an der Mundscheibe, während sie am Mauerblatt und an der Fuss-scheibe fast ganz fehlen; im Entoderm werden sie häufiger an den Mesenterialfilamenten beobachtet, dagegen an der Innenseite der Tentakeln, an den Septen etc. nur vereinzelt.

Die Muskelzellen und Sinneszellen, gleichsam die beiden Pole des Nervenmuskelsystems, werden untereinander verbunden durch einen dritten wesentlichen Bestandtheil, durch Ganglienzellen und Nerven-fibrillen. An manchen Orten bilden diese eine zusammenhängende ziemlich gleichmässig entwickelte Nervenschicht, an anderen Orten wieder erscheinen sie nur als einzelne Faserzüge, die unter einander zu einem Plexus vereinigt sind. Nervenschicht und Nervenplexus lagern überall unter dem Epithel und auf der Muskelfaserlamelle (Taf. XIX, Fig. 5 u. 7n) oder wo letztere fehlt (Schlundrohr (Taf. XIX, Fig. 6), Mauerblatt) zwischen Epithel und Mesoderm. Die Ganglienzellen (Taf. XX, Fig. 6—10) sind mit zwei, drei oder vielen Ausläufern versehen (bi-, tri- und multipolare Elemente), theils sind sie von geringer, theils von recht ansehnlicher Grösse und stellen dann in letzterem Fall nächst den Eiern die grössten Zellen im Körper der Actinien vor. Derartige Formen wurden von uns namentlich im Bereich der Mund-

scheibe und an denjenigen Orten im Entoderm beobachtet, wo die Muskulatur durch Einfaltung sich mächtiger entwickelt hatte.

Unter den Ganglienzellen zeichnen sich einige durch eine bemerkenswerthe Gestalt aus. Ihr Körper springt nämlich buckelförmig über die Nervenschicht hervor, ja er verlängert sich sogar manchmal noch in einen stumpfen kurzen Fortsatz, der sich zwischen die Epithelzellen hineinschiebt (Taf. XIX, Fig. 12, 2). Letzteres scheint uns darauf hinzudeuten, dass auch die Ganglienzellen gleich den Muskelzellen ursprünglich Bestandtheile des Epithels und von Sinneszellen nicht zu unterscheiden gewesen sind.

Wenn wir jetzt die über die Verbreitung des Nervensystems ermittelten Thatsachen zusammenfassen, so ergibt sich uns etwa folgendes Gesamtbild. Am besten entwickelt ist das Nervensystem im Bereiche der Mundscheibe, wo es am ehesten noch als eine Art von Centralorgan bezeichnet werden kann (Taf. XX, Fig. 6 u. 7). Es stellt eine ansehnliche, zwischen dem ektodermalen Epithel und der Muskulatur gelegene Schicht dar, in welcher sich dünnere und stärkere Fibrillen nach allen Richtungen durchkreuzen und ein unentwirrbares, dichtes Flechtwerk bilden. In diesem trifft man kleinere und grössere Ganglienzellen in grosser Zahl an. Dieselben sind am reichlichsten zwischen den Tentakeln angehäuft und ferner in Streifen, die von den Basen der Tentakeln in radialer Richtung nach dem Munde hinlaufen.

An der Peripherie der Mundscheibe nimmt die peristomale Nervenschicht die Fibrillen auf, die einestheils von den Tentakeln, andernteils von dem Mauerblatte herkommen. An den Tentakeln liegt zwischen Epithel- und Muskellamelle eine zusammenhängende, zwar dünnere, aber immerhin noch ganz ansehnliche Nervenschicht, in welcher nur wenige und kleine Ganglienzellen eingebettet sind (Taf. XIX, Fig. 5 n). Am Mauerblatt und an der Fussescheibe dagegen nimmt die Nervenmasse, wenn wir von *Cerianthus* absehen, an Masse in ganz auffälliger Weise ab und wird auf einzelne unbedeutende Züge reducirt, die untereinander plexusartig verbunden sind. Bei *Cerianthus* ist dies nicht der Fall (Taf. XXIV, Fig. 11). Im Zusammenhang mit der starken Entwicklung einer ektodermalen Muskulatur (m) am Mauerblatt ist auch die Nervenschicht (n) in derselben Stärke wie an der Mundscheibe zur Ausbildung gelangt.

Centralwärts setzt sich die peristomale Nervenschicht am Mundrand auf das Schlundrohr (Taf. XIX, Fig. 6 und Taf. XXIV,

Fig. 16) fort und erscheint hier gleichfalls als eine dichte Lage (n) von gekreuzten Fibrillen, die bei dem Mangel ektodermaler Muskelfasern unmittelbar an das Mesoderm angrenzt. Ganglienzellen werden in ihr fast ganz vermisst.

Vom unteren Rand des Schlundrohrs an beginnt der entodermale Theil des Nervensystems, in welchem wir nicht mehr ausgedehnte Schichten, sondern mehr plexusartig untereinander verbundene Züge von Nervenfibrillen antreffen. Unter diesen sind von besonderer Stärke die Stränge, welche unter dem Drüsenstreifen der Mesenterialfilamente verlaufen und bei allen vollständigen Septen mit der Nervenschicht des Schlundrohrs in unmittelbarer Verbindung stehen (Taf. XXI, Fig. 10. 13. 15n und Taf. XXIV, Fig. 3n). Von den Mesenterialfilamenten gehen Fibrillen auch auf die Acontien über (Taf. XXI, Fig. 11 u. 12n). Von den eben genannten Strängen abgesehen werden die Nervenbündel des entodermalen Plexus von einer verhältnissmässig kleinen Anzahl von Fibrillen gebildet und sind sie am ansehnlichsten noch an den Stellen, an welchen die Muskulatur am besten entwickelt ist (Taf. XXII, Fig. 6 u. 7). Grössere und kleinere, bipolare und multipolare Ganglienzellen sind in den Verlauf der Bündelchen eingebettet. Auch der entodermale Plexus liegt unmittelbar der Muskel lamelle auf, d. h. er windet sich zwischen den Basen der Epithelzellen hindurch, da wo sich dieselben mit den Muskelfasern verbinden.

Wie aus unserer kurzen Zusammenfassung klar hervorgeht, steht das Nervensystem bei den Actinien noch auf einer tieferen Stufe als bei den craspedoten Medusen. Denn während es sich bei diesen am Schirmrand in Form eines Stranges zu einer Art Centralorgan localisirt hat, ist es bei den Actinien noch mehr gleichmässig über die ganze Körperoberfläche und zwar sowohl im Ektoderm als auch im Entoderm verbreitet. Wir werden wohl nicht irren, wenn wir das Fehlen einer grösseren Centralisation der Nerven elemente mit der geringen Entwicklung der Sinnesorgane in einen ursächlichen Zusammenhang bringen und uns zur Begründung dieser Ansicht auf die bei den Medusen und Actinien erhaltenen Befunde stützen. Denn auch in der Entwicklung der Sinnesorgane besteht zwischen beiden Abtheilungen ein Gegensatz; bei den Actinien sind indifferente Sinneszellen ziemlich gleichmässig über die Körperoberfläche vertheilt, bei den Medusen dagegen sind sie am Schirmrand besonders reichlich angehäuft und gruppenweise zu besonderen specifischen Sinnesorganen verbunden, wodurch die Ausbil-

dung eines Nervenrings wohl in erster Linie veranlasst worden sein mag.

Die im letzten Abschnitt zusammengefassten Thatsachen über das Nervenmuskelsystem der Actinien bieten uns einen neuen Beweis für die Richtigkeit der Principien, die wir in unseren Medusenarbeiten (67. p. 163—174) entwickelt haben; sie zeigen uns, dass die Neuromuskeltheorie, wie sie zuerst von Kleinenberg (73) aufgestellt und von vielen Seiten mit Beifall aufgenommen wurde, nicht haltbar ist. Bei den Actinien setzt sich ja der grösste Theil der Muskulatur aus Epithelmuskelzellen, wie bei Hydra, zusammen. Jeder Anhänger der früheren Theorie, der eine solche Zelle erblickt (Taf. XXII, Fig. 8a) und mit den anderweitigen histologischen Verhältnissen nicht bekannt ist, würde wohl sofort der Meinung sein, dass der Zellkörper mit der Geissel, welcher den Reiz empfängt, Sinneszelle sei, dass der Verbindungsfaden den Nerven repräsentire, welcher den Reiz auf den contractilen basalen Zellabschnitt übertrage. Wie falsch es nun ist anzunehmen, dass alle Theile des Nervenmuskelsystems höherer Thiere in so beschaffenen Zellen vereint seien und später sich aus ihnen durch Theilung differenzirt und zu selbständigen Muskel, Sinnes- und Ganglienzellen entwickelt hätten, das ist hier klar ersichtlich, da neben den sogenannten Neuromuskelzellen bereits schon selbständige Sinnes- und Ganglienzellen und Nervenfasern bei den Actinien vorhanden sind.

Der Neuromuskeltheorie ist kürzlich ein neuer Verfechter entstanden. Professor Eimer ist in seinem 1879<sup>1)</sup> erschienenen Buch

---

<sup>1)</sup> An mehreren Stellen seines Buches kömmt Herr Eimer auf uns und unsere Arbeiten in einer Weise zu sprechen, die uns zu einigen Bemerkungen nöthigt, theils zur Abwehr persönlicher Beleidigungen, theils zur Richtigstellung des Verhältnisses, in welchem unsere beiderseitigen Untersuchungen zu einander stehen.

In der Anmerkung auf Seite 93 hebt Herr Eimer die loyale Weise hervor, in welcher Romanes den von Eimer mit ihm begonnenen Prioritätsstreit behandelt hat, und äussert eine herzliche Freude darüber, „dass die in unserer Literatur nicht seltenen Beispiele entgegengesetzter Art durch Männer aufgewogen werden, welche jene Art von „Streben“, die auf Kosten der Rechte Anderer Erfolg zu gewinnen sucht, verschmähen und welche an Vorarbeiten in wissenschaftlichen Fragen nicht eine wegzuräumende Concurrenz sehen im Sinne des Gewerbes!“ Warum Herr Eimer es für nöthig befunden hat, seiner Freude so beredten Ausdruck zu leihen, geht aus einer zweiten Anmerkung S. 273 hervor, in welcher er uns vorwirft, dass wir uns „in der auf Seite 93 bezeichneten Weise zu seinen Arbeiten

über die Medusen der Ansicht: dass „abgesehen von der Einrichtung des Neuromuskelsystems bei Beroë die von ihm bei den

gestellt hätten“. Wozu dieses Verstecken spielen! Wer Gegnern niedrige Motive vorwerfen will, möge auch den moralischen Muth besitzen, es in offener Weise zu thun! Gegenüber solchen Angriffen giebt es keine Worte der Verständigung und bedarf es keiner Worte der Vertheidigung.

Was nun ferner den von Herrn Eimer uns octroyirten Prioritätsstreit anlangt, so möge er denselben mit gleicher Geschäftigkeit fortsetzen, mit dem er ihn begonnen und bisher geführt hat. Er möge so viel er will, hervorheben, dass er „die Grundzüge der Carmarina zukommenden Einrichtungen zuerst veröffentlicht habe“ und „dass andere Arbeiten (Hertwig, Boehm) eine Bestätigung (!) seiner Arbeiten geliefert hätten“, wie er dies zur Genüge — wir haben nicht gezählt wie oft, es kommt aber eine erkleckliche Anzahl zusammen — in seiner neuesten Publication gethan hat. Wir begnügen uns dem gegenüber hier seine und unsere Publicationen in chronologischer Ordnung aufzuführen.

1. Th. Eimer. „Ueber künstliche Theilbarkeit von Aurelia aurita und Cyanea capillata in physiologische Individuen.“ Zoologische Untersuchungen. Würzburg 1874. Heft 1.

Die kleine Schrift handelt über physiologische Experimente an Medusen, auf die in unserer Monographie Seite 125 und 134 Bezug genommen wird. Ueber morphologische Verhältnisse finden sich nur einige Sätze, die von uns Seite 118 wörtlich citirt worden sind und bestimmte Angaben nur über das Vorkommen von Nervenfasern und Ganglienzellen in der Gallerte enthalten, Angaben, welche nach der übereinstimmenden Ansicht von Claus, Schäfer und uns falsch sind.

2. Th. Eimer. Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkerns. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 14. 1877. pag. 94.

Verfasser spricht hier gelegentlich von besonderen Kernformen, die in Sinneszellen und Ganglienzellen von Carmarina von ihm beobachtet worden sind.

3. Oscar und Richard Hertwig. Ueber das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Jenaische Zeitschrift. Bd. XI. 1877. pag. 355.

Die Schrift, welche auf 20 Seiten eine kurze Zusammenfassung unserer Resultate enthält, ist vom 14. Juli 1877 datirt, an welchem Tag sie der Redaction der Jenaischen Zeitschrift eingereicht wurde. Professor Eimer erhielt von uns, wie er selbst mittheilt, einen Separatabdruck am 10. October 1877. Das Heft der Zeitschrift wurde im November 1877 verausgabt.

4. Th. Eimer. Ueber künstliche Theilbarkeit und über das Nervensystem der Medusen. Vortrag gehalten am 21. September auf der Münchener Naturforscherversammlung. Amtlicher Bericht der fünfzigsten Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte. München 1877 pag. 182. Nochmals abgedruckt und mit einem Zusatz versehen im Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 14. 1877.

Medusen geschilderten morphologischen Thatsachen die Neuro-muskelhypothese zur durchaus berechtigten Theorie gestaltet.

In dem vom 17. October datirten Zusatz nimmt Eimer schon auf unsere Schrift Nr. 3 Bezug und sieht in ihr eine rasche Bestätigung (!) seiner Untersuchungen, wobei er uns vorwirft, dass wir seinen Verdiensten nicht die gebührende Anerkennung gezollt hätten. Man sehe unsere Erwiderung. Monographie Seite 160.

5. Oscar und Richard Hertwig. Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen, monographisch dargestellt. 1878. (Wurde Ende Februar 1878 verausgabt.)

6. Oscar und Richard Hertwig. Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878. (Im Juli verausgabt.)

In der ersten der beiden zuletzt genannten Schriften haben wir Eimer's vorläufige Mittheilung (No. 4) im Literaturverzeichniss mit aufgeführt, die Resultate dagegen nicht besprochen, weil der die Beobachtungen enthaltende Theil unserer Arbeit schon vorher in den Besitz unseres Herrn Verlegers übergegangen war. Aus Gefälligkeit noch in einem Nachtrag auf die vorläufige Mittheilung einzugehen sahen wir uns um so weniger veranlasst, als Herr Eimer schon damals ganz unerwarteter Weise beleidigende Angriffe gegen uns richtete. In der zweiten Schrift (Nr. 6), die 5 Monate später erschienen ist, haben wir Herrn Eimer an allen den Stellen erwähnt, an denen sich unsere Arbeitsgebiete berührten. Hierüber schreibt Herr Eimer: „In der Monographie der Medusen und in der folgenden Abhandlung (der Organismus etc.) werden meine vor den ihrigen veröffentlichten Nachrichten über das Nervensystem der Medusen, trotzdem, oder weil diese mit jenen in so hohem Grade zusammenfallen, vollkommen ignorirt oder nur da angezogen, wo die Jenaer Autoren glauben, mir einen Makel anhängen zu können. Dass solches Verfahren mit der Wissenschaft nichts zu thun hat, dass das Ignoriren meiner Untersuchungen speciell in einem Buche, welches sich Monographie des Nervensystems der Medusen nennt, und besonders unter den gegebenen Umständen nur eine Deutung zulässt, ist klar.“ Diese ganze Verdächtigung ist nur dadurch ermöglicht, dass Herr Eimer seinen Lesern gegenüber verschweigt, dass zwischen der Arbeit, in welcher wir ihn nicht citirt haben (Nr. 5) und der Arbeit, in welcher wir ihn citirt haben (Nr. 6), ein Zwischenraum von 5 Monaten liegt.

7. Th. Eimer. Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Obwohl dieses Werk im Buchhandel erst im Februar 1879 erschienen ist, trägt es trotzdem auf seinen Titelblättern die Jahreszahl 1878. Schon im zoologischen Anzeiger ist daher mit Recht die Jahreszahl 1878 in 1879 corrigirt worden. Herr Eimer indessen citirt noch in einer kürzlich erschienenen Arbeit Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. 17. pag. 214. Anm. 2 die falsche Jahreszahl 1878.

Wir haben in dem Verzeichniss Eimer's Arbeit über Beroë nicht erwähnt. (Zoologische Studien auf Capri. I. Ueber Beroë ovatus.

ten“. Er findet keinen Widerspruch darin, dass er einen wohl entwickelten Nervenplexus und auch ächte Neuromuskelzellen gleichzeitig in der Subumbrella der Medusen beschreibt. Wir denken, wie gesagt, anders über diesen Punkt. Nach der Theorie Kleinenberg's sind die Neuromuskelzellen Elemente, in welchen die Anlagen der Muskulatur und des Nervensystems noch vereint sind. Demnach erscheint es uns ganz selbstverständlich, dass von Neuromuskelzellen da nicht mehr die Rede sein kann, wo besondere nervöse Elemente, Sinneszellen, Nervenfasern, Ganglienzellen, nachgewiesen worden sind. Es scheint uns selbstverständlich, dass die „Neuromuskelzellen“ nichts anderes als nur im Epithel gelegene Muskelzellen sind.

Es ist wohl hier der geeignetste Ort auch auf

#### Die Physiologie des Nervenmuskelsystems

einzugehen und das Wenige, was wir über diesen Gegenstand wissen, zusammenzustellen. Vielleicht tragen die Bemerkungen dazu bei, zu neuen Beobachtungen und Experimenten anzuregen.

Alle Beobachter stimmen darin überein, dass die Fleischpolypen gegen Reize im Grossen und Ganzen äusserst empfindlich sind und auf dieselben durch energische Muskelcontraction in der lebhaftesten Weise reagiren. Wenn man zum Beispiel einen einzigen Tentakel von *Sagartia parasitica* berührt, so hat dies schon zur

Ein Beitrag zur Anatomie der Rippenquallen. 1873.) Indessen gerade auf diese legt der Herr Verfasser beim Geltendmachen seiner Prioritätsansprüche ganz besonderen Werth; diese Arbeit haben wir ja nach seiner Ansicht vornehmlich in den Hintergrund drängen wollen, als „wir uns des Breiteren darüber ausliessen, welche morphologischen Erwägungen uns zur Behandlung des Themas veranlasst haben“. Wir haben schon früher erklärt, „dass wir aus Eimer's Untersuchung über Beroë auch nicht irgend welche Anregung zur Bearbeitung des Nervensystems der Medusen empfangen haben“, und können nur bedauern, dass Herr Eimer kein Verständniss besessen hat für die schonende Form, in welche wir, obwohl schon damals ohne jede Veranlassung in verletzender Weise angegriffen, unser Urtheil gekleidet haben. So sehen wir uns denn genöthigt zu erklären, dass wir in unseren morphologischen Vorstellungen nicht im Geringsten durch eine Arbeit beeinflusst worden sind, welche wegen des Gemisches von guten und schlechten Beobachtungen, wegen der Willkür in den Deutungen und der noch grösseren Willkür in den Schlussfolgerungen uns von Anfang an als wenig Zutrauen erweckend erschienen ist. Einer späteren Abhandlung bleibe es vorbehalten zu zeigen, dass das Nervenmuskelsystem der Ctenophoren und das Nervenmuskelsystem der Medusen sehr wesentlich von einander unterschieden sind.



Folge, dass plötzlich nicht allein der ganze Tentakelkranz, sondern auch die Mundscheibe eingezogen wird und der Rand des Mauerblattes sich schützend über diese Theile herüberlegt. Nach kurzer Zeit werden die contrahirten Organe dann wieder langsam entfaltet. Man kann dies Experiment häufig wiederholen: Zusammenziehung und Entfaltung äussern sich immer in der gleichen Weise. Stärkeren Reizen entsprechen stärkere Contractionen. Durch äusserste Zusammenziehung der ganzen Muskulatur kann das Volum des Körpers um das 3—5fache verringert werden, indem die im Inneren enthaltene Flüssigkeit durch den Mund und die Poren der Tentakeln und des Mauerblattes entleert wird. Bei *Sagartia* werden dann auch aus den *Cinclides* die *Acontien* zur Vertheidigung urplötzlich nach Aussen hervorgeschleudert. Bei so starker Reizung verstreicht stets längere Zeit, ehe das Thier sich wieder ausdehnt und die Tentakeln in normaler Weise entfaltet. Nicht minder lebhaft reagiren auch die *Cerianthiden*, wenn sie beunruhigt werden; schon auf eine leise Erschütterung des Wassers hin ziehen sie sich mit ihrem Tentakelkranz in den Hintergrund der im Sande verborgenen Schleimröhre zurück, um erst nach einiger Zeit wieder an die Oberfläche hervorzukommen. Dieses Zurückziehen, bemerkt Jules Haime (20. p. 348), geschieht mit der grössten Präcision und Schnelligkeit und erinnert ganz an ähnliche Handlungen höherer Thiere wie der *Serpulen* und *Sabellen*.

Wenn man bei *Sagartia* und *Cerianthus* nur partielle Contractionen einzelner Theile hervorrufen will, muss die Berührung schon sehr langsam geschehen und schwach sein. Doch kann man es erreichen, dass nur ein einziger Tentakel sich krümmt und zusammenzieht. Am besten kann man dies bei weniger empfindlichen Actinien wie den *Antheen* oder bei den empfindlichen Arten, wenn sie halb chloroformirt sind, beobachten. Bei *Anthea* zieht sich auf Berührung gewöhnlich nur der zunächst betroffene Tentakel zusammen, erst wenn man einen Tentakel quetscht, wird eine Contraction aller übrigen hervorgerufen.

Die Sensibilität ist ferner bei den Actinien nicht an allen Körperstellen gleich gross. Wie Heider (21. p. 387) ganz richtig bemerkt hat, genügt bei den *Sagartien* eine schwache Berührung eines Tentakels oder der Mundscheibe, um eine kräftige Contraction hervorzurufen, während das Thier gar nicht reagirt, wenn man bei klaffendem Munde vorsichtig ohne die Lippen zu berühren, mit einem Stabe in das Magenrohr, ja bis in die Körperhöhle fährt. Ebenso zeigt das Mauerblatt eine im Verhältniss zur Mund-

platte geringe Sensibilität. Diese ungleiche Empfindlichkeit der Körperoberfläche stimmt auf das Beste mit den anatomischen Resultaten unserer Untersuchung, mit der Vertheilung der Sinneszellen und der Nervenschicht, überein.

Beobachtungen an *Sagartia parasitica* weisen deutlich darauf hin, dass den Actinien auch ein gewisses Unterscheidungsvermögen für die Qualität des Reizes, wie z. B. für die Art der Berührung, zukömmt. Bekanntlich leben die Sagartien auf den Muschelschalen angeheftet, in welche die Bernhardskrebse sich eingenistet haben, und sie lassen sich von diesen mit herumtragen. Hier ist es nun auffällig zu sehen, dass die Sagartien gegen alle Erschütterungen, die durch die Bewegungen des mit der Muschel und dem Ansiedler schwer bepackten Krebses hervorgerufen werden, gleichgültig sind. Mögen die Tentakeln an anderen Gegenständen vorbeistreichen, es wird hierdurch keine Zusammenziehung des ganzen Tentakelkranzes hervorgerufen, während eine solche doch eintritt, wenn ein anderes Thier die *Sagartia* berührt.

Weiter muss hervorgehoben werden, dass die Fleischpolypen auch gegen Licht empfindlich sind; ja manche Arten wie *Edwardsia*, *Cerianthus* und *Cladactis* reagiren auf dasselbe in einer sehr auffälligen Weise. Die erste darauf bezügliche Beobachtung hat uns Quatrefages (35. p. 76) mitgetheilt. Wenn er plötzlich auf schön ausgedehnte Edwardsien mittelst einer Linse concentrirtes Lampenlicht einfallen liess, zogen sie rasch ihre Tentakeln ein, aber bald entfalteten sie dieselben von Neuem. Eine noch deutlichere Wirkung beobachtete Jules Haime (20. p. 348) bei Exemplaren von *Cerianthus*. Wenn er dieselben directem Sonnenlicht aussetzte, erhoben sie plötzlich ihre Tentakeln und näherten sie einander, aber sie breiteten sie darauf nur sehr unvollständig wieder aus. Il était visible, fügt Jules Haime hinzu, que cette sensation les gênait, et qu'ils ne s'y accoutumaient qu'avec difficulté. J'ai en plusieurs fois l'occasion de remarquer dans le port de Mahon que, lorsque le ciel est sans nuages, ils ne se montrent pas en plein midi, au moins pendant l'été, et restent cachés dans leurs tubes jusqu'à ce que le soleil ait perdu un peu de son éclat. Sehr empfindlich gegen Licht ist endlich auch die *Cladactis Costae*, eine schöne in grösseren Tiefen lebende Actinie, welche man im Aquarium zu Neapel häufiger zu beobachten Gelegenheit hat. Im Tageslicht zieht sie ihren Körper stark zusammen und erst wenn es zu dunkeln beginnt, dehnt sie

sich auf das Vier- bis Fünffache aus und entfaltet ihre Tentakeln, die zuvor eingezogen waren.

Bei dem Mangel bestimmter Sehorgane müssen bei den Actinien die Sinneszellen des Ektoderms direct für Licht erregbar sein; ob diese Eigenschaft nun allen oder nur einer bestimmten Art von Sinneszellen zukommt, ist nicht zu entscheiden, da hierfür uns die histologischen Kriterien fehlen.

Am Schluss des physiologischen Abschnittes weisen wir noch darauf hin, dass das Nervensystem der Fleischpolypen sich gegen Narcotica ähnlich wie bei den höheren Thieren verhält. Durch Opium und Chloroform kann die Erregbarkeit herabgesetzt und durch das letztere Mittel vorübergehend ganz aufgehoben werden. Doch zeigt sich uns in der Einwirkung der Narcotica ein Unterschied darin, dass bei den Fleischpolypen das Nervensystem auf dieselben viel langsamer als bei den höheren Thieren (von den Würmern an) reagirt. Es mag dies mit der geringeren Entwicklung und Centralisation des Nervensystems zusammenhängen.

Nach dieser Abschweifung kehren wir zu unserem Resumé zurück und fassen noch kurz die Resultate zusammen, welche wir über zwei weitere Gewebe, über die Stützsubstanz und die Geschlechtsorgane, erhalten haben. Beide gehören der mittleren Körperschicht der Actinien oder dem Mesoderm an.

4) Die Stützsubstanz ist beim *Cerianthus* schwach entwickelt und ist mit Ausnahme weniger Stellen (Taf. XXIV, Fig. 3 u. 13) zellenfrei (Taf. XXIV, Fig. 11. 15. 16s). Bei den Actinien dagegen erreicht sie namentlich am Mauerblatt und an der Mundscheibe eine bedeutendere Stärke und ist überall reichlich mit Zellen versehen (Taf. XIX, Fig. 1—8s. Taf. XXI, Fig. 1—3). Beim *Cerianthus* ist die Stützsubstanz mehr homogen, bei den Actinien fibrillär. Von welcher Schicht ihre Zellen abstammen, ob vom Ektoderm oder Entoderm, ist noch durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen aufzuklären.

5) Die Geschlechtszellen sind bei den Fleischpolypen in die mesodermale Stützsubstanz eingebettet, die Eier einzeln in besondere Kapseln, die Spermatozoen in grösserer Anzahl zu einem Hodenfollikel vereint (Taf. XXIII, Fig. 4—6. Taf. XXIV, Fig. 1 u. 13). Ihrer Genese nach gehören sie dem Entoderm an; sie entwickeln sich nämlich aus subepithelialen Zellen des Entoderms und werden später erst von der Stützsubstanz umwachsen und von

ihrem Mutterboden abgeschnürt (Taf. XXIII, Fig. 1—3. 8. Taf. XXIV, Fig. 2).

## II. Abschnitt.

### Bemerkungen zur Keimblättertheorie.

#### 1. Ueber die Benennung der Keimblätter und der Körperschichten.

In dem Gebrauch der Worte Ektoderm, Mesoderm, Entoderm, mit welchen wir bei den Actinien die verschiedenen Körperschichten benannt haben, macht sich seit einer Reihe von Jahren bei den Forschern, welche sich mit dem feineren Bau der Coelenteraten beschäftigt haben, eine Unsicherheit bemerkbar. So spricht z. B. Kowalevsky (81) in einer soeben erschienenen vorläufigen Mittheilung die Ansicht aus, dass das gallertartige Gewebe der Alcyoniden, welches gewöhnlich als Mesoderm bezeichnet wird, zusammen mit dem äusseren Epithel als ein stark entwickeltes Ektoderm aufzufassen sei, weil es aus dem Ektoderm der Larve entsteht. Eilhard Schulze (86. p. 293) wirft in seinen Spongienuntersuchungen die Frage auf, ob die Gewebsschicht der Spongien, in welcher die Genitalzellen sich ausbilden und stellenweise contractile Faserzellen zu finden sind, Mesoderm und ihre äussere Plattenepitheldecke Ektoderm genannt werden dürfe oder nicht? Claus (59. p. 19 Anm.) hebt in seiner Schrift über *Charybdea marsupialis* besonders hervor, dass, „wenn er die Bezeichnung Mesoderm hier und an anderen Orten für die Gallertsubstanz und die Stützlamelle der Coelenteraten in Anwendung bringe, er sich des Unterschiedes von dem, was man bei Würmern und höheren Thieren Mesoderm nenne, wohl bewusst sei.“ Derartige Beispiele liessen sich noch weiter leicht vermehren.

Die Unsicherheit im Gebrauch der Worte Ekto-, Meso- und Entoderm rührt erst von der Zeit her, seitdem man allgemeiner die Körperschichten ausgebildeter Thiere mit den Keimblättern der Embryonen vergleicht, und sie erklärt sich daraus, dass man Worte, die ursprünglich nur für fertige Zustände angewandt wurden, direct auf embryonale übertragen hat und umgekehrt. In dieser Hinsicht scheint uns die Geschichte der Begriffe Ektoderm, Mesoderm und Entoderm, sowie der mit ihnen jetzt identisch gewordenen Begriffe oberes, mittleres und unteres Keimblatt von Interesse zu sein;

zugleich kann sie uns einen Fingerzeig geben, wie man in Zukunft wohl am besten die fraglichen Worte handhaben wird.

Wie bekannt, ist die Lehre von den Schichten oder Blättern des thierischen Körpers (die Blätter-Theorie) aus entwicklungsgeschichtlichen Studien hervorgegangen und ist zu ihrer fundamentalen Bedeutung durch die glänzenden Entdeckungen von Pander, Baer und Remak gelangt. Aus ihnen ergab sich, dass der Hühnerkeim aus Zellschichten besteht, auf deren Umbildung sich alle einzelnen Organe des Körpers zurückführen lassen. Die Schichten, deren man auf einem bestimmten Stadium mit Remak jetzt drei annimmt, haben die verschiedensten Namen erhalten. Am gebräuchlichsten und in keiner Beziehung anfechtbar sind wohl die Ausdrücke äusseres, mittleres und unteres Keimblatt.

Eine bedeutungsvolle Erweiterung erfuhr 1849 die Blättertheorie durch Huxley (70), welcher nachwies, dass der Körper der Coelenteraten aus zwei Schichten aufgebaut ist. Er nannte sie outer and inner membrane (foundation membranes) und verglich sie schon nach ihren physiologischen Leistungen dem serösen und mucösen Keimblatte Baer's. Allman (49. p. 368) führte bald darauf 1853 zur Bezeichnung der äusseren und inneren Zellschicht der Coelenteraten die jetzt so viel gebrauchten Namen Ektoderm und Entoderm ein. Allmählich gewannen diese Worte in der Coelenteratenliteratur Bürgerrecht, in Kölliker's *Alcyonarien* (76), in Haeckel's *Spongien* (63), in Eilh. Schulze's *Cordylophora* (88) und in Kleinenberg's (73) *Hydra*. Dies war nun aber auch die Zeit, welche in der Geschichte der Blättertheorie einen neuen bedeutsamen Wendepunkt bezeichnet. Durch die ausgedehnten Untersuchungen Kowalevsky's (80) war der Nachweis geführt worden, dass auch bei den Embryonen wirbelloser Thiere sich ebenso gut wie bei denjenigen der Wirbelthiere besondere Keimblätter unterscheiden lassen. Haeckel, mit der Entwicklung und Anatomie der Spongien beschäftigt, erkannte die hohe Tragweite aller dieser Verhältnisse und schuf, indem er den blättrigen Bau der Embryonen aller Thiere und den blättrigen Bau der Coelenteraten mit einander verglich, seine so bedeutungsvolle *Gastraeatheorie* (64, 65), welche den Anstoss zu zahlreichen Untersuchungen gegeben hat; er zeigte, dass der Aufbau der Thiere aus Blättern sich daraus erkläre, dass sie von einer zweiblättrigen Ausgangsform, der *Gastraea*, abstammen. Gleichzeitig mit Haeckel wurde auch in England Ray Lancaster (82 u. 83)

zu einer ähnlichen Theorie geführt, welche er in einer ideenreichen Schrift: *On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals* ausgeführt hat.

Von dieser Zeit an erhielten die Worte Ektoderm, Entoderm und Mesoderm eine veränderte, allgemeinere Bedeutung; indem man die Schichten der Coelenteraten und der Embryonen der höheren Thiere mit einander verglich und für homolog erklärte, wurden die Allman'schen Bezeichnungen auch auf embryonale Verhältnisse übertragen. Ektoderm, Mesoderm und Entoderm wurden in gleichem Sinne wie äusseres, mittleres und inneres Keimblatt angewandt und verschafften sich in der embryologischen Literatur sehr rasch Eingang, wie sie denn auch in der neuen Auflage von Kölliker's Entwicklungsgeschichte eingeführt sind.

So berechtigt nun auch die Vergleichung niederer Thiere mit den Entwicklungszuständen höherer Thiere an sich ist, so wenig scheint uns die Verschmelzung der Begriffe, die ursprünglich getrennt entstanden waren und sich in dem einen Fall auf den Bau des fertigen Organismus, in dem anderen Fall auf den Bau des Keimes bezogen, zweckmässig gewesen zu sein. Denn sie ist eine Quelle von manchen Uebelständen geworden. Am klarsten zeigt sich uns dies an dem Worte Mesoderm. Bei den höheren Thieren bezeichnen die Embryologen als mittleres Keimblatt eine Schicht embryonaler Zellen und sie zeigen, dass bestimmte Gewebe und Organe aus dieser Schicht hervorgehen. Bei den Coelenteraten dagegen versteht man unter Mesoderm eine entwickelte Gewebsschicht zwischen innerem und äusserem Körperepithel, eine gallertige oder faserige zellenführende Bindesubstanz, in welche hie und da auch noch Muskeln, Nerven und Geschlechtsorgane eingebettet sind. Das Mesoderm wird bei den Larven nicht als eine besondere Schicht embryonaler Zellen, als ein Keimblatt, angelegt, sondern differenzirt sich allmählich und wie wir gezeigt haben, zu verschiedenen Zeiten aus dem Ektoderm und aus dem Entoderm. Wollten wir bei den höheren Thieren in derselben Weise wie bei den Coelenteraten verfahren, so müssten wir alle Organe, die sich aus dem oberen und unteren Keimblatt abschnüren und zwischen beide zu liegen kommen, zum Mesoderm rechnen, also auch das Nervensystem, einen grossen Theil der Sinnesorgane etc. Daraus geht aber hervor, dass das Mesoderm der Coelenteraten und das mittlere Keimblatt der Embryonen nicht congruente Begriffe sind, und dass man das Wort Mesoderm bei seiner Uebertragung auf die Wirbelthiere in einer principiell anderen Weise

als bei den Coelenteraten gebraucht. Eine ähnliche Verschiedenheit der Auffassungsweise zeigt sich uns, wenn R. Lancaster (82. p. 329) die Coelenteraten *Diploblastica* und Haeckel (64. p. 31) *Triblasteria* nennt. Ray Lancaster geht davon aus, dass die Coelenteraten aus 2 embryonalen Zellenlagen (2 Keimblättern) entstehen, Haeckel dagegen fasst die 3 Schichten des fertigen Thieres in's Auge. Die Widersprüche, die sich hier in unserer Nomenclatur zeigen, hat schon Eilhard Schulze (86. p. 293) klar hervorgehoben in einer kurzen Auseinandersetzung, die wir hier wiedergeben.

Indem Eilhard Schulze die Frage aufwirft, ob man bei den Spongien von einem Mesoderm reden dürfe, macht er dies davon abhängig, „ob man den Ausdruck Mesoderm nur in dem Falle anwenden will, wenn sich eine nach beiden Seiten abgegrenzte Zellenlage schon früh, d. h. vor der Entwicklung der Gewebe und Organe, also gleichsam schon am Keime als ein besonderes Keimblatt anlegt, oder ob man auch dann von einem Mesoderm sprechen will, wenn eine Sonderung einer mittleren differenten Gewebsschicht von dem äusseren oder inneren epithelialen Lager erst später und ohne die Ausbildung eines eigentlichen Keimblattes erfolgt. Beispiele für den letzteren Fall haben wir auch ausserhalb der Spongiengruppe, unter den Coelenteraten z. B. bei den Medusen, wo zwischen den beiden primären Keimblättern, dem Ektoderm und Entoderm, zunächst nur eine ganz structurlose Gallerte ausgeschieden wird. Wenn später in diese Gallertmasse Zellen einwandern, so ist dadurch eine sowohl von dem äusseren Grenzzellenlager als auch von dem Epithel des Gastrovascularsystems differente Bindegewebslage entstanden. Dieselbe wird nun in der That von einigen Forschern Mesoderm genannt, während andere ihr diese Bezeichnung nicht zugestehen wollen.“

„Wenn man sich an die ursprüngliche und wörtliche Bedeutung des Ausdruckes „Keimblatt“ hält und darunter eine schon im Keime angelegte besondere Zellenlage versteht, so kommen allerdings den Spongien sicher nur zwei Keimblätter, Ektoderm und Entoderm zu; denn die fragliche, beim ausgebildeten Schwamme zu findende Bindegewebslage tritt jedenfalls nicht als ein besonderes Keimblatt in dem erwähnten Sinne auf.“

„Hiernach scheint es mir gerathen, wenigstens den Ausdruck „mittleres Keimblatt“ einstweilen nicht auf die skeletbildende Binde substanzschicht der Spongien anzuwenden und die Spongien mit Bezug auf die Keimblattlehre künftig nicht drei-

blättrige, sondern zweiblättrige Thiere zu nennen. Dagegen erlaube ich mir für diesen und verwandte Fälle die Anzahl der differenten Gewebsschichten mit dem Ausdruck „schichtig“ anzugeben. Die Spongien sind also zweiblättrige, aber dreischichtige Thiere.“

„Um die wichtige Frage zu entscheiden, wie sich diese Schichten zu den secundären Keimblättern der höheren Thiere verhalten, ob sie vielleicht phylogenetisch als Vorläufer der letzteren anzusehen sind, scheinen mir einstweilen unsere Kenntnisse noch nicht auszureichen.“

Eilhard Schulze hebt in den obigen Sätzen nach unserer Ansicht einen sehr richtigen Gesichtspunkt hervor, er bringt aber selbst die von ihm aufgeworfene Frage nicht zum Abschluss; in einer späteren Arbeit vermeidet er die früher von ihm selbst bei den Spongien benutzten Ausdrücke Ektoderm, Mesoderm und Entoderm und ersetzt sie lieber durch die Bezeichnungen: äussere Zellenschicht, Binde substanzschicht und Kragenzellenschicht. Er verzichtet somit auf die von Allman für die Coelenteraten eingeführten Worte und überlässt sie den Embryologen.

Wie schon angedeutet wurde, ist die Verschmelzung von Begriffen, die ursprünglich in verschiedener Weise gebraucht wurden, die Quelle der hervorgehobenen Uebelstände; wir werden daher dieselben am besten auch wieder durch Einführung einer getrennten Namengebung vermeiden können, — insofern zeigt uns die Geschichte der Worte selbst den Weg zur Lösung der von Eilh. Schulze zuerst angeregten Frage an, — und so schlagen wir denn vor, die Worte Ektoderm, Mesoderm und Entoderm in ihrer ursprünglichen Bedeutung wieder für die Schichtungsverhältnisse entwickelter Thiere und ebenso die Worte oberes, mittleres und unteres Keimblatt nur für embryonale Zustände anzuwenden. Für letzteren Zweck ist auch die bei den Engländern eingeführte Nomenclatur, Epiblast, Mesoblast, Hypoblast, recht passend, doch möchte es sich empfehlen die Präposition Epi und Hypo durch Ekto und Ento zu ersetzen. Es mag an dieser Stelle hervorgehoben sein, dass Huxley in seinen Grundzügen der Anatomie der wirbellosen Thiere (72) sich der Worte in ähnlichem Sinne, wie wir es vorschlagen, bedient, ohne aber die Beweggründe näher anzugeben.

Dadurch dass wir die einzelnen Worte in einer beschränkteren Bedeutung gebrauchen, sind wir in die Lage gesetzt, die durch



sie ausgedrückten Begriffe schärfer zu präcisiren, als es ohnedem möglich sein würde.

Indem wir bei den Entwicklungsformen der Thiere Keimblätter unterscheiden, wollen wir ausdrücken, dass die Zellen, bevor sich dieselben in Organe und Gewebe differenzirt haben, schon in ein bestimmtes Lageverhältniss getreten sind. Dieses Lageverhältniss ist von einer grossen Bedeutung, weil sich in ihm eine durch das ganze Thierreich wiederkehrende Gesetzmässigkeit ausspricht. Einmal leiten sich aus bestimmten Zellschichten bestimmte Organe des fertigen Thieres ab, zweitens kehren die gleichen Schichtungsverhältnisse bei den Keimen aller Thiere wieder. In den niedersten Abtheilungen sind nur 2 Schichten vorhanden, aus denen sich die Gewebe des fertigen Thieres entwickeln, bei den höheren schiebt sich zwischen beide noch eine dritte Schicht ein, von welcher dann gleichfalls bestimmte Organe ableitbar sind. Die beiden ersten Schichten sind der Ektoblast und Entoblast, die dritte zwischen ihnen erscheinende Schicht ist der Mesoblast. Wir gebrauchen also diese Worte nur für Blätter embryonaler Zellen, die sich noch nicht in Gewebe und Organe umgewandelt haben, und wir drücken in den 3 Worten nur das Lageverhältniss dieser 3 Blätter zu einander aus.

Wir legen auf diesen letzteren Punkt besonderes Gewicht. In den Nachträgen zur Gastraeatheorie spricht Haeckel (65. p. 61—65) die Ansicht aus, dass es ein logischer Fehler sei von einem Entoblast und Ektoblast dann noch zu sprechen, wenn sich ein Mesoblast zwischen beiden gebildet habe. Der Mesoblast sei jedenfalls ein secundäres Produkt und daher ein Theil der primären Keimblätter, entweder beider oder eines von beiden. „Da nun der Theil nie gleich dem Ganzen sein könne, so höre mit der Bildung des Mesoblasts wenigstens eines der beiden primären Keimblätter — oder beide zugleich — auf, als solche zu existiren; eines oder beide sind dadurch in mehrere secundäre Keimblätter zerfallen oder gespalten.“ Haeckel bezeichnet demzufolge die Schichten des dreiblättrigen Keimes als Hautsinnesblatt, Mesoderm und Darmdrüsenblatt. Nach demselben Princip entwirft Allen Thompson (93. p. 26) folgende Tabelle, wie man die Schichten im 2, 3 und 4blättrigen Keime zu bezeichnen habe.

Primary blastoderm	{	Ektoderm	{	Epiblast	}	secondary Blastoderm.
				Somatopleure		
		Mesoderm		Splanchnopleure		
		Entoderm		Hypoblast		

Es liegt auf der Hand, dass der Einwurf Haeckel's bei unserer Definition der Keimblätter nicht zutrifft. Denn da wir nur das Lageverhältniss blattartig ausgebreiteter Zellenaggregate ausdrücken wollen, so werden wir von einem Ento- und Ektoblast auch nach dem Erscheinen einer mittleren Schicht noch sprechen können, da sie nach wie vor äusseres und inneres Blatt bleiben. Anders verhielte es sich freilich, wenn wir noch andere Eigenschaften in den obigen Worten ausdrücken wollten, wenn wir unter Ektoblast eine Einheit von Zellen verstehen würden, die einer Anzahl bestimmter Organe den Ursprung giebt. Wenn von dieser Einheit ein Theil der Zellen zur Bildung eines Mesoblasts abgegeben wird, dann freilich besitzt die ursprüngliche Zellschicht nicht mehr ihren früheren Werth und muss einen neuen Namen erhalten. In diesem Sinne aber können die Begriffe nicht wohl angewendet werden. Denn bei consequenter Durchführung würden wir eine sehr complicirte Namengebung ohne einen entsprechenden Gewinn erhalten; man müsste die einzelnen Blätter, wenn irgend ein Theil zu einem Organ sich ablöst, immer von Neuem wieder mit besonderen Namen belegen, man müsste z. B. auch das Hautsinnesblatt, wenn das Nervenrohr sich von ihm abgeschnürt hat, wieder umtaufen, da durch diesen Vorgang seine frühere Integrität aufgehoben worden ist.

Wie an den Keimen lassen sich auch an den entwickelten Thieren besondere Hauptschichten unterscheiden, für welche wir die von Allman eingeführten Worte Ektoderm, Mesoderm, Entoderm reservirt wissen möchten. Unter Ektoderm und Entoderm verstehen wir die äussere und innere Begrenzungsschicht des ausgebildeten Körpers, welche vom Ektoblast und Entoblast des Keimes abstammend das ursprüngliche Lageverhältniss bewahrt haben. Unter Mesoderm dagegen begreifen wir die Summe aller Gewebe und Organe, welche zwischen die beiden Begrenzungsschichten eingeschoben sind, mögen sie aus einem besonderen Mesoblast oder direct aus einem der primären Keimblätter ihren Ursprung nehmen.

Bei den Coelenteraten sind die Schichtungsverhältnisse sehr einfache. Entweder sind beim erwachsenen Thiere überhaupt nur 2 Schichten vorhanden, das Ektoderm und Entoderm, welche aus dem Ektoblast und Entoblast der Gastrula dadurch entstanden sind, dass die embryonalen Zellen sich histologisch differenzirt und bestimmte Functionen erhalten haben; oder es gesellt sich

zu ihnen noch eine mittlere dritte Schicht „das Mesoderm“. Von einem solchen werden wir, wie zuerst Haeckel (64) betont hat, von dem Augenblicke an reden können, wenn sich zwischen die äussere und innere Epithelschicht eine mit Zellen versehene und daher selbständig wachsende Zwischenschicht einschiebt. Mithin werden wir auch bei den Spongien die bald faserige bald gallerartige „Gewebschicht, in welcher die Skelettheile entstehen, die Genitalzellen sich ausbilden und stellenweise sogar contractile Faserzellen zu finden sind“, Mesoderm und ihre äussere Plattenepitheldecke Ektoderm nennen. Desgleichen sind die Alcyonarien dreischichtig und kann die Angabe Kowalevsky's (81), dass aus dem Ektoblast Zellen in die Gallerte einwandern, für uns keinen Grund abgeben, die Gallerte zusammen mit dem äusseren Epithel als stark entwickeltes Ektoderm aufzufassen, sondern es muss wie bei den verwandten Actinien als Mesoderm bezeichnet werden. Die Nomenclatur Kowalevsky's consequent weiter geführt, würde dahin treiben, da alle Bildungen in letzter Linie entweder vom äusseren oder inneren Keimblatt abstammen, überhaupt nur ein Ektoderm und Entoderm bei allen ausgebildeten Thieren anzuerkennen.

Im Vergleich zu den Coelenteraten haben sich die Schichtungsverhältnisse bei den höheren Thieren im ausgebildeten Zustande bedeutend complicirt; doch ist auch hier überall eine äussere vom Ektoblast und eine innere vom Entoblast ableitbare Begrenzungsschicht, die vielfach gefaltet und mit Aus- und Einstülpungen versehen ist, ein Ektoderm und ein Entoderm, zu unterscheiden. Zwischen beide schiebt sich eine mittlere Schicht ein, das Mesoderm, welchem die Hauptmasse der Organe und Gewebe fortan angehört. Zum Mesoderm haben wir bei den höheren Thieren zu rechnen: die Stützsubstanzen, die gesammte Muskulatur, das Nervensystem, alle Sinnesorgane mit Ausnahme derer, die der Natur ihrer Function nach auf die freie Fläche angewiesen sind, die grossen Höhlen des Körpers, die Geschlechtsorgane, Nieren etc.

Nach der von uns gegebenen Definition ist es klar, dass die Worte Ektoderm, Entoderm, Mesoderm sich mit den embryologischen Bezeichnungen, die wir in ihrer alten Bedeutung festhalten, keineswegs decken, und zwar decken sie sich deswegen nicht, weil beim erwachsenen Thier in der Regel die Beziehung der Organe zu den unterschiedenen drei Schichten eine andere ist als beim Keime. Bei letzterem sind viele Organe Bestandtheile des Ekto-

blasts und Entoblasts, die später, wie z. B. das Nervensystem und die Chorda, nicht mehr zum Ektoderm und Entoderm gehören. Umgekehrt umfasst das Mesoderm beim Erwachsenen viele Organe, die beim Keime niemals Theile des Mesoblasts gewesen sind. Illustriren wir diese Verhältnisse durch einige Beispiele!

Viele Coelenteraten besitzen ein Mesoderm, obwohl ihren Larven eine besondere mittlere embryonale Zellschicht, ein Mesoblast, fehlt. Das Mesoderm entsteht bei ihnen gewöhnlich erst spät und allmählich mit dem zunehmenden Wachsthum und der dabei erfolgenden histologischen Differenzirung des Körpers. Der Hergang ist dann der, dass zwischen äusserer und innerer Zellschicht eine Gallerte ausgeschieden wird, dass in diese von einer der beiden Begrenzungsschichten Zellen einwandern und zu Bindegewebskörperchen werden. Später können auch noch Muskelgruppen oder die Geschlechtszellen in der Weise, wie wir es für die Actinien und Medusen nachgewiesen haben, sich vom Ektoderm oder Entoderm abschnüren und in das Mesoderm übergehen. Diese Verschiedenheit in der Schichtung der Larven und der erwachsenen Thiere kann man, wie Eilh. Schulze vorgeschlagen hat, recht passend durch die Worte „blättrig“ und „schichtig“ ausdrücken. Die Larven würde man demnach zweiblättrig oder nach der Terminologie von Ray Lancaster *Diploblastica*, dagegen die aus ihnen entstehenden Formen dreischichtig nennen. Zwei andere Beispiele entnehmen wir den Wirbelthieren. Nach unserer Definition der Begriffe gehören beim Erwachsenen das Nervensystem und die Muskulatur zum Mesoderm, aber es nehmen beim Keime nicht beide Organe, sondern nur die Muskulatur aus dem Mesoblast ihren Ursprung, während das Nervensystem vom Ektoblast sich abschnürt. Die Chorda ist beim Erwachsenen ein mesodermales Organ, aber sie entsteht bei einem Theil der Wirbelthiere aus dem Entoblast, bei einem andern Theil aus dem Mesoblast, welcher letztere Modus wohl als abgekürzte Entwicklung (Haeckel) oder wie Ray Lancaster (83) sich ausdrückt, als *precocious segregation* zu deuten ist.

Doch genug an diesen Beispielen, welche zur Genüge darthun, dass die Worte zur Bezeichnung der Schichtungsverhältnisse am Keim und am erwachsenen Thiere sich nicht decken. Prüfen wir jetzt vielmehr noch den einen Punkt, ob es überhaupt einen wissenschaftlichen Werth besitzt auch beim erwachsenen Thiere bestimmte Schichten mit Namen zu belegen. Wir könnten uns hier einfach auf das Bedürfniss berufen, welches unabhängig

von der Keimblättertheorie für die Schichten der Coelenteraten besondere Ausdrücke in's Leben gerufen hat, indessen lässt sich auch aus allgemeineren Gesichtspunkten die Aufstellung besonderer Namen rechtfertigen. Einmal bedürfen wir derselben, wenn wir das ausgebildete Thier mit seinem Keim vergleichen und wissen wollen, wie die Blätter des letzteren in die Schichten des ersteren übergehen, aus welchen Blättern die einzelnen Organe abstammen und in welche Schichten sie definitiv zu liegen kommen. Zum Beispiel! das Centralnervensystem entsteht ontogenetisch bei den Würmern und Wirbelthieren aus dem Ektoblast, im definitiven Zustand aber bildet es bei den Wirbelthieren einen Theil des Mesoderms, bei vielen Würmern einen Theil des Ektoderms, oder mit andern Worten das in beiden Fällen dem Ektoblast entstammende Nervensystem wird hier ektodermal, dort mesodermal.

Zweitens bedürfen wir besonderer Namen, um die Schichten entwickelter Thiere untereinander zu vergleichen. Die vergleichend anatomische Seite der Blättertheorie kömmt dadurch mehr zu ihrem Rechte. Es ist von allgemein morphologischem Werth zu wissen, wie viel Schichten bei den einzelnen Thieren entwickelt sind, welcher Schicht die einzelnen Organe angehören und in welchem Maasse jede Schicht mit verschiedenen Organen ausgestattet ist. Wenn wir von diesem Gesichtspunkt aus das Thierreich überblicken, so treten uns zwei wichtige Bildungsgesetze entgegen:

Erstens nimmt mit der Höhe der Organisation eines Thieres die Masse und die complicirtere Beschaffenheit des Mesoderms zu, während Ektoderm und Entoderm einfacher werden. Bei den Coelenteraten vollziehen die zwei primitiven Bildungsschichten des Körpers, Ektoderm und Entoderm, noch die verschiedensten Functionen des Organismus, Ernährung, Fortpflanzung, Empfindung, Bewegung etc.; bei den übrigen Thieren werden, je höher sie entwickelt sind, um so zahlreichere Functionen auf eine sich immer complicirter ausbildende mittlere Körperschicht, das Mesoderm, übertragen. Es scheiden aus den beiden Begrenzungsschichten des Körpers immer mehr Organe und Gewebe nacheinander aus und schliesslich bewahren nur noch diejenigen ihren ursprünglichen Zusammenhang, welche vermöge ihrer Function, wie die Drüsen, Geschmacks- oder Geruchsorgane etc. auf die Verbindung mit der freien Fläche des Körpers angewiesen sind. Im ganzen Thier-

reich sind daher auch das Ektoderm und das Entoderm der Coelenteraten — man betrachte die Actinien oder Medusen — histologisch am meisten differenzirt, während sie bei den höheren Thieren nur noch aus mehr gleichartigen Deck- und Drüsenzellen und wenigen Sinneszellen zusammengesetzt sind.

Ein zweites Bildungsgesetz zeigt uns, dass alle Organe, die bei höheren Thieren mesodermale sind, mit Ausnahme der Organe, welche, wie Blutgefäßsystem, Lymphdrüsen etc. weitere Differenzirungen des Mesoderms selbst sind, bei niederen Thieren einer der beiden primitiven Bildungsschichten angehören. Ein Vergleich der verschiedenen Thierformen untereinander gibt uns daher in die Genese der Organe ebenso gut einen Einblick als das Studium irgend einer Entwicklungsgeschichte. Man überblicke nur die Ausbildung des Nervensystems, der Muskulatur und der Sinnesorgane in der Thierreihe. Bei den niedersten Thieren ist das Nervensystem ein ektodermales, so bei den Coelenteraten, wo es sich ziemlich gleichmässig über die ganze Oberfläche verbreitet, oder bei vielen Würmern, wo es schon in Ganglien wie bei *Sagitta*, oder in eine Ganglienkette wie bei *Tomopteris* und manchen anderen Anneliden differenzirt ist; dagegen ist das Nervensystem bei allen höheren Thieren aus seinem Mutterboden ausgeschieden und mesodermal geworden. Dasselbe gilt von der Muskulatur, die bei den Coelenteraten sich noch als ein integrierender Bestandtheil des Ektoderms und Entoderms darstellt. Ein anderes Beispiel liefern die Sinnesorgane: das Auge bei den niedersten Thieren, Coelenteraten, Würmern, vielen Arthropoden und Mollusken ein modificirter Bestandtheil des Ektoderms, ist bei den höheren Thieren in's Mesoderm gerückt.

Um alle diese verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend-anatomischen Thatsachen kurz auszudrücken, scheint sich uns die vorgeschlagene doppelte Nomenclatur am besten zu eignen. Ihren Vorzug sehen wir darin, dass nach allen Seiten eine Vergleichung der wichtigsten Schichten im thierischen Organismus durch sie erleichtert wird. Durch kurze Bezeichnungen können wir für jedes einzelne Organ seine Lage beim Erwachsenen und beim Embryo in Bezug auf die wesentlichen Bildungsschichten ausdrücken. (Ektodermales Nervensystem und Muskulatur der Medusen und Actinien, mesodermales aber ektoblastisches Nervensystem, mesodermale und mesoblastische Muskulatur der Wirbelthiere, mesodermale und mesoblastische Chorda der Vögel, meso-

dermale und entoblastische Chorda des Amphioxus, ektodermales Auge der Arthropoden, mesodermales ektoblastisches Auge der Wirbelthiere, ektodermale Geschlechtsorgane der Hydromedusen, mesodermale aber entoblastische Geschlechtsorgane der Actinien).

## 2. Die Homologie der Keimblätter und die Beziehung derselben zur Gewebebildung.

Im Vorhergehenden haben wir den Standpunkt, den wir der Blättertheorie gegenüber einnehmen, näher präcisirt, indem wir uns mit der Definition und Bedeutung der einzelnen Begriffe beschäftigten. Wir haben hierbei Ansichten unberührt gelassen, die in den letzten 10 Jahren von verschiedenen Seiten über die Bedeutung der Keimblätter ausgesprochen wurden und die unter den Biologen sich eine nicht geringe Geltung verschafft haben. Wir meinen die Ansichten über die Homologie der Keimblätter und über die Beziehung derselben zur Gewebebildung.

Ueber den ersten Punkt findet man vielfach Vorstellungen verbreitet, die bei einer unbefangenen Prüfung der Thatsachen sich als unhaltbar erweisen. Viele Forscher, indem sie eine Homologie der Keimblätter annehmen, verbinden damit zugleich auch die Hypothese, dass in den verschiedenen Thierabtheilungen physiologisch gleiche Organe aus homologen Keimblättern ihren Ursprung genommen haben müssten. E. v. Beneden (51. p. 7) in seiner bekannten Schrift: *De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire* stellt den Satz auf, que les mêmes systèmes organiques se développent dans les différents types d'organisation aux dépens des mêmes feuilletts primitifs. Man brauche daher um den Ursprung eines Organsystems kennen zu lernen, ihn nur in diesem oder jenem Organisationstypus nachzuweisen und man könne dann den erhaltenen Resultaten eine auf das ganze Thierreich sich erstreckende Tragweite geben. Um den Ursprung der Organe aufzuklären, seien die Coelenteraten am geeignetsten, weil bei ihnen Ektoderm und Entoderm mit ihren embryonalen Characteren während der ganzen Lebensdauer persistirten und alle Organe nur eine Dependence von dem einen oder anderen Keimblatt seien.

Ganz derselben Ansicht huldigt Kleinenberg (73. p. 82—88) in seiner Hydra-arbeit. Er lässt den constanten Typus der Coelenteraten von allen höheren Thieren als Entwicklungszustand durchlaufen werden und sucht eine völlige „Wesensgleichheit“ zwischen den embryonalen Schichten der Wirbelthiere und den persistenten Bildungshäuten der Coelenteraten, speciell der Hydra, durchzu-

führen. So vergleicht er das 1) Hornblatt, 2) Nervenblatt (als äusseres Keimblatt zusammengefasst), 3) Muskelanlage (mittleres Blatt) der Wirbelthiere der 1) Keimschale (Hornblatt), 2) Nervenzellenlage, 3) Muskellamelle der Hydra. Die Homologie des Ektoderms der erwachsenen Hydra mit dem vereinigten äusseren und mittleren Blatt der Wirbelthiere betrachtet er nur in so fern als eine incomplete, als die Epithelschicht des äusseren Blattes der ersteren im Laufe der Entwicklung verloren gehe.

Wenn man in dieser Weise die Homologie der Keimblätter auffasst, so ist man über das rechte Ziel weit hinausgegangen und man geräth mit den Thatsachen vielfach in Widerspruch. Schon die Untersuchung der Coelenteraten lehrte uns, dass bei einigen Abtheilungen Hoden und Eierstock aus dem Ektoblast, bei andern Gruppen wieder aus dem Entoblast ihren Ursprung nehmen, dass bei den craspedoten Medusen die Körpermuskulatur sich aus dem äusseren Keimblatt, bei den Anthozoen dagegen vorzugsweise aus dem inneren Keimblatt entwickelt. Bei Cerianthus und den Actinien sahen wir sogar ektodermale und entodermale Muskulatur in einer Correlation zu einander stehen, so dass eine stärkere Ausbildung der einen eine geringere Ausbildung der anderen bedingte. Aus diesen Thatsachen geht klar hervor, dass innerhalb der einzelnen Thierabtheilungen die Keimblätter sich organologisch ungleichartig differenzirt haben.

Wird deswegen nun aber ihre Homologie aufgehoben, wie Anhänger und Gegner der Keimblättertheorie hie und da anzunehmen geneigt sind? Wir antworten mit einem entschiedenen Nein! Ektoblast und Entoblast, mögen sie auch verschiedenartige Organe entwickeln, bleiben nach wie vor im Thierreich einander homolog, insofern sie überall in gleichen Lagebeziehungen zu einander stehen, insofern sie auf eine gemeinsame Grundform, auf die beiden Bildungsschichten (Ektoderm und Entoderm) der Gastraea bezogen werden können. Bei der Feststellung dieser Homologie müssen wir nur im Auge behalten, dass die beiden Bildungsschichten der hypothetischen Urform aller Metazoen noch eine sehr indifferente Beschaffenheit besaßen und wie die Keimblätter gleichsam noch aus mehr embryonalen Zellen bestanden, dass z. B. beiden noch die Fähigkeit zukam Geschlechts- und Muskelzellen hervorzu- bringen. Wenn wir unser Urtheil in diese Form kleiden, dann widerstreitet es der Annahme einer Homologie nicht, dass die primitiven Bildungsschichten sich innerhalb der einzelnen Abtheilungen in einer besonderen und oft sogar sehr verschiedenen



Weise weiter entwickelt haben. Daraus folgt aber auch zugleich, wie ungerechtfertigt es ist, ein Resultat, das über die Genese eines Organs bei einer Thierabtheilung erhalten worden ist, sofort auf das Ganze zu verallgemeinern. Zwischen den Bildungshäuten der Coelenteraten und den primären Keimblättern der übrigen Thiere besteht nur im Allgemeinen und nicht im Einzelnen eine Homologie.

Noch viel vorsichtiger muss man mit dem Aufstellen von Homologien beim Mesoderm und Mesoblast sein. Wenn wir nur das Mesoderm der Coelenteraten in das Auge fassen, so lässt sich hier klar zeigen, wie schon in den einzelnen Abtheilungen, bei den Spongien, den Anthozoen, den Ctenophoren die mittlere Körperschicht etwas sehr Verschiedenartiges ist, dass sie bei den einen Muskeln einschliesst, die den andern fehlen, und hier die Geschlechtszellen eingebettet enthält, dort nicht. Eine Homologie zwischen dem Mesoderm der Coelenteraten und dem Mesoblast der übrigen Thiere kommt selbstverständlich ganz in Wegfall. Uns scheint es mit der Bildung des Mesoderms wie mit der Bildung der Sinnesorgane zu gehen. Wie die Augen in den Thierclassen sich unabhängig von einander zu wiederholten Malen entwickelt haben und trotz ihres verschiedenartigen Ursprungs doch ein ähnliches Gepräge tragen, so hat auch überall die weiter fortschreitende Differenzirung eines ursprünglich zweischichtigen Organismus mit Nothwendigkeit zur Bildung eines Mesoderms führen müssen, wie wir dies durch verschiedene Vorgänge bei Medusen und Actinien illustriert zu haben glauben.

Mit der Frage nach der Homologie der Keimblätter hängt in gewisser Beziehung die zweite Frage zusammen, ob überall die Beziehung der beiden Blätter zu den entstehenden Geweben eine identische ist. Es ist dies ein Problem, das schon oft angeregt, aber nie ordentlich zum Austrag gebracht worden ist. Schon in seinen *Icones histologicae* prüfte Kölliker (77) die Möglichkeit: ob vielleicht an der Hand der Entwicklungsgeschichte sich eine gute Begrenzung der Binde-substanz finden lasse, ob zu ihr einfach alle Gewebe zu rechnen seien, welche zwischen der äusseren und inneren Epithelialschicht des Leibes sich finden und nicht zum Muskel- und Nervengewebe zählen. Kölliker verneinte diese Möglichkeit: vom Standpunkt der Entwicklungsgeschichte sei keine kurze Definition der Binde-substanz zu geben und lasse sich höchstens nur so viel sagen, dass die ausgebildeten Formen dieses Gewebes ohne Ausnahme aus dem mittleren Keimblatte hervorgehen. Aber schon im folgen-

den Jahre wurde die Beziehung der Gewebe zu den Keimblättern von Neuen und in umfassenderer Weise von His (69) in seinem bekannten Programm erörtert. Hier sucht His die histologische Scheidung der drei Keimblätter als ein durchgreifendes Gesetz darzustellen. Danach liefern die beiden Grenzblätter ausser dem Nervensystem sämtliche ächten Epithelialgebilde des Körpers mit Einschluss aller ächten Drüsenzellen, aus dem mittleren Keimblatt dagegen wird die gesammte Binde substanz im weitesten Sinne, d. h. Knochen, Knorpel, Zahnbein, Bindegewebe, adenoides Gewebe, das Blut selbst und das elastische Gewebe gebildet, ferner geht aus ihm die gesammte glatte und quergestreifte Muskulatur des Körpers hervor. In consequenter Durchführung seines Standpunktes unterscheidet daher auch His die Zellen, welche die Höhlungen im Mesoderm auskleiden, als unächte Epithelien oder Endothelien von den ächten Epithelien der beiden äusseren Keimblätter. Es ist dies besonders wichtig, als hier zum ersten Male der Versuch gemacht wird, die Beziehung der Keimblätter zu den Geweben als Eintheilungsprincip für das System der Gewebe zu benutzen.

Als nun einige Jahre später die Blättertheorie auf das ganze Thierreich ausgedehnt wurde, ist ihre histologische Bedeutung sofort auch von den Zoologen in das Auge gefasst worden. Am schärfsten haben hier ihren Standpunkt Kleinenberg und v. Beneden präcisirt. „Wenn das Grundgesetz der Entwicklung feststeht, dass bei allen Thieren allein aus den primären Keimblättern der Thierkörper sich aufbaut“, bemerkt Kleinenberg (73. p. 84), „so erhebt sich die weitere Frage, ob überall die Beziehung der beiden Blätter zu den entstehenden Geweben eine identische ist, ob jene Träger der wesentlichen Functionen, die Epithelien, die Muskulatur, die Nerven und das Bindegewebe mit Rücksicht auf die Keimblätter gleichen Ursprungs sind — mit einem Worte, die Frage nach der Homologie der analogen thierischen Gewebe.“ Gestützt auf die histologische Untersuchung von Hydra glaubt Kleinenberg nun in der That eine „Homologie der persistirenden Gewebe des Ektoderms und der analogen Gewebe des äusseren Keimblattes zu erkennen“ und dargethan zu haben, dass „die Uebereinstimmung der Entwicklung der Hydra und der Wirbelthiere nicht nur bis zu den primären Keimblättern reicht, sondern dass auch die specialisirten Gewebe, die Epithelien, die Muskeln mit den dazugehörigen Nerven und die Geschlechtsorgane bei beiden mit Rücksicht auf die Keimblätter eine wesentlich gleichartige Genese haben.“ In demselben Sinne wie Kleinenberg

glaubt v. Beneden (51. p. 7) voraussetzen zu dürfen, dass die beiden Keimblätter bei allen Metazoen denselben histogenetischen Werth besitzen.

Beide Forscher stimmen also mit His in so fern überein, als sie eine bestimmte Beziehung der Keimblätter und Gewebe zu einander annehmen; dagegen geht aus ihrer Darstellung nicht hervor, ob sie diese Beziehung auch für die Definition der einzelnen Gewebsformen zu verwerthen gedenken. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, dass man von vielen Seiten auf ein solches Ziel zustrebt. Schwalbe (90) und mit ihm wohl die grösste Mehrzahl der Histologen wollen zu den Bindesubstanzen nur solche Gewebe, welche von dem Mesoblast abstammen, gerechnet wissen. Bei der Besprechung der Tentakelaxe des Scyphistoma erwähnt Claus (58. p. 14), dass wenn Kölliker das blasige Gewebe den zelligen Bindesubstanzen subsumire, eine solche Auffassung Vieles für sich habe, wenn sie auch nicht mit den Anforderungen der Keimblätterlehre harmonire. Am deutlichsten hat sich Semper (91. p. 16—22) in der uns beschäftigenden Frage ausgesprochen, nämlich bei einer Erörterung der histologischen Bedeutung, welche dem Cellulosemantel der Tunicaten zukömmt.

Schon vor Jahren hatte O. Hertwig (66) nachgewiesen, dass der Cellulosemantel nicht, wie früher gelehrt worden war, von den sogenannten Testazellen gebildet werde, sondern ein Ausscheidungsproduct des äusseren Epithels der Larve (also des Ektoblasts) sei, ein Ausscheidungsproduct, in welches später Epithelzellen einwandern um zu Bindegewebskörperchen zu werden. Im Hinblick auf ihre morphologischen Eigenschaften verglich er die Gewebsformen des Cellulosemantels, welche bei den verschiedenen Tunicaten sehr verschiedenartig beschaffen sind, den Bindesubstanzen höherer Thiere und folgte hierin dem Beispiel von Leydig (84. p. 24) und Eilhard Schulze (89), welche schon früher den Mantel der Tunicaten zu den Bindesubstanzen gerechnet haben. Gegen diese Ansicht hat nun vor einigen Jahren Semper (91) Einsprache erhoben. Während er auf der einen Seite die Beobachtungen über die Genese und den Bau des Mantels als richtig bestätigt, sieht er auf der anderen Seite in der Deutung des Gewebes als einer Bindesubstanz „eine ganz sonderbare morphologische Auffassung“, welche er auf das Lebhafteste zu bekämpfen sucht. Semper bezeichnet als „das Princip seiner Gewebetheilung die Uebereinstimmung in der Entstehung aus gleichgelagerten Bildungsschichten“, er will sich auf „den streng morphologischen Boden der Keimblättertheorie

stellen“. Den Brempunkt der ganzen Polemik können wir somit kurz dahin verlegen, dass *Semper* vom Grundsatz ausgeht: Binde-substanzen gehören zu den Geweben, die aus dem mittleren Keimblatt gebildet werden, und daher kann ein Gewebe, das aus dem Ektoblast entsteht, nicht Binde-substanz sein. Hier liegt nun die *Petitio principii* offen zu Tage. Wer, wie wir, die Gewebe nach ihrer histologischen Beschaffenheit und nach ihren Functionen classificirt, wird den Cellulosemantel, wie es auch früher schon Histologen gethan haben, zu den Binde-substanzen rechnen; wer dagegen die Entwicklung aus den Keimblättern zum obersten Princip der Eintheilung erhebt, wird unser Verfahren von seinem individuellen Standpunkt aus ungereimt finden. Gegen den von O. Hertwig eingenommenen principiellen Standpunkt, der nicht näher begründet zu werden brauchte, da er bis dahin in den Lehrbüchern der Histologie der allgemein giltige war, hätte *Semper* seinen Angriff richten müssen, wenn seine Polemik nicht hätte gegenstandslos sein sollen.

Wie der geschichtliche Ueberblick zeigt, hat sich im letzten Jahrzehnt mehr und mehr die Ansicht verbreitet, dass bei der Definition der Gewebe ihre Beziehung zu den Keimblättern als das wichtigste Merkmal benutzt werden müsse. Ein Versuch aber, diese Ansicht näher zu begründen und in allen ihren Einzelheiten praktisch durchzuführen, ist bis jetzt nicht gemacht worden. Dass ein solcher Versuch überhaupt nicht consequent ausgeführt werden kann, wollen wir jetzt noch im Folgenden näher zu beweisen versuchen.

Wenn eine entwicklungsgeschichtliche Eintheilung der Gewebe möglich sein sollte, müssten zwei Bedingungen erfüllt sein. Erstens müssten in der gesammten Thierreihe, wie dies in der That auch His, Kleinenberg, v. Beneden und Andere angenommen haben, aus bestimmten Keimblättern bestimmte Gewebe entstehen oder mit andern Worten, es müsste ein besonderer histologischer Character den Keimblättern aufgeprägt sein der Art, dass die Gewebsformen des einen sich von denen des andern wesentlich unterscheiden. Denn es wäre doch gar nicht zu rechtfertigen, Gewebe, die in allen Einzelheiten übereinstimmen und gleich functioniren, nur desswegen mit anderen Namen zu belegen, weil sie verschiedenen Schichten angehören. Zweitens müsste der Character der Keimblätter in allen Thierstämmen der gleiche sein, weil nur unter dieser Voraussetzung ein für das ganze Thierreich gültiges histologisches System möglich wäre. Niemand möchte

wohl eine besondere Eintheilung der Gewebe für die Wirbelthiere, eine besondere für die Würmer oder Mollusken etc. vorschlagen. Allen diesen Bedingungen kann das neue histologische System, welches vielen Forschern vorschwebt, auch nicht im Entferntesten genügen; nichts ist geeigneter dies darzuthun, als eine ausgedehntere histologische Untersuchung der Coelenteraten, deren Werth für derartige Fragen Kleinenberg und v. Beneden mit Recht hervorgehoben haben.

Man nehme nur die verschiedenen Gewebe der Reihe nach durch! Ei- und Spermazellen entwickeln sich bei den Hydromedusen und Ctenophoren ektoblastisch, bei den Anthozoen, Acraspeden und Lucernarien dagegen aus dem Entoblast. Bei den Hydromedusen entstammt die gesammte Körpermuskulatur dem Ektoblast, bei den Anthozoen zum grösseren Theile dem Entoblast, und bei den Ctenophoren endlich bilden sich mesodermale Zellen zu Muskelfasern um. Allerdings sind Nervensystem und Sinnesorgane in der ganzen Thierreihe vorwiegend ein Entwicklungsproduct des äusseren Keimblattes, was ja erklärlich ist, da dieses den Verkehr mit der Aussenwelt vermittelt, allein auch hier ist nicht zu übersehen, dass bei den Actinien ebenso im Entoderm starke Nervenbündel und ein wohlentwickelter Nervenplexus mit Ganglienzellen vorkommen. Drüsen und Nesselzellen endlich finden sich in der äusseren und inneren Bildungsschicht der Acraspeden und Actinien in ganz identischen Formen vor. Bei letzteren ist überhaupt, wie wir gezeigt haben, Ektoderm und Entoderm in seinen histologischen Elementen nicht verschieden. Sollen wir nun, wie es consequenter Weise wohl geschehen müsste, Eier, Spermazellen, Muskeln, Nerven, Ganglien-, Drüsen- und Nesselzellen, die aus dem Ektoblast abstammen, histologisch anders bezeichnen, als solche, die aus dem Entoblast sich differenzirt haben? Was die Gruppe der Bindesubstanzen anbetrifft, so nehmen auch diese in Bezug auf die Keimblätter durchaus keine derartige Stellung ein, dass sie sich überall aus einem Mesoblast entwickelten. Auch hier müssen wir gegen das vermeintliche Gesetz Einsprache erheben, indem wir uns auf die Coelenteraten als lehrreiche Beispiele berufen. In vielen Abtheilungen, bei den Spongien, Acraspeden, Anthozoen etc. ist zwischen Ektoderm und Entoderm eine zuweilen mächtig entwickelte mittlere Schicht vorhanden, die vorzugsweise wenn nicht ausschliesslich aus Bindesubstanzen besteht. Kölliker (25) handelt im zweiten Heft seiner *Icones histologicae*, die sich durch die Fülle

von Beobachtungen und durch treffliche allgemeine Bemerkungen auszeichnen, allein von den Geweben der Bindesubstanz der Coelenteraten und er unterscheidet bei ihnen nach Analogie mit den höheren Thieren zwischen einer zelligen, gallertigen und faserigen Bindesubstanz. Ferner hat uns Eilhard Schulze (86 und 87) ganz neuerdings mit verschiedenartig modificirten Bindesubstanzen der Spongien bekannt gemacht; er vergleicht sie theils dem gallertigen Bindegewebe, theils dem hyalinen Knorpel anderer Thiertypen und er findet keinen Grund, an einer principiellen Uebereinstimmung zu zweifeln. Wie aber entstehen die mesodermalen Bindesubstanzen der Coelenteraten? Ein Mesoblast wird in der Regel bei den meisten Larven nicht angelegt, sondern es wird im Fortgang der Entwicklung zwischen den beiden primären Bildungsschichten eine Grundsubstanz ausgeschieden und in diese wandern von einer der beiden Epithelschichten, gewöhnlich vom Ektoderm, Zellen ein und werden zu den meist sternförmigen Bindegewebskörperchen, oder in einem andern Falle, den kürzlich Kowalevsky (81) bei Alcyonarien beobachtet hat, verdickt sich bei den Larven das Ektoderm, „wird mehrschichtig und dabei tritt zwischen den Zellen ein durchsichtiges gallertartiges Zwischengewebe auf, die Zellen verlieren ihre cylindrische Form, werden länglich, spindelförmig oder sternförmig und bilden dann mehrere Reihen von über einander liegenden Zellen, welche durch ein gallertiges Zwischengewebe getrennt sind; die am meisten nach Aussen liegenden Zellen nehmen die Form eines Pflasterepithels an.“ Bei den Coelenteraten also bilden sich die Bindesubstanzen, wie schon Kölliker und Haeckel betont haben, aus dem Epithel, hier aus dem Ektoderm, dort aus dem Entoderm. Sollen wir nun desswegen, weil sie nicht aus dem Mesoblast entstehen, alle diese Gewebe nicht mehr als Bindesubstanzen anerkennen? Man sieht, zu welchen Consequenzen die Eintheilung der Gewebe nach den Keimblättern führen würde!

Indessen prüfen wir noch weiter, ob das Princip wenigstens für die Wirbelthiere durchführbar ist, an welchen es His (69) in der citirten Arbeit zu entwickeln versucht hat. Auch dies können wir nicht einmal zugeben. Um seine Auffassungsweise möglich zu machen, hat His seiner Zeit zu einer Anzahl Prämissen seine Zuflucht nehmen müssen, er hat u. A. die Vermuthung ausgesprochen, dass die Geschlechtsorgane und Nieren aus dem Ektoblast herrühren, weil Epithelien und Drüsen dem mittleren Keimblatt fremd seien. Darauf hin hat später Waldeyer (94) in der

zelligen Auskleidung der Leibeshöhle ein Keimepithel und ein Endothel unterschieden und in ersterem einen Abkömmling des Ektoblasts vermuthet. Alle diese Annahmen und Vermuthungen haben sich nicht bestätigt. Im Gegentheil, es ist jetzt sicher gestellt, dass Nieren und Geschlechtsorgane zum Mesoblast gehören und von der epithelialen das Coelom auskleidenden Zellschicht abstammen, welche His und nach ihm so viele Andere als Endothel in einen fundamentalen Gegensatz zu dem Epithel glauben bringen zu müssen. Auch die Chorda dorsalis will sich dem Schema nicht mehr fügen. Die Chorda, welche früher zu den Stützsubstanzen allgemein gerechnet wurde, entwickelt sich, woran nicht zu zweifeln ist, bei vielen Thieren aus dem Entoblast und nur bei einem Theil scheint sie dem Mesoblast anzugehören. Also auch für die Wirbelthiere ist ein System der Gewebe nach den Keimblättern nicht möglich.

Zu demselben Resultat sind in der Neuzeit auch Götte (62. p. 550—570) und Kölliker (78. p. 389 u. 398) gelangt. Kölliker hebt hervor, dass „die Keimblätter weder histologische noch morphologische Primitivorgane sind“, „dass alle drei Keimblätter potentia die Fähigkeit zur Umbildung in alle Gewebe haben, jedoch in Folge bestimmter morphologischer Gestaltungen dieses Vermögen nicht allerwärts bethätigen“; er erblickt hierin eine Auffassung, die sich zwar seit Langem vorbereitet habe, aber doch noch nicht vollkommen zum Durchbruch gekommen sei. Götte giebt in seiner „Entwicklungsgeschichte der Unke“ eine sehr ausführliche Kritik der durch Remak vorbereiteten und durch His zuerst aufgestellten Lehre von dem Causalnexus, der zwischen der Gewebebildung und der Differenzirung der Keimblätter bestehen soll. Wir stimmen seinen Ausführungen vollkommen bei, soweit er an der Hand seiner Beobachtungen die Vertheilung der Gewebe auf die Keimblätter erörtert; dagegen bekämpfen wir auf das Entschiedenste alle hieran sich reihenden Schlussfolgerungen über die Ursachen der Gewebebildung und über das Wechselverhältniss zwischen histologischer und morphologischer Differenzirung.

Nach Götte ist die morphologische Differenzirung das Primäre; zuerst entstehen die Zellenmassen der Organe und daraufhin differenziren sie sich zu den Geweben; „die histologisch physiologische Ausbildung der Einzeltheile ist nur der endliche Ausfluss der morphologischen Entwicklung“ (62. p. 569), mit ihr wird sogar die weitere Entwicklung sistirt; dem „die histologische Dif-

ferenzirung schliesst die morphologische Entwicklung ab“ (p. 595); je früher sie im Entwicklungsleben eintritt, um so niedriger ist die Organisationsstufe des fertigen Thieres.

Alle diese Sätze sind beim Studium der Ontogenese gewonnen worden und würden von keiner allgemeinen Bedeutung sein, wenn sie als das hingestellt würden, was sie allein sein können: der Ausdruck beobachteter Thatsachen. Sie würden auch dann nur sehr bedingte Giltigkeit besitzen. Richtig an ihnen ist nur die Behauptung, dass in der embryonalen Entwicklung die Zellenmassen der Organe früher abgegrenzt sind, als die Zellen einen bestimmten histologischen Charakter angenommen haben; dagegen ist es nicht wahr, dass mit der geweblichen Differenzirung die Entwicklung ihren Abschluss gefunden hat. Denn auch die Gewebe des scheinbar fertigen Organismus verändern sich, bilden sich zurück und vervollkommen sich, je nachdem sie durch die Existenzbedingungen des Gesamtorganismus in Function erhalten werden oder nicht.

Indessen Götte misst den Ergebnissen seiner Beobachtungen erklärenden Werth bei. Weil die Organe früher abgegliedert, als histologisch differenzirt sind, deshalb „finden die Gewebsentwicklung und die sich weiter daraus ergebenden physiologischen Folgen für das Leben des ganzen Individuums ihre Ursachen nothwendig und ausschliesslich in ihren unmittelbaren morphologischen Grundlagen“ (p. 569); „die activen oder Bewegungsursachen der Histogenese sind natürlich die in jeder Embryonalzelle sich entwickelnden, anfangs überall gleichen physiologischen Vorgänge, deren Massenwirkungen zuerst in der morphologischen Entwicklung zu Tage treten, in der Folge aber sich in die einzelnen histologischen Erscheinungen auflösen. Die Bedingungsursachen dagegen, welche jenen Bewegungen Form und Ziel vorschreiben und dadurch eben allein die histologischen Unterschiede begründen, sind nun in den örtlich verschiedenen, von der vorausgegangenen morphologischen Entwicklung gesetzten Formbedingungen zu suchen, d. h. in der Summe von Lagebeziehungen der ganzen Anlagen und ihrer Elemente, wozu die äussere Form, Grösse, Umgebung der ersteren und das besondere Gefüge der letzteren gehören“ (p. 562). Schliesslich wird auch diese Verallgemeinerung wieder weiter verallgemeinert. Die Principien, welche aus der Ontogenese eines Thieres abgeleitet wurden, werden zu Principien erhoben, die überhaupt die gesammte Entwicklung des Thierreichs, somit auch die Phylogenese beherrscht haben und beherrschen.



Von der hier skizzirten Auffassungsweise Götthe's weicht die unsere in jeder Beziehung ab; schon der Ausgangspunkt für unsere Betrachtungen ist ein anderer, indem wir auf Organismen zurückgehen, bei denen die Bildung von Geweben und Organen sich in ihren ersten Anfängen zeigt. Hier konnten wir wahrnehmen, dass bei den metazoen Thieren die histologische Differenzirung früher in's Leben tritt als die Bildung von Organen, d. h. als die Bildung von Theilen des Körpers, die in sich abgegliedert und abgegrenzt sind, um eine einheitliche Function zu erfüllen. Eine gleichmässige Verbreitung der Gewebsbestandtheile ist das Ursprüngliche; die Vereinigung derselben zu einem Organ das Secundäre. Wir haben uns weiter Vorstellungen vom Process der Organbildung zu machen gesucht, indem wir vergleichend die einzelnen Entwicklungsformen desselben Organs bei Nächstverwandten betrachteten und sind dabei zu dem Resultat gelangt, dass es die Massenzunahme gleicher histologischer Bestandtheile an einem Ort ist, welche zur Organbildung führt. Anhäufung von Nervenfasern am Schirmrand erzeugt den Ringnerven der Craspedoten, Anhäufung von Muskelfasern den Ringmuskel des Mauerblatts und die longitudinalen Septenmuskeln der Actinien. Die Gründe, welche an bestimmten Stellen eine Anhäufung der Gewebelemente veranlassten, sind jedenfalls sehr verschiedenartiger Natur. Bei manchen Geweben wie z. B. den Geschlechtsorganen mag die Gunst der Ernährungsverhältnisse einen bedeutenden Einfluss besitzen, bei anderen wieder wie den Muskeln und Nerven die dem Gebrauch förderlichen localen Bedingungen. Wie im Allgemeinen ein Muskel durch Gebrauch an Masse zunimmt, so verdickt sich die entodermale Ringmuskulatur am oberen Ende des Mauerblattes, wo sie sich besonders häufig contrahirt um die Mundscheibe zu verdecken, und in gleicher Weise sammeln sich Nervenfasern da, wo zur Aufnahme von Sinnesempfindungen reichlich Gelegenheit geboten wird, wie am Schirmrand der Medusen und der Mundscheibe und den Tentakeln der Actinien.

Derartige Erscheinungen berechtigen uns wohl zum Schluss, dass die histologische Differenzirung nicht Folge, sondern Ursache der Organbildung ist, zwar nicht die einzige, aber immerhin eine der wichtigsten. So lange als die Zellen eines Organismus gleichartig sind, ist nur wenig Veranlassung vorhanden, dass die einzelnen Körpertheile sich ungleich entwickeln, erst wenn sie sich histologisch differenzirt haben, wenn ein Theil der Zellen zu Muskeln, ein anderer

zu Nerven u. s. w. geworden ist, ist ein wirksamerer Hebel für eine ungleiche Entwicklung der Körperregionen gegeben, weil ein jedes Gewebe ein besonderes von seiner Function und seinen Ernährungsbedingungen abhängiges Wachsthum erhält.

Die hier erörterten Gesichtspunkte haben wir schon in einer früheren Arbeit benutzt, um das Auftreten des Mesoderms der Medusen zu erklären und haben wir dasselbe geradezu als das Product der histologischen Differenzirung des Ektoderms und Entoderms bezeichnet, ein Product, das an den verschiedensten Stellen des Körpers und in sehr verschiedener Weise sich gebildet habe. Wir haben diesen Satz dahin erläutert, dass die histologische Differenzirung die Vorbedingung sei und dass die stärkere Ausbildung der Gewebe die Veranlassung zu ihrem Uebertritt in das Mesoderm abgebe. Dasselbe lässt sich bei den Actinien nachweisen, wo uns Muskulatur und Geschlechtsorgane Beispiele liefern, und auch bei den höheren Thieren wiederholen sich ähnliche Verhältnisse bei der Genese des Centralnervensystems und der Sinnesorgane.

Wie aus dem Gesagten leicht ersichtlich ist, laufen unsere Erörterungen darauf hinaus die Bildung des Mesoderms als einen nothwendigen durch die Grundlagen der thierischen Organisation bedingten Vorgang hinzustellen. Um diese Nothwendigkeit zu begründen, nehmen wir nicht eine Kraft zu Hilfe, die in den ersten Organismen schon enthalten die gesammte spätere Entwicklung gleichsam präformirt hatte, sondern gehen auf physiologische Vorgänge zurück, von deren beständiger Wirksamkeit wir uns jeder Zeit überzeugen können; wir nehmen an, dass der thierische Organismus sich von einem zweiseichtigen zu einem dreischichtigen Wesen hat fortbilden müssen, weil er im Kampf um seine Existenzbedingungen zu einer stetigen Entfaltung und Ausübung seiner Functionen gezwungen war, wodurch eine Massenzunahme und grössere Differenzirung der functionirenden Elemente herbeigeführt wurde.

Durch alles dies wird es verständlich, wesshalb wir uns gegen die so weit verbreitete Auffassung erklärt haben, dass das Mesoderm aller Thiere homolog sein müsse. Denn jede nothwendig eintretende Entwicklung kann vielfach und unabhängig zu Stande gekommen sein, nur die besondere Form, in der sie sich vollzieht, kann zur Begründung von Homologien benutzt werden.

In ähnlicher Weise wie wir es hier bei der Erklärung der Mesodermbildung gethan haben, scheint es uns auch bei der Er-

örterung der Ursachen, welche die Verschiedenartigkeit von Entoderm und Ektoderm veranlasst haben, durchaus nothwendig physiologische Gesichtspunkte in Anwendung zu bringen. Daher betonen wir, dass beiden Körperschichten unmöglich ein feststehender, ihre histologische und organologische Weiterentwicklung im Voraus bestimmender Charakter gleich von Anfang an eingepflanzt worden sein kann, sondern dass derselbe sich allmählig und unter dem Einfluss der Existenzbedingungen entwickelt hat. Daraus folgt weiter, dass eine Ungleichheit zwischen Ektoderm und Entoderm nur in so weit bestehen kann, als sie durch die Verschiedenheit der Beziehungen zur Aussenwelt in's Leben gerufen wurde. Ist nun diese Verschiedenartigkeit so gross als man für gewöhnlich angenommen hat? Die verneinende Antwort auf diese Frage ist schon im Wesentlichen in den Erörterungen enthalten, mit welchen wir die Lehre von dem zwischen den Keimblättern und der Gewebebildung bestehenden Causalnexus bekämpft haben und bei denen wir zu dem Resultat gekommen sind, dass keine einzige Gewebsform existirt, welche in ihrem Vorkommen auf eine der beiden primären Körperschichten beschränkt ist. Ein sprechendes Beispiel dafür, dass selbst bei verwandten und unter ähnlichen Bedingungen lebenden Formen Ektoderm und Entoderm in ganz verschiedener Weise auf den Einfluss der Aussenwelt reagiren, liefern uns die Zoantharien, bei denen der wichtigste Theil der Körpermuskulatur das eine Mal (bei den meisten Actinien) aus dem Entoderm, das andere Mal (beim *Cerianthus*) aus dem Ektoderm stammt. Man kann ja immerhin die alte Charakteristik des Entoderms und Ektoderms, beziehentlich Entoblasts und Ektoblasts, als der vegetativen und animalen Körperschichten oder Keimblätter beibehalten, doch sei damit fernerhin kein scharfer Gegensatz ausgedrückt, sondern nur der Gedanke angedeutet, dass die eine Zellschicht vermöge ihrer Lagerung mehr auf die vegetativen, die andere mehr auf die animalen Functionen angewiesen ist. Und selbst dieser Satz, trotz seiner wenig bestimmten Fassung bedarf noch einer Einschränkung. Unter den animalen Organen sind es nur die Sinnesorgane, das Centralnervensystem und die peripheren sensiblen Nerven, für deren Entwicklung das Ektoderm günstigere Bedingungen gewährt. Dagegen lässt es sich nicht absehen, wesshalb die motorischen Nerven und die Muskulatur nicht ebenso gut im Entoderm ihren Mutterboden haben sollten, wie dies bei den Actinien auch in der That der Fall ist.

Und so können wir denn unsere Discussion beenden. Nach zwei Richtungen müssen die Ansprüche, die man vielfach an die Blättertheorie gestellt hat, eingeschränkt werden. Die Keimblätter — das lehren jetzt schon zahlreiche Thatsachen — sind weder organologische, noch sind es histologische Einheiten. Es ist nicht möglich, wenn man die Entwicklung eines Organs in einem Thierstamm kennt, dieses Resultat auf alle übrigen Thierstämme zu übertragen. Die gemeinsame Stammform, — Haeckel's *Gastraea*, — muss jedenfalls als eine organologisch und histologisch noch indifferente Urform angenommen werden und damit ist die Möglichkeit gegeben, dass unter den Descendenten die Gewebe und Organe sich in einer verschiedenen Weise differenzirt haben. Wie in der Systematik vom jetzigen Standpunkt der Entwicklungstheorie aus die am Anfang dieses Jahrhunderts herrschende Annahme einer einreihigen Descendenz der Thiere sich als falsch herausgestellt hat, so geht es jetzt auch mit den Anschauungen der Forscher, welche auf der Keimblättertheorie fussend eine Homologie der Organe und Gewebe im ganzen Thierreich annehmen. Wie die Umbildungsfähigkeit der einzelnen Zellen, so ist auch die Umbildungsfähigkeit der Keimblätter eine sehr mannichfache und kann sich in der Hervorbringung von Organen und Geweben in der verschiedensten Weise bethätigen. Wie dies in den grösseren Thierabtheilungen geschieht, darüber können uns erst zahlreiche Detailuntersuchungen Aufklärung geben. Für jede einzelne Thierklasse haben wir klarzulegen, 1) wie sich die primären Bildungsschichten, Ektoblast und Entoblast, in die definitiven Schichten und Organe umwandeln und 2) wie sich die Zellen in den einzelnen Schichten histologisch differenzirt haben.

---

## Literaturverzeichniss.

### A. Literatur zum speciellen Theil.

1. Agassiz, A., On *Arachnactis brachiolata*, a species of floating Actinia found at Nahant, Massachusetts. Journ. of the Boston Soc. of Nat.-Hist. Vol. VII p. 525—531 1863 February.
2. Derselbe. Sur le développement des tentacules des *Arachnactis* et des *Edwardsies*. Archives de Zool. expér. et génér. T. II p. XXXVIII—XXXX. 1873.
3. Agassiz, Eliz. and A., Seaside-studies. 1871.
4. Agassiz, Louis, Lettre adressée à M. Alexandre de Humboldt, communiquée par M. Duvernoy (extrait). Comptes rendus. T. XXV p. 677—682. 1847.
5. Derselbe. Contributions to the Natural History of the United States. Vol. III.
- 5<sup>a</sup>. Derselbe. Contributions etc. Vol. IV.
6. Allman, J. G., On the Homological Relations of the Coelenterata. Transact. of the Roy. Soc. of Edinburgh. Vol. XXVI. 1872. p. 459—467.
7. de Blainville, M., Article Zoophytes im Dictionnaire des Sciences Naturelles T. 60. 1830. (Auch besonders erschienen als Manuel d'actinologie.)
8. delle Chiaje, St., Brevi cenni sulle Attinie. Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del regno di Napoli. II. p. 228—240. Napoli 1825.
9. Claus, C., Bemerkungen über Ctenophoren und Medusen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XIV. p. 384—393. 1864.
10. Cobbold, T. Spencer, Observations on the Anatomy of Actinia. Annals and Magazine of Nat. Hist. Ser. II. Vol. XI. p. 121—123.
11. Contarini, N., Trattato delle Attinie ed Osservazioni sopra alcune di esse viventi nei Contorni di Venezia. 1844.
12. Dana, James, Corals and Coral Islands. 1872.

13. Dana, James, Structure and Classification of Zoophytes. Philadelphia. 1846. (Citirt nach Hollard.)

14. Duchassing, P. et Michelotti, J., Mémoire sur les Coralliaires des Antilles. Memorie della reale Academia di Torino. Ser. II. T. XIX p. 279—365. 1860.

15. Duncan, P. M., On the nervous system of Actinia. Prt. I. Proceed. of the Roy. Soc. of London. Vol. XXII p. 263—276. 1874.

16. Erdl, Beiträge zur Anatomie der Actinien. Müller's Archiv 1842 p. 303—306.

17. Frey und Leuckart, Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere des Norddeutschen Meeres. 1847.

18. Gosse, Henry, Actinologia Britannica. A History of the British Sea Anemones and Corals. 1860.

19. Haacke, W., Zur Blastologie der Korallen. Jenaische Zeitschrift Bd. XIII. p. 269—320.

20. Haime, Jules, Mémoire sur le Cériante (Cerianthus membranaceus). Annales des Scienc. Nat. Zool. 4<sup>e</sup> Série. T. I p. 341—389. 1854.

21. v. Heider, A., Sagartia troglodytes Gosse, ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitzungsberichte der Kais. Acad. zu Wien. Math. naturw. Klasse Bd. 75. Abth. 1. p. 367—414. 1877.

22. Hollard, H., Monographie anatomique du genre Actinia de Linné, considéré comme type du groupe général des Polypes Zoanthaires (d'après les Act. senilis et equina). Annales des Scienc. Nat. Zool. 3. Sér. T. XV p. 257—291.

23. Kling, O., Muskelepithelien bei Anthozoön. Vorläufige Mittheilung. Morphologisches Jahrbuch Bd. IV p. 327. 1878.

24. Kölliker, A., Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere. 1841.

25. Derselbe, Icones histiologicae. II. Abth. Heft 1. 1865.

26. Korotneff, M. de, Organes des sens des Actinies. Archives de Zool. expér. et génér. T. V. p. 203—208. 1876.

27. Kowalevsky, A., Untersuchungen über die Entwicklung der Coelenteraten. Mit 8 Tafeln. Nachrichten der Kaiserl. Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntniss, der Anthropologie und Ethnographie. Moskau 1873. (Russisch.) Jahresbericht von Hofmann und Schwalbe. 1875. Bd. II.

28. Derselbe. Göttinger Nachrichten Jahrg. 1868 p. 154—159.

29. Lacaze Duthiers, H. de, Développement des Coralliaires. Premier mémoire. Actiniaires sans Polypier. Archives de Zool. expér. et génér. T. I. p. 289—396. 1872.

30. Derselbe. Deuxième mémoire. Actiniales à polypiers. Ebenda T. II p. 269—348. 1873.
31. Ludwig, H., Ueber das Röttcken'sche Auge der Actinien. Nachricht. der Gesellsch. der Wissensch. zu Göttingen. 1875. p. 491—500.
32. Milne Edwards, H., Histoire Naturelle des Coralliaires ou Polypes proprement dits. T. I. 1857.
33. Möbius, K. und Meyer A., Beschreibung der *Edwardsia dodecimcirrata* Sars aus der Kieler Bucht. Archiv f. Naturg. Jahrgang 29. Bd. I. p. 70—75.
34. Moseley, H. N., On new forms of Actinaria dredged in the Deep Sea with a Description of certain Pelagic Surface swimming Species. Transactions of the Linnean Society. Zool. 2. Ser. Vol. I p. 295—305.
35. Quatrefages, A. de, Mémoire sur les Edwardsies, nouveau genre de la famille des Actinies. Annales des Scienc. Nat. Zool. 2<sup>e</sup> série. T. XVIII p. 65—109. 1842.
36. Rapp, W., Ueber die Polypen im Allgemeinen und die Actinien im Besonderen. Weimar 1829.
37. Derselbe. Untersuchungen über den Bau einiger Polypen des mittelländischen Meeres. Nova Acta Acad. Caes. Leopold. Carol. T. XIV p. 645—658. 1828.
38. Schneider und Röttcken, Ueber den Bau der Actinien und Corallen. Sitzungsberichte der oberhessischen Gesellschaft März 1871 (existirt nur als Separatabdruck, da die Sitzungsberichte für 1871 nicht erschienen sind), ferner Annals and Magaz. of Nat. Hist. 4. Ser. Vol. VII p. 437—441.
39. Schwalbe, G., Ueber den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Thiere. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. V p. 205—259.
40. Spix, Mémoire pour servir à l'histoire de l'asterie rouge, *Asterias rubens* Linné; de l'actinie coriacée, *Actinia coriacea* Cuv. et de l'alcyon exos. Annales du Museum d'histoire naturelle T. XIII p. 438—459. 1809.
41. Stoliezka, Ferd., On the Anatomy of *Sagartia Schilleriana* and *Membranipora Bengalensis*, a new Coral and a Bryozoon living in brackish water at Port Canning. Journal Asiat. Soc. Bengal. Vol. XXXVIII Part. II p. 28—63. 1869.
42. Thorell, On der innre byggnaden of *Actinia plumosa*. Öfvers. kongl. vetenskaps-akad. Förhandl. XV. p. 7—25. (Citirt nach Leuckart's Bericht im Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 26. Bd. II. Literatur des Jahres 1859. p. 205.)

43. Wagner, R., Entdeckung männlicher Geschlechtstheile bei den Actinien. Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 1. Bd. I p. 215—219. 1835.

44. Derselbe. Ueber männliche Medusen und Nachweisung doppelter Geschlechtsverhältnisse durch das ganze Thierreich. Froriep's neue Notizen. Bd. XII, p. 97—102. 1839.

45. Ehrenberg, G., Beiträge zur Kenntniss der Corallenthiere des rothen Meeres. Abhandlungen der Berliner Academie aus dem Jahre 1832. p. 225—380. 1834.

46. v. Heider, A., Cerianthus membranaceus Haime. Ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitzungsber. der K. Acad. d. Wissensch. zu Wien. Bd. LXXIX. I. Abth. März-Heft. Jahrg. 1879.

47. Oscar Hertwig, Ueber das Nervensystem der Actinien. Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft f. Medicin u. Naturwissenschaft. Jahrg. 1879. Sitzung vom 4. Juli.

48. Richard Hertwig, Ueber die Geschlechtsorgane der Actinien. Ebenda. Sitzung vom 1. August.

48<sup>a</sup>. Derselbe, Ueber die Geschlechtsorgane der Coelenteraten und ihre systematische Bedeutung. Ebenda. Sitzung vom 7. November.

#### B. Literatur zum Allgemeinen Theil.

49. Allman, On the anatomy and physiology of Cordylophora. Philosophical Transactions of the royal society of London. Vol. 143. 1853.

50. Angelo Andres, On a new genus and species of Zoanthina Malacodermata (Panceria spongiosa). Quarterly jour. of microsc. sciences. N. S. Vol. XVII.

51. v. Beneden, Ed., De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Bulletins de l'Académie royale de Belgique 2<sup>me</sup> série T. XXXVII. N. 5. 1874.

52. Chun, Carl, Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. Habilitationsschrift. Leipzig 1878 auch erschienen in Abhandl. der Senckenberg. Gesellschaft. Bd. XI p. 181—230.

53. Derselbe, Die im Golf von Neapel erscheinenden Rippenquallen. Mittheilungen der zoolog. Station in Neapel. Bd. I, Heft 2, p. 180—218. 1878.

54. Derselbe, Histologische Bemerkungen über Rippenquallen. Zool. Anzeiger. Bd. II p. 329—332. 1879.

55. Clark, H. J., Prodomus of the History, Structure and Physiology of the order Lucernariae. Boston Journal of Nat. Hist. Vol. VII, p. 531—567. 1863.



56. Derselbe, *Lucernaria*, the Coenotype of *Acalephae*. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. IX, p. 47—54. 1865.

57. Derselbe, *Lucernaria* and their Allies. A Memoir on the Anatomy and Physiology of *Haliclystus auricula* and other *Lucernarians*, with a discussion of their relations to other *Acalephae*, to *Beroids* and *Polypi*. Smithsonian Contributions to Knowledge 1878.

58. Claus, Carl, Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. *Acalephen*. Denkschr. der Wiener Academie, Math.nat. Cl. Bd. 38. Abth. 1. 1877.

59. Derselbe, Untersuchungen über *Charybdea marsupialis*. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd. I, p. 221—276. 1878.

60. Derselbe, Ueber *Halitemma Tergestinum* nebst Bemerkungen über den feineren Bau der *Physophoriden*. Arbeiten aus dem zoologischen Institute zu Wien. Bd. I p. 1—56. 1878.

60<sup>a</sup>. Derselbe, Grundzüge der Zoologie. IV. Aufl. Bd. I. 1879.

61. Eimer, Th., Die *Medusen*, physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen 1879.

62. Goette, Die Entwicklungsgeschichte der *Unke*. Leipzig 1875.

62<sup>a</sup>. Haeckel, E., Generelle Morphologie. Bd. II. Berlin 1866.

62<sup>b</sup>. Derselbe, Arabische Korallen. Berlin 1875.

63. Derselbe, Die Kalkschwämme. Bd. I. Berlin 1872.

64. Derselbe, Die *Gastraeatheorie*, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. VIII. Jena 1874.

65. Derselbe, Nachträge zur *Gastraeatheorie*. Daselbst, Bd. XI.

66. Hertwig, Oscar, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulose-Mantels der *Tunicaten*. Jenaische Zeitschrift f. Medicin und Naturwissenschaft. Bd. VII.

67. Hertwig, Oscar u. Richard, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der *Medusen*, monographisch dargestellt. Leipzig 1878.

68<sup>a</sup>. Hertwig, Oscar u. Richard, Der Organismus der *Medusen* und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.

68<sup>b</sup>. Hertwig, Richard, Ueber *Leptodiscus medusoides*, eine neue den *Noctilucen* verwandte *Flagellate*. Jenaische Zeitschrift. Bd. XI. 1877.

69. His, Die Häute und Höhlen des Körpers. Basel 1866.

70. Huxley, On the anatomy and the affinities of the family of the *Medusae*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1849.

71. Derselbe, *Oceanic Hydrozoa*. London 1859.

72. Derselbe, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Deutsche Ausgabe von W. Spengel. Leipzig 1878.
73. Kleinenberg, Hydra. Leipzig 1872.
74. Kling, O., Ueber Craterolophus Tethys. Ein Beitrag zur Anatomie und Histiologie der Lucernarien. Morphologisches Jahrbuch. Bd. V. p. 141—166. 1879.
75. Koch, G. v., Anatomie der Orgelcoralle, (Tubipora Hemprichi Ehrbg.) Jena 1874.
76. Kölliker, A., Anatomisch-systematische Beschreibung der Alcyonarien. Abhandl. d. Senckenb. Naturf. Gesellschaft. Bd. VII u. VIII. 1872.
77. Derselbe, Icones histiologicae. II. Leipzig 1865.
78. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Auflage. Leipzig 1879.
79. Korotneff, A., Histologie de l'hydre et de la lucernaire. Archives de Zoologie expérimentale et générale. T. V. 1876.
80. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mémoires de l'Académie impériale des Sciences de St. Pétersbourg. VII. série. T. XVI. N. 12.
81. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Alcyoniden Sympodium coralloides und Clavularia crassa. Zoologischer Anzeiger. II. Jahrg. No. 38.
82. Lankester, E. Ray., On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals and on the origin of vascular and lymph systems. Annals and Magaz. of Nat. Hist. Ser. IV. Vol. XI. 1873. p. 321—338.
83. Derselbe, Notes on the embryology and classification of the animal kingdom; comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ-layers. Quarterly Journ. of microsc. sciences. N. S. Vol. XVII. p. 399—454.
84. Leydig, Lehrbuch der Histologie 1857.
85. Moseley, On the structure and relations of the Alcyonarian Heliopora caerulea with some account of the anatomy of a species of Sarcophyton, notes on the structure of species of the genera Millepora, Pocillopora and Stylaster etc. Philosophical Transactions of the royal society Vol. 166 pt. I.
86. Schulze, F. E. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. V. Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 31 p. 262—295.
87. Derselbe, Untersuchungen etc. VII. Die Familie der Spongidae. Ebenda. Bd. 32 p. 593—660.

88. Derselbe, Ueber den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. 6 Tafeln. Leipzig 1871.
89. Derselbe, Ueber die Structur des Tunicatenmantels und sein Verhalten im polarisirten Lichte. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 12. 1863.
90. Schwalbe, G., Mikroskopische Anatomie des Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers. Graefe und Saemisch, Handbuch der gesammten Augenheilkunde. Bd. I. Leipzig 1874.
91. Semper, C., Ueber die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien. Arbeiten aus dem zool. zootom. Institut zu Würzburg. Bd. II p. 1—24.
92. Taschenberg, Otto, Anatomie, Histiologie und Systematik der *Cylicozoa* Leuckart, einer Ordnung der Hydrozoa. Inaugural-Dissertation. Halle 1877; auch erschienen in Zeitsch. f. d. ges. Naturwiss. f. Sachsen und Thüringen. Bd. 49.
93. Thompson, Allen, Address delivered at the Plymouth Meeting of the british association for the advancement of science. 1877.
94. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
- 

### Berichtigung.

- Auf Seite 624 Bd. XIII Zeile 1 u. 2 von unten ist anstatt „Forbes“ „Eschscholtz“ zu lesen.
- In der Tafelerklärung auf Seite 633—640 Bd. XIII sind die Tafelnummern I—X in die Nummern XVII—XXVI umzuändern.
-

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1880

Band/Volume: [NF\\_7](#)

Autor(en)/Author(s): Hertwig Oscar [Wilhelm Aug.], Hertwig Wilhelm  
Karl Theodor Ritter von

Artikel/Article: [Die Actinien 39-89](#)