

# Ueber den Bau der Ctenophoren.

Von

**Dr. Richard Hertwig.**

Hierzu Tafel XV—XXI.

---

## Einleitung.

Die Beobachtungen über den Organismus der Ctenophoren, welche den Gegenstand der vorliegenden Arbeit bilden, schliessen sich an eine Reihe von Untersuchungen an, welche von meinem Bruder und mir gemeinsam angestellt worden sind und sich auf die Medusen und Actinien als die Repräsentanten der übrigen Nesselzellen tragenden Coelenteraten beziehen; sie liefern eine Ergänzung derselben, welche mir um so mehr geboten erschien, als der Bau der Ctenophoren, namentlich der Bau ihres Nervensystems in der letzten Zeit wiederholt mit den bei den Medusen bestehenden Verhältnissen in Parallele gebracht worden ist.

Die Arbeit wurde im Frühjahr 1879 während eines 7wöchentlichen Aufenthalts in Messina begonnen und in Neapel in der Stazione zoologica fortgesetzt. Indessen konnte ich in Neapel nur einen kleinen Theil meiner Arbeitsstunden den Ctenophoren widmen, da die gleichzeitig unternommene Untersuchung der Actinien meine Zeit vorwiegend in Anspruch nahm und das Interesse an den Ctenophoren vorübergehend zurückdrängte. Auch war die Witterung im April und Anfang Mai für die pelagische Fischerei ganz aussergewöhnlich ungünstig, indem heftige Scirocostürme das Meer fast beständig in Erregung hielten und dazu nicht selten starke Regengüsse die pelagische Fischerei Tage lang unergiebig machten. Ausser einer einzigen Cydippe hormiphora wurden mir nur Exemplare von *Beroë ovatus*, *Cestus Veneris* und *Eucharis multicornis* gebracht.

Günstiger war Messina, obwohl auch dort die Fischerei ab und zu unter dem Einfluss von Scirocco zu leiden hatte. Ausser den 3 genannten Arten, welche im Messineser Hafen selbst an

sonst wenig geeigneten Tagen ziemlich häufig sind, war sehr reichlich die zierliche *Callianira bialata* (*Gegenbauria* s. *Eschscholtzia cordata*) vertreten, an welcher daher auch ein grosser Theil der Resultate gewonnen worden ist. *Cydippe hormiphora* stellte sich seltener ein, als es sonst der Fall zu sein pflegt, so dass ich sie nur in wenigen Exemplaren erhalten konnte, was ich in mehrfacher Hinsicht auf das Lebhafteste bedaure. Die von C. Chun neu benannten *Lampetia Pancerina*, *Deiopea caloctenota* und *Euplocamis stationis* wurden im Anfang meines Aufenthalts in einigen Exemplaren gefangen, leider zu einer Zeit, wo ich noch nicht genügend orientirt war, um sie vollständig auszunutzen; später kehrten sie nicht wieder.

Jüngere und ältere Exemplare von *Beroë ovatus*, *Cestus Veneris*, *Callianira bialata* wurden theils in Messina, theils in Neapel in verschiedenen Reagentien conservirt und in Jena weiter untersucht. Namentlich wurden alle Schnittpräparate in Jena angefertigt.

Die Kürze der Zeit, welche mir am Meere zu Gebote stand, machte eine alle Organe gleichmässig behandelnde morphologische Bearbeitung der aufgefundenen Arten unmöglich und zwang mich von Anfang an die Untersuchung auf bestimmte Fragen zu richten. Dabei ergab es sich von selbst, dass ich ganz besondere Beachtung der Beschaffenheit des Nervenmuskelsystems und dem Bau der Geschlechtsorgane zuwandte, weil diese Theile im Organismus der Coelenteraten eine wichtige Rolle spielen. Dagegen konnten die übrigen Organe nicht in gleicher Weise berücksichtigt werden, zumal da die Untersuchung des Nervenmuskelsystems mehr Schwierigkeiten bereitete, als ich selbst erwartet hatte. Dem letzteren Umstand ist es ferner zuzuschreiben, wenn ich in meiner Darstellung des Nervenmuskelsystems nicht überall die Bestimmtheit in den Deutungen erkennen lassen werde, welche wohl wünschenswerth erscheinen möchte.

Hinsichtlich der Art, in welcher die Präparate gewonnen wurden, habe ich nur Weniges mitzutheilen. Die meisten zu Querschnitten bestimmten Thiere oder Stücke von Thieren wurden in Osmiumsäure erhärtet und in Carmin (in Picrocarmin oder in Beale'schem Carmin) gefärbt; ein kleiner Rest wurde nach Kleinenberg's Vorschriften in Picrinschwefelsäure conservirt, ohne dass ich bei dieser Methode besondere Vortheile gefunden hätte. Beim Einbetten verwandte ich ein mit Wasser sehr stark verdünntes Gummiglycerin, welches mit dem zu schneidenden Object an

der Luft stehen blieb, bis es zu der Consistenz eines steifen Syrups eingedickt war. Dann wurden die Stücke in Leber eingebettet und vor dem Schneiden erhärtet. Man kann in dieser Weise wenigstens einigermaassen das Schrumpfen der so ausserordentlich zarten Gallerte verhindern, da letztere sich allmählich mit einem immer mehr sich verdickenden Gummiglycerin imbibirt.

Zahlreiche Ctenophoren wurden ferner in eine 0,05 % Osmiumsäure, der zum Theil eine 0,2 % Essigsäure hinzugefügt worden war, eingelegt und je nachdem ich das Epithel der Oberfläche oder die Elemente der Gallerte untersuchen wollte, 5—15 Minuten darin belassen. Dieses Macerationsmaterial wurde in Carmin gefärbt und entweder gleich verbraucht oder zum Mitnehmen in verdünntes Glycerin eingelegt.

Endlich habe ich auch noch Chromsäure, chromsaures Kali und Goldchlorid angewandt, habe jedoch mit keinem der drei Reagentien gute Resultate erreicht. Dabei bemerke ich, dass ich die Versuche mit Goldchlorid nicht lange fortgesetzt habe, weil das Reagens wegen der grossen Inconstanz seiner Wirkung sich wenig empfiehlt. Wer nur kurze Zeit am Meere bleiben kann, ist zu sehr in Anspruch genommen, um sich mit Methoden zu befassen, bei deren Erfolg der Zufall eine so grosse Rolle spielt.

Von grosser Bedeutung ist dagegen die Beobachtung im frischen Zustand, da viele Strukturverhältnisse (ektodermaler Plexus, Sinneszellen) hierbei deutlicher zu erkennen sind, als nach Behandlung mit Reagentien. Trotzdem ich diese Beobachtungsweise nicht vernachlässigt habe, bin ich doch bei der späteren Durcharbeitung des conservirten Materials auf Verhältnisse gestossen, wo eine erneute Prüfung der frischen lebenden Gewebe mir wünschenswerth erschien. Indessen das sind Uebelstände, welche sich bei der Bearbeitung von Meeresthieren fast für einen Jeden, dem es nur kurze Zeit vergönnt ist am Meere zu sein, bemerkbar machen.

## Spezieller Theil.

Um uns im Körper der Ctenophoren zu orientiren, müssen wir von drei aufeinander senkrechten Axen ausgehen, welche die Anordnung der Theile bestimmen und sich von einander unterscheiden 1) durch ihre verschiedene Länge und 2) durch die Verschiedenartigkeit ihrer Beziehungen zu den wichtigsten Organen. Die erste Axe, die Längs- oder Hauptaxe verbindet den durch die Lage der Mundöffnung ausgezeichneten oralen Pol mit dem gegenüberliegenden aboralen Pol; sie ist in der Regel am längsten und wird nur bei den bandförmigen Cestiden durch die hier aussergewöhnlich entwickelte Sagittalaxe an Länge überflügelt.

Die zweite Axe ist die Transversal- oder Queraxe; sie ist am leichtesten bei denjenigen Ctenophoren zu erkennen, bei welchen Tentakeln vorhanden sind, da diese in Zweizahl auftreten, einander gegenüberstehen und sich von zwei die Enden der Transversalaxe bezeichnenden Flächen aus erheben. Wenn die Tentakeln fehlen, dann ist die Transversalaxe noch am leichtesten nach der Lage der Magengefässe und der Gestalt des Magens zu bestimmen. Letzterer ist in transversaler Richtung abgeplattet, erstere fallen beide in die Ebene hinein, welche durch die longitudinale und transversale Axe gleichzeitig gelegt werden kann. Die transversale Axe ist kleiner als die Hauptaxe, aber gewöhnlich — eine Ausnahme machen die Beroiden und Cestiden — grösser als die Sagittalaxe. Diese letztere oder die dritte Axe ist zwar schon dadurch gekennzeichnet, dass sie auf den beiden anderen senkrecht steht; indessen lässt sie sich auch ohne diese Rücksichtnahme, allein nach ihren Beziehungen zum Magen charakterisiren. Denn da der Magen der Ctenophoren, wie soeben hervorgehoben wurde, in transversaler Richtung plattgedrückt ist, so ergiebt er auf einem Querschnitt, der zur Hauptaxe senkrecht geführt wird, einen Spalt, dessen längster Durchmesser mit der Sagittalaxe zusammenfällt. Die Sagittalaxe ist bei den Beroiden grösser als die transversale, bei den Cestiden sogar grösser als die

longitudinale Axe; bei den übrigen Ctenophoren ist sie dagegen kleiner als jene beiden.

Nur die Hauptaxe hat ungleichwerthige Enden, ein orales und ein aborales; die Enden der Sagittal- und Transversalaxen sind dagegen völlig gleichwerthig. Man kann daher am Körper der Ctenophoren zwar ein vorderes (orales) und hinteres (aborales) Ende, aber nicht Rechts und Links noch Ventral und Dorsal unterscheiden. Dies Verhältniss kommt weiter bei der Benennung der Flächen, welche den Körper begrenzen, in Betracht; im Ganzen können wir 6 Flächen oder Seiten annehmen, wenn sie auch bei der Rundung des Körpers nicht scharf abgegrenzt sind und ganz allmählich in einander übergehen. Zwei derselben sind als orale und aborale Seite leicht bestimmt, zwei weitere einander opponirte, welche die Enden der Sagittalaxe einnehmen und die bei ungleicher Beschaffenheit derselben als ventrale und dorsale von einander unterschieden werden könnten, mögen die Quer- oder Transversalseiten heissen. Es bleiben uns nur noch die beiden Seiten übrig, welche sich noch nicht als linke und rechte differenzirt haben; diese nenne ich die Lateralseiten oder auch die Tentacularseiten, weil hier die Tentakeln entspringen. Letzterer Name hat jedoch keine Berechtigung bei den tentakellosen Beroiden.

Durch zwei ganz bestimmte Ebenen kann der Körper der Ctenophoren in symmetrische Hälften zerlegt werden; die eine Ebene geht parallel den Lateralseiten durch die Longitudinal- und Sagittalaxe und ist die *Sagittalebene*; die andere ist die *Transversalebene*, weil sie sich in ähnlicher Weise durch die Longitudinal- und Transversalaxe legen lässt. Die Ctenophoren folgen somit der heterostauren Grundform Haeckel's; sie sind, wie Claus sich ausdrückt, nicht bilateral-, sondern zweistrahlig-symmetrisch.

Die Hauptmasse des Ctenophorenleibes ist eine Gallerte, welche stets ausserordentlich wasserreich ist und fast bei allen Arten leichter zerfliesst als die Gallerte der meisten anderen pelagischen Thiere. In sie eingebettet oder auf ihrer Oberfläche angebracht finden wir die einzelnen Organe, über deren Anordnung ich hier einen kurzen orientirenden Ueberblick geben will, bevor ich auf eine genauere histologische Schilderung eingehe. Wir haben dabei zu berücksichtigen: 1. den Sinneskörper mit den sich an ihn anschliessenden Polplatten, Wimperrinnen und Plättchenreihen, 2. das Gastrovascularsystem, 3. die Tentakeln und 4. die Geschlechtsorgane.

1. Der Sinneskörper oder das „Ganglion“ und die Polplatten liegen auf der aboralen Seite des Körpers, der erstere genau in der Mitte am Ende der Hauptaxe, die letzteren zu beiden Seiten vom Sinneskörper in der Weise angebracht, dass sie beide in die Richtung der Sagittalaxe fallen. Vom Sinneskörper aus entspringen die 8 Flimmerrinnen, welche sich ihrerseits in die 8 Reihen der Ruderplättchen fortsetzen. Die Flimmerrinnen und Plättchenreihen können wir unter dem gemeinsamen Namen „Meridianstreifen“ zusammenfassen, da sie ein zusammengehöriges Ganze bilden und wie Meridiane vom aboralen Pole nach dem oralen Pole verlaufen, ohne jedoch den letzteren zu erreichen; sie hören stets in einiger Entfernung vom Mundrand auf, welche je nach den einzelnen Arten verschieden gross ist.

2. Das Gastrovascularsystem beginnt am oralen Pole mit der Mundöffnung, einem in der Richtung der Sagittalaxe verlaufenden Spalt. Hieran schliesst sich der weite sackförmige Magen, welcher in entsprechender Weise zusammengedrückt ist, so dass er vornehmlich von zwei breiten Flächen begrenzt wird, welche den Lateral- oder Tentakularseiten des Ctenophorenkörpers parallel gestellt sind und in zwei von den Mundwinkeln ausgehenden Längskanten zusammen stossen.

Aus dem aboralen Ende des Magens gelangt man in den Trichter, einen relativ kleinen Raum, der aber insofern von Wichtigkeit ist, als er in das periphere Canalsystem führt. Das letztere besteht bei allen Ctenophoren aus dreierlei verschiedenen Gefässen, den Magengefässen, den Trichtergefässen und den Rippengefässen, zu denen sich dann noch bei den mit Tentakeln versehenen Formen die Tentakelgefässe gesellen.

Die Trichtergefässe entspringen aus dem hinteren Ende des Trichters und verlaufen nach dem aboralen Pole des Thieres, wo sie nicht weit von dem Ganglion ausmünden. Ich fand sie bei der *Callianira bialata* (Taf. XIX Fig. 4 ve') in 4Zahl vorhanden und gleichmässig vertheilt, so dass je ein Gefäss auf eines der vier Stücke kommt, in welche der Körper durch die Sagittal- und Transversalebene zerlegt wird. Da die Gefässe aus dem Trichter paarweis vereint entspringen, so erhalten wir folgende Anordnung; der Trichter gabelt sich an seinem Ende in sagittaler Richtung zunächst in zwei Gefässe, und diese theilen sich nach kurzem Verlauf in transversaler Richtung in zwei Endäste. Die Ausmündungen derselben liegen dicht neben den zwei Flimmerrinnen, welche einem

jeden der 4 Körpersegmente zukommen, auf der nach der Sagittalebene zugewandten Seite; sie schliessen sich zeitweilig, zeitweilig öffnen sie sich, indem sie einen Busch von Wimpern nach aussen hervortreten lassen. Zwei über das Kreuz gestellte Gefässe sind auffallend schwächer als die beiden übrigen. Dies leitet uns über zu dem bisher allein bekannten Verhältniss der Mehrzahl der Ctenophoren, welche überhaupt nur zwei Trichtergefässe besitzen. Da letztere hier völlig unsymmetrisch gleichfalls über das Kreuz gestellt sind, so lässt sich annehmen, dass ursprünglich, wie es bei den Callianiren noch der Fall ist, überall 4 symmetrisch angeordnete Gefässe vorhanden waren, von denen sich jedoch zwei rückgebildet haben. Die in allen Organen ausgesprochene zweistrahlige Symmetrie würde somit auch in der Beschaffenheit der Trichtergefässe ursprünglich vorhanden gewesen sein und erst secundär dem asymmetrischen Verhalten Platz gemacht haben.

Alle übrigen Gefässe entspringen nicht direct aus dem Trichter, sondern aus zwei Hauptstämmen, welche in transversaler Richtung und einander opponirt vom Trichter ausgehen. Jeder Hauptstamm giebt zunächst nach abwärts ein Magengefäss ab, welches dicht auf der breiten Fläche des Magens sich bis an den Mundrand herab erstreckt und bei manchen Arten, z. B. bei *Callianira* und *Cestus* sich hier in zwei Endäste gabelt. Auf einem Querschnitt durch den Körper einer Ctenophore sieht man in der Mitte das spaltförmige Lumen des Magens und zu beiden Seiten desselben die Lumina der Magengefässe dicht angeschmiegt.

In seinem weiteren Verlauf spaltet sich jeder Hauptstamm in zwei Aeste und jeder Ast abermals in zwei Gefässe. So entstehen in jeder Hälfte des Thieres 4 Rippengefässe, welche in longitudinaler Richtung unter den Reihen der Ruderplättchen verlaufen, über dieselben noch eine Strecke weit nach dem Munde zu hinausreichen und dann gewöhnlich blind geschlossen endigen. Bei *Callianira bialata*, *Cydippe hormiphora* und verwandten Formen stossen die Endäste, welche aus der wiederholten dichotomen Theilung der Hauptgefässe entstanden sind, auf die Plättchenreihen unterhalb ihres oberen Endes; sie gabeln sich hier in einen aufsteigenden und absteigenden Ast, von denen der eine unter dem oberen, der andere unter dem unteren Theil der Plättchenreihe gelegen ist. Der aufsteigende Ast ragt bei den Callianiren weit über den Anfang der Plättchenreihe hinaus, was mit der besonderen Beschaffenheit zusammenhängt, welche den aboralen Theil des Körpers dieser Ctenophore auszeichnet. Der Körper ist nämlich zu

beiden Seiten des Sinneskörpers in zwei lange Zipfel ausgezogen, welche die Namen *C. bialata* und *E. cordata* veranlasst haben und die Gestalt hoher 4seitiger Pyramiden besitzen. In jeden Zipfel treten die aufsteigenden Schenkel von 4 Rippengefäßen ein und verlaufen in ihm den Kanten entlang bis zur Spitze, wo sie ihr Ende finden.

Von den Tentakelgefäßen giebt es im ganzen vier, zwei unter jeder Tentakelwurzel, welche unter diesem sehr ansehnlichen, langgestreckten Organ in longitudinaler Richtung hinziehen. Obwohl sie dicht neben einander gelagert sind, hängen sie dennoch nicht unter sich direct zusammen, sondern nur durch Vermittelung des Hauptgefäßes, von welchem sie beide entspringen. Wie die Rippengefäße so bestehen auch die Tentakelgefäße bei *Cydidippe*, *Callianira* u. A. aus zwei Schenkeln, welche von der Verbindungsstelle mit dem Hauptgefäß aus gerechnet sich nach oben und nach unten erstrecken.

3. Die Tentakeln werden von den letztgenannten Gefäßen ernährt, ohne dass Aussackungen derselben in ihr Inneres eintreten; sie sind lange Stämme, welche mit kleineren Seitenfäden besetzt sind, und können in besondere Tentakelsäcke oder Tentakelhöhlen zurückgezogen werden, weite Hohlräume, welche auf den Lateral- oder Tentakularseiten ausmünden; die Tentakeln wie die Tentakelsäcke kommen somit in die transversale Körperaxe zu liegen. Am Grund der Tentakelsäcke findet sich die Tentakelwurzel, aus welcher der Hauptstamm und die Seitenfäden entspringen.

4. Die Geschlechtsorgane endlich folgen dem Verlauf der Rippengefäße, in deren Wandungen männliche und weibliche Geschlechtsproducte gleichzeitig, wenn auch räumlich gesondert angetroffen werden; dabei ergeben sich bei den einzelnen Gattungen Verschiedenheiten, je nachdem die Rippengefäße nahezu in ganzer Ausdehnung oder nur innerhalb bestimmter Bezirke mit Geschlechtsproducten versehen sind.

Nachdem wir im Vorhergehenden die wichtigsten Organe der Ctenophoren kennen gelernt haben, können wir nunmehr zu einer genaueren Betrachtung derselben übergehen, indem wir besonders auf die den Körper zusammensetzenden Gewebe unser Augenmerk richten. Dabei lege ich die Eintheilung des Körpers in die drei Hauptschichten, aus denen er sich im entwickelten Zustand zusammensetzt zu Grunde, die Eintheilung in Ektoderm, Entoderm und Mesoderm. Eine solche Betrachtungsweise empfiehlt sich bei den Ctenophoren wegen der wesentlichen Ver-

schiedenheiten, welche zwischen den 3 Schichten leicht nachweisbar sind.

### I. Das Ektoderm.

Unter den drei Körperschichten der Ctenophoren ist das Ektoderm am weitesten ausgebreitet, indem es nicht allein die gesammte Körperoberfläche bedeckt, sondern auch die Auskleidung des Magens besorgt. Denn dieser Theil des Gastrovascularsystems entsteht nach den übereinstimmenden Angaben von Kowalevski, Fol und Chun, Angaben, die ich, gestützt auf die Beobachtung von Embryonen der *Callianira bialata*, bestätigen kann, durch eine Einstülpung des äusseren Keimblattes oder Ektoblasts. Auch ist das Ektoderm histologisch am mannigfaltigsten differenzirt; ausser gewöhnlichen Deckzellen enthält es Drüsen-, Pigment-, Flimmer- und Sinneszellen, Nerven und Muskeln. Die wichtigsten Organe sind Nichts als besonders differenzirte Parteen des Ektoderms; so sind, abgesehen vom Magen, die Sinneskörper, die Polplatten und Meridianstreifen, die Tentakeln und wahrscheinlich auch die Geschlechtsorgane ausschliesslich von Ektodermzellen gebildet. Alle diese Theile müssen wir einer gesonderten Besprechung unterziehen, nachdem wir die allgemeinen Charaktere, welche das Ektoderm als Epidermis des Körpers besitzt, kennen gelernt haben.

#### 1. Ueber den Bau der Epidermis.

Für das Aussehen der Epidermis sind am meisten maassgebend die Deckzellen und die Drüsenzellen, da sie alle übrigen Elemente bei weitem an Zahl übertreffen und gemeinsam den grössten Theil der Körperoberfläche überziehen. Im frischen Zustand sind beide fast völlig homogen und durchsichtig und lassen sich gewöhnlich gar nicht von einander unterscheiden; höchstens bilden die Drüsenzellen wegen ihres stärkeren Lichtbrechungsvermögens schwach glänzende Körper, welche etwas über das Niveau der Umgebung hervorragen und bei *Cestus Veneris* (Taf. XV Fig. 2) ab und zu gelappt erscheinen. In der Epidermis von *Beroë* sind beim lebenden Thiere nur zahlreiche rundliche Körner sichtbar, welche alle von gleicher Grösse sind und sich mit ziemlicher Regelmässigkeit in polygonalen Figuren anordnen (Taf. XV Fig. 3. u. 7). Den Grund zu dieser Zeichnung erblicke ich darin, dass die Körner vom Zellinhalt nach der Peripherie verdrängt worden sind und in Folge dessen die Zellengrenzen auch im frischen Zustand zur Anschauung bringen.

Um Deckzellen und Drüsenzellen von einander zu unterscheiden, muss man die Ctenophoren in Alkohol, Picrinschwefelsäure oder Osmiumsäure erhärten und in Carmin (am besten in Alauncarmin) färben. Die Körperoberfläche z. B. von *Beroë ovatus* (Taf. XXI Fig. 15 d) ist dann übersät von rothen Flecken, welche entweder einzeln oder zu 2 bis 3 nebeneinander liegen und durch grössere und kleinere Zwischenräume getrennt werden. Jeder Fleck ist ein Aggregat rundlicher oder schwach polygonal abgeplatteter Körperchen, welche nur wenig in ihrer Grösse variiren, das Licht stark brechen und der Sitz der rothen Färbung sind. In den Zwischenräumen ist die Epidermis ungefärbt und von zahlreichen Vacuolen durchsetzt; die grösseren der Vacuolen enthalten dabei in ihrem Inneren noch weiter ein feines protoplasmatisches Netz, während sich in den breiteren Protoplasmabrücken hier und da zerstreut die zu den einzelnen Epidermiszellen gehörigen Kerne finden. Die roth gefärbten Körnerhaufen erinnern an die Elemente, welche auch bei anderen Coelenteraten wiederkehren und bei den Actinien von v. Heider, meinem Bruder und mir beschrieben worden sind; wie diese deute ich sie als Drüsenzellen und die zwischen ihnen vorhandenen vacuolisirten Zellen als einfache Deckzellen.

Bei der Anwendung mancher Reagentien ist der Unterschied der beiden Zellenarten gar nicht oder nur wenig ausgesprochen. Mit Osmium-Essigsäure behandelt sieht die Epidermis, selbst wenn Carminfärbung zur Hülfe genommen wurde, ganz gleichmässig von Vacuolen durchsetzt aus. Bei *Cyditpe* und *Callianira* sind die Flüssigkeitsräume klein (Taf. XV Fig. 11 u. 13), bei *Beroë* dagegen sehr gross und durch breite Protoplasmastreifen getrennt, in welchen die auch im frischen Zustand sichtbaren kleinen Körnchen ihren Platz finden. In Carmin haben sich nur die Kerne gefärbt, die rund oder oval von Gestalt in grosser Zahl durch das Gewebe zerstreut sind und zum Theil den Deck-, zum Theil den Drüsenzellen angehören. Die Secretkörnchen der letzteren sind durch Quellung ganz verloren gegangen, weshalb die Drüsenzellen dieselbe blasige Structur wie die Deckzellen angenommen haben.

Das Zahlenverhältniss, in welchem Deckzellen und Drüsenzellen zu einander stehen, ist ein bei den Arten verschiedenes. Bei *Eucharis* überwiegen die Drüsenzellen, bei *Callianira* die Deckzellen, bei *Beroë* und *Cestus* mögen beide in gleicher Menge nebeneinander vorkommen. Uebrigens sind diese Verhältnisse nicht ein-

mal bei derselben Art in allen Abschnitten des Körpers die nämlichen.

Die Pigmentzellen treten bei den Ctenophoren in zweierlei Formen auf. Bei *Beroë ovatus* gleichen sie den Pigmentzellen in der Epidermis der Frösche und schieben sich einzeln zwischen die übrigen Epithelzellen ein. Ihr Körper ist rundlich oder langgestreckt und zieht sich in zahlreiche Fortsätze aus, die sich wie die Pseudopodien eines Rhizopoden weit hin verästeln. Das röthliche Pigment ist in kleinen Körnchen abgelagert sowohl im Körper der Zellen, als in ihren Ausläufern, so dass letztere sich überaus klar verfolgen lassen.

Bei *Callianira bialata* sind einzelne Epithelzellen, welche sich in ihrer Gestalt von gewöhnlichen Deckzellen nicht unterscheiden, mit rostbraunen Pigmentkörnchen angefüllt, desgleichen ist auch ihr Protoplasma diffus rostbraun gefärbt. Mehrere derart pigmentirte Epithelzellen liegen dicht bei einander zu kleinen Pigmentflecken vereint, welche in grosser Zahl allerorts auf der Oberfläche der *Callianira* zerstreut sind. Wie im *Tapetum nigrum* des Wirbelthierauges sind die Grenzen der einzelnen Zellen durch helle Contouren bezeichnet, so dass ein deutliches Zellenmosaik entsteht; auch sind die Kerne als helle Stellen inmitten des Pigments leicht zu erkennen.

Den Pigmentzellen schliessen sich die von *Chun* (6) entdeckten irisirenden Zellen des *Cestus Veneris* an. Der Venusgürtel erglänzt nicht selten in einer zarten schönblauen Farbe; das Farbenspiel findet, wie *Chun* wohl mit Recht vermuthet, seine Erklärung in besonderen Zellen, die bei keiner anderen Ctenophore, wenigstens bei keiner von uns beiden beobachteten Form vorkommen, dagegen bei keinem *Cestus* vermisst werden; es sind schüppchenförmige Körper, deren Zellkern durch eine homogene Masse nach der Peripherie verdrängt ist. Die Masse hat einen wachsartigen Glanz, sieht bei durchfallendem Licht gelblich aus und färbt sich in *Carmin* röthlich, wenn auch schwächer als die Substanz der Drüsenzellen. Wir haben es also mit Epithelzellen zu thun, die sich mit einer besonderen Masse völlig infiltrirt haben.

In der Epidermis der Ctenophoren sind die Zellgrenzen, sei es im frischen Zustand, sei es nach Behandlung mit Reagentien, nur in soweit erkennbar, als die Zellkörper gefärbt sind, wie bei den Drüsen- und Pigmentzellen und den irisirenden Zellen; die Deckzellen dagegen scheinen bei allen diesen Beobachtungsmethoden zu einer einzigen continuirlichen Masse zusammengeflossen zu

sein. Um nun zu zeigen, dass dies nicht der Wirklichkeit entspricht, habe ich versucht durch Anwendung der Versilberungsmethode die Zellengrenzen deutlich zu machen.

Bei Meerwasserorganismen stösst bekanntlich die Anwendung des *Argentum nitricum* auf Schwierigkeiten, welche durch den grossen Gehalt der Gewebe an Chlorverbindungen hervorgerufen werden. Ich legte daher die zu versilbernden Objecte zunächst kurze Zeit in eine dünne Osmiumlösung, wusch dann mit destillirtem Wasser aus, bis das Spülwasser mit Silberlösung nur noch einen ganz geringen Niederschlag ergab und übertrug schliesslich das Gewebstück etwa 6 Minuten in eine 1 % Silberlösung. Nachdem diese ausgewaschen und das Präparat dem Sonnenlichte ausgesetzt worden war, gelang es mir bei *Callianira* einige Male, wenn auch nicht über den ganzen Körper, sondern nur an einzelnen Stellen scharf gezeichnete Silberlinien zu erhalten, welche die Grenzen der Zellen anzeigten. (Tafel XV Fig. 6). Die Silberlinien ergaben die für Plattenepithelien charakteristischen Figuren, unregelmässige Polygone, welche nicht überall von gleicher Grösse waren. Zwischen die polygonalen Zellfiguren waren hier und da kleine Kreise eingeschaltet, welche auf dem Grenzcontour zweier benachbarter Zellen oder noch häufiger in dem Winkel, wo mehrere Zellen zusammenstiessen, lagen. Seltener wurde auch ein solcher von einer Silberlinie umschriebener Kreis inmitten eines Zellenterritorium angetroffen. Diese Kreise beziehe ich auf Zellen, welche nicht die abgeplattete Gestalt der bisher betrachteten Elemente besitzen, zwischen sie vertheilt sind und wie sie an der Begrenzung der Oberfläche Antheil haben. Es sind dies die Flimmerzellen und die Sinneszellen.

Die Flimmerzellen sind selten auf ihrem freien Ende mit einem dichten Wald von langen feinen Cilien bedeckt (Taf. XIX Fig. 17  $\alpha$ ), gewöhnlich tragen sie nur ein Büschel derselben, welche dann öfters unter einander verkleben und den Anschein einer einzigen dicken schwingenden Geissel erwecken. Im Allgemeinen sind sie sehr unregelmässig verbreitet. Bei *Beroë ovatus* garniren sie den Mundrand, bei *Callianira bialata* sind sie vereinzelt überall im Körperepithel, besonders reichlich im Umkreis des Sinneskörpers anzutreffen; bei *Cestus Veneris* fehlen sie auf den Breitseiten des Körpers, sind dagegen vorhanden auf der oralen und aboralen Seite. Auf der oralen Seite des *Cestus* läuft eine tiefe unpaare Furche von einem Ende des bandförmigen Körpers zum anderen; wir können sie die Mundfurche nennen, weil sich in ihrer Mitte

die Mundöffnung befindet und weil sie nach dieser die Nahrung hin leitet. Zu letzterem Zwecke ist sie mit Flimmern so reichlich ausgekleidet, dass man leicht zur Annahme verleitet wird, dass ihr Epithel allein aus Flimmerzellen besteht. Indessen sind die Flimmerzellen nur in grossen Mengen zwischen gewöhnliche Deckzellen eingeschaltet; die Büschel ihrer Wimpern erheben sich einzeln oder in Gruppen und Reihen angeordnet aus den flachen Vertiefungen, welche den Grenzen der Deckzellen entsprechen. Am aboralen Pole sind die Wimperbüschel im Epithel spärlicher und nehmen ausserdem an Zahl vom Sinneskörper aus nach den Enden des Körperbandes ab. Ueber das Vorkommen von Flimmerzellen in den Tentakelsäcken werde ich später bei der Beschreibung des Tentakelapparats handeln.

Unter dem gemeinsamen Namen Sinneszellen fasse ich 2 verschiedene Zellenformen zusammen, die darin übereinkommen, dass sie mit starren offenbar zum Tasten dienenden Fortsätzen versehen sind. Die Fortsätze sind entweder lange dünne Borsten, oder sie sind kleine Stifte, welche von der Zelle mit breiter Basis entspringen und sich conisch nach der Spitze zu verjüngen. Tastborsten und Taststifte können entweder einzeln oder zu mehreren auf einer Zelle sitzen.

Die gewöhnlichste Form der Sinneszelle, welche bei den meisten Ctenophoren auf der Körperoberfläche und hier wiederum fast an allen Orten nachgewiesen werden kann, ist eine Zelle, welche mehrere kleinere Taststifte trägt. Die Zahl der letzteren ist bei *Eucharis multicornis* ziemlich ansehnlich: 5—7 stehen so auf dem peripheren Zellenende, dass sie von diesem aus divergiren und einen kleinen kronenartigen Aufsatz erzeugen. Bei *Beroë* (Taf. XV Fig. 7) dagegen, bei welcher der Umkreis des Sinneskörpers und die Ränder der Flimmerrinnen sich als zur Untersuchung geeignete Stellen empfehlen, kommen auf eine Zelle jedesmal nur 2 oder 3 Stiftchen, deren basale verbreiterte Enden sich in das Innere des Zellenkörpers verfolgen lassen. Der eindringende Theil jedes Stiftes verjüngt sich dabei ebenfalls conisch, nur schneller als der frei hervorragende, welcher länger ist. Im Innern der Zelle convergiren die Stifte mit ihren Enden nach einem central gelegenen Punkt.

Endlich giebt es auch Sinneszellen, welche nur einen einzigen Taststift tragen; derselbe ist dann von ansehnlicher Länge und Dicke, so dass man in vortrefflicher Weise seine Endigung in der Zelle feststellen kann. Nicht allein dringt er mit stumpfer coni-

scher Spitze in das Protoplasma, sondern das letztere überzieht auch den über die Epitheloberfläche hervorragenden Theil noch eine Strecke weit mit einer dünnen aber deutlich nachweisbaren Scheide. Solche Tastzellen finden sich am Mundrand von *Beroë ovatus* (Taf. XIX Fig. 11 u. 17 $\gamma$ ) auf den Tastpapillen von *Cestus Veneris* (Taf. XV Fig. 5) und *Eucharis multicornis* (Taf. XV Fig. 1 u. 4) an Stellen, welche auch in anderer Hinsicht von Interesse sind und daher noch besonders geschildert werden sollen.

Die zweite Art der Sinneszellen, welche mit Tastborsten ausgestattet ist, wird im Allgemeinen seltener beobachtet; sie findet sich hier und da im Epithel von *Callianira bialata*, welchem Taststifte vollkommen zu fehlen scheinen, und sonst nur noch auf den Tentakeln der Ctenophoren und den Tastpapillen von *Cestus* und *Eucharis* (Taf. XV Fig. 4). Entweder sind viele Tastborsten oder nur eine derselben auf dem Zellenende vorhanden. Im letzteren Fall (Fig. 4) wird die Basis der Borste von einer kleinen ringförmigen Erhebung der Zelle umfasst, während eine Verlängerung in die Zellsubstanz selbst nicht nachgewiesen werden konnte.

Der Zellkörper, welcher zu den beschriebenen Tastapparaten gehört, mögen dieselben Stifte oder Borsten sein, zeigt keine Besonderheiten; er ist cubisch oder cylindrisch und enthält einen grossen Kern. Wo ich ihn isoliren konnte — es war dies am Mundrand der Beroiden (Taf. XIX Fig. 11) der Fall — war es mir nicht möglich, an ihm Ausläufer nachzuweisen, welche den Eindruck von Nervenfädchen gemacht hätten.

Bei der Betrachtung des Ektoderms gelange ich jetzt zu einem sehr bedeutsamen Punkt, zu der Frage nach der Existenz von Nervenfasern ausserhalb der Gallerte. Diese Frage ist bisher von allen Forschern im negativen Sinne beantwortet worden, sowohl von Eimer, welcher sonst Nervenfasern bei den Ctenophoren annimmt, als auch von Chun, der ein ächtes Nervensystem in Abrede stellt. Wenn ich den Ctenophoren ein ektodermales Nervensystem zuspreche, so stütze ich mich auf Resultate, die ich 1. durch Beobachtung im frischen Zustand, 2. durch Untersuchung macerirter Gewebe erhalten habe.

In der Epidermis der Ctenophoren ist schon im frischen Zustand eine netzförmige Zeichnung erkennbar, welche das Epithel in grössere und kleinere polygonale Stücke zu zerlegen scheint. Am leichtesten bemerkt man dieselbe bei *Callianira bialata*, besonders an den beiden aboralen Körperzipfeln, einem recht geeigneten Untersuchungsobject. Die netzförmige Zeichnung wird hier durch ziem-

lich breite etwas faserig aussehende Stränge veranlasst, welche unter einander sich vereinigen und so 3, 4 oder 5eckige Felder umschreiben. Noch schönere Präparate liefern Beroë, Eucharis und Cestus. Zwar ist die Structur hier wegen der grossen Durchsichtigkeit der Gewebe ausserordentlich viel zarter und daher leichter zu übersehen; gleichwohl treten die Contouren deutlicher hervor, sowie man nur einmal aufmerksam geworden ist und mit stärkeren Vergrösserungen und bei genauer Einstellung die Epidermis durchmustert. Die Verhältnisse sind überall im Wesentlichen die gleichen, so dass ich sie nur von Beroë ovatus genauer zu schildern nöthig habe.

Stellt man das Mikroskop etwas unter die Oberfläche des Epithels ein, so erhält man ein Bild, als ob das Gewebe von feinsten capillaren Gängen durchzogen würde. (Taf. XV Fig. 3). Indem die Gänge sich verästeln und untereinander anastomosiren, bilden sie ein Netz wie es von den Capillaren der Wirbelthiere hergestellt wird; kleinere und grössere Maschen grenzen aneinander, die meisten von ihnen 4 oder 5eckig; gewöhnlich stossen dabei in einer Ecke 3, seltener 4 Gänge zusammen. Das ganze Netz breitet sich in einer Ebene aus, über die das Epithel continuirlich hinwegzieht, ohne von ihm in seiner Anordnung irgendwie beeinflusst zu werden. Die polygonale Felderung, welche durch die schon oben kurz erwähnten kleinen Körnchen im Epithel hervorgerufen wird und im Allgemeinen den Grenzen der Zellen entspricht, kreuzt die netzförmige Zeichnung der Gänge in beliebiger unregelmässiger Weise. Um dies zu controliren muss man successive die Einstellung wechseln, da beide Zeichnungen in verschiedenen Ebenen liegen, das System der Gänge tiefer als das System der Körnchenreihen. Auch die Flimmer- und Sinneszellen werden in ihrer Stellung nicht beeinflusst.

Ferner kann man bei der Beobachtung im frischen Zustand erkennen, dass die Gänge einen Inhalt haben. (Taf. XV Fig. 7). Es schienen mir 1, 2 oder 3 feine Fäden neben einander zu verlaufen, stellenweise, namentlich in den Knotenpunkten anzuschwellen und sich hier zu theilen. Leider wird die Sicherheit der Beobachtung dadurch beeinträchtigt, dass die Fäden ausserordentlich zart sind und auch bei genauer Einstellung des Mikroskops keine scharfen Contouren besitzen.

Ein sehr ähnliches Netzwerk habe ich bei Cestus (Taf. XV Fig. 2) neben den Reihen der Ruderplättchen und bei Eucharis an sehr vielen Stellen der Körperoberfläche, besonders schön an den

Tastpapillen und in der Umgegend der Tastpapillen nachgewiesen. Bei Eucharis schienen mir die Maschen am grössten zu sein. Zugleich wurde ich hier auf äusserst feine ebenfalls netzartig vereinte Linien aufmerksam, die das Areal einer Masche weiter abtheilten und stellenweise Verdickungen bildeten.

Ich deute das geschilderte Netz anastomosirender Gänge als einen Nervenplexus, die feinen Fäden in ihm als Nerven, welche hier und da zu Ganglienzellen anschwellen; dagegen lasse ich es unentschieden, ob die bei Eucharis allein aufgefundenen Linien weitere Endausbreitungen von Nerven sind oder nur durch Kittlinien im Epithel hervorgerufen werden. Der Plexus findet seinen Platz unter den Epithelzellen, zwischen diesen und der Gallerte, er ist somit subepithelial wie der Plexus der Medusen.

Ueber das im frischen Zustand beobachtete Netz habe ich weitere Aufschlüsse durch Behandlung mit Reagentien zu gewinnen versucht; hierbei ist es mir trotz vielfältiger Bemühungen nicht geglückt, eine Methode ausfindig zu machen, welche constante und gleichmässige Bilder ergeben hätte, und kann ich daher hier nicht über Resultate berichten, welche so beweisend wären, wie bei den Medusen und Actinien. Immerhin habe ich Präparate erhalten, welche in Ganglienzellen den Grund zu der beim lebenden Thier so scharf gezeichneten Structur erkennen lassen.

Um zum Ziele zu gelangen, sind zwei Verfahren möglich: einmal die Anfertigung von Situspräparaten, wie sie bei den Medusen ausgeführt werden konnten, und zweitens die Isolation der Elemente in der bei den Actinien beschriebenen Weise. Für beide Verfahren sind die Ctenophoren sehr ungeeignete Objecte. Die Anfertigung von Situspräparaten, bei welcher Alles darauf ankommt, die Elemente des Nervennetzes dunkler zu färben als die bedeckenden Epithelzellen, hat mit der Schwierigkeit zu kämpfen, dass unter dem Einfluss der Reagentien die Epidermis undurchsichtiger wird, als man erwarten möchte, und dass zugleich der blasige Charakter ihrer Zellen sehr in den Vordergrund tritt. Das Letztere hat zur Folge, dass in das Präparat eine Menge unregelmässiger Linien hineinkommen, welche das Zustandekommen eines klaren Bildes unmöglich machen. Wenn man Osmium-Essigsäure mit darauf folgender Carminfärbung benutzt, was ich immer noch am vortheilhaftesten gefunden habe, so kann man zwar durch Abkürzung der Einwirkung des Reagens die vacuolige Gerinnung etwas verhindern oder doch wenigstens soweit mildern, dass sie

nicht mehr sehr schadet, aber dann sind häufig die Zellen des Plexus nicht gut conservirt. Man hat daher zwischen zwei Uebelständen die Mitte einzuhalten, was nicht immer gelingt.

Die Isolation der Elemente wird durch zwei Verhältnisse erschwert. Einmal fehlt eine feste Stützlamelle, welche es ermöglicht, die Epidermis als ein Häutchen von der unterliegenden Gallerte abzuziehen, und ausserdem hängen die Zellen viel fester aneinander als bei den Actinien und Medusen. Pinselpräparate und Zerzupfungspräparate schlugen daher beide fehl; dagegen erhielt ich einige mehr befriedigende Resultate, wenn ich ein Stück Epidermis mit der zugehörigen Gallerte in viel Wasser auf dem Objectträger glatt ausbreitete, ein Deckgläschen darauf legte und das Wasser langsam entfernte. Das Deckgläschen drückt dann ganz allmählich auf die Gallerte und presst dieselbe auseinander. Da hierbei auch das Epithelhäutchen auseinandergezerrt wird, so lockert sich der Zusammenhang seiner Theile; es können sogar in ihm Risse und Spalten entstehen, in welche hier und da eine Ganglienzelle frei hineinragt. Das Bild gewinnt an Deutlichkeit, wenn es gelingt das Präparat umzudrehen und das Epithel von seiner unteren Seite zu betrachten, weil der Plexus dann über die Epithelzellen zu liegen kommt.

In der besprochenen Weise wurden die Präparate angefertigt, welche in den Figuren 8, 11 u. 13 der Tafel XV abgebildet sind. Figur 8 bezieht sich auf *Beroë ovatus*, Figur 11 auf *Callianira bialata*, Figur 13 auf *Cydidippe hormiphora*. Alle Figuren stimmen im Wesentlichen überein und zeigen unter dem Epithel Zellen, welche sich von den übrigen Epithelzellen dadurch unterscheiden, dass sie kleiner sind, ein homogenes durch Osmiumsäure etwas dunkler gefärbtes Protoplasma besitzen und nicht bis zur Oberfläche reichen. Die Zellen haben einen Körper, der fast ganz vom Kern gebildet wird und nur eine dünne Rindenschicht von Protoplasma erkennen lässt, sie verlängern sich in zwei, drei oder vier Ausläufer, welche man zuweilen sich noch weiter verästeln sieht.

Indem die Ausläufer benachbarter Zellen einander begegnen und eine Strecke weit neben einander hinziehen, entsteht ein Maschenwerk, in dessen Ecken mit Vorliebe die Zellenkörper liegen, während die Seiten der Maschen von den Ausläufern der Zellen eingenommen werden. Gewöhnlich laufen zwei Ausläufer, seltener drei nebeneinander.

Bei einem Vergleich der Resultate, zu denen die Beobach-

tung im frischen Zustand und die Beobachtung nach Behandlung mit Reagentien geführt haben, kann es nicht zweifelhaft sein, dass die durch Osmium-Essigsäure deutlich gemachten verästelten Zellen die netzförmige Zeichnung in der Epidermis der Ctenophoren veranlassen, da in beiden Fällen die Form und die Grösse der Maschen dieselben sind. Ferner macht die Aehnlichkeit, welche die Zellen in Gestalt und Anordnung mit den Ganglienzellen in der Subumbrella der Medusen besitzen, es sehr wahrscheinlich, dass sie ebenfalls als Theile des Nervensystems angesehen werden müssen; die Behandlung mit Reagentien trägt somit dazu bei die schon oben ausgesprochene Deutung sicherer zu stellen.

Mit den plexusartig angeordneten Zellen stimmen in ihrer subepithelialen Lagerung kleine Elemente überein, welche ich nur bei *Cestus Veneris* aufgefunden habe. Durch Osmiumsäure stark geschwärzt fallen sie als rundliche Körper in die Augen, die hier und da zu kleinen Haufen zusammengedrängt sind. Selten sind sie mit kurzen Ausläufern versehen, mit Hilfe deren sie unter einander zu Reihen vereint sein können (Taf. XIX Fig. 2). Es ist mir sehr zweifelhaft, ob wir es hier mit Ganglienzellen zu thun haben, deren Fortsätze nicht gut erhalten sind, oder ob nicht vielmehr die Zellen eine andere Bedeutung haben.

Da der Nachweis von Ganglienzellen im Ektoderm der Ctenophoren fast überall auf Schwierigkeiten stösst, so musste es mir von Werth sein, Stellen ausfindig zu machen, an denen die Arbeit durch die besondere Gunst der Verhältnisse erleichtert wird. Dies ist mir auch geglückt und habe ich im Magenrohr der *Beroidea* ein Organ kennen gelernt, in dem der Ganglienplexus auf grosse Strecken hin im Zusammenhange dargestellt werden kann. Ich hebe dies jetzt schon hervor, weil dadurch die Beobachtungen über die Epidermis grössere Sicherheit gewinnen, im Uebrigen behalte ich es mir vor, bei der Schilderung des Magens noch einmal genauer hierauf zurückzukommen.

Der letzte Bestandtheil des Ektoderms, welchen wir noch zu besprechen haben, wird durch die Muskelfasern gebildet. Im Gegensatz zu den Hydroiden, Medusen und Actinien, deren Muskulatur ganz oder zum grossen Theil aus dem Ektoderm stammt, sind ektodermale Muskelfasern bei den Ctenophoren verhältnissmässig selten, da die wichtigsten Bewegungen bei den meisten Formen durch die contractilen Fasern des Mesoderms vermittelt werden. Im Allgemeinen sind es homogene ziemlich dicke Fäden von bedeutender Länge (Taf. XIX Fig. 3, 5; Taf. XV Fig. 13; Taf. XX

Fig. 2 m), welche kein Sarkolemm besitzen und auch nicht in Rinden- und Axensubstanz differenzirt sind, wie wir dies später von den mesodermalen Muskeln noch kennen lernen werden; sie sind subepithelial, d. h. sie schieben sich zwischen die Gallerte und die Epithelzellen ein, ohne mit den letzteren zu Epithelmuskelzellen verbunden zu sein. Auf der dem Epithel zu- und von der Gallerte abgewandten Seite tragen sie von Stelle zu Stelle besondere Muskelkörperchen, ovale Kerne mit nur spärlichem Protoplasma.

Wo ektodermale Muskelfasern bei den Ctenophoren vorkommen, da ist ihre Anordnung fast in jedem einzelnen Falle eine andere, und auch in der Beschaffenheit ihrer Enden ergeben sich Verschiedenheiten. Bei *Cydippe hormiphora* (Taf. XV Fig. 13) laufen die Muskelfasern durch kleine Zwischenräume getrennt und mit grosser Regelmässigkeit über die Körperoberfläche vertheilt in longitudinaler Richtung vom aboralen Pole nach dem Mundrand zu; sie endigen in sehr mannichfacher Weise (Taf. XIX Fig. 5), bald mit einer Verbreiterung, von welcher kurze Spitzen ausgehen, bald mit einer Anzahl feiner Endfäden, bald auch theilen sie sich zuvor erst in zwei Fasern, von welchen eine jede in der einen oder anderen Form ihr Ende finden kann. Ausserdem ist auch der Tentakelsack von Muskelfasern ausgekleidet, worüber Näheres bei der Beschreibung des Tentakelapparats nachzulesen ist.

Die Muskelfasern von *Eucharis multicornis* sind langgestreckte Spindeln und haben beiderseits zugespitzte Enden; sie sind unregelmässig nach allen Richtungen gekreuzt und folgen einer bestimmten Anordnung nur auf den Tastpapillen, wo sie in longitudinaler Richtung ziehen, und auf den Körperlappen, wo sie zwei sich rechtwinkelig kreuzende Systeme bilden und daher eine netzförmige Zeichnung mit rechteckigen Maschen veranlassen.

Die gleichen zugespitzt endenden Muskelfasern kehren auch bei *Cestus Veneris* (Taf. XIX Fig. 3) wieder, wo sie am kräftigsten entwickelt sind, sowohl was die Dicke der Einzelfasern als auch was ihre Zahl anbetrifft. Namentlich sind die beiden Breitseiten (Tentacular- oder Lateralseiten) des bandförmigen Körpers mit einer dicken Muskelschicht bedeckt, welche in sagittaler Richtung (in der Längsrichtung des Bandes) von einem Ende zum anderen verläuft und nur einen schmalen dem oberen Rand parallelen Streifen frei lässt. Beim ausgebildeten Thier liegt hier Muskelfaser dicht neben Muskelfaser und nur in den oralen und aboralen Randpartien ist die Aneinanderfügung eine lockere; zugleich kreu-

zen sich hier ab und zu die Muskelfasern unter spitzen Winkeln, was sonst nicht vorkommt.

Unter dieser ansehnlichen Muskelschicht, deren Mächtigkeit die kräftigen schlängelnden Bewegungen des Cestus verständlich macht, liegt noch eine Lage schwächerer Elemente, welche erst dann gut überblickt werden kann, nachdem jene an Macerationspräparaten durch Abpinseln und Abzupfen vollkommen entfernt ist (Taf. XIX Fig. 3; in dem der Figur zu Grunde liegenden Präparate waren einige Fasern aus der oberflächlichen Hauptschicht beim Abpinseln zurückgeblieben). Auch diese zweite Muskellage gehört noch dem Ektoderm an, scheint aber durch eine Kittsubstanz zusammengehalten zu werden, in welcher die Abdrücke der abgepinselten äusseren Muskelfasern noch zu erkennen sind. Die Fasern der zweiten Schicht kreuzen die der ersten unter sehr verschiedenen Winkeln, einige rechtwinkelig, andere spitzwinkelig und unter den letzteren wieder ein Theil in der Richtung von links unten nach rechts oben, ein anderer von rechts unten nach links oben. Da sie durch grosse Abstände von einander getrennt sind, fügen sie sich zu einem Netz zusammen ähnlich dem Geflecht eines Rohrstuhls.

Die in Rede stehenden Muskelfasern sind zarter; sie haben unregelmässig zackige und mit kleinen Spitzchen besetzte Contouren, auch schien es mir, als ob sie sich mit Hilfe der spitzen Fortsätzchen an Kreuzungsstellen unter einander verbänden. Besondere Beachtung aber verdienen die Enden der Fasern, welche von ansehnlichen Zellkörpern gebildet werden, in denen 1—2 grössere Kerne sehr schön nachzuweisen sind. Das Protoplasma der terminalen Zelle (Taf. XIX Fig. 1) ist feinkörnig und in Osmiumsäure relativ stark gedunkelt und verlängert sich in zahlreiche feine nicht selten verästelte Ausläufer.

Sind nun die beschriebenen Elemente in der That auch Muskelfasern, wie wir bisher angenommen haben? oder sind es vielleicht Nerven? Ich halte letztere Deutung nicht für wahrscheinlich, möchte sie aber doch nicht ganz von der Hand weisen. Namentlich sind bei jungen Thieren die Fasern sehr nervenähnlich, indem sie als feine, durch Kerne ab und zu spindelig verdickte Fäden erscheinen; auch gleichen die terminalen Zellen dann noch mehr den Ganglienzellen, als es beim erwachsenen Thiere der Fall ist (Fig. 1).

Der Venusgürtel hat endlich noch Muskelfasern im Bereich des schmalen Streifens, welcher am aboralen Pole die beiden von

Muskeln bedeckten Breitseiten verbindet und selbst als die stark verlängerte aborale Seite zu betrachten ist. Diese Muskeln verlaufen in den verschiedensten Richtungen und erzeugen ein sehr lockeres Geflecht.

Bei *Beroë ovatus*, bei welchem der Magen eine starke ektodermale Muskulatur aufweist, ist die Epidermis vollkommen muskelfrei.

Obwohl die hier gegebene Zusammenstellung sich nur auf wenige Arten bezieht, so lehrt sie doch schon zur Genüge, dass in der Ausbildung von ektodermalen Muskelfasern bei den Ctenophoren jede Regelmässigkeit vermisst wird. Die bei den einzelnen Arten vorhandenen Lagen lassen sich nicht auf eine der ganzen Abtheilung gemeinsame Anordnung der Muskelfasern zurückführen, sondern sie sind in ihrer Verlaufsrichtung und in ihrem Auftreten überall durch die besonderen Existenzbedingungen der Art bestimmt. In dieser Hinsicht ist besonders lehrreich die Anwesenheit der Muskelfasern an den Lateralseiten von *Cestus*, wo sie zur bandförmigen Verlängerung des Körpers in Beziehung stehen, und bei *Eucharis*, wo sie vornehmlich Attribute der Fortsatzbildungen des Körpers sind, welche die genannte Ctenophore und die verwandten Arten auszeichnen. Aus allen diesen Verhältnissen ziehe ich den Schluss, dass die ektodermalen Muskelfasern der Ctenophoren in den einzelnen kleineren Abtheilungen selbständig erworben wurden und daher nicht als ein für die Classe typisches Element angesehen werden können.

Bevor ich die Besprechung der Epidermis abschliesse, sei hier noch etwas ausführlicher der Modificationen gedacht, welche die Epidermis am Mundrand der Beroiden und auf den Tastpapillen von *Cestus*, *Eucharis* und *Deiopea* erfährt.

1. Am Mundrand von *Beroë ovatus* (Taf. XIX Fig. 17) fehlen die gewöhnlichen Deckzellen vollkommen und sind durch Flimmerzellen, Drüsenzellen und Tastzellen ersetzt, welche drei dem Mundrand parallel verlaufende Streifen zusammensetzen. Der erste Streifen, welcher zunächst an den Mundrand und die hier beginnenden Stäbchenzellen des Magens angrenzt, ist schmaler als die übrigen und allein aus Flimmerzellen gebildet, welche eine cylindrische Gestalt besitzen (Fig. 17  $\alpha$ ). Der Zellenleib ist stark vacuolisirt und hat nur am peripheren Ende eine solide Protoplasmaschicht, welche den dichten Wald der Flimmerhaare über die ganze Oberfläche der Zelle gleichmässig vertheilt trägt.

Die zweite nur wenig breitere Schicht (Fig. 17  $\beta$ ) ist insofern

besonders bemerkenswerth, als die Epidermis an keiner anderen Stelle — mit Ausnahme der Ruderplättchen — eine gleiche Mächtigkeit aufweist; sie besteht ebenso ausschliesslich aus Drüsenzellen, wie die vorhergehende Schicht aus Flimmerzellen. Auf einem Querschnitt durch den Mundrand, sind die Drüsenzellen in ihrem peripheren Ende von kleinen rundlichen Körperchen dicht erfüllt, in ihrem basalen Ende dagegen gleichfalls von Vacuolen gebläht; bei Isolationen erhält man daher gewöhnlich nur den peripheren flaschenförmigen Theil des Zellkörpers und nur selten verlängert sich derselbe noch in einen centralen feineren Fortsatz (Fig. 14). Jener enthält die Körnchen und nur selten den Kern, welcher zu meist in dem centralen Fortsatz seinen Platz findet. Die Drüsenzellen des Mundrands unterscheiden sich von den sonst aus der Epidermis beschriebenen gleichnamigen Gebilden vornehmlich dadurch, dass die Körnchen in Carmin vollkommen farblos bleiben, wodurch ich an den Streifen Concrementzellen erinnert werde, welcher bei *Geryonia* durch das blattförmige Geschlechtsorgan wie eine Rippe verläuft.

Der nun folgende dritte und breiteste Streifen (Fig. 17  $\gamma$  nur zum kleinsten Theil dargestellt) ist ein Gemisch von Drüsenzellen und Tastzellen; erstere überwiegen an Zahl und stimmen mit den Drüsenzellen, welche wir soeben kennen gelernt haben, in der Indifferenz der Körnchen gegenüber der Carminfärbung überein; sie unterscheiden sich von ihnen durch geringere Grösse. Die Tastzellen sind am häufigsten in der Nachbarschaft des rein drüsigen Streifens, wo sie sogar eine sehr schmale Stelle allein für sich in Anspruch nehmen; sie sind die einzigen Tastzellen, welche ich habe isoliren können, und zum Studium der feineren Structur noch weiter deshalb geeignet, weil sie mit ganz besonders grossen Taststiften versehen sind (Taf. XIX Fig 11).

2. Die Tastpapillen sind Organe, welche nur wenigen Ctenophoren zukommen und nicht überall den gleichen Bau besitzen. Sie sind weniger entwickelt bei den Cestiden, als bei den beiden anderen oben namhaft gemachten Ctenophoren, was auch in der histologischen Differenzirung des Ektoderms sich geltend macht. Ich beginne mit *Eucharis* und *Deiopea*, welche im Wesentlichen gleiche Verhältnisse zeigen.

Der Körper von *Eucharis multicornis* und *Deiopea caloktenota* ist ganz übersät von Tastpapillen, welche namentlich den Plättchenreihen parallel in Reihen stehen und 1—5 Mm lang und 0,5—1,0 Mm breit sind (Taf. XXI Fig. 3); sie entspringen mit konisch ver-

breiterter Basis auf der Körperoberfläche, nehmen aber bald eine cylindrische Gestalt an, bis sie sich am Ende wieder etwas scheibenförmig verbreitern; sie sind ausserordentlich reizbar und beweglich; nähert man sich einer Papille mit einer Nadel oder einem anderen Gegenstand, so verlängert sich nicht allein die berührte, sondern auch die übrigen benachbarten Papillen dehnen sich aus, recken sich und suchen mit ihren scheibenförmigen Enden sich an dem Gegenstand zu befestigen und anzukleben, was durch die besondere Structur des Endes ermöglicht wird.

Das Ende einer jeden Papille ist von drüsigen Zellen bedeckt (Taf. XV Fig. 1 u. 4), grossen Körpern, welche halbkugelig über die Oberfläche hervorragen und im frischen Zustand nahezu homogen aussehen; bei Reagentienbehandlung gerinnen sie entweder trübkörnig oder sie quellen zu Blasen auf, die dann nur von einer dünnen membranartigen Schicht umhüllt werden. Die Kerne liegen an der Basis der Zellen, der Gallerte benachbart. In den Furchen zwischen den Drüsenzellen sitzen zahlreiche Taststifte, wie ich sie oben schon genauer geschildert habe, in grösseren oder kleineren Gruppen; sie gehören zu besonderen Tastzellen und bedingen die grosse Erregbarkeit der Tastpapillen, während die drüsigen Zellen das zum Ankleben dienende Secret liefern.

Die Seitenwandungen der Papillen sind von einer Schicht longitudinaler Muskelfasern überzogen, welche die Papille verkürzen, während die Verlängerung durch zahlreiche, dem Mesoderm angehörige Elemente, welche später noch besprochen werden sollen, herbeigeführt wird. Die ektodermalen Muskelfasern sind dicht aneinander gefügt, enden beiderseits zugespitzt und sind mit Kerne versehen, welche den Muskelfasern gleichsam äusserlich angeklebt sind. Auch ein Nervenplexus lässt sich im frischen Zustand oberhalb der Muskelfasern im Epithel mit Deutlichkeit erkennen. Ferner kommen noch Tastzellen vor, bald solche mit Borsten, bald solche mit Stäbchen, doch sind sie viel spärlicher als im Bereich der drüsigen Endscheibe.

Von viel einfacherer Beschaffenheit und viel spärlicher an Zahl sind die Tastpapillen der Cestiden (Taf. XXI Fig. 11), sie sind in ihrer Verbreitung auf die aborale Fläche des Körpers beschränkt, welche bekanntlich hier zu einem langen schmalen, zwischen den 4 Reihen der Wimperplättchen verlaufenden Streifen ausgezogen ist, und sind am häufigsten in der Nachbarschaft der Plättchenreihen. Im Ruhezustand bilden sie nur schwache Hervorwölbungen der Körperoberfläche, welche aber stärker her-

vortreten, wenn sich die zu ihnen gehörige mesodermale Muskulatur zusammen zieht. Während die ektodermalen Längsmuskeln fehlen, ist die Spitze der kleinen Hervorwölbung mit Drüsenzellen und Sinneszellen bedeckt (Taf. XV Fig. 5), wie bei *Eucharis*. Im Innern der Drüsenzellen beobachtete ich häufig eine sternförmige Figur, zusammengesetzt aus feinen Nadeln, welche bald von einem gemeinsamen Punkt ausstrahlen, bald unregelmässig nach allen Richtungen hin gekreuzt sind; die Figur blieb auch bei Behandlung mit Osmiumsäure sichtbar, obschon der Inhalt der Zellen feinkörnig gerann und sich bräunte.

Wenn man die Tastpapillen der beiden Ctenophorenarten mit einander vergleicht, so ergibt sich, dass sie beim *Cestus Veneris* auf einer niedrigeren Stufe der Ausbildung verharren als bei der *Eucharis multicornis*. Während sie bei letzterer nach allen Richtungen hin frei beweglich sind und ganz wie Tentakeln zum Tasten und Einfangen von Beute gebraucht werden können, sind sie beim *Cestus* Klebapparate, die nur dadurch wirksamer gemacht werden, dass sie die Fähigkeit haben, über die Körperoberfläche sich empor zu wölben. Wenn wir hier zunächst noch von der verschiedenen Beschaffenheit des Mesoderms absehen, so ist der Unterschied vornehmlich dadurch bedingt, dass die Tastapparate von *Deiopea* und *Eucharis* longitudinale Muskeln im Ektoderm besitzen, welche bei *Cestus Veneris* noch fehlen. Es bestätigt sich auch hier wieder der schon oben hervorgehobene Satz, dass das Vorkommen ektodermaler Muskelfasern bei den Ctenophoren sehr inconstant ist, dass dieselben überall da, wo sie angetroffen werden, sich im Anschluss an besondere locale Verhältnisse entwickelt haben.

**Literatur.** Die Angaben über das so mannigfach gestaltete Epithel der Körperoberfläche lauten bei den meisten Forschern recht laconisch. Will (35 p. 54) ist überhaupt wohl der erste, welcher es als einen besonderen Gewebsbestandtheil im Körper der Ctenophoren beschreibt; er schildert es als eine einschichtige Epidermis von gleichförmigem Bau; als besonders modificirte Stellen führt er nur die Enden der Tastpapillen von *Eucharis* an, welche stark anhaften und eine dicke Schicht runder körniger Körperchen tragen. Auch das Vorkommen von contractilen Fasern bei *Eucharis* und von sternförmigen Pigmentzellen bei *Beroë* wird erwähnt. Gegenbaur (21. p. 195) geht über die Schilderung des Integuments mit den wenigen Worten hinweg, dass ein Epithel von plattenförmigen Zellen vorliege. Auch Fol (18. p. 10)

spricht bei *Cestus* von plattenförmigen polygonalen Epithelzellen als den einzigen Elementen der Epidermis; dicht unter ihnen sollen auf den beiden Längsseiten des Körpers Muskelfasern verlaufen, welche die schlängelnden Bewegungen des Venusgürtels vermitteln; auf die Muskelfasern soll dann weiter eine Lage dünner Zellen folgen, deren Längsdurchmesser zur Richtung der Muskelfasern senkrecht stehe. Diese Zellenlage, welche Fol ganz wie eine Epithelschicht abbildet, existirt nicht; zu ihrer Annahme ist der Verfasser offenbar verleitet worden durch die Lage sich kreuzender Muskelfasern, die eine netzförmige Zeichnung hervorrufen, welche bei ungenügender Conservirung allenfalls als ein Plattenepithel gedeutet werden kann.

Auch mit der Schilderung, welche Eimer (14. p. 24) vom Epithel der *Beroiden* entwirft, kann ich mich nicht einverstanden erklären. „Die Elemente desselben“, heisst es, „sind so ungemein dünn und zart und so durchsichtig, dass sie nur schwer am frischen Thiere studirt werden können. Nach Anwendung aber auch der besten Conservirungsflüssigkeiten findet man sehr häufig nur die Kerne derselben erhalten. Sind dagegen die Zellen conservirt geblieben, so erkennt man sie als äusserst dünne Plättchen.“ „Jede Epithelzelle soll von einer Nervenfibrille versorgt werden, welche nach dem Centrum des Kerns zu gerichtet ist“, so dass dem Verfasser eine Endigung im Kernkörperchen wahrscheinlich wird (p. 65). Ausser diesen Plattenepithelzellen werden als Elemente, die weiter verbreitet, wenn auch besonders häufig im Umkreis des Afterpoles und des Mundrandes entwickelt sind, nur noch Nesselzellen beschrieben, „welche entweder frei oder in eigenthümlichen birnförmigen Zellen oder aber in besonderen — mit kurzen Borsten besetzten (p. 26) — Kapseln eingeschlossen sind“ (p. 25). Die birnförmigen, Nesselzellen führenden Gebilde wurden ausserdem auch unter dem Epithel in die Gallerte eingebettet vorgefunden.

Was das Verhältniss zu den Nerven anlangt, so werde ich später noch einmal auf diesen Punkt zurückkommen. Im Uebrigen ist in der ganzen Darstellung auffallend, dass Eimer so mancherlei von mir beobachtete Verhältnisse (Anwesenheit eines Plexus, von Taststiften, von Drüsenzellen), die zum Theil auch von *Chun* in gleicher Weise beschrieben worden sind, nicht erwähnt, dass er dagegen Nesselzellen — er fügt sogar noch erläuternd hinzu: „der Nesseladen in der gewöhnlichen doppeltbegrenzten Hülle eingerollt“ — gesehen haben will, welche bisher von Niemand, auch von *Chun* und mir nicht bei den Ctenophoren aufge-

funden worden sind. Wenn ich nun die Abbildungen Eimer's zu Rathe ziehe, so gelange ich zur Ansicht, dass ungenügende Beobachtung im frischen Zustand und Untersuchung an einem ungünstig conservirten Material Veranlassung gewesen sind, dass Eimer zu so ganz anderen Resultaten hat gelangen können.

Derselbe Verfasser kommt auch auf das Epithel des Mundrandes an einer besonderen Stelle (14. p. 68) seines Werkes ausführlicher zu sprechen und unterscheidet in ihm zweierlei Zellen 1) „tannenzapfenähnliche ellipsoidische Körper, welche aus lauter kleinen glänzenden kugeligen Körperchen bestehen, die durch eine zarte Hülle zusammengehalten werden“, 2) „cylindrische Zellen, welche zuweilen wie Sinnesepithelien in ein spitzes Stäbchen auslaufen.“ Erstere sind die Concrement- oder Drüsenzellen, letztere die Tastzellen. Dagegen lässt Eimer die Streifen von Flimmerzellen unerwähnt, welche übrigens, wie ich hier noch hervorhebe, schon von R. Wagner (34.) entdeckt worden sind.

Chun (6.) hat in seiner ersten Arbeit vorläufig eine Abbildung vom Ektoderm des *Cestus* geliefert, ohne eine genauere Erklärung hinzuzufügen; die Abbildung giebt den Eindruck des Epithels vortrefflich wieder und habe ich zu ihr nur zu bemerken, dass die als verästelte Kerne gedeuteten Netze mancher Zellen Protoplasmagerüste vorstellen, in welchen erst die Kerne enthalten sind.

Nur zwei Zellenformen des Epithels hat der Verfasser gleich genauer berücksichtigt, die irisirenden Zellen, welche er überhaupt zuerst aufgefunden und richtig beschrieben hat, und die kleinen rundlichen Zellen, deren ich bei der Beschreibung der ektodermalen Muskeln von *Cestus Veneris* gedacht habe, ohne über ihre Bedeutung ein bestimmtes Urtheil abzugeben. Chun hält sie für die Anlagen der mesodermalen Muskelfasern, zu welchen sie sich umbilden sollen, indem sie in die Gallerte einwandern und zu Fäden sich strecken. Ob er hiermit Recht hat, lasse ich unentschieden, da ich weder Beobachtungen für noch gegen die Ansicht anführen kann. Nesselzellen dagegen hat er ebensowenig wie ich entdecken können.

In einer späteren Arbeit berichtet Chun (9. p. 334) die Angaben Fol's über die Anwesenheit einer besonderen Zellschicht unter den ektodermalen Muskeln der Cestiden, macht dagegen auf das hier vorhandene Netz von Muskelfasern aufmerksam; zugleich beschreibt er die etwa um dieselbe Zeit auch von Bucker's (5a) aufgefundenen Tasthaare und ihre Anhäufung zwischen den drü-

sigen halbkugeligen Zellkörpern, welche die Tastpapillen von *Cestus* und *Eucharis* bedecken, ohne jedoch auf die feinere Structur der Tastzellen einzugehen.

Ganz neuerdings hat endlich auch Eimer (16.) gestützt auf Untersuchungen, welche er schon vor längerer Zeit in Neapel anzustellen Gelegenheit hatte, über die Tastborsten auf den Tastpapillen von *Eucharis* Mittheilungen gemacht; er hält die Tastborsten für Theile, welche den drüsigen Zellen und keinen besonderen Sinneszellen angehören.

## 2. Ueber den Bau des Sinneskörpers, der Polfelder und der Meridianstreifen.

Unter allen Organen, welche sich uns als ausschliessliche Differenzirungen des Ektoderms darstellen, ist keines für die Charakteristik der Ctenophoren von so grosser Bedeutung als der Sinneskörper mit den an ihn sich anschliessenden Polfeldern und den von ihm ausgehenden Meridianstreifen, unter welchem Namen wir oben schon die Wimperrinnen und Plättchenreihen zusammengefasst haben. Sinneskörper, Polfelder und Meridianstreifen fehlen keiner Ctenophore und kommen andererseits bei keinem anderen Thiere zur Beobachtung; zugleich bilden sie ein zusammengehöriges Ganze, so dass es sich aus diesem Grunde empfiehlt sie in einem gemeinsamen Capitel zu besprechen.

1. Der Sinneskörper liegt am aboralen Pole, zwischen den 2, beziehungsweise 4 (*Callianira bialata* Taf. XIX Fig. 4) hier ausmündenden Trichtergefässen genau in der Mitte; er ist ein dickes Zellenpolster, von dessen Rand 4 faserige Platten entspringen, welche zusammenneigen und gemeinschaftlich eine Art Glocke bilden. Diese umgiebt mit dem Zellenpolster, auf welches sie gleichsam aufgesetzt ist, einen mit Flüssigkeit erfüllten, bläschenartigen, aber unvollkommen abgeschlossenen Raum, in welchem ein rundlicher Haufen von Hörsteinchen schwebt, getragen von Haaren, welche von dem Grund des Bläschens an ihn herantreten. Das Zellenpolster oder, wie man es namentlich früher nannte, das Ganglion hat eine im Grossen und Ganzen ovale Gestalt und dehnt sich am meisten in der Richtung des Sagittaldurchmessers des Gesamtkörpers aus. Von oben gesehen erscheint es durch 4 vollkommen symmetrisch angeordnete Einschnürungen in vier Lappen abgetheilt, von welchen zwei grösser und sagittal, zwei andere kleiner und transversal gestellt sind; erstere grenzen zugleich an die beiden ebenfalls sagittalen Polplatten (Fig. 4 x) an. An den

eingeschnürten Stellen, wo die grösseren und kleineren Lappen aneinander stossen, verbinden sich mit dem Sinneskörper die 8 paarweis vereinten Wimperrinnen (Fig. 4 w), welche offenbar die Einschnürungen und die vierlappige Gestalt des Ganglion veranlassen haben. Bei *Callianira bialata*, welche ich bei der vorstehenden Schilderung vornehmlich im Auge habe, sind die eingeschnürten Stellen ferner noch durch eine starke rostbraune Pigmentierung ausgezeichnet, welche in den Zellen des Sinneskörpers ihren Sitz hat.

Wie sehr auch der Sinneskörper scharf umschrieben ist, so ist er doch nur eine modificirte Partie des den ganzen Körper überziehenden Epithels. Sein gangliöses Aussehen rührt daher, dass das Epithel sich plötzlich ansehnlich verdickt und eine knötchenartige Anschwellung erzeugt. Da das Epithel dabei einschichtig bleibt, so ist die Verdickung allein auf Rechnung der ausserordentlichen Längenzunahme der einzelnen Epithelzellen zu setzen, welche zugleich von einer Feinheit sind, wie sie sonst im Epithel der Ctenophoren nirgends beobachtet wird. Isolirt sind die Zellen dünne Fäden, deren ovale Kerne, trotzdem dieselben ebenfalls sehr klein sind, den Zellkörper spindelförmig auftreiben (Taf. XIX Fig. 13). Die Enden des Zellenfadens hören beide in gleicher Weise scharf abgesetzt wie abgeschnitten auf; das periphere Ende ist dabei stets an zwei Merkmalen kenntlich, 1) dass es einen Schopf von feinen Flimmern trägt, 2) dass das letzte Stück des Zellkörpers durch einen kleinen Strich abgesetzt ist, als ob der Zellkörper hier mit einer ansehnlichen Cuticula bedeckt wäre. Da die Gestalt und das Vorkommen der Flimmerzellen ihre Deutung als Sinneszellen in hohem Grade wahrscheinlich machen, habe ich mich bemüht, an ihnen fadenförmige Ausläufer nachzuweisen, ohne jedoch Erfolg zu haben. Ebenso vergeblich habe ich nach Nervenfäserchen gesucht, welche bei den Actinien und Medusen in grosser Menge unter dem Epithel der Mundscheibe und des Schirmrauds verlaufen. Freilich ist mir eine Isolation der Elemente nur einige wenige Male geglückt; denn wie alle Elemente des Ektoderms, so haften auch die Zellen des Sinneskörpers fest aneinander. Dazu kömmt, dass der Abschnitt der Körperoberfläche, welcher die Sinnesorgane trägt, bei jeder Reizung der Ctenophore zurückgezogen wird und dabei in den Grund einer Furche zu liegen kommt, deren Ränder sich aneinander legen und das Hinzutreten der Reagentien behindern. In solchen Fällen ist es immer

sehr erschwert, bei macerirenden Reagentien den richtigen Concentrationsgrad und die richtige Zeit der Einwirkung zu bemessen.

Die Oberfläche des Epithels ist von einem dichten Ueberzug lebhaft schwingender Wimpern bedeckt, welcher nur an 4 Stellen, etwas nach einwärts von den 4 Einschnürungen, eine Modification erfährt. Hier erheben sich 4 die Otolithen tragende Federn, welche an der Basis breit beginnen, allmählich schmaler werden und mit feiner Endspitze sich in den Otolithenhaufen einsenken (Taf. XIX Fig. 4 u. 8). Sie sind dabei in der Weise S förmig gekrümmt, dass sie von ihrer unter dem Otolithenhaufen gelegenen Basis aus sich zuerst nach aussen wenden und dann von aussen mit einer zweiten Krümmung an die Hörsteine herantreten. Die Federn sind Büschel von Wimpern, die untereinander vereint sind und dadurch eine grössere Festigkeit erhalten haben, die sich aber durch Reagentienbehandlung zerfasern lassen; sie stehen in Beziehung zu den Flimmern der Wimperrinnen, welche in das Sinnesbläschen eintreten und an den 4 Wimperfedern enden.

Querschnitte durch den Sinneskörper (Taf. XIX Fig. 8 u. 9) ergeben verschiedene Bilder je nach dem Abschnitt, durch den sie gelegt sind, und je nach der Richtung, in welcher sie geführt wurden. Am verständlichsten werden die Bilder bei einer sagittalen Schmittrichtung, mit Hilfe deren die in den Figuren 8 und 9 dargestellten Präparate gewonnen wurden. Beide Präparate sind nur zur Hälfte abgebildet, indem das eine Mal die rechte und das andere Mal die linke Seite weggelassen ist, und sind einer durch den Sinneskörper einer *Callianira bialata* angefertigten Schnittserie entnommen. Die Richtung des der Figur 8 zu Grunde liegenden Schnittes ist in dem Flächenbild der Figur 4 durch die Linie  $\alpha$  bezeichnet, die Richtung des zweiten Schnittes durch die Linie  $\beta$ .

In der Figur 9 ist die eingeschnürte Stelle getroffen, welche auf dem Querschnitt an der Basis der Epithelzellen ebenfalls eine Einkerbung hervorruft, so dass der ganze Durchschnitt dreilappig erscheint. An der eingeschnürten Stelle bemerken wir einige Pigmentzellen, die verhältnissmässig dicke, durch Osmiumsäure geschwärzte flaschenförmige Körper besitzen. In der zweiten Figur 8 dagegen, welche sich auf eine etwas mehr nach dem Mittelpunkt zu gelegene Stelle bezieht, ist das Epithelstratum mehr gleichförmig, dafür trägt es an einer durch eine Verdickung des Epithels ausgezeichneten Stelle die S förmig gekrümmte Wimperfeder, welche mit dem darüber befindlichen Otolithenhaufen in Verbindung tritt. Im Uebrigen stimmen beide Schnitte im Baue überein. Die Zu-

sammensetzung des Epithels aus zahlreichen Einzelzellen giebt sich wegen der Feinheit der Elemente nur in der grossen Anzahl der Kerne zu erkennen. Diese sind kleine ovale Körper, die mehr oder minder in die Länge gezogen und in 3—5 Lagen übereinander angeordnet sind, so dass man ohne die Controle der Isolationspräparate ein vielschichtiges Epithel vermuthen möchte. Da die Kerne niemals in den peripheren Abschnitten der Zellen liegen, so entsteht auf Querschnitten eine oberflächliche, kernlose Zone, welche in Folge der fadenförmigen Beschaffenheit der Zellen fein längsgestreift ist; durch sie hindurch zieht sich eine körnige Linie hin, welche in einiger Entfernung vom freien Rande und demselben im Allgemeinen parallel verläuft, nach dem Rand des Sinneskörpers aber mit ihm convergirt. Durch die Linie wird ein nicht unansehnlicher cuticulaartiger peripherer Saum in der Epithelschicht abgegliedert, was mit den bei Isolation der einzelnen Zellen gewonnenen Erfahrungen übereinstimmt. Auch die basale an die Gallerte angrenzende Partie des Epithels lässt die Kerne vermissen und gewinnt dafür ein fein granulirtes Aussehen, wegen dessen man an eine Zusammensetzung aus Nervenfasern denken könnte, wenn dem nicht die Resultate der Isolation entgegenständen. Unter allen Umständen würde die etwa vorhandene Nervenschicht sehr unansehnlich sein.

Nach dem Rande zu nimmt die Höhe des Epithels rasch ab, es geht dabei nicht sofort in das gewöhnliche Deckepithel über, sondern wird von demselben noch durch einen die Glocke des Sinneskörpers tragenden Zellenwulst getrennt, welcher auf Querschnitten vom Sinnesepithel deutlich gesondert ist, bei der Flächenansicht aber von ihm nicht unterschieden werden kann. Die Zellen des Epithelwulstes sind fadenförmig, wenn auch nicht so lang als die des Sinneskörpers; sie wandeln sich ziemlich rasch durch Verkürzung und entsprechende Verbreiterung des Körpers in das angrenzende Plattenepithel um.

Die Glocke besteht aus feinen aber starren Fasern, welche dem peripheren Ende der Epithelzellen nach Art von Wimpern aufsitzen und wie die Fasern der Ruderplättchen auch als modificirte Wimpern zu betrachten sind. Im frischen Zustand sind die einzelnen Fasern unter einander zu Platten fest verklebt, welche nur am freien Rande etwas ausgefasert sind, sonst aber durchaus homogen oder nur schwach und undeutlich streifig erscheinen. Unter der Einwirkung macerirender Reagentien verliert sich der Zusammenhalt und die Festigkeit der Platten, so dass nun Büschel

von feinen Fasern sich allseitig über den Sinneskörper herüberlegen. Entsprechend der Anzahl der Lappen, welche den Sinneskörper zusammensetzen, sind auch vier Platten vorhanden, zwei sagittale und zwei transversale; jede sagittale Platte zerfällt weiter durch einen breiten Spalt in zwei Hälften. In Folge dieser Anordnung führen in den Binnenraum der Glocke sechs Oeffnungen, zwei derselben, zugleich die grössten, liegen da wo die Polplatten an den Sinneskörper grenzen, die vier anderen finden sich an den eingeschnürten Stellen als Durchlässe für die Wimperinnen.

Der Otolithenhaufen (Taf. XIX, Fig. 4), welcher von den vier oben beschriebenen Wimperfedern getragen wird, ist ein kugeliges Conglomerat von zahlreichen unter einander verklebten kleinen Concretionen, die sich in Säuren, selbst in Osmiumsäure leicht lösen; hierbei hinterlassen sie ein organisches Stroma, ein Netz von gleichmässig grossen Maschen, in denen ursprünglich die Otolithen enthalten waren, in welchen aber keine Kerne nachgewiesen werden konnten (Taf. XIX, Fig. 8). Beim erwachsenen Thier ist der Otolithenhaufen vom unterliegenden Gewebe vollkommen abgelöst, doch entstehen, wie namentlich die Beobachtung junger Thiere lehrt, die einzelnen Concremente im Epithel des Sinneskörpers und gerathen erst später in den Hohlraum der Glocke, um hier unter einander zu verkleben.

2. Das zweite Sinnesorgan, welches sich am aboralen Pole des Körpers vorfindet und keiner Ctenophore fehlt, die Polplatten (Taf. XIX, Fig. 4x) sind zwei flimmernde Epithelstreifen, welche am Sinneskörper beginnen und sich stets in sagittaler Richtung hin erstrecken, unbekümmert darum, ob der Körper der Ctenophore wie bei *Cestus* in derselben Richtung, oder wie bei *Callianira* in entgegengesetzter (transversaler) Richtung am meisten verlängert ist. Bei *Callianira*, *Beroë* und *Cestus*, wo sie am kürzesten sind, haben die Streifen eine zungenförmige Gestalt; sehr langgezogen sind sie dagegen bei *Cydippe hormiphora*, *Eucharis multicornis* und Verwandten. Da wo sie an den Sinneskörper grenzen, sind sie etwas eingeschnürt, wodurch die ohnedies durch den Ursprung der Glocke bezeichnete Grenze noch mehr markirt wird. Auch die Grenze gegen das umgebende Epithel ist scharf gezogen, obwohl sie nur durch den verschiedenen Charakter der Zellen bedingt ist.

An jeder Polplatte (Taf. XIX, Fig. 4; Taf. XX, Fig. 3) müssen wir zwei Partien unterscheiden, ein Mittelfeld und einen

Randwulst. Im Bereich des Mittelfeldes (Fig. 3 $\alpha$ ) sind die Zellen plattenförmig und tragen einige wenige, aber sehr lange Wimpern, welche von einem kleinen Abschnitt der Oberfläche entspringen und mit einander so fest verklebt sind, dass man sie in ihrer Gesamtheit leicht für eine einfache dicke Geißel halten möchte. Die Ursprünge der Wimpern liegen dabei in einer Linie, welche quer zum Längsdurchmesser der Polplatte gestellt ist. Die Zellen des Randwulstes (Fig. 3 $\beta$ ) endlich unterscheiden sich von den so eben beschriebenen Elementen durch ihre Gestalt und Bewimperung; sie sind von oben gesehen kleiner, dagegen höher und mehr cylindrisch, was zur Folge hat, dass auf Querschnitten die Randpartieen der Polfelder wesentlich verdickt sind. Die etwas kürzeren, wenn auch immer noch ziemlich langen Flimmern stehen etwa 6—10 auf jeder Zelle in einer Reihe, welche dem Längsdurchmesser der Polplatte parallel verläuft, dabei aber etwas nach aussen gekrümmt ist. Bei den Beroiden gestalten sich die Verhältnisse in so fern anders, als hier der Randwulst sich zu kleinen tentakelartigen Fortsätzen differenzirt hat. Die Fortsätze, deren Inneres solide und von Gallerte erfüllt ist, sind mit ansehnlichen Cylinderzellen bedeckt, die gleichmässig und dicht bewimpert sind und einen Kern im basalen Zellenende tragen.

Auch bei den Polplatten, welche ja ebenfalls in ihrer Beschaffenheit an Sinnesorgane erinnern, tritt uns die schon bei dem Sinneskörper aufgeworfene Frage entgegen: Lassen sich Elemente, die man als Nerven deuten könnte, nachweisen? Isolationspräparate haben mir negative Resultate geliefert, da ich nicht einmal an den cylindrischen Zellen des Randwulstes, die ich mehrfach, wenn auch nur mit grosser Mühe, isolirt habe (Taf. XIX, Fig. 10), fadenförmige Ausläufer auffinden konnte. Dagegen sprechen die mit Osmium-Essigsäure angefertigten Flächenpräparate von *Eucharis multicornis* für die Annahme von Nerven (Taf. XX, Fig. 3); bei dieser Präparationsweise wird nämlich ein Strang unter dem Epithel sichtbar, welcher ähnlich wenn auch weniger deutlich den Callianiren und Cydippen zukömmt. Der Strang verläuft, da wo Mittelfeld und Randwulst an einander grenzen, dem Rand des ganzen Organs parallel, er sieht bräunlich, feinkörnig faserig aus, ganz wie der in gleicher Weise behandelte und in situ betrachtete Nervenring der Medusen; er enthält sogar die dort ebenfalls vorkommenden Vacuolen. Weiteres konnte ich über den in Rede stehenden Strang nicht ermitteln, da es mir nicht einmal gelang, ihn für sich darzustellen.

3) Die von dem Sinneskörper aus entspringenden Meridianstreifen sind Reihen besonders gearteter Flimmerzellen, die sich stets in Acht-Zahl vorfinden. Sie erstrecken sich nach dem oralen Pole, ohne denselben jedoch zu erreichen, da sie je nach den einzelnen Arten in grösserer oder geringerer Entfernung vom Mundrand aufhören. Wenn sie auch möglichst gleichförmig über die Oberfläche vertheilt sind, so fallen die Intervalle zwischen benachbarten Meridianstreifen doch stets verschieden aus, was damit zusammenhängt, dass der Querschnitt des Ctenophorenkörpers nie kreisförmig, sondern bald mehr in transversaler bald mehr in sagittaler Richtung abgeplattet ist. So sind die Intervalle bei den Cydippen und Callianiren auf den Transversalseiten, bei den Beroïden auf den Lateralseiten am grössten, weil bei jenen die Sagittalaxe, bei diesen die Transversalaxe verkürzt ist. Ganz unabhängig hiervon ist die Art, wie sich die Meridianstreifen in der Nähe des Sinneskörpers unter einander verbinden oder besser an einander legen. Wenn wir die 4 den Enden der Sagittalaxe zunächst verlaufenden Meridianstreifen die sagittalen Meridianstreifen nennen und die 4 anderen in entsprechender Weise die transversalen, so bilden stets ein sagittaler und ein transversaler ein zusammengehöriges Paar; sie sind stets durch einen kleineren Zwischenraum von einander als von den übrigen getrennt; in ihrem oberen Verlauf legen sie sich sogar dicht neben einander, dringen dann gemeinsam in das Bläschen des Sinneskörpers ein, indem sie eine der oben genauer beschriebenen Oeffnungen benutzen, und enden gemeinsam an einer der vier Wimperfedern.

Die durch den Bau ihrer Elemente unterschiedenen beiden Theile der Meridianstreifen, die Wimperrinnen und die Reihen der Ruderplättchen, verhalten sich gewöhnlich in der Art zu einander, dass der an den Sinneskörper grenzende Abschnitt eines Meridianstreifens von der Wimperrinne, der darauf folgende Abschnitt von der Plättchenreihe gebildet wird. Wie jedoch Chun gezeigt hat und sich leicht bestätigen lässt, machen *Eucharis multicornis* und einige verwandte Arten eine Ausnahme. Hier sind die einzelnen Ruder der Plättchenreihen durch weite Abstände getrennt und durch Wimperrinnen von demselben Bau, wie sie sonst nur zwischen dem Sinneskörper und dem ersten Ruderplättchen vorkommen, unter einander verbunden. Wimperrinnen und Plättchenreihen stellen sich uns somit als besonders modificirte Theile eines einheitlichen Organs, des Meridianstreifens, dar.

Die Wimperrinnen sind Vertiefungen der Körperoberfläche,

die so lange als die Ctenophore frei herumschwimmt, sehr flach sind, bei jeder Beunruhigung des Thieres aber sofort durch mesodermale Muskeln zurückgezogen und zu tiefen Furchen umgewandelt werden. Indem zugleich die Ränder der Furche sich an einander legen, werden die den Grund der Rinne bildenden functionirenden Elemente geschützt. Dieselben sind Flimmerzellen eigener Art, welche bei den kleineren Ctenophoren in wenigen, bei den grösseren in zahlreichen Längsreihen (bei *Beroë* z. B. in 6—8 Längsreihen) angeordnet sind (Taf. XXI, Fig. 14). Indem die Zahl der Reihen eine erhebliche Vermehrung erfährt, enden die Flimmerrinnen aller Ctenophoren an der Basis der ersten Ruderplättchen mit einer dreieckigen Verbreiterung, deren Ende etwas in die Basis des ersten Ruderplättchens hineinragt.

Die Zellen sind in der ganzen Ausdehnung der Wimperrinnen gleichförmig gebaut und haben einen spindelförmigen Körper, dessen Längsdurchmesser nach der Richtung der Rinne orientirt ist, dessen Höhe die Höhe der benachbarten Deckzellen übertrifft, während seine Breite beträchtlich geringer ausfällt. Der Kern der Zelle ist gross und wird nur von wenig Protoplasma umhüllt. In Folge dieser Beschaffenheit erscheinen die Wimperrinnen als verdickte Streifen im Epithel, welche nach Anwendung von Carminfärbung wegen ihres Kernreichthums noch weiter durch ihre intensivere Färbung hervortreten. Eine scharfe Abgrenzung ist jedoch nicht nachweisbar, da das Epithel der Wimperrinne allmählich in das der übrigen Körperoberfläche übergeht.

Auf den Zellen stehen die Wimpern in einer sehr charakteristischen Weise gruppirt, was am meisten in die Augen fällt, wenn man auf einem Flächenpräparat die Wimperrinnen von oben betrachtet. Jedesmal 6—10 Flimmern ordnen sich, eine genau hinter die andere gestellt, zu kleinen Längsreihen an, von denen etwa zwei bis drei auf eine Zelle kommen. Da nun die Basen der Wimperreihen bei der Betrachtung von oben wie kleine scharf contourirte Linien aussehen, so ist der Rinnengrund von zahllosen kleinen Längsstrichen bedeckt. Die Flimmern sind sehr kräftig, in ihrem Anfangstheil gerade aufgerichtet, in ihrem letzten Drittheil rechtwinklig umgebogen. Die umgebogenen Enden legen sich auf die umgebogenen Enden der jedesmal nächstfolgenden Wimpern auf, eine Einrichtung, welche an der Wimperfeder beginnt und an dem ersten Ruderplättchen endet.

Die Plättchenreihen, welche den zweiten Abschnitt der Meridianstreifen bilden und durch ihre lebhaften Bewegungen die

Bedeutung wichtiger Locomotionsorgane erlangen, sind nicht so gleichförmig beschaffen wie die Wimperrinnen, sondern setzen sich aus zweierlei Theilen zusammen, den Ruderplättchen und den je zwei auf einander folgende Ruderplättchen verbindenden Epithelstreifen.

Die Ruderplättchen, welche von besonderen Zellenwülsten getragen werden, sind zur Längsaxe des Thieres quer gestellt und bestehen, wie Macerationspräparate lehren, aus zahllosen langen Fäden, welche mit grosser Feinheit einen bedeutenden Grad von Widerstandsfähigkeit verbinden und durch einen homogenen Kitt fest unter einander zusammengehalten werden. Im frischen Zustand macht sich diese Zusammensetzung in einer feinen Streifung bemerkbar, welche von der Anheftungsstelle des Plättchens zum freien Rand verläuft, und ferner darin, dass der gebogene freie Rand in unregelmässiger Weise gezackt und zerfasert erscheint. Die Zellenwülste, welche nicht allein als Träger fungiren, sondern das Ruderplättchen auch ausgeschieden haben, werden von langen Cylinderzellen gebildet, deren Kerne in der Mitte der Zellenkörper liegen (Taf. XIX, Fig. 12 u. 16). Da die Basen der Zellen breiter sind als die peripheren Enden, so verjüngt sich, auf dem Querschnitt gesehen, auch der ganze Wulst nach der Oberfläche zu; er lässt hier eine quere Rinne erkennen, in welche die Basis des Ruders gleichsam eingefalzt ist.

Durch Zerzupfen kann man die einzelnen Cylinderzellen im Zusammenhang mit einem Schopf langer, wimperartiger Fäden isoliren; sie ähneln dann am meisten den Flimmerzellen, wie sie denn auch als Modificationen von solchen, die Ruderplättchen als verklebte modificirte Flimmern angesehen werden müssen. Dagegen habe ich einen Zusammenhang mit feinen etwa als Nerven zu deutenden Fäden nicht nachweisen können.

Das zwischen zwei Ruderplättchen befindliche Epithel ist stark vacuolisirt und schiebt sich mit einer Lage dünner plattenartiger Zellen über den Wulst von Cylinderzellen herüber bis an die Basis der Ruderplättchen, welche selbst keinen Ueberzug erhalten (Taf. XIX, Fig. 16). Dazu kommen noch besondere ekto-dermale Stützfasern, rundliche etwas faserig aussehende Stränge, welche sich in Osmiumsäure bräunen und bei Carminfärbung sich als kernlos erweisen (Taf. XXI, Fig. 5 u. 6). Sie ziehen in longitudinaler Richtung von einem Ruderplättchen zum nächsten und enden ausgefasert zwischen den cylindrischen Epithelzellen desselben; ab und zu stossen sie in ihrem Verlauf auf einander,

ohne jedoch zu verschmelzen. Bei *Cestus Veneris* sind sie sehr kräftig und liegen hier auf den Breitseiten des bandförmigen Körpers in dem Zwischenraum zwischen der ektodermalen Muskulatur und der Plättchenreihe.

**Literatur.** Das Otolithenbläschen am aboralen Pole des Körpers wurde von M. Edwards (12. p. 206) bei *Lesueuria vitrea* entdeckt und als „point oculiforme“ von der epithelialen Verdickung, dem Centralnervensystem, unterschieden; von letzterem sollen vier durch dichotome Theilung sich verdoppelnde Nerven entspringen (es sind dies die Wimperrinnen) und an die Reihen der Ruderplättchen herantreten; ausserdem sollen noch ganglionartige Körper in den Zwischenräumen zwischen zwei Ruderplättchen in regelmässiger Folge wiederkehren. Dieselben Theile, mit Ausnahme der ganglionartigen Körper, wurden auch bei *Beroë* wiedergefunden und zugleich auch die Existenz der Polplatten mit ihren Randfransen nachgewiesen. Das augenartige Organ von M. Edwards deutete Will (35. p. 46) später als ein Gehörorgan, da es ein von Flüssigkeit erfülltes, einen Haufen von Concretionen enthaltendes Bläschen sei; die epitheliale Verdickung dagegen fasste er gleichfalls als Ganglion auf. Ihm stimmten Frey und Leuckart (20. p. 39) in jeder Beziehung bei, indem sie zugleich auf die flimmernde Bewegung im Hörbläschen aufmerksam machten, während Kölliker (25. p. 316) zwar das Hörbläschen als solches anerkannte, die Anwesenheit eines Centralnervensystems aber bezweifelte, da er von ihm keine Nerven habe ausgehen sehen.

Gegenbaur (21. p. 180) erklärte das Sinnesorgan, obwohl er keine Flimmerung in ihm hatte wahrnehmen können, für ein Hörbläschen, die darunter gelegene Epithelverdickung für ein Centralnervensystem, die Wimperrinnen für Nerven, denen er den Namen Costalnerven gab. Dieser letzteren Ansicht widerspricht Agassiz in seinen Contributions: Es müssten die M. Edwards'schen Nerven, welche der amerikanische Forscher früher für Canäle gehalten hatte (3. p. 343), als Verlängerungen der Plättchenreihen betrachtet werden (4. p. 285), indem sie aus reihenförmig angeordneten Zellen beständen, welche, was bisher noch nicht bekannt war, mit Wimpern bedeckt seien. Merkwürdigerweise beschreibt Agassiz (4. p. 246) an einer andern Stelle die Cilien als bewegungslos, obwohl er die Flimmerung im Sinnesorgan wahrgenommen hatte. Letzteres hatte Agassiz (3. p. 346) irrthümlich in seiner ersten Arbeit als ein embryonales Organ gedeutet, als die Stelle, mit welcher die Ctenophore in analoger

Weise wie die Medusen an einem Mutterpolypen festgesessen habe; jetzt rechnet er es zu den Sinnesorganen und theilt ihm die Function eines Auges zu. Endlich schildert Agassiz die bisher nur von den Beroiden bekannten Polfelder auch von Pleurobrachia und Bolina und berichtigt den früher von ihm begangenen Irrthum, dass es sich um zwei Ausstülpungen der Trichtergefäße handele. Eine ähnliche falsche Auffassung, wie sie hier Agassiz zurücknimmt, hat später Allman (5. p. 286) noch einmal vorgetragen, indem er die Fransen des Polfeldes bei Beroë als hohle Tentakeln bezeichnete. Die Canäle der Tentakeln sollen sich zu einem das Polfeld umkreisenden Ringcanal vereinen, der Ringcanal in die Trichtergefäße münden. Dagegen hatte Allman (p. 287) Recht, wenn er die Wimperrinnen flimmernde, am aboralen Pole sich paarweis vereinende Streifen nannte.

Die Ansicht, dass das Sinnesorgan am aboralen Pole ein Hörbläschen sei, wurde weiter gestützt durch die Beobachtungen von Hensen (24. p. 358) und Claus (10a. p. 442, 10b. p. 386). Beide Forscher bestätigten die Existenz von Wimpern im Säckchen, das nach oben nur durch feine hyaline, zu einer Platte dicht an einander gelagerte Fäserchen unvollkommen geschlossen sein soll, und stimmten auch darin überein, dass das Otolithenhäufchen durch 4 von der Basis des Säckchens ausgehende Fäden (Claus) oder Haare (Hensen) in suspenso gehalten werde. Diesen Trageapparat beschrieb dann Wagener (34. p. 118) als gebildet von vier Sförmig gekrümmten, über das Kreuz gestellten Federn, zugleich gab derselbe eine vortreffliche Schilderung der von Claus und Hensen nicht berücksichtigten Polplatten und Wimperrinnen. Erstere schliessen sich ihm zufolge dicht an das Ganglion an und sind bewimpert, dichter in den Randpartieen, dem Wimperwall, lockerer in der Mitte, dem Wimperfeld (p. 119); bei Beroë ist der Wimperwall in zahlreiche tentakelartige Fortsätze erhoben (p. 127). Die Wimperrinnen endlich sind mit Flimmern bedeckt, sie durchbrechen die Wandung der Hörblase und lagern sich paarweis vereint mit ihren länger gewordenen Wimpern an die 4 Sförmigen Wimperfedern des Otolithen (p. 119), ja verlängern sich noch darüber hinaus fast bis zum Centrum des Hörbläschens, andererseits enden sie dreieckig verbreitert am ersten Ruderplättchen.

Diesen Angaben hat dann Fol (18.) einige histologische Details hinzugefügt: dass die Otolithen, von denen schon Kowalevsky nachgewiesen hatte (28. p. 7), dass sie in Zellen des Sin-

nespolsters sich entwickeln, beim erwachsenen Thiere durch ein organisches Substrat unter einander verbunden werden (p. 11), dass die Sförmig gekrümmten Federn aus verklebten Wimpern bestehen, dass die Ruder auf einem Haufen cylindrischer Zellen aufsitzen, über welche das Plattenepithel der Umgebung sich bis an die Basis des Ruderplättchens hinüberschiebt; auf der anderen Seite hat Fol Unrecht, wenn er auf den vier faserigen Platten des Hörbläschens ein Epithel vorhanden sein lässt.

Die Darstellung, welche Eimer (14.) von *Beroë ovatus* gegeben hat, enthält nichts Neues von Bedeutung, da seine Beobachtungen über Pigmentflecke am Sinneskörper von *Beroë* weder von Chun noch von mir bestätigt worden sind; ebenso ist es entschieden unrichtig zu behaupten, dass die Polplatten morphologisch als die Fortsetzungen von je zwei Schwimmlättchenreihen zu betrachten seien. Die Zellen, auf welchen die Schwimmlättchen sitzen, sind nicht fadenförmig, wie sie Eimer abbildet, sondern cylindrisch; sie tragen nicht eine einzige Geißel, sondern ein ganzes Büschel feinsten Härchen.

Auf die erst vor kurzer Zeit erschienene Arbeit Chun's (6.) brauche ich nur mit wenigen Worten einzugehen, da der Verfasser in ihr zu Resultaten gekommen ist, die ich der Hauptsache nach habe bestätigen können. Chun gebührt namentlich das Verdienst, die Beschaffenheit der Cilien der Wimperinnen und ihre Beziehungen zu den Wimperfedern des Sinneskörpers genauer erkannt zu haben. Die Punkte, in denen wir in unseren Beobachtungen von einander abweichen, besitzen nicht die Bedeutung, um einzeln besprochen zu werden. Auf diese wenigen Bemerkungen kann ich mich hier um so eher beschränken, als ich auf die Gesamtauffassung, welche Chun von der morphologischen und physiologischen Bedeutung der besprochenen Apparate entwickelt hat, später noch einmal zurückkommen werde.

### 3. Ueber den Bau des Magens.

Unter allen Ctenophoren zeichnen sich die Beroiden durch die ausserordentliche Entwicklung ihres Magens aus; derselbe ist ein weiter Sack, der sich bis nahe an das aborale Ende erstreckt und so sehr erweiterungsfähig ist, dass selbst grosse Objecte in ihn aufgenommen werden können; er ist im Wesentlichen von demselben Epithel ausgekleidet, das auch die Körperoberfläche bedeckt und zur Hälfte aus Drüsenzellen, zur Hälfte aus Deckzellen besteht. Nur insofern ist ein Unterschied gegeben, als alle Epithel-

zellen Flimmern tragen, welche, wie dies bei den Ctenophoren meistens der Fall ist, zu einem Büschel vereint in der Mitte der Zellenoberfläche eingepflanzt sind. Diese Schilderung besitzt für einen breiten, ringförmigen Epithelstreifen, welcher unmittelbar an den Mundrand grenzt, keine Geltung, da sich hier nur Zellen von einerlei Art vorfinden. Die Zellen sind cubische Körper ohne körnige Einlagerungen und sind kleiner als in den übrigen Partien des Magens; sie tragen die von anderen Forschern schon mehrfach beschriebenen „säbelförmigen Cilien“, von welchen jedesmal eine auf einer Zelle sitzt (Taf. XIX, Fig. 15). Dieselben sind runde Stäbchen, die bis zu ihrem abgerundeten Ende gleichförmig dick und ausnahmslos in der Weise winkelig geknickt sind, dass der Anfangstheil etwa bis zur Mitte schräg nach vorn auf dem Zellkörper steht, der nun folgende Abschnitt unter stumpfem Winkel nach dem Hintergrund des Magens gebogen ist. Die Cilie ist auf einem horizontalen Plättchen befestigt, welches wie eine Cuticula das freie Ende der Zelle überzieht und am hinteren Rand etwas umgeknickt sich zwischen zwei benachbarte Zellen einschiebt, am vorderen Rande dagegen sich zu einem kleinen die Cilie tragenden Sockel verdickt. Die Grenze von Cilie und Sockel ist durch eine quere Linie deutlich bezeichnet. Obwohl es mir nicht geglückt ist, durch Maceration einen sicheren Beweis zu liefern, so ist es doch wahrscheinlich, dass jede „Cilie“ ein Multiplum verklebter und verschmolzener Flimmern ist, wie dies allgemein von den Griffeln und Borsten der hypotrichen Infusorien, mit welchen die Gebilde eine grosse Aehnlichkeit besitzen, angenommen wird. Die Kerne der Zellen liegen stets in dem Winkel, welcher von dem horizontalen und dem umgeknickten Theil der Cuticula erzeugt wird. Wenn die Mundöffnung verengt ist, schlägt das mit den säbelförmigen Cilien bedeckte Epithel Falten, welche, eine genau der anderen parallel, in longitudinaler Richtung verlaufen. Die Falten hören an dem Ring von Flimmer-, Drüsen- und Sinneszellen, den wir schon oben beim Integument besprochen haben, auf.

Unter dem Epithel, aber ausserhalb der Gallerte, mit anderen Worten subepithelial, findet sich eine Schicht longitudinaler Muskelfasern, welche die grosse Beweglichkeit des Magenschlauchs zum Theil bedingen. Sie verkürzen und erweitern das Magenrohr, während ihnen eine Lage circulärer schon der Gallerte angehöriger Muskelfasern entgegen wirkt, welche das Magenrohr verengt und die Mundöffnung verschliesst.

Bei jungen Thieren sind die Muskelfasern cylindrisch und dicht

neben einander gestellt; sie scheinen nach Art der Muskelfasern der Körperoberfläche von Cestus oder Cydippe von einander ganz unabhängig und getrennt zu sein. Zerzupft man jedoch die Muskellamelle, so wird es klar, dass alle benachbarten Fasern mittelst feiner oder derberer Verbindungsstränge unter einander in grösseren Abständen zusammenhängen (Taf. XX, Fig. 2). Häufig spaltet sich eine Faser in zwei Fortsätze, von denen ein jeder mit einer benachbarten Muskelfaser verschmilzt. Die Muskellamelle des Magens ist somit ein ächtes Netz mit sehr langgezogenen und daher nicht auffälligen Maschen, in dem es unmöglich ist, Faserenden nachzuweisen. Bei älteren Thieren wird die netzförmige Structur noch deutlicher. Die Muskelfasern verbreitern sich bandartig, ihre Verbindungen nehmen zu und so bilden sie schliesslich eine continuirliche Lamelle, welche nur von grösseren und kleineren Oeffnungen durchbohrt ist und in ihrem Aeusseren den gefensterten elastischen Membranen, die in den grossen Arterien der Säugthiere vorkommen, ganz auffallend gleicht. Eine ausgesprochen netzförmige Structur besitzt die Muskellamelle stets im blinden Ende des Magens; hier sind die Maschen unregelmässig polygonal und nach allen Richtungen gleich weit, auch wenn man die Lamelle nicht auseinander gezerzt hat.

Um die Muskelfasern gut zu sehen, muss man ein zusammenhängendes Stück der Lamelle von der Gallerte abziehen, ausbreiten und durch Pinseln von dem anhängenden Epithel befreien. Es lässt sich dies bei Thieren, welche 5—10 Minuten in Osmium-Essigsäure und weiter in Essigsäure macerirt waren, bei einiger Uebung ohne Schwierigkeit ausführen; will man sich das Verfahren noch erleichtern, so kann man auch mit einem Flächenschnitt ein möglichst dünnes Stück der Gallerte mit ablösen. An den frei präparirten Muskelfasern haften ab und zu Kerne an, welche durch Carminfärbung sichtbar gemacht werden; da sie in der Richtung der Muskelfasern längsgestreckt sind, so gehören sie offenbar zu denselben und sind nicht etwa abgerissene Theile der Epithelzellen; in Wirklichkeit sind sie wahrscheinlich häufiger als es in Figur 2, Tafel XX dargestellt ist, da ein Theil von ihnen jedenfalls beim Pinseln verloren geht.

Durch das Abpinseln des Epithels wird ausserdem noch ein sehr eleganter Zellenplexus freigelegt. Das Netz desselben zeigt sehr mannigfach geformte drei, vier oder fünfeckige, bald grosse bald kleine, bald lang gestreckte, bald mehr gleichseitige Maschen. Die Zellen sind protoplasmaarme Körper mit grossem Kerne, die

sich am häufigsten in drei oder vier Fasern verlängern. Doch habe ich auch nicht selten Elemente mit nur zwei und andererseits solche mit fünf Fortsätzen gefunden. Obwohl die Ausläufer sehr zart sind, lassen sie sich trotzdem an guten Präparaten weit verfolgen, wobei sie sich mehrfach hinter einander dichotomisch theilen. Da gewöhnlich die Fortsätze von zwei Zellen neben einander verlaufen, so findet auch ihre Verästelung in gleichen Zwischenräumen statt; zugleich kreuzen sie mehrfach gegenseitig ihre Bahnen und können sogar sich um einander schlingen wie zwei verflochtene Fäden. Anastomosen zwischen benachbarten Zellen konnten wohl deshalb nur selten von mir mit Sicherheit nachgewiesen werden, weil die Elemente des Plexus bei ihrer Feinheit durch das Pinseln immer etwas verzerrt werden.

Der Plexus liegt unmittelbar auf der Gallerte und wird vom Epithel durch die Muskelschicht getrennt; bei der Ablösung der letzteren bleibt er an ihr hängen und wird von der Gallerte abgehoben. Diese Verhältnisse erklären es, warum man den Plexus ohne grosse Mühe darstellen kann.

Wer die Figuren 2 Taf. XX und 8 Tafel XV, welche sich beide auf *Beroë ovatus* beziehen und von denen die eine den Plexus des Magens, die andere den Plexus der Haut zum Gegenstand hat, vergleicht, der wird nicht im Zweifel sein, dass es sich hier um ein und dieselbe Bildung handelt, um ein im Ektoderm gelegenes Zellennetz, welches im Bereich des Magens durch die Entwicklung einer Muskellage vom Epithel abgedrängt worden ist.

Da nun das Zellennetz am Magen nach seiner Beschaffenheit eine sehr grosse Aehnlichkeit mit den gangliösen Plexusbildungen anderer Thiere besitzt, so gewinnt die oben ausgesprochene Ansicht, dass den Ctenophoren ein ektodermales Nervensystem zukömmt, weitere Stützen.

Den Bau des Magens bei den übrigen Ctenophoren habe ich nicht genauer untersucht, nur habe ich zu bemerken, dass bei ihnen keine Muskelschicht vorhanden ist, dass dagegen das Epithel sich zu 2—4 Längsfalten erhebt, welche aus Körnerzellen bestehen und in der Literatur als Leberstreifen aufgeführt werden.

Literatur. Vom Magen der Beroiden hat Will (35. p. 29) die erste ausführlichere Schilderung gegeben; er schrieb ihm — fälschlicherweise überhaupt dem Magen der Ctenophoren — Längs- und Ringmuskeln zu; auch hat er die eigenthümlichen säbelförmigen Cilien des Lippenrandes zuerst gesehen. Später machte

Agassiz (4. p. 281) auf die reihenförmige Anordnung dieser Cilien aufmerksam, deren Gestalt er der Form der Stäbchen der Retina verglich, er nahm aber irriger Weise an, dass sie auf der gesammten Oberfläche des Magens vorhanden seien, ein Irrthum, der von Allman (5. p. 285) berichtigt wurde. Sehr ausführlich hat Wagener (34. p. 130) die Anordnung der säbelförmigen Cilien, welche er als Multipla verklebter Wimpern deutet, geschildert; das breite von ihnen gebildete Band soll durch einen circulären Streifen äusserst feiner Flimmern abgetheilt sein, dieser Streifen soll sich in eine den Leberstreifen der Cydippe entsprechende Flimmerrinne fortsetzen, die vom Lippenrand aufwärts steigt. Wagener's Darstellung ist in so fern nicht ganz richtig, als sie den am Mundrand liegenden, von mir noch zur Epidermis gerechneten Wimperreif im Bereich des Magenepithels verlaufen lässt; ob sich der Reif noch in einen aufsteigenden Streifen verlängert, lasse ich unentschieden.

Schliesslich hat dann Eimer (14. p. 82) das Verhältniss der Cilien zu dem Fussplättchen und den Zellen im Wesentlichen in derselben Weise dargestellt, wie es von mir geschehen ist. Auch hat derselbe die Fasern der Muskelhaut des Magens von den Muskelfasern der Gallerte histologisch unterschieden, „weil sie sich theilen und gegenseitig zu vereinigen vermögen, wodurch eine Muskelhaut gebildet wird, die sich theilweise förmlich zu einer gefensterten Haut gestaltet“ (p. 40); auch sollen Rinden- und Marksubstanz nicht deutlich ausgeprägt sein.

#### 4. Ueber den Bau der Tentakeln.

Unter allen Organen, welche vom Ektoderm der Ctenophoren aus gebildet werden, sind die Tentakeln am complicirtesten gebaut. Die verschiedensten Formen der Epithelzellen, Muskeln und wahrscheinlich auch Nerven betheiligen sich an ihrer Zusammensetzung und nehmen in den einzelnen Theilen des Apparats eine besondere Anordnung und Beschaffenheit an. Auch für die Orientirung im Körper sind, wie wir schon gesehen haben, die Tentakeln von grosser Bedeutung, da durch sie die Lage der transversalen Axe bestimmt wird. Sie fehlen nur bei den Beroiden, was wohl als eine Rückbildung betrachtet werden muss; bei allen übrigen Ctenophoren sind sie in Zweizahl vorhanden und treten hier in zwei Modificationen auf, welche ich getrennt behandeln werde.

a. Die Tentakeln von *Callianira bialata* und *Cydidippe hormiphora* und *Euplocamis Stationis*.

Bei der Mehrzahl der Ctenophoren, zu welchen auch die drei in der Ueberschrift genannten Arten gehören, sind die beiden Tentakeln dünne Fäden, welche im ausgestreckten Zustand die Länge des Thieres wohl um das Zehnfache übertreffen und bei den lebhaften Bewegungen wie zwei Federbüsche nachgezogen werden. Schon auf geringfügige Reize hin werden sie eingezogen und in den schirmenden Tentakelhöhlen völlig geborgen. Letztere sind weite Räume, welche in den seitlichen Partien des Körpers vorzüglich in longitudinaler Richtung entwickelt sind und genau in der Mitte zwischen den beiden transversalen Plättchenreihen einer Seite sich nach aussen öffnen. Bei *Callianira*, *Cydidippe* und *Euplocamis* liegt die Mündung etwa an der Grenze des ersten und zweiten Drittels der Körperlänge, dem aboralen Pole somit wesentlich näher als dem oralen; bei anderen Arten ist sie dem Mundrand mehr oder minder genähert; sie ist kreisrund und nicht sehr gross, so dass sich die Tentakelhöhle nach ihr hin trichterförmig verengern muss.

Im Allgemeinen ist die Tentakelhöhle als eine von aussen erfolgte Einstülpung von dem gewöhnlichen Körperepithel ausgekleidet. Die Epithelzellen sind klein und plattenförmig und tragen bei manchen Arten, z. B. bei *Callianira*, Geisseln, welche vielleicht hier wie auch sonst nichts Anderes sind als verklebte Wimperbüschel. Dazwischen findet sich ab und zu eine durch Carminfärbung deutlich werdende Drüsenzelle. Unter dem Epithel werden bei *Cydidippe hormiphora* und *Euplocamis Stationis* zahlreiche Muskelfasern angetroffen, welche den Tentakelsack in einer continuirlichen Schicht von der Basis bis zur Mündung umkreisen; sie sind von ansehnlicher Länge, von Strecke zu Strecke mit besonderen äusserlich gleichsam angeklebten Muskelkörperchen versehen und unterscheiden sich von den anderweitigen ektodermalen Muskelfasern der *Cydidippe* dadurch, dass sie sich nicht an den Enden verästeln, sondern einfach beiderseits zugespitzt aufhören. Im Zusammenhang abgezogen hinterlässt die Muskellamelle Abdrücke ihrer Fasern auf dem zurückbleibenden Epithelhäutchen (Taf. XV, Fig. 15). An letzterem haften dann noch kleine schwer nachweisbare Zellen mit verästelten Ausläufern, welche in natürlicher Lage sich zwischen Epithel und Muskelhaut einschieben wür-

den und mit den als Ganglienzellen beschriebenen Elementen des Ektoderms eine grosse Aehnlichkeit haben.

Im Grunde der Tentakelhöhle, welcher der Breitseite des Magens zugewandt ist, nimmt das Epithel eine besondere Beschaffenheit an und verdickt sich zu einer ovalen, schildförmigen Platte, in deren Mitte der Tentakel entspringt längs einer Leiste, welche die verdickte Platte longitudinal durchsetzt und in eine rechte und linke Hälfte zerlegt (Taf. XVI, Fig. 6). Wir wollen im Folgenden den besonders modificirten Abschnitt des Epithels der Tentakelhöhle sammt der medianen Längsleiste Tentakelwurzel nennen.

Um die Aufzählung aller Theile, welche zu dem Tentakelapparat in Beziehung stehen, zu beenden, müssen wir noch kurz die beiden Tentakelgefässe erwähnen, welche unter jeder Tentakelwurzel in longitudinaler Richtung verlaufen und genau so weit wie diese reichen. Sie legen sich der Zellenmasse der Wurzel nur äusserlich an und sind von ihr überall durch eine dünne, aber auf feinen Querschnitten mit Sicherheit nachweisbare Gallertschicht getrennt (Taf. XVI, Fig. 1 und 7—11 vt). Hiermit ist schon gesagt, dass die Gefässe in den Tentakel selbst nicht hineindringen. Das Gefässepithel ist auf der an die Tentakelwurzel angrenzenden Seite sehr verdickt, während es sonst ein dünnes Plattenepithel ist, und zeigt so eine Verschiedenartigkeit, welche auch sonst in dem Gefässapparat der Ctenophoren wiederkehrt und bei dem Entoderm näher erläutert werden soll.

Bei der genaueren Besprechung des Tentakelapparats werde ich die Beobachtungen, welche ich bei *Callianira bialata* gemacht habe, zu Grunde legen und die beiden anderen Ctenophoren nur anhangsweise berücksichtigen. Ich werde nach einander schildern: 1. den im ausgestreckten Zustand aus der Tentakelhöhle hervortretenden Tentakel und 2. die stets in der Höhle geborgene Tentakelwurzel.

1. Die Grundlage des gesammten Tentakels der *Callianira* ist ein drehrunder, ziemlich dicker Strang, der *Tentakelstamm*, an welchem kleine viel dünnere Fortsätze seitlich ansitzen, die *Senkfäden* oder auch die *Seitenfäden*. Die Zahl der Senkfäden ist eine sehr bedeutende, da ihre Ursprünge nur durch kleine Abstände von einander getrennt sind; sie befestigen sich am Stamme hinter einander in einer einzigen Reihe und sind von ihm durch eine ringförmige Einschnürung deutlich abgesetzt. Wie der Tentakelstamm, so sind auch die von ihm ausgehenden Seitenfäden sehr contractil.

Der Tentakelstamm ist durchaus solid und unterscheidet sich somit durch den Mangel eines von entodermalem Epithel ausgekleideten Lumen sehr wesentlich von den functionell verwandten Bildungen der Medusen. Wenn wir an ihm eine Axe und einen epithelialen Ueberzug auseinander halten, so müssen wir dabei jetzt schon im Auge behalten, dass beide Theile aus dem Ektoderm stammen, wie dies aus der Untersuchung der Tentakelwurzel mit Sicherheit hervorgeht.

Die Axe (Taf. XVII, Fig. 4 u. 15 tb) ist vornehmlich ein Strang von Muskelfasern, die so sehr auf Schnitten und Zerzupfungspräparaten in den Vordergrund treten, dass die übrigen Bestandtheile leicht übersehen werden können. Die einzelnen Fasern lassen sich ohne Schwierigkeit an macerirten Tentakeln auf grosse Strecken isoliren und sind dann dünne kreisrunde Fäden, die sich weder verästeln, noch unter einander anastomosiren; sie bestehen allein aus einer homogenen contractilen Masse, sodass die bei den Ctenophoren häufig vorhandene Differenzirung in eine contractile Rinden- und protoplasmatische Marksubstanz hier vollkommen fehlt. Ob Kerne zeitweilig in den Verlauf der Muskelfasern eingeschaltet sind, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können; doch finden sich solche, wie ich noch später zeigen werde, sehr zahlreich in dem Anfangstheil, welcher der Tentakelwurzel angehört. Auf Querschnitten bilden die Muskelfäden ovale oder kreisförmige Figuren, die dicht neben einander gestellt sind und nur durch geringe Spuren von Kittsubstanz unter einander verbunden werden (Taf. XV, Fig. 15 u. 16).

Ausser Muskelfasern sind auf einem Querschnitt durch die Tentakelaxe noch andere Elemente sichtbar: erstens wird das Mosaik der Muskelfasern durch eine körnige Linie in eine rechte und linke Hälfte zerlegt. Die körnige Linie, an Osmiumpräparaten stets schwärzlich gefärbt, ist auf allen Schnitten vorhanden und ist daher der Ausdruck einer dünnen bandförmigen Schicht (tc), die sich genau durch die Mitte von einer Seite des Tentakels zur andern erstreckt; zweitens liegt in der bandförmigen Schicht, dem einen Rande derselben etwas genähert, ein kleiner, auf dem Querschnitt ovaler oder kreisförmiger Strang, den wir den Axenstrang nennen wollen (ta). Drittens bemerkt man zwischen den Muskelfasern hier und da feinkörnige Stellen, die ebenfalls dunkler gefärbt sind als ihre Umgebung (n).

Die Beschaffenheit der genannten Theile genau festzustellen ist nicht leicht und gelingt noch am ehesten bei dem etwas ex-

centrisch in der Länge des Tentakels aufsteigenden Axenstrang. Beim Zerzupfen (Taf. XVII, Fig. 10) kann man ihn isoliren als ein feinfaseriges Gebilde, in dem sich ab und zu Kerne vorfinden; die Kerne schienen dabei in den Verlauf der feinen Fäserchen des Stranges eingeschaltet zu sein. Die Fäserchen sind, wie Quer- und Längsschnitte (Fig. 4 u. 15 ta) übereinstimmend lehren, in einer homogenen, wahrscheinlich gallertigen Grundlage eingebettet, zum Theil in der Mitte derselben, zum Theil in den peripheren Partien. Auch auf Schnittpräparaten sind die Kerne in den Fäserchen nachzuweisen.

Ich glaube, dass wir es hier mit feinsten Nervenfäden zu thun haben, welche die Mitte des Tentakels einnehmen und von Gallerte umhüllt sind; in derselben Weise deute ich die oben an erster Stelle erwähnte bandförmige Schicht als eine dünne Lage von Nervenfasern. Auch sie enthält häufig Kerne und kann ausser auf Querschnitten noch auf Längsschnitten beobachtet werden. Dagegen ist die Bedeutung der körnigen Stellen zwischen den Muskelfasern mir sehr fraglich, da ich sie auf Längsschnitten nicht habe wiederfinden können. Kerne, die in der Substanz der Tentakelaxe hier und da zerstreut sind, könnten ebenso gut zu den Muskelfasern gehören, als auf etwaige Nervenfädchen bezogen werden.

Endlich habe ich noch faserige Elemente zu nennen, welche auf der Oberfläche der muskulösen Tentakelaxe eine dicht unter dem Epithel gelegene Schicht zusammensetzen; sie sind alle longitudinal gerichtet und zeigen an contrahirten Tentakeln einen welligen Verlauf; beim Zerzupfen (Taf. XV, Fig. 10) schwindet die wellige Beschaffenheit und es werden die Fädchen glatt gezogen; sie spannen sich dabei quer durch die Lücken, welche im zerzupften Tentakel entstanden sind und bilden nicht selten Netze. Ob dies nun darauf zurückzuführen ist, dass die Fäden unter einander zusammenhängen, oder ob sie nur äusserlich verklebt sind, liess sich nicht entscheiden, denn die Fädchen sind so fein, dass sie bei Immersion I von Zeiss eben noch als zarte Linien wahrgenommen werden können. In ihrer natürlichen Lagerung, wo immer mehrere an einander gefügt sind, werden sie leichter bemerkt, indem sie dann faserige Stränge erzeugen. Kerne habe ich in den Fäserchen nicht auffinden können.

Der letzte Bestandtheil des Tentakelstammes, das Epithel, enthält zweierlei Elemente, die Klebzellen und die Tastzellen. Die ersteren (Taf. XVII, Fig. 1. 4. 8. 15 k) sind bei wei-

tem am zahlreichsten und haben einen kleinen Protoplasmakörper, welcher nach aussen eine stark convexe Oberfläche besitzt, etwa wie der Kopf eines Nagels, so dass die Gesamtoberfläche des Tentakels uneben und höckerig erscheint. Im Protoplasma finden sich zahlreiche feine, stark lichtbrechende Körnchen, welche alle von gleicher Grösse sind und vorwiegend die Convexität des Zellenkörpers einnehmen. Die zugehörigen Kerne sind bei Seite gedrängt und liegen an der Basis der halbkugeligen Hervorragungen. Der interessanteste Theil der Zelle ist jedoch ein Faden, welcher in drei oder vier Spiralwindungen gelegt und am Zellenkörper befestigt ist, ähnlich wie der Stielmuskel am Körper einer Vorticelle. Der Faden beschreibt zunächst zwei kleine und eng auf einander schliessende Windungen, die noch im Protoplasma selbst enthalten sind, dann beschreibt er noch zwei grössere und weiter abstehende Windungen ausserhalb, nachdem er die Zelle an ihrem centralen Ende verlassen hat. Er ist scharf und doppelt contourirt, in seinem ganzen Verlauf deutlich vom Protoplasma getrennt und endet beiderseits wie abgeschnitten. Mit seinem Ende ist er auf der Tentakelaxe befestigt, zunächst auf den feinen Fäserchen, welche den centralen Muskelstrang umgeben; er durchsetzt dabei einen schmalen zwischen der Tentakelaxe und den Körpern der Epithelzellen vorhandenen Raum, der entweder von einer dünnen Gallerte oder von Flüssigkeit erfüllt ist.

Wie der Stielmuskel der Vorticellen ist der Spiralfaden der Klebzellen contractil; unter dem Mikroskop kann man an lebenden Objecten verfolgen, wie er sich activ verkürzt und dabei seine Windungen enger auf einander legt. Die Verlängerung und Dehnung des Fadens erfolgt wahrscheinlich passiv durch Einwirkung von aussen, da hierfür in der Zelle selbst keine Einrichtungen gegeben sind. Was hierbei wirksam ist, lässt sich bei der Beobachtung im frischen Zustand leicht ermitteln.

Wenn man den Tentakel einer lebenden Callianira mit der Staarnadel berührt, so bleibt er an derselben haften. Das Thier ist fest verankert und kann sich nur unter Verlust von Theilen des Tentakels los machen. Ebenso fällt es ausserordentlich schwer, die abgerissenen Stücke von der Nadel zu entfernen und auf den Objectträger zu übertragen. Hier sieht man nun, wie fast alle Epithelzellen aus ihrer natürlichen Lagerung gebracht sind; die spiralen Fäden sind stark gedehnt und bemühen sich vergebens durch zuckende Contractionen die normale Stellung zurückzuerobern.

Die grosse Klebrigkeit der Tentakeln kann bei dem Mangel drüsiger Organe nur aus der Beschaffenheit des Epithels erklärt werden; und hier wiederum können nur die Elemente in Frage kommen, die wir oben schon als Klebzellen bezeichnet haben, da die Tastzellen viel zu selten angetroffen werden, um die so intensive Wirkung zu erklären. Wahrscheinlich haften die kleinen Körnchen der convexen Oberfläche fest an Fremdkörpern an, so dass die Muskeln eher gedehnt werden, als dass die Verklebung gelöst würde. Die gedehnten Muskeln ihrerseits sind bemüht den anhaftenden Gegenstand heranzuziehen, indem sie sich contrahiren; es möchte ihnen dies indessen wohl nur bei kleinen Objecten gelingen.

Viel spärlicher als die Klebzellen sind die Tastzellen im Epithel des Tentakelstamms verbreitet; sie lassen den spiral aufgerollten contractilen Faden vermissen und haben vielmehr einen rein protoplasmatischen Körper, dessen peripheres, den Kern umhüllendes Ende am breitesten ist, während das centrale sich allmählich verschmächtigt (man orientire sich über den Bau der Tastzellen nach der Figur 9 auf Tafel XV, welche sich auf *Euplocamis Stationis* bezieht); letzteres sitzt unmittelbar auf der Tentakelaxe, ersteres liegt in einer Ebene mit den Köpfchen der Klebzellen und trägt eine grössere Anzahl von starren Haaren, die wegen ihrer Unbeweglichkeit wohl nur als Tastaare gedeutet werden können. Einige der Haare sind kurz, andere dagegen ragen weit über die Oberfläche in das umgebende Wasser hinein.

Tastzellen und Klebzellen bedecken auch die seitlichen Anhänge des Tentakels oder die Seitenfäden und sind hier von derselben Beschaffenheit wie am Tentakelstamm, sodass wir nicht nöthig haben, auf sie näher einzugehen; nur verdient die grössere Häufigkeit der Tastzellen hervorgehoben zu werden. Dagegen besitzt die Axe der Seitenfäden einen völlig anderen Bau, über den wir am besten auf Quer- und Längsschnitten in's Klare kommen.

Der Querschnitt durch die Axe eines Senkfadens (Taf. XVII, Fig. 8) ist kreisförmig und besteht zum grössten Theil aus einer homogenen, offenbar gallertigen Masse, in welcher sofort zweierlei Structurelemente auffallen, von denen das eine paarig, das andere unpaar auftritt. Der unpaare Bestandtheil liegt in der Mitte der Fadenaxe und soll in analoger Weise wie bei dem Tentakelstamm (ta') Axenstrang heissen; er erzeugt auf allen Schnitten eine Figur, etwa wie der Querschnitt einer biconcaven Linse; übertragen wir auch hier wieder das Bild in das Körperliche, so er-

halten wir eine Scheidewand, welche an den Rändern dicker ist als in der Mitte, die daher auf Längsschnitten (Taf. XVII, Fig. 1) bald wie ein breiter, bald wie ein sehr feiner Strang aussieht. Histologisch ist die Scheidewand vornehmlich aus derselben feinkörnigen faserigen Masse gebildet, welche wir an einer ganz entsprechenden Stelle schon bei dem Tentakelstamm kennen gelernt haben; am deutlichsten wird dies an Macerationspräparaten, wenn man das Epithel der Senkfäden abpinselt und die Axe somit für sich darstellt (Taf. XVII, Fig. 3). Ein feinfaseriger Zug, der je nach dem man ihn von der Fläche oder von der Kante betrachtet, sich bald breiter, bald schmaler präsentirt, verläuft in der Axensubstanz. In ihm sind Kerne nachweisbar, sowohl auf Querschnitten als auch auf Längsschnitten.

Bei der geschilderten histologischen Beschaffenheit ist es denn auch nicht zu verwundern, dass der Faserzug an der Basis des Senkfadens sich mit den Fasern verbindet, welche die mediane Lamelle und den etwas excentrisch gelegenen Axenstrang des Tentakelstamms zusammensetzen. Man überzeugt sich hiervon, wenn man einen Querschnitt durch den Tentakel genau an der Basis eines Senkfadens hindurchlegt (Taf. XVII, Fig. 15). Durch dies Verhältniss wird es dann weiter verständlich, wesshalb alle Senkfäden vom Stamm des Tentakels in einer Reihe hintereinander entspringen. Die Lage ihrer Anfangstheile wird durch die bandförmige feinfaserige Schicht bestimmt, welche den Tentakelstamm quer durchsetzt; dabei sind stets nur auf einer Seite der Schicht Senkfäden vorhanden.

Zu beiden Seiten des unpaaren medianen Faserzugs liegen zwei wahrscheinlich muskulöse Stränge, welche die Contractilität der Senkfäden bedingen. Beide sind von gleicher Gestalt, auf dem Querschnitt halbmondförmig und ungefähr halb so breit als der Durchmesser des ganzen Senkfadens. Von der umgebenden Gallerte können sie deutlicher nur durch Imbibition mit Carminlösung abgegrenzt werden. In Folge der Contraction sind sie etwas gefaltet (Taf. XVII, Fig. 3) und ebenso ist auch die Gallertoberfläche von Furchen und Riefen bedeckt. Kerne oder Ueberreste von Zellen sind in der Gallerte und den Muskelfasern nicht erkennbar; auch unterscheiden sich beide Theile von dem medianen Faserzug noch dadurch, dass sie sich nicht in den Tentakelstamm hinein fortsetzen.

Da die Tentakeln wegen ihrer klebrigen Beschaffenheit leicht an Fremdkörpern anhaften, so erleiden sie häufig Verstümmelungen,

indem durch die heftigen Bewegungen des Thieres grössere und kleinere Stücke von ihnen abgerissen werden. Damit diese Verluste wieder ersetzt werden können, ist der Tentakel in einem beständigen Wachstume begriffen, welches an der Basis des Tentakels Statt findet. Hier existirt am Grund der Tentakelhöhle eine äusserst zellenreiche Zone, die Tentakelwurzel, aus welcher die drei wichtigsten Bestandtheile, die Axe des Tentakelstamms, die Axen der Senkfäden und der gemeinsame epitheliale Ueberzug beider aus getrennten Anlagen hervorgehen.

Die Tentakelwurzel (Taf. XVI, Fig. 6) ist, wie schon oben kurz hervorgehoben wurde, ein modificirter Theil des Epithels, welches die Tentakelhöhle auskleidet, eine scharf umschriebene schildförmige Zellenplatte etwa von der Gestalt eines Rhombus.

Die spitzwinkligen Ecken des Rhombus sind nach dem oralen und aboralen Pole zugewandt und in gleicher Weise wie die stumpfwinkligen abgerundet. Bei der Betrachtung von der Fläche wird das Organ durch eine mediane Längsleiste, den Mittelstreifen (tm), wie ein Blatt durch die Blattrippe in symmetrische Hälften, die beiden Seitenfelder (tn), abgetheilt. Von diesen drei Theilen hört der Mittelstreifen, von welchem der Tentakel vornehmlich zu entspringen scheint, oben und unten früher auf als die Seitenfelder und wird daher von deren Enden eine Strecke weit überragt.

Die hier unterschiedenen Abschnitte der Tentakelwurzel haben für den Aufbau des Tentakels eine ganz verschiedene Bedeutung und sollen daher getrennt beschrieben werden. Der Mittelstreifen liefert ausschliesslich die Axengebilde, die Seitenfelder dagegen, mit denen ich beginnen werde, liefern den gesammten epithelialen Ueberzug.

Im Gegensatz zu dem einschichtigen Epithel an anderen Orten des Ctenophorenkörpers sind die Seitenfelder der Tentakelwurzel aus vielen über einander geschichteten Zellenlagen zusammengesetzt und bilden daher auf Querschnitten (Taf. XVI, Fig. 1. 7—11 tn) ansehnliche Verdickungen, welche an den Rändern ganz plötzlich abfallen, um sich in das dünne Epithelhäutchen der Tentakelhöhle fortzusetzen. Die Abgrenzung wird um so deutlicher als auch das Zellenmaterial einen ganz anderen Charakter annimmt. An den Rändern (Taf. XVI, Fig. 5k') begegnen wir zunächst einer schmalen Zone äusserst kleiner Zellen, deren Contouren auf Querschnitten nicht nachweisbar sind; sie scheinen zu einer continuirlichen undifferenzirten Masse zusammengeflossen zu sein, welche bei Anwendung von Carminlösung durch ihre intensiv rothe Färbung hervorleuchtet, weil sie fast nur aus zahllosen,

durch wenig Protoplasma verbundenen, in etwa acht Schichten übereinander gelagerten kleinen Kernen besteht. In dieser kernreichen Masse der Randzone erblicke ich ein Keimgewebe für die eigenthümlich modificirten Körnerzellen, welche in dem übrigen Theile des Seitenfeldes vorkommen; denn es lässt sich von dem Keimgewebe aus ein allmählicher Uebergang zu den Körnerzellen nachweisen, ebenso wie diese sich nach und nach zu den Klebzellen des Tentakelepithels umformen.

Die Körnerzellen (Taf. XVI, Fig. 4k'), der Hauptbestandtheil der Seitenfelder, sind rundliche, von einander abgegrenzte Körper, welche sich in Osmiumsäure stark bräunen, in Carmin dagegen sich so wenig färben, dass der kleine Kern in ihnen nur schwierig sichtbar gemacht werden kann; sie besitzen ein trübkörniges Protoplasma und sind zu grösseren und kleineren Haufen zusammengeballt, in welche die Substanz der Seitenfelder beim Zerzupfen sehr leicht zerfällt.

Die zwei Seitenfelder einer Tentakelwurzel sind an ihren oberen und unteren Enden von einander durch das Epithel der Tentakelhöhle getrennt; im Uebrigen schiebt sich zwischen sie das Gewebe des Mittelstreifens ein, welcher jedoch nur im Bereich einer kleinen nahe dem oberen Ende befindlichen Strecke die Seitenfelder vollkommen auseinander hält (Tafel XVI, Fig. 1. 7). Weiter nach abwärts (Fig. 8—11) wuchern die Massen der Körnerzellen über dem Mittelstreifen zusammen, ihn von der Oberfläche ganz ausschliessend; dabei erzeugen sie einen dicken Zellenwulst, in welchem die Anfänge der Axe des Tentakelstamms und die Anlagen zu den Axen der Seitenfäden vollkommen vergraben liegen (vergl. auch den Längsschnitt Fig. 2). Aus dem Zellenwulst erhebt sich der Tentakelstamm mit seinen Seitenfäden, überzogen von einer einfachen Lage Klebzellen, welche zunächst noch nicht mit den erst später auftretenden contractilen Spiralfäden versehen sind.

Von den übrigen aus dem Mittelstreifen entspringenden Theilen des Tentakels entwickelt sich die Axe des Stammes nach einem anderen Princip als die Axen der Senkfäden. Die Genese der ersteren ist am leichtesten zu verfolgen; man orientirt sich darüber in zweckmässiger Weise, indem man einen macerirten und gefärbten Tentakel mit seiner Wurzel isolirt und von dem anhaftenden Epithel, den Körner- und Klebzellen, sowie von den Senkfäden und ihren Anlagen durch Abpinseln befreit. Dann sieht man wie die zu einem cylindrischen Strang ursprünglich zusammengedrängten Muskelfasern sich plötzlich fächerartig ausbreiten

und in die kleinzellige Masse des Mittelstreifens nahezu in dessen ganzer Ausdehnung übergehen. Die Art wie sich dieser Uebergang vollzieht, lässt sich controliren, wenn einzelne Muskelfasern mit den zugehörigen Zellen von dem Reste völlig losgelöst werden.

Die Zellen des Mittelstreifens sind da, wo sie an die Gallerte angrenzen, kleine, undeutlich von einander abgesetzte Körper mit stark gefärbten Kernen, welche von einer dünnen, aber deutlich erkennbaren Protoplasmaschicht umgeben werden. Je mehr man sich den Basen der Muskelfasern nähert, um so kleiner werden die Zellen und um so mehr tritt ihr Protoplasma zurück, so dass man ein Bild vor sich hat, als ob zahlreiche kleine Kerne zu einem Mosaik dicht zusammengedrängt wären. Die Anordnung der Kerne ist zunächst noch eine regellose, später bilden sich regelmässige, parallel gestellte Reihen aus, die sich continuirlich in die Muskelfasern fortsetzen.

Schon an den Orten, wo die Kerne sich in Reihen gruppiren, sind die ersten Spuren von Muskelsubstanz in der Form von Scheiden vorhanden, welche die Reihen umhüllen. Für sich dargestellt erscheinen die Scheiden als dünne membranöse Gebilde, die allmählich undeutlicher werden und sich dem Auge entziehen. In ihnen sind die Kerne eingeschlossen wie die Münzen in einer Geldrolle; der Vergleich passt in doppelter Hinsicht, einmal insofern in einer Scheide jedesmal nur eine Reihe eingeschlossen ist, und zweitens weil die einzelnen Kerne gewöhnlich abgeplattet und mit ihren Breitseiten gegeneinander gepresst sind; seltener sind sie keilförmig in einander geschoben. Mit der Zunahme der Muskelsubstanz werden die Kerne eingeengt und aus einander gedrängt und so entstehen dann Fasern von einer homogenen oder schwach körnigen Masse mit hier und da zerstreuten Kernen, die ein durch Imbibition in Carmin besonders hervorleuchtendes Kernkörperchen enthalten. Entfernt man sich noch weiter vom Mutterboden, so werden die Kerne mehr und mehr undeutlich, bis schliesslich auch die letzten Reste von ihnen geschwunden und die Muskelfasern zu völlig homogenen Fäden geworden sind.

Ich habe hier immer nur von Kernen gesprochen, weil diese an gefärbten Präparaten allein hervortreten; ich halte es aber für selbstverständlich, dass jeder Kern von einer Spur Protoplasma umgeben und dadurch zu einer Zelle ergänzt wird.

In dem Bereiche, wo sich die allmähliche Umwandlung der Zellenreihen in Muskelfasern vollzieht, sind letztere verhältnissmässig dick und wachsartig, als wären sie gequollen, auch färben

sie sich auffallend lebhaft in Carmin. Später ändert sich das; die Fasern werden dünner und lichter und dunklen stark in Osmiumsäure, während sie von der Carminlösung nicht mehr gefärbt werden.

Isolationspräparate von einzelnen Fasern, wie ich sie hier geschildert habe, sind mir trotz vieler Bemühungen nur selten geglückt, weil die Muskelfasern gewöhnlich an der Stelle, wo die Kernreihen beginnen, abreißen; dagegen gelingt es leichter, den Zusammenhang der Bestandtheile der Tentakelwurzel auf Schnitten nachzuweisen, die in der Richtung des Faserverlaufs und longitudinal durch den Mittelstreifen geführt sind. Auf diese Weise erhält man Präparate, wie das in Figur 2 Tafel XVI dargestellte, von welchem ein kleiner Theil noch einmal bei stärkerer Vergrößerung in der Figur 3 abgebildet worden ist. Die zuletzt genannte Zeichnung lässt in vortrefflicher Weise erkennen, wie die schon von Anfang an unscheinbaren Zellen des Mittelstreifens allmählich von rechts nach links kleiner werden, sich in Reihen anordnen und so zu Muskelfasern umbilden. Auf der grösseren Uebersichtsfigur sieht man, wie die Muskelfasern weiter nach der Basis des Tentakelstamms convergiren und in ihrem Verlauf von dichten aus den Seitenfeldern stammenden Zellenmassen ( $k'$ ) umhüllt werden. Ausserdem sind noch die Anlagen der Senkfäden ( $r$ ) sichtbar, auf welche ich später zurückkommen werde.

Die mit Hilfe von Längsschnitten und durch Zerzupfen gewonnenen Resultate, erfahren wichtige Ergänzungen durch die Anfertigung von Querschnitten, welche in continuirlicher Reihenfolge durch die Tentakelwurzel gelegt worden sind. Auf allen Schnitten (Taf. XVI Fig. 1. 7—11 tm) ist das Gewebe des Mittelstreifens von den Körnerzellen der Seitenfelder scharf abgegrenzt, indem es an Carminosmiumpräparaten intensiv gefärbt ist und auch sonst aus vollkommen anderen Zellen besteht. Ferner ragt der Mittelstreifen stets in die unter ihm befindliche Gallerte mit einem kielförmigen Vorsprung hinein und schiebt sich trennend zwischen die beiden Tentakelgefässe ( $vt$ ), welche rechts und links von ihm unter den Seitenfeldern liegen und nur an der Stelle, wo sie mit dem queren früher beschriebenen Hauptstamm ( $vh$ ) zusammenhängen, unter einander communiciren (Taf. XVI Fig. 1). Im Uebrigen fallen die Präparate je nach dem vom Schnitt getroffenen Abschnitt der Tentakelwurzel sehr verschiedenartig aus.

In seinem oberen Theil (Taf. XVI Fig. 7) wird der Mittelstreifen ausschliesslich von kleinen cylindrischen Zellen gebildet, welche langgestreckte der Zellenform angepasste Kerne besitzen und in

einer einzigen Lage angeordnet sind; man kann daher von einem einschichtigen Cylinderepithel sprechen. Da der in die Gallerte vorspringende Kiel durch eine Einfaltung der Oberfläche hervorgerufen ist, sind in ihm zwei Zellenlagen vorhanden, deren Elemente mit ihren peripheren Enden sich berühren.

Auf den nach abwärts folgenden Schnitten (Taf. XVI Fig. 11 Taf. XVII Fig. 17) bleibt die Epithelschicht ( $tm'''$ ) im Bereich des kielförmigen Vorsprungs unverändert, dagegen verdicken sich ihre an die Seitenfelder grenzenden Ränder zu zwei dicken Wülsten ( $tm'$ ), deren Zusammensetzung aus zahlreichen Zellen nur aus der grossen Anzahl von dicht zusammengedrängten Kernen erschlossen werden kann. Die Zellenwülste werden immer ansehnlicher, je mehr wir uns der Mitte zwischen dem oberen und unteren Ende des Mittelstreifens nähern, bis sie sich in der Mittellinie fast berühren; sie werden dabei von den wuchernden Zellenmassen der Seitenfelder ganz bedeckt; sie sind die Keimstätten der Muskelfasern, welche in der uns schon bekannten Weise aus ihnen hervorstossen (Tafel XVII Fig. 17, Tafel XVI Fig. 2 u. 3). Freilich ist der Zusammenhang der Muskelfasern mit den Zellpolstern nur auf wenigen Querschnitten zu erkennen, weil meistens die Muskeln wegen ihrer fächerartigen Ausstrahlung quer durchschnitten werden.

Wie man aus dem hier Mitgetheilten entnehmen kann, stehen die Cylinderzellen mit den Muskelfasern in keinem Zusammenhang; wenn sie für das Wachsthum des Tentakels eine Bedeutung haben, so kann dieselbe nur darin gesucht werden, dass sie sich an den Rändern durch Theilung vervielfältigen und so die Keimzone verbreitern helfen, wodurch eine Vermehrung der Zahl der Muskelfasern herbeigeführt werden würde. Morphologisch ist die Cylinderzellenschicht noch insofern von Wichtigkeit, als durch sie die Keimzone der Muskelfasern in zwei Hälften zerlegt und so in der Tentakelwurzel eine Zweitheilung herbeigeführt wird, die sich auch auf den Muskelstrang des Tentakels überträgt.

Auf den Querschnitten durch den mittleren Theil der Tentakelwurzel ist endlich noch ein unpaarer Haufen kleiner Zellen sichtbar (Tafel XVI Figur 11, Tafel XVII Figur 17  $tm''$ ) bestimmt den Zwischenraum auszufüllen, welcher zwischen den beiden Polstern, von denen die Muskelfasern entspringen, vorhanden ist. Der Zellenhaufen setzt sich in den Axenstrang fort, welcher den Tentakelstamm in ganzer Länge durchzieht.

Die Entwicklung, welche ich hier von den Muskelfasern des Tentakelstamms geschildert habe, ist ein sehr eigenthümlicher,

ganz ohne Analogon dastehender Process. Cylindrische Epithelzellen vermehren sich durch wiederholte in ihrer Längsaxe erfolgende Theilungen zu Zellenreihen; die Zellenreihen scheiden auf ihrer Oberfläche Muskelsubstanz aus und bilden dünne Scheiden, welche die Zellenreihen umschliessen. Nach der Peripherie zu wandeln sich die Scheiden zu soliden Fasern um, indem sie sich mit contractiler Masse füllen, während die Körper der Matrixzellen aufgebraucht werden und schliesslich ganz verloren gehen. Am längsten erhalten sich noch einzelne Kerne, welche durch die Muskelsubstanz auseinander gedrängt werden, bis auch sie nicht mehr mit Sicherheit nachgewiesen werden können. Bei dieser Entwicklungsweise ist besonders Zweierlei höchst auffällig, 1. dass die Muskelfasern vom freien Ende der Epithelzellen ganz nach Art der cuticularen Bildungen ausgeschieden werden, 2. dass sie senkrecht zur epithelialen Oberfläche hervorwachsen. Ueberall wo wir bei den Coelenteraten ektodermale Muskelfasern antreffen, ist das Gegentheil der Fall; die Muskelfasern liegen am centralen Zellenende und verlaufen der Epitheloberfläche parallel, dagegen senkrecht zur Längsaxe der einzelnen Epithelzellen.

Noch eigenthümlicher ist der Bildungsmodus der Seitenfädenaxen, welcher sich an einem und demselben Tentakel im Zusammenhang verfolgen lässt, weil eine continuirliche Reihe von Uebergangsformen von kleinen kaum differenzirten Zellenhaufen bis zu völlig entwickelten Fäden hinüberleitet. Zur ersten Orientirung sind auch hier wieder Längsschnitte geeignet, da die einzelnen Entwicklungsstufen in einer Reihe angeordnet sind, welche am aboralen Ende der Tentakelwurzel beginnt und an dem Tentakelstamm abschliesst. Man darf hierbei jedoch nicht erwarten, auf einem Schnitte die Reihe von Anfang bis zu Ende auf einmal zu überblicken, da diese nie ganz gerade verläuft und daher sich auf mehrere hinter einander folgende Schnitte vertheilt. So ist denn auch die Figur 2 auf Tafel XVI aus mehreren Präparaten combinirt.

Am unteren — dem Mundpol zugewandten — Ende des Schnitts löst sich von der Zellenmasse des Mittelstreifens ein Strang von Zellen ab, der nach aussen von den fächerartig ausgebreiteten Muskelfasern des Tentakelstamms liegt, aber noch von den dichten Haufen der in Entwicklung begriffenen Klebzellen umhüllt wird. An Carminosmiumpräparaten intensiv roth gefärbt, lässt er sich leicht unterscheiden von seiner durch Osmiumsäure gebräunten Umgebung; seine Zellen sind klein und zu einer äusserst kernreichen

Masse verschmolzen. Auf seiner peripheren Seite trägt der Strang kleine Höcker, die nach dem oberen Schnittende zu sich mehr und mehr vergrössern und besonders an Länge zunehmen. Dies sind die ersten Anlagen für die Axen der Seitenfäden; eine Strecke weiter lösen sie sich von dem Zellenstrang, von dem sie hervorgeknospt sind und der bald darauf aufhört, ab und sind nun selbstständige Gebilde, welche in das von den Seitenfeldern gelieferte Zellenmaterial eingebettet sind. Sie wachsen in die Breite und noch mehr in die Länge, umgeben sich mit den Zellen der Seitenfelder und gliedern sich endlich als Senkfäden von der Masse der Tentakelwurzel ab.

Zu denselben Resultaten führt eine Serie von Querschnitten. Die Schnitte, welche dem unteren Ende entnommen wurden (Taf. XVI Fig. 8), zeigen wieder die zwei Lagen von Cylinderzellen, welche den kielförmigen Vorsprung des Mittelstreifens ausmachen. Die Ränder derselben, welche sonst von den beiden Keimpolstern der Tentakelmuskulatur eingenommen werden, sind unter einander verbunden durch eine quere Brücke eines kernreichen Gewebes, welches auf späteren Schnitten der Serie selbständig wird, indem sein Zusammenhang mit dem Mittelstreifen zuerst sich lockert (Taf. XVI Fig. 9 q) und dann vollkommen unterbrochen wird (Taf. XVI Fig. 10). So ist das Material für die Axen der Seitenfäden gesondert und bildet sich, je mehr wir uns dem obern Ende nähern, zu seiner definitiven Gestalt aus (Taf. XVI Fig. 11).

Hand in Hand mit dieser morphologischen Sonderung geht auch eine histologische Umwandlung vor sich. Anfänglich sind die Anlagen nur gleichförmige Anhäufungen kleiner Zellen; dann differenzieren sie sich in drei Theile, eine Axe und zwei umhüllende schalenförmige Stücke, welche an Macerationspräparaten isolirt die Axe ganz umhüllen wie die Cotyledonen das knospende Pflänzchen. Die Zellen in allen drei Stücken sind wesentlich modificirt und bilden eine wachsig oder verglast aussehende Masse, in welcher noch die Kerne als Ueberreste der Zellen erkennbar sind (Taf. XVI Fig. 12). Auf weiter vorgerückten Entwicklungsstadien gelingt der Nachweis von Kernen nur noch in der Axe, dagegen nicht in den umhüllenden beiden Theilen, welche durchaus homogen sind und das Licht stark brechen (Taf. XVII Fig. 2 u. 9). War ein Schnitt gerade senkrecht zur Längsrichtung einer Senkfadenanlage gefallen, so erhält man einen vielkernigen Axenstrang, umgeben von einem Ring, der an zwei opponirten Stellen verdickt ist. Die zwei Ver-

dickungen (Taf. XVII Fig. 9) liefern die beiden Muskelbänder, die vielkernige Axe dagegen den centralen Faserstrang der fertigen Senkfäden. — Ihrer ganzen Entwicklungsweise nach besitzen daher die axialen Theile der Senkfäden mit der muskulösen Axe des Tentakelstamms eine gemeinsame im Mittelstreifen der Tentakelwurzel gegebene Anlage; da sie sich aber von derselben frühzeitig loslösen, so sind sie eine Zeit lang isolirt und treten erst secundär wieder mit dem Tentakelstamm in Verbindung.

So sehen wir, wie der complicirte Bau des Tentakels durch den complicirteren Bau der Tentakelwurzel noch bei weitem übertroffen wird. Von besonderem Interesse hierbei ist, dass für alle Theile des Tentakelapparates besondere Knospungszonen vorhanden sind; die epithelialen und die axialen Theile finden ihren Ursprung in räumlich getrennten Abschnitten der Tentakelwurzel, erstere in den Seitenfeldern, letztere in dem Mittelstreifen, und unter den axialen Theilen wiederum stammen die den Seitenfäden angehörigen aus anderen Abschnitten des Mittelstreifens, als die dem Tentakelstamm zukommenden. Alle Knospungszonen stimmen aber in dem Punkte überein, dass sie besondere Parteen des die Tentakelhöhle auskleidenden Ektoderms sind.

Die Tentakeln von *Euplocamis Stationis* und *Cydidippe hormiphora* zeigen im Allgemeinen denselben Bau, wie ich ihn hier von den Tentakeln der *Callianira bialata* geschildert habe, dagegen ergeben sich in der Beschaffenheit der Einzeltheile und zwar ganz besonders der Seitenfäden Verschiedenheiten, über welche ich im Folgenden einen kurzen Ueberblick geben werde.

*Euplocamis Stationis* besitzt einen Tentakelstamm, welcher in Folge der grossen Anzahl und der bedeutenden Stärke seiner Muskelfasern viel dicker ist, als bei *Callianira bialata*. Zum Unterschied von anderen Ctenophoren besteht sein Epithel aus gewöhnlichen Deckzellen, welche in einer dünnen Oberflächenschicht ausgebreitet sind und von den glatten Muskelfasern des Stammes durch einen schmalen wahrscheinlich von Gallerte ausgefüllten Zwischenraum getrennt werden (Taf. XVII Fig. 23). Dazwischen zerstreut liegen Sinneszellen, welche an zwei Charakteren erkennbar sind, 1. dass sie eine Anzahl (3—6) kürzerer und längerer Tastborsten tragen und 2. dass ihr Körper centralwärts sich zuspitzt und durch die Gallerte hindurch dringend sich mit seiner Spitze in die Muskelfaserschicht einsenkt, wo er sich wahrscheinlich in eine Nervenfasern verlängert. Kerne sind in grosser Menge auf Querschnitten durch den Tentakelstamm vorhanden; der Axen-

strang ist der Dicke des Tentakels entsprechend ebenfalls sehr stark entwickelt.

Die Seitenfäden sind äusserst contractil; wenn sie gereizt werden, rollen sie sich spiralig auf und schnurren zu tannenzapfenförmigen Körpern zusammen, weil jede Spiraltour dicht an die vorhergehende anschliesst. Die spiralige Aufrollung wird wohl in erster Linie durch die asymmetrische Vertheilung der Gewebsbestandtheile herbeigeführt, von welcher man sich am besten auf einem Querschnitt überzeugt.

Der Durchschnitt eines Seitenfadens (Taf. XVII Fig. 6) ergibt im Allgemeinen eine keilförmige Figur mit abgerundeten Kanten. Da das Epithel an allen Stellen nahezu gleich dick ist, so wird die Keilform vorwiegend durch den Axentheil des Fadens bedingt, an welchem wir 4 verschiedene Bestandtheile mit Sicherheit nachweisen können: 1. die Gallerte; 2. das elastische Band; 3. die quergestreiften Muskelfasern; 4. die glatten Muskelfasern. Hierzu kommen vielleicht noch Nervenfasern.

Die Gallerte ist structur- und zellenlos, färbt sich in Carmin schwach roth und hat nur die Bedeutung eines Substrates für die in ihr eingebetteten Elemente. Die elastische Membran (i) ist ebenfalls zellenlos und auf dem Querschnitt deutlich doppelt contourirt; sie ist in der Längsrichtung in sehr regelmässiger Weise gefaltet, so dass ein Längsschnitt oder die Seitenansicht eine Wellenlinie ergibt. Bei der Seitenansicht fällt ferner auf, dass einem jeden Rand der elastischen Membran parallel eine Doppelreihe kleiner würfelförmiger Körperchen zieht (Taf. XVII Fig. 14), über deren Bedeutung ich nichts Näheres mittheilen kann, welche aber sowohl im frischen Zustand als nach der Behandlung mit Reagentien deutlich sichtbar sind. Die elastische Membran ist ganz in die Gallerte eingebettet und dabei in der Weise gestellt, dass die Gallerte durch sie in einen kleineren und einen grösseren Abschnitt zerlegt wird, von welchen der erstere der breiten Seite des Keils entspricht, der letztere dem zugeschärften Ende.

Im ersteren Theil verlaufen die quer gestreiften Muskeln als zwei seitlich unmittelbar an einander schliessende Stränge, von welchen ein jeder aus etwa 30 feinen Muskelblättern besteht (Taf. XVII Fig. 6). Die Muskelblätter sind mit ihren Breitseiten dicht aufeinander gefügt und liegen parallel zum elastischen Bande; sie lassen sich nicht in Fibrillen zerfasern, zeigen dagegen von der Seite betrachtet (Taf. XVII Fig. 14) eine sehr deutliche Querstreifung, bedingt durch die regelmässige Aufeinanderfolge heller

und dunkler Querbänder. Weitere Querlinien, wie sie bei den quergestreiften Muskeln höherer Thiere vorkommen, waren weder in der helleren noch in der dunkleren Substanz vorhanden. Auch habe ich keine Muskelkörperchen beobachtet.

Die homogenen oder glatten Muskelfasern finden sich auf der entgegengesetzten Seite wie die quergestreiften, auf dem Querschnitt im spitzen Ende des Keils, und sind zwei schmale, aber dicke, ein wenig geschlängelte Bänder. Neben ihnen gewahrt man einen Strang, den ich für einen Nervenstrang halte, da er bei der Betrachtung von der Fläche feinstreifig aussieht, als wäre er aus zarten Fädchen zusammengesetzt. Auf dem Querschnitt sieht man ihn als eine körnige Masse, welche sich undeutlich gegen das Epithel absetzt; bei Isolationen habe ich jedoch keine Fäserchen nachweisen können.

Im Epithel endlich treffen wir die beiden schon oben beschriebenen Zellenformen an, 1. Sinneszellen mit einem reichlichen Besatz langer starrer Borsten und 2. Klebzellen. Die bei *Euplocamis* besonders schön entwickelten Klebzellen (Taf. XV Fig. 9) scheinen von oben betrachtet ganz von rundlichen dicht gedrängten Körnchen gebildet zu werden; indessen wird dieses Bild durch kleine Stäbchen erzeugt, welche von der Peripherie nach dem Mittelpunkt der Zelle convergiren, wie dies am besten auf Querschnitten, welche zufällig mitten durch einen Zellenkörper gegangen sind, nachgewiesen werden kann. Hier treffen sie zuweilen auf ein kleines Korn, welches gleichsam der Ausstrahlungspunkt der radialen Structur ist. Unter dem centralen Korn beginnt der bei *Euplocamis* besonders lange und dicke, in viele Spiralwindungen gelegte Muskelfaden; er hängt an seinem basalen Ende mit einem Fäserchen zusammen, das am unversehrten Präparate zu einem Knäuel aufgerollt ist, beim Zerzupfen aber in die Länge gezogen werden kann. In einigen Fällen liess sich der Faden noch weiter über die Basis des Spiralmuskels hinaus bis an den Zellenkörper verfolgen; er steigt dabei geraden Wegs in der Axe der Spirale auf.

Von den Bestandtheilen der Seitenfäden lässt sich kein einziger mit Sicherheit in das Innere des Tentakelstammes verfolgen. Das elastische Band und die Schicht der quer gestreiften Muskelblätter dringen zwar beide etwas in die Tentakeloberfläche ein, hören dann aber mit einer scharfen Linie wie abgeschnitten auf (Taf. XVII, Fig. 22). Die Muskelfasern breiten sich dabei ringsum fast über den ganzen Seitenfaden aus, sie verlieren die Querstrei-

fung, zeigen aber dafür Kerne eingelagert. Eine grössere Anzahl von Kernen, 2—4, finden sich namentlich dicht an einander gedrängt in dem äussersten etwas verbreiterten Anfangstheil einer jeden Faser, so dass hier eine Wachstumszone in ähnlicher Weise gegeben ist, wie für den Tentakelstamm in der Tentakelwurzel. Wie sich zum Tentakelstamm die homogenen Muskelbänder und der wahrscheinlich nervöse Faserstrang verhalten, habe ich nicht nachweisen können.

Junge Seitenfäden, welche noch nicht in Function getreten sind, sind nicht allein spiralig aufgerollt, sondern sind auch von einer gemeinsamen homogenen Hülle überzogen, welche die einzelnen Windungen fest gegen einander presst. Ferner sind die Windungen durch reichliche Epithelmassen zu einem soliden Körper unter einander verklebt. In der Axe desselben verläuft ein nur auf Schnitten (Taf. XVII, Fig. 7) nachweisbarer Faserstrang, von welchem an die einzelnen Windungen Fädchen ausstrahlen; es ist dies wohl der Nervenstrang. Die Muskelblätter lassen um diese Zeit noch die Querstreifung vermissen.

Bei den *Cydippen* (*C. hormiphora*) sind es abermals nur die Seitenfäden, welche von den bei *Callianira bialata* beschriebenen Verhältnissen erheblicher abweichen; sie sind kurz und von ansehnlicher Breite, so dass sie wie kleine vom Tentakelstamm herabhängende Säckchen aussehen; sie sind von zweierlei Art, indem man unter ihnen grössere und kleinere unterscheiden kann, von welchen die letzteren die ersteren wohl um das Vierfache an Länge und Breite übertreffen.

Die grösseren Seitenfäden haben die Gestalt einer stark verlängerten Rübe und sitzen mit dem breiteren Ende auf dem Tentakelstamme fest; sie tragen ihrerseits wieder seitliche kleinere Ausläufer ganz von der Art, wie sie auch direct vom Tentakelstamm entspringen können, in mehreren Wirteln gestellt, aber in ihrer Verbreitung auf das basale Drittel beschränkt.

Ein Querschnitt durch einen grösseren Seitenfaden ergibt eine symmetrische Figur, welche im Allgemeinen etwa kreisförmig, auf einer Seite aber etwas eingedrückt ist (Taf. XVII, Fig. 12), so dass man an jedem Faden eine concave und eine convexe Seite unterscheiden kann. Diese Form ist bedingt durch die Beschaffenheit des Axentheils. Während derselbe bei *Callianira* kreisförmig ist, ist er hier zu einem dünnen Bande abgeplattet, welches in querer Richtung stark über eine Seite gekrümmt ist und somit eine Rinne erzeugt. Der Convexität der Rinne entspricht die convexe Seite,

der Concavität die concave Seite der Oberfläche des gesammten Seitenfadens, die Aushöhlung der Oberfläche ist jedoch lange nicht so ausgesprochen wie die Concavität des axialen Bandes, weil hier das dazwischen gelegene Gewebe stärker entwickelt ist als an anderen Orten.

Das axiale Band ist an seinen beiden Rändern am dicksten; während es sonst auf Schnitten kaum doppelt contourirt ist, lässt es hier zwei Lamellen unterscheiden, welche aus einander weichen und zwischen sich feine Fasern fassen. Die Fasern (Taf. XVII, Fig. 21) erscheinen auf dem Querschnitt als kleine Körner, bei der Flächenansicht bilden sie eine zarte longitudinale Streifung; Kerne sind in ihnen nur selten vorhanden, wo sie aber vorkommen, liegen dann immer mehrere in einer Längsreihe dicht bei einander (Taf. XVII, Fig. 19). Ähnliche Faserzüge finden sich ausserdem noch an zwei Stellen des axialen Bandes, wo die Seitenwände der Rinne in den Rinnengrund umbiegen, und bedingen hier Verdickungen, welche aber wie die Faserzüge selbst nicht sehr ansehnlich sind.

Die Axe und das Oberflächenepithel sind von einander durch eine aus Gallerte bestehende Zwischenschicht getrennt, welche bei *Callianira* und *Euplocamis* ebenfalls zwischen der Axe und dem Epithel, wenn auch in einer weniger auffallenden Weise vorkommt, bei *Cydidippe hormiphora* aber zu ganz besonderer Mächtigkeit ausgebildet ist, so dass durch sie auch die Beschaffenheit der Epithelzellen etwas modificirt wird. Die Tastzellen besitzen sehr lange centrale Fortsätze, welche die Gallerte durchsetzen und auf dem Axenband mit einer kleinen Verbreiterung enden; ihr Zellkörper selbst ist auf seiner Oberfläche mit mehreren Tastborsten versehen. Die Klebzellen haben einen kräftigen Muskelfaden, der im Ganzen 4—5 Spiraltouren beschreibt, von denen die zwei obersten im Protoplasma der Zelle, die folgenden in der Gallerte eingeschlossen sind. Da der Muskelfaden nun nicht lang genug ist, um die ganze Dicke der Gallertschicht zu durchsetzen und das axiale Band zu erreichen, so wird er in derselben Weise, wie wir es schon bei *Cydidippe* gesehen haben, fortgeführt durch ein feines Fädchen, welches in welligen Biegungen bis an das Band vordringt und hier wie die centralen Fortsätze der Tastzellen ein wenig verbreitert endet. Muskelfaden und Fäserchen sind etwas durchaus Verschiedenes, wie schon daraus hervorgeht, dass beide sich scharf von einander absetzen. Ferner verläuft das Fäserchen von dem Punkt an, wo es mit dem Muskelfaden sich be-

rührt, weiter bis zum Zellenkörper und bildet so eine Axe, um welche der Muskelfaden in Spiraltouren aufgewunden ist. Auch sonst wiederholen sich im Bau des Zellenkörpers die bei *Euplocamis Stationis* beobachteten Verhältnisse.

In der subepithelialen Gallerte finden sich endlich noch Zellen vor, welche bei keiner anderen Ctenophore vorkommen und vornehmlich die beiden Seiten des axialen Bandes mit einem dichten Netz überziehen (Taf. XVII, Fig. 5); ihre von gelben Pigmentkörnchen gewöhnlich dicht erfüllten Körper hängen durch zahlreiche bald breite lappige, bald feine fadenförmige Fortsätze unter einander so innig zusammen, dass es nicht möglich ist, auch nur ungefähr zu bestimmen, wie weit etwa der Körper einer Zelle sich ausdehnt. Stellenweise verbreiten sich die Protoplasmanetze auch weiter in der Gallerte nach dem Epithel zu, ganz besonders in der den Rinnengrund ausfüllenden Gallerte (Taf. XVII, Fig. 12), wo dicke Protoplasmanetze mit engen Maschen angetroffen werden.

Ob die centralen Ausläufer der Kleb- und Sinneszellen mit den geschilderten Netzen zusammen hängen, habe ich nicht mit Sicherheit entscheiden können, weil auf Querschnitten die einzelnen Elemente zu wirr nach allen Richtungen sich kreuzen; sollte ein solcher von mir nicht beobachteter Uebergang vorkommen, so würde man ihn wohl auf der Oberfläche des Axenbandes zu erwarten haben, da hier die Endfäden der Epithelzellen gewöhnlich aufhören und dabei mit den Netzen in Berührung kommen.

Der Bau der kleineren Seitenfäden, welche entweder von einem grösseren Seitenfaden oder direct vom Tentakelstamm entspringen, ist im Wesentlichen derselbe wie ich ihn hier geschildert habe. Nur ist die Figur, welche der Querschnitt des Seitenfadens ergibt, eine andere (Taf. XVII, Fig. 11), da das Axenband schmäler und dicker und nicht in Form einer Rinne umgebogen ist; in manchen Fällen ist die Axe überhaupt nicht bandförmig, sondern wie bei anderen Ctenophoren oval oder kreisrund; dann tritt die von der subepithelialen Gallerte wohl zu unterscheidende Grundsubstanz der Axe mehr in den Vordergrund und in ihr eine vierzipflige Figur, welche durch dunkle Körnchen, die Querschnitte feinsten Fädchen, bedingt ist. Dieses Bild der Axe eines Seitenfadens stimmt mit dem von der *Callianira bialata* gegebenen Bild (Taf. XVII, Fig. 8) im Allgemeinen überein, unterscheidet sich aber durch die Abwesenheit der zwei Muskelstränge.

Was nun die Deutung der in den Seitenfäden von *Cydidippe* vorkommenden histologischen Elemente anlangt, so ist das central

verlaufende Band offenbar nur die feste Stütze des Organs; die im Band eingeschlossenen Fäserchen sind zum Theil jedenfalls muskulös, da sie die einzigen Elemente sind, auf welche man die lebhaften wurmförmigen Bewegungen der Seitenfäden zurückführen kann. Ob dazwischen auch Nerven vorkommen, lasse ich dahin gestellt. Das Protoplasmanetz dagegen gehört wahrscheinlich zur Gallerte, da die Beschaffenheit der Zellensubstanz, die lappigen Formen der Zellen und die Unregelmässigkeit in den Anastomosen wenig zu nervösen Elementen passen.

Auf die Tentakelwurzeln der beiden besprochenen Arten (*Euplocamis* und *Cyditpe*) brauche ich nicht weiter einzugehen, da Querschnitte, welche ich angefertigt habe, im Wesentlichen die uns schon von *Callianira* bekannten Bilder lieferten. In wie weit sich der Entwicklungsmodus der Seitenfäden abweichend gestaltet, habe ich nicht untersucht.

#### b. Der Tentakelapparat von *Cestus Veneris*.

Bei einer Anzahl von Ctenophoren sind lange mit Seitenfäden besetzte und aus der Tentakelhöhle frei hervortretende Fangfäden nur auf frühen Stadien der Entwicklung vorhanden, später erfahren sie eine Rückbildung, um durch die sogenannten Nebententakeln ersetzt zu werden, welche im Ganzen in Vierzahl, ein Paar auf jeder Seite, auftreten. Diese Nebententakeln sind Reihen von Seitenfäden, welche durch einen gemeinsamen Strang, dem ich zunächst den nichts über seine morphologische Bedeutung im Voraus entscheidenden Namen „Verbindungsstrang“ beilege, unter einander vereinigt und mit Hilfe desselben an dem Körper der Ctenophore selbst befestigt sind. Am meisten ausgeprägt ist die hier kurz charakterisirte Modification des Tentakelapparats bei den Cestiden, von welchen ich nur *Cestus Veneris* untersucht habe.

Da der Körper des *Cestus Veneris* in der Richtung der transversalen Axe abgeplattet ist, so liegen die Tentakelsäcke auf den Breitseiten des Körpers und münden hier dicht neben und etwas oberhalb der Mundöffnung aus. Die Mündung eines jeden Tentakelsacks erweitert sich trichterförmig und setzt sich rechts und links in eine Rinne fort, welche parallel dem unteren Rand des bandförmigen Körpers, wenige Millimeter nach oben von demselben hinzieht. Da nun der Mund sich ebenfalls in eine Rinne verlängert, welche ungleich tiefer und breiter ist und die untere Seite des Bandes einnimmt, so erhält man auf einem Querschnitt durch den unteren Körperrand eines *Cestus* — die Figur 18 auf

Tafel XVII stellt nur die Hälfte eines solchen dar — 3 Rinnen, die mediane tiefe unpaare Mundrinne und beiderseits von derselben aber etwas höher gelegen die kleineren paarigen Tentakelrinnen; letztere sind dadurch erzeugt, dass sich von der Oberfläche der Seitenwand des Körpers eine Gallertfalte nach abwärts erhebt. Aus ihnen hängen, wenn das Thier sich in völliger Ruhe befindet, wie Fransen am Saume eines Kleides, zahllose Seitenfäden herab, welche bei der geringsten Beunruhigung verkürzt und in die Rinnen zurückgezogen werden.

An der Innenfläche der erwähnten Gallertfalte nahe dem Rinnengrund ist das ektodermale Epithel zu einem in der Richtung der Rinne verlaufenden Wulst verdickt, in welchem der mit Seitenfäden besetzte Verbindungsstrang eines jeden Nebententakels eingebettet ist. Schneidet man die Falte ab und breitet sie glatt aus, so fällt der Epithelwulst an gefärbten Präparaten in der sonst dünnen und unscheinbaren Epithellage als ein breiter rother Streifen protoplasmareicher mit grossen Kernen ausgestatteter Zellen auf (Taf. XV, Fig. 12). In dem an den Rinnengrund angrenzenden Theil des Streifens liegt der Verbindungsstrang (tv) als ein Zug von feinen in Osmiumsäure sich schwärzenden Fasern, welche, wie Querschnitte lehren, von den Epithelzellen überdeckt werden (Taf. XVII, Fig. 20). Kerne in grosser Zahl drängen sich entweder einzeln oder zu mehreren in rundlichen und ovalen Nestern vereint zwischen die Fasern ein.

Die von dem Verbindungsstrang aus entspringenden Seitenfäden sind äusserst dünn und zu einer histologischen Untersuchung wenig geeignet, da sie sich weder gut zerpupfen noch querschneiden lassen. Die Kleb- und Tastzellen, welche den epithelialen Ueberzug zusammensetzen, sind klein, im Uebrigen aber wie bei den anderen Ctenophoren gebaut. Die Axe gleicht in ihrer Beschaffenheit dem schon beschriebenen Verbindungsstrang und ist ein Faden, welcher aus feinsten gewellten Fäserchen und spärlichen Kernen besteht. Einzelne Fäserchen setzen sich in der That auch continuirlich in den Verbindungsstrang fort, nachdem sie eine kleinzellige epitheliale Verdickung an der Basis des Seitenfadens durchbohrt haben (Taf. XV, Fig. 12 und Taf. XXI, Fig. 1).

Von der dem Rinnengrund abgewandten und dem freien Rand der Gallertfalte benachbarten Partie des rothgefärbten Epithelstreifens erheben sich endlich noch eigenthümliche, hakenartig gekrümmte Fortsätze, die „Tentakelhaken“ (Taf. XV, Fig. 12

u. Taf. XXI, Fig. 1 th; Taf. XVII, Fig. 13). Dieselben sind von sehr verschiedener Länge, an ihrer Basis am breitesten, nach ihrer Spitze zu ein wenig verjüngt und bestehen aus feinen Fasern, welche im Allgemeinen längsgerichtet sind, im Uebrigen aber wirt durch einander verlaufen und ab und zu sich sogar einzeln ablösen, um frei über die Oberfläche des Hakens hervorzutreten. Jeder Tentakelhaken ruht mit seiner Basis gleichzeitig auf mehreren (3—4) Epithelzellen, deren Kerne zum Theil zwischen die Fasern vorgeschoben sind, und kann daher wohl nur als eine cuticulare Bildung eigener Art aufgefasst werden. Ob er zu activen Bewegungen befähigt ist, habe ich leider verabsäumt durch Beobachtung am frischen Object zu entscheiden.

Zahllose derartige Tentakelhaken sind in einer einzigen Reihe in ganzer Länge der Tentakelrinne neben einander gestellt; sie ragen nur wenig über die Oberfläche des Epithels hervor, biegen sich allmählich um und legen sich quer über den Epithelstreifen herüber, bis sie etwas jenseits vom faserigen Verbindungsstrang enden. Ueber die Lagerung, welche sie zu letzterem bei der natürlichen Stellung des Venusgürtels einnehmen, geben die Figuren 18 u. 20 auf Tafel XVII Aufschluss, welche nach einem Querschnitt entworfen sind. Denselben zu Folge beginnen die Tentakelhaken nach abwärts vom Verbindungsstrang und krümmen sich von unten um ihn herum, so dass sie für ihn recht gut, wie ihr Entdecker Chun annimmt, einen Aufhängeapparat bilden könnten.

In keinem Falle ist es mir geglückt, den hier in seinen einzelnen Theilen beschriebenen Tentakelapparat bis an die Tentakelwurzel heran zu verfolgen; stets hörte er auf, sowie er in das trichterförmig erweiterte Ende der Tentakelhöhle eingetreten war, indem sein Epithelwulst sich allmählich verlor und der dem Ganzen zu Grunde liegende Verbindungsstrang immer unscheinbarer wurde, bis er als ein feines Fädchen im Epithel endete. Auch die Einrichtung der Tentakelhaken fand hiermit ihren Abschluss (Taf. XXI, Fig. 1 u. 2).

Die zuletzt erwähnte Beobachtung genügt schon allein um den Nachweis zu führen, dass im Nebententakel kein Element enthalten ist, welches sich morphologisch dem Tentakelstamm der übrigen Ctenophoren vergleichen lässt. Denn dieser bleibt stets im Zusammenhang mit der Tentakelwurzel, weil ihm nur dadurch ein Wachsthum in die Länge ermöglicht ist; auch setzen sich die Fasern des Tentakelstammes nicht in die Faserung der Seitenfä-

den fort, wie es beim Verbindungsstrang von *Cestus* der Fall ist. Der ganze Nebententakel besteht vielmehr allein aus den Seitenfäden, denjenigen Theilen, welche sich bei allen untersuchten Ctenophoren schon sehr frühzeitig vom Keimgewebe der Tentakelwurzel loslösen und mit ihm auch im entwickelten Thiere keine directe Verbindung unterhalten. Da ein Tentakelstamm fehlt, an welchen sie sich anschließen können, so sind die Seitenfäden unter sich in Vereinigung getreten, indem einzelne ihrer muskulösen Fäden sich zur Bildung des Verbindungsstrangs verlängert und an einander gelegt haben; eine weitere Stütze für den ganzen Apparat wurde durch seine Befestigung an dem Körper gewonnen; da es aber durch dieselbe dem Thier unmöglich gemacht wird, seine Fangfäden in die Tentakelhöhle zurückzuziehen, so ist ein besonderer Schutzapparat in der Gallertfalte zur Entwicklung gekommen, welche mit der Körperwand gemeinsam die zur Aufnahme der Seitenfäden dienende Tentakelrinne erzeugt.

Der abweichende Bau des Tentakelapparats machte eine nähere Untersuchung der Tentakelwurzel nöthig; denn obwohl dieselbe mit den Nebententakeln nicht zusammenhängt, so ist sie gleichwohl ein zellenreiches, ohne Zweifel noch weiter functionirendes Organ.

Auf Querschnitten erhält man Bilder, wie sie Querschnitte durch das untere Ende der Tentakelwurzel von *Callianira* (Taf. XVI, Fig. 8 u. 9) liefern; es sind somit die Seitenfelder und der Mittelstreifen deutlich zu unterscheiden, letzterer ist aber sehr wenig entwickelt. Einen Tentakelstamm habe ich nicht entdecken können, auch nicht mit Hülfe von Macerationspräparaten, so dass er entweder ganz fehlt oder doch sehr rudimentär ist. Dagegen sind die charakteristischen Anlagen der Seitenfäden ohne grosse Mühe, besonders schön an Macerationspräparaten zu erkennen; sie sind offenbar das einzige Bildungsproduct des Mittelstreifens, während die Seitenfelder auch hier wieder die Klebzellen liefern.

Die Anlagen der Seitenfäden fand ich nicht bei allen Cestiden in gleicher Weise vor; bei einem Exemplar wurde aus dem Haufen der Klebzellen ein langer continuirlicher Strang dicht an einander gefügter Zellen isolirt, an welchem die Anlagen in ausserordentlich grosser Zahl und in mehreren Reihen neben einander ansassen; an einem Ende, welches nach Analogie mit *Callianira* wohl als das untere zu betrachten ist, sass die jüngsten Anlagen, nichts als kleine warzenartige Vorsprünge, die nach dem anderen Ende des Stranges zu (wahrscheinlich dem oberen) an

Grösse zunehmen, bis sie endlich zu ansehnlichen fingerförmigen Fortsätzen wurden. Der gesammte Strang mit seinen Anhängen bestand aus demselben gleichförmigen Gewebe, das schon bei *Callianira* beschrieben worden ist, kleinen fast nur von dem Kern gebildeten Zellen, die gegen einander nicht abgegrenzt waren und wie eine einzige continuirliche Masse aussahen.

Weitere Entwicklungszustände habe ich bei dem betreffenden Exemplare vermisst, dagegen bei zwei anderen angetroffen, wo umgekehrt die jüngeren Stadien fehlten. Die Axen der Seitenfäden waren hier zum grossen Theil schon langgestreckt und feingefasert, wie wir sie aus den Tentakelrinnen kennen; andere waren kürzer, wenn auch immer noch fadenartig gestreckt und diese besaßen noch eine gleichförmige von zahlreichen Kernen durchsetzte Grundsubstanz (Taf. XXI, Fig. 7). Alle diese Anlagen, mochten sie auf der einen oder der anderen Stufe der Ausbildung sich befinden, hingen an der Basis unter einander zusammen, indem sie sich hier in zwei Fortsätze theilten, welche sich an die Fortsätze benachbarter Anlagen anfügten. Eine innige Verbindung der einzelnen Senkfäden, welche bei den anderen Ctenophoren fehlt, in der Tentakelrinne der Cestiden aber vorhanden ist, bildet sich dem Gesagten zufolge schon innerhalb der Tentakelwurzel aus.

Endlich habe ich noch zwei in Osmium-Essigsäure macerirte Cestiden untersucht, bei welchen weder vom Tentakelstamm noch von den Senkfäden die Anlagen nachgewiesen werden konnten, obwohl der Mittelstreifen und die beiden Seitenfelder vorhanden waren.

Wenn die angeführten Beobachtungen auch nicht ausreichen, um ein bestimmtes Urtheil zu fällen, so machen sie es doch wahrscheinlich, dass bei den Cestiden eine periodische Erneuerung des Tentakelapparats stattfindet, nicht eine continuirliche wie bei den übrigen Ctenophoren. Dies wird uns schon dadurch nahe gelegt, dass die Senkfäden einer Tentakelrinne wohl unter einander, aber nicht mit der Tentakelwurzel zusammenhängen, was der Fall sein müsste, wenn die Anlagen neuer Senkfäden in demselben Maasse nachgeschoben würden, als die alten sich verbrauchten. Der Befund, dass in einzelnen Fällen in der Tentakelwurzel zahlreiche Anlagen vorhanden sind, in anderen Fällen dagegen fehlen, würde dann so zu deuten sein, dass dort Thiere vor der Neubildung des Tentakelapparats, hier Thiere nach derselben zur Untersuchung gelangt sind.

Literatur. Die Fangfäden wurden lange Zeit über von

allen Forschern, von Eschscholtz (17), Mertens (31), Gegenbaur (21) Forbes (19), -nach Analogie mit den Tentakeln der Medusen als hohle Gebilde gedeutet. Eschscholtz lässt sie an ihrer Basis mit einer Ampulle beginnen, ohne sich weiter über die Beziehungen dieser Ampullen zu den herantretenden Gastrovascularcanälen zu äussern. Mertens stellt eine Communication beider Hohlraumssysteme in Abrede, weil er die Fangfäden vom Magen aus vergebens zu injiciren versucht hatte, nimmt dagegen Oeffnungen an den Tentakelenden an. Nur Gegenbaur beschreibt mit Bestimmtheit eine Verbindung der Tentakelcanäle und des Gastrovascularsystems; bei *Cydidippe hormiphora* lasse sich verfolgen, dass der Canal des Fangfadens sich von dem Gastrovascularsystem aus fülle und dadurch eine Verlängerung des ganzen Fadens veranlasse.

Indessen hatte schon vor Gegenbaur Will (35 p. 49) mit Recht hervorgehoben, dass die Fangfäden überhaupt keinen Canal besitzen, sondern vollkommen solid seien. Diese Ansicht wurde von Agassiz (4 p. 205) bestätigt. Obwohl derselbe früher selbst angenommen hatte (3.), dass ein Gefäss wenigstens eine Strecke weit in die Tentakelbasis eindringe, so berichtigte er doch später diese Darstellung und vertrat dafür die Ansicht, dass die Tentakelgefässe an der Tentakelwurzel blind endigen. Dagegen hält er die Muskelmassen des Tentakelstamms und der Seitenfäden für Verlängerungen der Epithelschicht, welche die Wand der Tentakelgefässe auskleidet, und unterscheidet somit, wenn wir uns unserer modernen Ausdrucksweise bedienen, am Fangfaden einen ektodermalen Theil (das Epithel) und einen entodermalen Theil (die Axe). Diese Unterscheidung ist eine durchaus verfehlte, da am Aufbau des Tentakels sich ausschliesslich das Ektoderm betheiliget. Ich kann mich hierüber umso mehr mit Bestimmtheit äussern, als ich Schnittserien durch 3 Tentakelwurzeln von *Callianira* gelegt und dabei stets gefunden habe, dass das Epithel der Tentakelgefässe an allen Orten durch eine dünne Gallertschicht von der Tentakelwurzel getrennt wird.

Die Frage, ob die Tentakeln der Ctenophoren hohl oder solid sind, ist auch in der Neuzeit noch nicht entschieden, sondern von den einzelnen Forschern in verschiedenem Sinne beantwortet worden. Den Angaben von Will und Agassiz haben sich Wagner (34. p. 124), Claus (10 b. p. 386) und Kowalevski (28.) angeschlossen, indem sie die Tentakeln geradezu „fadenförmige Bündel von Muskelprimitivbündeln“ nennen und an ihnen nur „eine

äußere Zellenlage und eine sehr starke Längsmuskelschicht“ unterscheiden. Auf der anderen Seite wiederum spricht Fol (18 p. 5) bei *Eurhamphaea*, *Cestus* und *Vexillum* von einem axialen Tentakelcanal, welcher „von einem mehrschichtigen Epithel sehr kleiner, runder Zellen“ ausgekleidet werde und mit den Tentakelgefäßen zusammenhänge. So hat sich denn auch Claus (11) veranlasst gesehen, in der neuesten Auflage seiner Zoologie das Verhältniss in der Weise darzustellen, dass „die Tentakelgefäße der Ctenophoren ähnlich wie die Tentakelgefäße der Scheibenquallen mit dem Hohlraum des Senkfadens in Communication stehen.“

Wie unzulänglich bisher die Kenntnisse vom Bau der Fangfäden der Ctenophoren waren, geht noch mehr hervor, wenn wir die über die histologische Structur gemachten Angaben in Betracht ziehen. Die meisten Forscher beschränken sich auf die Bemerkung, dass longitudinale Muskeln vorhanden sind, manche wie z. B. Eschscholtz beschreiben ausserdem auch irriger Weise circuläre. Dadurch dass Bündel der longitudinalen Muskelfasern sich abzweigen, sollen die Seitenfäden entstehen. Ich finde diese Ansicht namentlich von Wagener (34 p. 124) und Agassiz ausgesprochen. Letzterer (4 p. 236) sagt ausdrücklich, „dass die Zellen des Tentakelstamms — unter Zellen versteht hier der Verfasser die Muskelfasern — am Ursprung der Seitenfäden nahezu rechtwinklig umbiegen und sich in diese ohne Unterbrechung fortsetzen.“ Agassiz hat ausserdem auch den Axenstrang der Seitenfäden gesehen, wenn auch in unvollkommener Weise; er nennt ihn „einen dünnen Faden von einer durchsichtigen Substanz, welche den Eindruck eines Canales hervorrufe, ohne dass jedoch ein deutlicher Hohlraum erkennbar gewesen wäre.“ Die Muskelfasern deutet der amerikanische Forscher als langgestreckte Zellen, während Wagener sie den Muskelfasern höherer Thiere vergleicht und ihnen einen fibrillären Bau zuschreibt.

Der neueste Forscher auf dem Gebiet der Ctenophorenliteratur, Chun, hat bisher nur die Seitenfäden von *Euplocamis Stationis* und *Cydippe horniphora* berücksichtigt; an ersteren (7 p. 194 und 8 p. 51) hat er das Vorkommen von quergestreiften Muskelfasern und eines elastischen Bandes zuerst nachgewiesen; dagegen hat er das halbrinnenförmig gebogene Band von *Cydippe* fälschlich für einen geschlossenen, von Gallerte erfüllten Muskelschlauch gehalten.

Das Epithel der Fangfäden, welches ich in dem vorstehenden historischen Ueberblick bisher ganz vernachlässigt habe und das

lange Zeit über nur als eine trübkörnige Masse geschildert worden war, ist zuerst von Will (35 p. 52) genauer untersucht worden; er beobachtete die körnigen Anhäufungen an den Zellenenden und auch die spiralen Muskelfäden, ohne jedoch über ihre Natur und ihr gegenseitiges Lageverhältniss in's Klare zu kommen. Später charakterisirte Gegenbaur (21 p. 177 u. p. 179) die einzelnen Elemente des Epithels als „Nesselzellen, welche eine glatte Fadenspirale umschliessen. Schnellt der Faden hervor, so zeigt er die Eigenthümlichkeit sich nicht sogleich zu strecken, sondern verharret noch längere Zeit in einer langgezogenen Spiralforn.“ „Das beim Hervorschnellen innerhalb des Bläschens bleibende Ende“, heisst es an einer anderen Stelle, „steht mit einer Anzahl runder Körnchen im Zusammenhang, die brombeerartig gruppirt sind. Es besitzen diese Anhänge eine grosse Lebensfähigkeit, sie bewegen sich abgerissen noch lange selbständig.“ Auch Strethill Wright (33), Clark und Agassiz (4. p. 237) nennen die Epithelzellen „lassocell's“, doch machen die beiden letzteren auf gewichtige Unterschiede zwischen ihnen und den Nesselzellen der Medusen aufmerksam: 1. dass die aufgerollten Fäden nicht hohl seien und daher nicht durch Umstülpung frei werden könnten, 2. dass die Fäden auf einer Seite der umhüllenden Kapselwand befestigt seien und durch eine besondere Oeffnung auf der entgegengesetzten Seite frei würden. Im Uebrigen sind auch sie von einer richtigen Beurtheilung der eigenthümlichen Elemente weit entfernt; ganz besonders irren sie darin, dass sie den Zellenkörper als eine Kapsel beschreiben, dass sie den Muskel in dieser Kapsel völlig aufgerollt sein lassen, dass sie ferner das Ende der Zelle, aus welchem der Faden hervorsticht, für das periphere halten. Noch weniger erschöpfend sind die Angaben Fol's (18. p. 6 u. 11) und W a g e n e r ' s (34. p. 124), welche sogar den spiralen Faden im Epithel der *Eurhamphaea vexilligera*, *Cestus Veneris* und *Cydippe hormiphora* gar nicht wahrgenommen haben.

Ein sehr wesentlicher Fortschritt wurde durch eine neuerdings erschienene Arbeit Chun's (8) herbeigeführt, welcher den Nachweis führte, dass die Zellen gar keine Nesselzellen seien, da der sogenannte Nesselfaden Contractilität besitze wie der Stielmuskel einer Vorticelle. Chun nennt die Gebilde Greifzellen und giebt von ihnen eine Schilderung, von der ich in mehrfacher Hinsicht abweiche. Das, was ich als den Zellenkörper beschrieben habe, ist nach Chun eine von Gallerte erfüllte und mit feinen Körnchen bedeckte Halbkugel; ferner sollen die Muskelfäden sich in die Mus-

kulatur des Seitenfadens hinein fortsetzen, was ganz bestimmt nicht der Fall ist. Bei der Beurtheilung der Function der Gebilde stimme ich mit Chun insofern überein, als er die Muskelfäden bei der Contraction sich spiralig aufrollen und die mit Körnchen bedeckten Halbkugeln zurückziehen lässt; dagegen ist es mir unverständlich, wie der Verfasser es weiter für wahrscheinlich erklären kann, dass der Faden zugleich auch bestimmt sei, vermöge seiner Contractilität die halbkugelige Kapsel hervorzuschnellen. Also ein Muskel, der durch seine Contraction entgegengesetzte Effecte hervorbringen soll, Streckung und Verkürzung!! Weiter hat Chun zum ersten Male auch die Tastborsten aufgefunden, welche zwischen den Klebzellen von der Oberfläche der Seitenfäden entspringen.

Besondere Berücksichtigung verlangen noch die Mittheilungen, welche über die Beschaffenheit des Tentakelapparats bei den Cestiden gemacht worden sind. Eschscholtz (17 p. 23) beschreibt und zeichnet in seinem „System der Acalephen“ für *Cestus Veneris* jederseits einen Tentakel, welcher wie auch sonst mit Seitenfäden besetzt ist und aus seinem Tentakelsack lateral von der Mundöffnung hervortritt. Derselbe konnte von Mertens (31 p. 490) nicht wiedergefunden werden und existirt wohl auch in der von Eschscholtz abgebildeten Weise bei keiner entwickelten Cestide. Wenn Gegenbaur (21.) bei der Charakteristik der Cestiden seiner Erwähnung thut, so geschieht es wohl weniger auf Grund eigener Beobachtungen, als auf die Autorität des um die Kenntniss der Quallen hochverdienten Forschers.

Durch die Untersuchungen Fol's (18. p. 7. 10. 11) wurde es bekannt, dass der Tentakelapparat der Cestiden und einiger verwandter Familien in besonderer Weise modificirt worden ist. Nach Fol ist der Haupttentakel rudimentär und wird auf jeder Seite durch zwei Nebententakeln ersetzt, welche jenem im Bau gleichen und hohle mit hohlen Seitenfäden bedeckte Stränge sind; die Nebententakeln sollen in den Tentakelrinnen fest gewachsen sein, so dass nur ihre Seitenfäden hervortreten können. Der Darstellung Fol's gegenüber hat Chun (7. p. 188) mit Recht die Existenz eines Stammtheils an den Nebententakeln in Abrede gestellt, welche vielmehr nur aus Seitenfäden bestehen sollen. Dagegen kann ich Chun nicht darin beistimmen, dass die Seitenfäden überhaupt nicht unter einander verbunden und auch nicht in der Tentakelrinne fest gewachsen seien, dass sie vielmehr alle einzeln aus dem Tentakelsack hervorkämen, in denselben vollkommen zurückziehbar seien und in der Tentakelrinne durch einen besonderen Aufhängeapparat

äusserlich befestigt würden. Als einen solchen Aufhängeapparat deutet Chun die von ihm aufgefundenen „gemshornförmigen Cilien“, für welche ich den Namen „Tentakelhaken“ eingeführt habe, weil die Gebilde histologisch nicht als Cilien betrachtet werden können.

Da die meisten Forscher, wie eine Durchsicht ihrer Untersuchungen ergiebt, keine richtige Vorstellung von der Beschaffenheit der Tentakeln besessen haben, so ist es verständlich, dass der Bau der Tentakelwurzel von ihnen nur in seinen allgemeinsten Verhältnissen erkannt worden ist und dass selbst hierbei nicht selten wesentliche Irrthümer mit untergelaufen sind. Ist doch in früherer Zeit sogar die functionelle Bedeutung der Tentakelwurzel falsch beurtheilt worden, wie z. B. von Mertens, welcher ihre Zellenmassen für Geschlechtsorgane gehalten hat.

Gegenbaur's Darstellung (21.) leidet an dem schon früher hervorgehobenen Fehler, dass er einen Zusammenhang der Tentakelgefässe mit dem Tentakelinneren annimmt; dagegen hebt sie mit Recht hervor, dass die „Nesselzellen“ aus besonderen Anlagen und unabhängig von dem Tentakelstück, welches sie bedecken sollen, entstehen; die Entwicklungsweise der Muskulatur lässt sie unberücksichtigt. Um so ausführlicher ist die von Agassiz (4. p. 234) gegebene Schilderung, welche eine Anzahl guter Beobachtungen enthält: dass die Tentakelwurzel zu einer ovalen Scheibe ausgebreitet ist, dass diese Scheibe durch eine Längsfurche in zwei Hälften zerlegt wird, dass die Längsfurche nach innen (nach der Axe des Körpers zu) als „a thick ridge“ vorspringt und dadurch die beiden Tentakelgefässe der ganzen Länge nach von einander trennt. Immerhin sind auch von Agassiz die wichtigsten Punkte falsch aufgefasst oder ganz übersehen worden. Ein sehr wesentlicher Irrthum ist die Annahme, dass das Epithel der Tentakelgefässe den grössten Theil der Wurzel bildet, indem es sich stark verdickt und sich als ein Strang von Muskelzellen in den Tentakel und seine Seitenfäden fortsetzt, während das ektodermale Epithel auf einen relativ unscheinbaren Ueberzug beschränkt sein soll. Agassiz hat somit die Grenze zwischen dem entodermalen Epithel des Tentakelgefässes und der rein ektodermalen Tentakelwurzel ganz übersehen; er hat ferner übersehen, dass die Muskeln nur aus dem Mitteltheil, dem „thick ridge“, stammen, die beiden Seitentheile dagegen für die Tentakelaxe völlig bedeutungslos sind, indem sie nur das Epithel liefern; endlich hat er übersehen, dass die Seiten-

fäden selbstständig angelegt werden und erst secundär mit dem Tentakelstamm sich verbinden.

Obwohl der Zeit nach später hat Wagener (34.) einige von Agassiz richtig erkannte Verhältnisse wieder irrthümlich beschrieben. Denn wenn er von *Cyditpe pileus* sagt, dass „die Anfänge der Muskelfasern einen Rand um die ovale Ursprungsfläche (des Tentakels) bilden und dass in Folge dessen „die Muskelprimitivbündel“ einen trichterförmigen mit Wasser gefüllten Raum umschliessen“, so ist damit gerade das Gegentheil von dem, was thatsächlich der Fall ist, behauptet, da ja die Muskelfasern nicht aus der Peripherie, sondern aus der Mitte der schildförmigen Tentakelwurzel hervorgehen.

Fol (18.) endlich hat seine Untersuchungen an Objecten an gestellt, die für das Studium der Tentakelwurzel wenig geeignet sind, an *Cestus*, *Vexillum* und *Eurhamphaca*; immerhin hat er erkannt, dass die Klebzellen in den Seitentheilen des Organs entstehen. Am Rande sollen kleine isolirte Zellen vorhanden sein, dieselben sollen an Grösse zunehmen und in sich kleinere Tochterzellen erzeugen, welche beim Zerfall der Mutterzellen frei werden und sich zu „Nesselzellen“ umbilden. Im Uebrigen ist auch Fol in den Irrthum verfallen, dass die Tentakelgefässe in das Innere der Tentakelwurzel und von da weiter in den Tentakel eindringen.

##### 5. Ueber den Bau der Geschlechtsorgane.

Bei meinen Untersuchungen über die Geschlechtsorgane der Ctenophoren habe ich mich wiederum hauptsächlich an *Callianira bialata* gehalten und die übrigen Arten nur cursorisch berücksichtigt. Ich wurde hierzu bestimmt, weil Callianiren mir in grossen Mengen und auf verschiedenen Stadien der Entwicklung zu Gebote standen, und weil sich dieselben sowohl für die Beobachtung im frischen Zustand als für die Behandlung mit Reagentien wegen der ihnen eigenthümlichen Lagerung der Geschlechtsorgane ganz besonders eignen.

Die Geschlechtsorgane von *Callianira bialata* sind auf die beiden Enden der über die Plättchenreihen beiderseits hinausragenden Rippengefässe beschränkt und fehlen in dem mittleren Theile fast so weit, als die Ruderplättchen reichen. Jedes Organ besteht somit aus einer oberen und einer unteren Hälfte; die obere Hälfte beginnt unter den 2—3 ersten Plättchen, erlangt bald nach ihrem Anfang ihre grösste Mächtigkeit und verschmächtigt sich dann in demselben Maasse, als das Lumen des Rippengefässes

nach dem blinden Ende sich verengert. Aehnlich verhält sich die untere Hälfte, nur mit dem Unterschied, dass hier der breitere Theil nach oben, der schmälere nach abwärts gelegen ist.

Die Geschlechtsproducte nehmen die periphere, dem Ektoderm des Körpers zugewandte Seite des Gefässes ein, wo sie zwei parallel neben einander hinlaufende Streifen erzeugen, von denen der eine männlich (p), der andere weiblich (o) ist (Taf. XVIII, Fig. 1. u. 2); sie vertheilen sich dabei auf die vier Gefässe der beiden Zipfel, in welche das obere Ende der Callianiren gespalten ist, in folgender Weise. Jeder Zipfel hat vier durch den Verlauf der Rippengefässe bezeichnete Kanten und dem entsprechend auch vier Flächen, von denen eine an den Sinneskörper grenzt, eine zweite die Verlängerung der Lateral- oder Tentacularwand des Körpers ist, die dritte und vierte den transversalen Seiten angehören. Die beiden ersten Flächen enthalten nur weibliche, die beiden letzten nur männliche Geschlechtsorgane.

Wenn man den oberhalb des ersten Ruderplättchens gelegenen Theil eines Rippengefässes von der Fläche betrachtet (Taf. XVIII, Fig. 1 u. 2), so findet man den männlichen und den weiblichen Geschlechtsstreifen aus kleineren und grösseren, dicht an einander gedrängten Zellenhaufen gebildet. Beide werden von einander durch eine schmale, stellenweis sogar ganz fehlende Zone blasiger Zellen getrennt. Bei einer Profilsansicht gewahrt man ferner, dass sich zwischen die mit Geschlechtszellen beladene Wand des Rippengefässes und das Ektoderm eine breite Gallertschicht einschiebt, in der die für das Mesoderm der Ctenophoren charakteristischen Elemente, besonders Muskelfasern verlaufen. Ausserdem finden sich noch breite zellige Verbindungsstränge (gv), welche sich zwischen den Genitalstreifen und dem Ektoderm ausspannen und an anderen Orten vermisst werden. Die Stränge fehlen sogar in dem sterilen Abschnitt des Rippengefässes, woraus hervorgeht, dass sie in besonderer Beziehung zu den Geschlechtsorganen selbst stehen; sie sind in zwei Längsreihen angeordnet, von denen die eine dem weiblichen, die andere dem männlichen Streifen angehört. Ihren Bau wollen wir gleich im Zusammenhang mit dem feineren Bau der Geschlechtsorgane besprechen, über den man sich nur mit Hülfe von Querschnitten unterrichten kann.

Ein mit reifen oder nahezu reifen Geschlechtsorganen ausgestattetes Rippengefäss ergiebt auf dem Querschnitt eine im Allgemeinen ovale Figur mit einem spaltförmigen Lumen (Taf. XVIII, Fig. 5 u. 8); man hat an ihm vornehmlich zwei an den Enden des

Ovals zusammenstossende und verschieden gebaute Seiten zu unterscheiden. Die eine Seite ist dünnwandig und hat ein Epithel von kleinen platten oder cubischen Zellen; die Wandung der anderen Seite dagegen, welche dem Ektoderm benachbart und von ihm durch die Gallertschicht getrennt ist, besitzt eine ansehnliche Dicke und wird von zwei verschiedenen Zellschichten gebildet, den Zellen des Geschlechtsorgans und den entodermalen Epithelzellen. Die ersteren sind zu zwei Massen zusammengedrängt, von denen die eine weiblich, die andere männlich ist und die in der Mittellinie bald aneinanderschliessen, bald durch einen schmalen von Epithelzellen ausgefüllten Zwischenraum getrennt werden.

In jedem männlichen Geschlechtsorgan existirt ein Spaltraum (gi) oder eine Art von Genitalsinus, der an dickeren Schnitten leicht übersehen werden kann, an dünneren Schnitten aber auch dann noch deutlich wahrgenommen wird, wenn seine Wandungen dicht auf einander liegen. Nicht selten ist er weit ausgedehnt, wie es Figur 8 auf Tafel XVIII wiedergiebt. Die den Spaltraum umgebenden Zellen grenzen auf der einen Seite an die Gallerte und sind hier zu einem dünnen Plattenepithel ausgebreitet, welches auf Querschnitten wie ein schmaler, durch eingelagerte Kerne stellenweise verdickter Saum aussieht. Hat der Schnitt gerade einen der schon oben besprochenen Verbindungsstränge getroffen (Fig. 5 gv), so geht das Epithel unmittelbar in denselben über. Der Verbindungsstrang zeigt eine feinkörnige, schwach faserige Structur und enthält da, wo er sich in das Sinusepithel fortsetzt, einen oder mehrere Kerne, ab und zu auch noch einen Kern in seinem weiteren Verlauf. Er ist entweder bandförmig oder wie ein schmaler Faden beschaffen; er ist stets am breitesten an seinem Anfang am Geschlechtsorgane, von wo aus er sich etwas nach dem Ektoderm hin verschmälert; in letzteres geht er continuirlich über, ohne dass es möglich wäre eine Grenze zwischen den Zellen des Verbindungsstrangs und den Zellen des Ektoderms nachzuweisen. Im Ektoderm wird die Vereinigungsstelle mit dem Strang häufig durch eine kleine Vertiefung bezeichnet.

Während so der Genitalsinus auf der einen Seite von einem Plattenepithel ausgekleidet wird, welches mit dem Ektoderm durch den Zellstrang zusammenhängt, besteht seine Wandung auf der anderen Seite aus den männlichen Geschlechtszellen. Dieselben sind zu dicken Zapfen angeordnet, die vom Sinus aus in das entodermale Epithel hervorragen und hier meist ganz nahe dem Lumen des Rippengefässes abgerundet wie junge Drüsengänge aufhören.

Da sich Zellengrenzen in den Zapfen nicht nachweisen lassen, sieht es aus, als ob die gesammte Masse Nichts als ein Aggregat dichtgedrängter Kerne sei, die durch wenig Protoplasma unter einander verbunden werden. Je mehr die Geschlechtsorgane reifen, um so kleiner und dichter gedrängt werden die Kerne, bis man endlich Haufen von reifen Spermatozoen vor sich hat, deren Köpfe in langen Reihen hinter einander gestellt sind, während die dazu gehörigen Schwänze dazwischen liegen und faserige Streifen erzeugen.

In den weiblichen Geschlechtsorganen fehlt der Genitalsinus. Wenn wir von den auch hier vorhandenen Verbindungssträngen ausgehen, so gelangen wir zunächst zu einer Zellenmasse, deren Protoplasma von Vacuolen dicht erfüllt ist, und deren Kerne hier und da zwischen den Vacuolen zerstreut sind. In ähnlicher Weise wie wir es von den Spermatozoen gesehen haben, sind die jüngsten Eikeime als dicke Zapfen in das Entoderm hinein vorgeschoben, im Uebrigen aber deutlich von einander abgegrenzt. Reife Eier habe ich auf Querschnitten nicht angetroffen. Der Mangel des Genitalsinus erklärt sich jedenfalls aus der Anwesenheit der blasigen Zellen, welche den sonst vom Sinus eingenommenen Raum ausfüllen.

Die männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte werden von dem Lumen des Rippengefässes durch eine einfache Schicht von Epithelzellen getrennt, welche die Spalten zwischen den Strängen und Zapfen, namentlich den tiefen Einschnitt zwischen dem Hoden und dem Ovar so vollständig ausfüllen und ausgleichen, dass die Contour der Epitheloberfläche glatt über alle Unebenheiten hinwegläuft. Die einzelnen Zellen müssen daher von sehr verschiedener Gestalt sein, die in der Mitte gelegenen sind lange Cylinder, namentlich wenn Hoden und Ovar durch einen Zwischenraum getrennt werden und nicht auf einander stossen, von hier aus werden die Zellen nach beiden Seiten hin kürzer und zugleich breiter. Ihr Protoplasma ist im Allgemeinen solid und nur selten von Vacuolen durchsetzt, ihre Kerne sind ausserordentlich gross und übertreffen in dieser Hinsicht sogar die Keimbläschen der jüngeren Eier. Allmählich werden die beschriebenen Zellen kleiner und gehen in das platte Epithel der sterilen Seite über, welches unmittelbar an die Gallerte angrenzt.

Die Geschlechtsorgane und das Epithel des Rippengefässes setzen sich scharf und deutlich gegen einander ab, wenn sie auch nicht durch eine Membran getrennt werden. Eine scharfe Contour, welche auf die Gegenwart einer Stützlamelle bezogen werden könnte,

findet sich dagegen zwischen der Gallerte einerseits und den Geschlechtsorganen und dem Rippengefäss andererseits; sie setzt sich auf den Verbindungsstrang fort und geht weiter in die scharfe Linie zwischen dem ektodermalen Epithel und der Gallerte über.

Bei jüngeren Callianiren, welche noch nicht ihre definitive Grösse erreicht hatten, waren die Geschlechtsorgane wenig entwickelt und liessen noch nicht die Unterschiede von Ovarien und Hoden erkennen; von der Fläche betrachtet bildeten sie über dem Epithel des Rippengefässes zwei Streifen eines kleinzelligen Gewebes; auf Querschnitten untersucht (Taf. XVIII, Fig. 10) ergaben sie folgendes Bild. Die epitheliale Auskleidung des Rippengefässes bestand auf der einen Seite wie auch sonst aus cubischen Zellen, auf der anderen Seite dagegen aus einer dicken Schicht grosser Cylinderzellen. In die Basis dieser Cylinderzellen gleichsam von aussen hineingepresst und zwischen sie und die Gallerte eingeschoben fanden sich beiderseits die Anlagen der Geschlechtsorgane, zwei vom Entoderm scharf abgegrenzte Haufen kleiner Zellen. Die Zellen waren alle von derselben Grösse und Beschaffenheit und lagen meist nur in zwei Schichten, von denen die eine an die Gallerte, die andere an die Epithelzellen angrenzte. Ein Genitalsinus war entweder gar nicht nachweisbar oder doch nur als ein schmaler Spalt, dagegen hingen die Zellenhaufen der Geschlechtsorgane beiderseits — auf dem in Figur 10 abgebildeten Schnitt ist es nur auf einer Seite zu sehen — vermöge der Verbindungsstränge mit dem Ektoderm zusammen.

Bei noch jüngeren Thieren, deren Längsdurchmesser etwa 0,5 Ctm. betrug und bei denen die zwei für die Callianiren charakteristischen Zipfel kaum ihrer ersten Anlage nach vorhanden waren, fehlten die Geschlechtsorgane gänzlich und mit ihnen auch die Verbindungsstränge.

Alle Callianiren, bei denen die Geschlechtsorgane, sei es in ihrer ersten Anlage, sei es im entwickelten Zustand angetroffen werden, sind zugleich auch ausgerüstet mit eigenthümlichen Gebilden, welche in ihrem Vorkommen auf die Nachbarschaft der Geschlechtsorgane beschränkt sind und von mir mit der Entwicklung derselben in Zusammenhang gebracht werden. Es sind kleine Säckchen, die sich vom Ektoderm aus in die Gallerte einsenken und bei jedem Rippengefäss zu mehreren hinter einander in einer einzigen Längsreihe gestellt sind. Ihre Anzahl an dem Rippengefäss beträgt höchstens 8, ist aber im Allgemeinen sehr incon-

stant und nicht einmal an den Rippengefässen desselben Thieres die gleiche.

So wechselnd die Zahl, so constant ist die Lagerung der Säckchen; sie finden sich stets zur Seite der weiblichen Geschlechtsstreifen, genau über dem Rand des Rippengefässes, wenn man ein Flächenpräparat betrachtet (Taf. XVIII, Fig. 2 gs); dagegen werden sie ebenso regelmässig auf der anderen von den männlichen Geschlechtsorganen eingenommenen Seite vermisst. Ferner habe ich sie nur an dem oberhalb der Plättchenreihe gelegenen Theil der Geschlechtsorgane angetroffen und hier wiederum nur an dem unteren Abschnitt. Die von ihnen gebildete Längsreihe beginnt dicht oberhalb der Flimmerrinne, welche in transversaler Richtung vom Sinneskörper zu den Ruderplättchen hinzieht, und hört schon in geringer Entfernung von ihr auf.

In seiner ersten Anlage (Taf. XVIII, Fig. 1) ist das Säckchen nichts als eine kleine grubenförmige Vertiefung des Ektoderms, deren Epithel ansehnlich verdickt ist und vom Rippengefäss durch eine breite Gallertschicht getrennt wird (Fig. 4); später wenn es grösser wird, reicht es an das Rippengefäss heran, so dass sich Epithel mit Epithel berührt (Fig. 8). Zugleich hat sich das Säckchen vom Ektoderm etwas zu einem flaschenförmigen Körper abgeschnürt, der mittelst seines halsartig ausgezogenen hohlen Anfangsstückes mit dem Ektoderm in Verbindung bleibt, in seinem hinteren Abschnitt dagegen sich besonders in der Längsrichtung des Körpers bauchig erweitert. Nach wie vor ist das Säckchen von einem hohen Cylinderepithel ausgekleidet, welches innerhalb des Halses sich allmählich in das ektodermale cubische oder stark abgeplattete Epithel umwandelt und nicht selten in ganzer Ausdehnung vacuolisirt ist.

Die im ganzen Ektoderm der Callianira bald mehr bald minder reichlichen Wimpern sind auch in den Säckchen und hier sogar in besonders grosser Anzahl vorhanden.

Der Bau und die Lagerung der Säckchen lassen sich sehr schön auf Querschnitten untersuchen; Figur 8 zeigt ein weit entwickeltes Säckchen, welches, neben dem weiblichen Geschlechtsstreifen gelegen, auf der Körperoberfläche frei mündet, mit seinem blinden Ende dagegen das Rippengefäss erreicht. Ein jüngeres Entwicklungsstadium ist in Figur 4 abgebildet.

In den geschilderten Säckchen erblicke ich die ersten Anlagen der Geschlechtsorgane; ich nehme an, dass das Epithel am Grund des Säckchens sich in Sexualzellen umwandelt, dass der

Hohlraum des Säckchens bei den Hoden zum Genitalsinus wird, bei den Ovarien obliterirt, dass endlich der Verbindungs canal sich schliesst und dadurch sich zu einem Verbindungsstrange gestaltet. In weiterer Consequenz nehme ich an, dass die Geschlechtsorgane der Callianira aus dem Ektoderm stammen. Für die vertretene Auffassung lassen sich vielerlei Gründe geltend machen.

Was zunächst im Allgemeinen die Ableitung der Geschlechtsproducte aus dem Ektoderm anlangt, so kann dieselbe schon aus den fertigen Verhältnissen erschlossen werden. Wir haben in den Geschlechtsorganen der Callianiren, besonders deutlich bei männlichen Thieren zwei Epithelschichten und dazwischen die Geschlechtsproducte (Fig. 5). Die eine Epithelschicht (en) ist entodermal und kleidet das Rippengefäss aus, die andere dagegen (ge) kann wohl nur als ektodermal angesehen werden, da sie ja mit dem Ektoderm durch den Verbindungsstrang in Continuität steht. Mit einer dieser beiden Epithelschichten müssen die Geschlechtszellen genetisch zusammenhängen; hier spricht nun Alles zu Gunsten der ektodermalen und gegen die entodermale Schicht. Schon die Existenz der ersteren sowie des Verbindungsstrangs ist nur verständlich, wenn wir beide mit der Entwicklung der Geschlechtsorgane in Beziehung bringen. Ferner ist die Lage der Spermatoblasten und der ektodermalen Epithelzellen im Umkreis des Genitalsinus eine derartige, dass beide die verschiedenartig differenzirten Abschnitte einer einheitlichen Epithelschicht darstellen, während die Entodermzellen umgekehrt eine zusammengehörige Lage um das Rippengefäss bilden. Endlich muss die Art des Wachstums der Geschlechtsorgane hervorgehoben werden. Dieselben wachsen, wie ein vergleichender Ueberblick über die Figuren lehrt, mit abgerundetem Zapfen von aussen in die Entodermzellen hinein; würden sie von letzteren aus erzeugt werden, so müsste gerade eine entgegengesetzte Wachstumsrichtung erwartet werden.

Wenn alle diese Erwägungen einen ektodermalen Ursprung der Geschlechtsorgane in sehr hohem Grade wahrscheinlich machen, so fragt es sich weiter, ob die vom äusseren Epithel des Körpers eingestülpten Säckchen als Stadien, welche uns einen Einblick in die Entwicklungsweise erlauben, gedeutet werden können. In der That stimmen die Säckchen mit den Genitalsäckchen in vielen wichtigen Punkten überein; wie diese sind sie in einer Reihe über einander angeordnet, wie diese legen sie sich an das Epithel der Rippengefässe an, wie diese umschliessen sie einen Hohlraum, nur dass derselbe bei ihnen durch einen Canal nach

aussen mündet, während er dort geschlossen ist und sich nicht in den Verbindungsstrang hinein fortsetzt. Allein es wäre leicht verständlich, dass eine ursprünglich vorhandene Communication später verloren gegangen sei.

Andererseits will ich auch nicht die Punkte übergehen, welche in mir immer wieder Bedenken wachgerufen haben, ob nicht doch die Säckchen Organe eigener Art, vielleicht Sinnesorgane sein könnten. Auffallend ist, dass die Säckchen nicht in einer Linie mit den Verbindungssträngen liegen, sondern etwas abseits von ihnen, dass sie nur auf Seite der weiblichen Geschlechtsstreifen vorhanden sind, auf der anderen Seite der Rippengefäße dagegen fehlen. Um diese Verhältnisse zu erklären müsste man annehmen, dass die Anlagen der Geschlechtsproducte erst secundär an ihren definitiven Punkt überwandern, die weiblichen, indem sie eine geringfügige Verschiebung zur Seite zu erleiden hätten, die männlichen dagegen, indem sie das Rippengefäß kreuzten und auf die entgegengesetzte Seite hinüberträten. Ein weiterer erheblicher Einwurf ist darin gegeben, dass ich an den Hälften der Geschlechtsorgane, welche am unteren Ende der Plättchenreihen beginnen, keine Säckchen habe auffinden können. Freilich ist damit nichts darüber entschieden, ob sie hier überhaupt nicht vorkommen, da es ja immer möglich wäre, dass sie nur kurze Zeit existiren und rasch sich zu fertigen Geschlechtsorganen umwandeln. Im letztern Falle würden sie sich leicht der Beobachtung entziehen.

Um die bei den Callianiren gewonnene Auffassung von dem Bau und der Entwicklung der Geschlechtsorgane noch weiter sicher zu stellen, habe ich auch andere Ctenophoren untersucht, wobei ich mich leider auf *Cydippe hormiphora*, *Euplocamis Stationis* und *Beroë ovatus* beschränken musste, da mir von den übrigen Ctenophoren kein geeignetes Material zu Gebote stand.

Bei *Cydippe hormiphora* (Taf. XVIII, Fig. 6) sind die Rippengefäße, so weit als sie unter den Plättchenreihen verlaufen, mit Geschlechtsorganen ausgestattet, welche im Wesentlichen den soeben von Callianira beschriebenen Bau erkennen lassen. In das verdickte Epithel der peripheren Wand des Gefäßes sind auf der einen Seite die weiblichen, auf der anderen die männlichen Geschlechtsorgane eingebettet. In letzteren weist man mit Hilfe von Querschnitten einen Genitalsinus nach, welcher nach dem Lumen des Rippengefäßes zu von der Masse der Genitalzellen begrenzt, von der Gallerte durch ein Häutchen platter Epithelzellen getrennt wird. Das Epithelhäutchen setzt sich in einen bis an

das Ektoderm reichenden Zellenstrang fort (Fig. 6). Mir schien es, dass in dem Raum zwischen zwei auf einander folgenden Plättchen jedesmal nur zwei Verbindungsstränge vorhanden sind, von welchen der eine für die männlichen, der andere für die weiblichen Organe bestimmt ist.

Die für *Cydidippe hormiphora* gegebene Beschreibung lässt sich ohne Weiteres auch auf *Euplocamis Stationis* übertragen, bei welcher ich sowohl den Genitalsinus als auch die Verbindungsstränge mit dem Ektoderm habe beobachten können.

Bei den von mir eingelegten Beroiden waren leider die Geschlechtsorgane nicht in zufriedenstellender Weise conservirt, weil sie für Reagentien schwer zugänglich sind. Wie bei *Cydidippe* liegen sie vornehmlich unter den Plättchenreihen; da nun die Thiere, mit Reagentien in Berührung gebracht, sich heftig contrahiren und die Plättchenreihen zurückziehen, so entstehen auf der Körperoberfläche tiefe Furchen, welche durch die seitlich sich hervorwölbenden Gallertmassen geschlossen werden. Erst unterhalb dieser Furchen, von der Oberfläche weit entfernt, finden sich die Geschlechtsorgane.

Die Rippengefässe der Beroiden (Taf. XVIII, Fig. 3) haben eine ansehnliche Breite, welche noch durch kleine blinde seitliche Ausbuckungen vergrößert wird. Sie werden von einem blasigen Epithel ausgekleidet, das im Allgemeinen von bedeutender Höhe ist und sich auch nicht auf der nach der Körperaxe zu gelegenen Seite abflacht. Die Zellen enthalten kleine unregelmässig zwischen die Vacuolen zerstreute Kerne und bedecken ausser den sogleich noch zu besprechenden Geschlechtsorganen mehrere Schichten rundlicher Zellen, welche bei den übrigen Ctenophoren nicht beobachtet werden und in keiner Beziehung zur Entwicklung der Geschlechtsproducte stehen.

Die Geschlechtsorgane, welche am oberen Ende der Plättchenreihen beginnen und nach abwärts weit über sie hinausragen, nehmen nur die seitlichen Wände der Rippengefässe ein, so dass die männlichen und weiblichen Hälften durch einen breiten Zwischenraum von einander getrennt werden. Beiderlei Geschlechtsproducte bilden, wie Längsschnitte lehren, continuirliche Massen. Die männlichen bestehen aus rundlichen Spermatoblasten, die eine dicke an die Gallerte grenzende Lage zusammensetzen; von dieser Lage aus ragen Zapfen und Stränge von Spermatoblasten in das Entodermepithel hinein und wölben dasselbe vor sich hervor. Ein Genitalsinus und ein besonderes Sinusepithel waren nicht erkennbar,

ebenso wenig habe ich eine zellige Verbindung mit dem Ektoderm, einen Verbindungsstrang, auffinden können, obwohl ich durch verschiedene Strecken der Geschlechtsorgane Schnittserien gelegt habe. Bei den Ovarien, bei welchen mir der Nachweis von Verbindungssträngen gleichfalls nicht geglückt ist, machen es anderweitige Verhältnisse wahrscheinlich, dass ein Zusammenhang mit dem Ektoderm entweder dauernd besteht und im vorliegenden Falle nur vielleicht in Folge ungenügender Conservirung nicht erkennbar war, oder dass ein solcher Zusammenhang während der Entwicklung existirt und später aufgegeben wird. Unter den Zellen des Ovars sind nämlich einige ganz vollgepfropft von rundlichen concrementartigen Körperchen, welche in Carmin sich intensiv färben. Solche Zellen sind nirgends im Entoderm nachweisbar, dagegen werden sie in allen ektodermalen Epithelstrecken angetroffen, einmal in der Epidermis und zweitens im Epithel des Magens, welches nach seiner Entwicklung bekanntlich ebenfalls zum Ektoderm gehört.

Die genannten Körnerzellen (Taf. XVIII, Fig. 3 u. 7) bilden die Axe des Ovarialstreifens und sind bis auf eine schmale Stelle, wo sie an die Gallerte grenzen, von kleineren und grösseren Eizellen ganz umlagert; letztere wiederum sind durch eine dünne Schicht Entodermzellen vom Lumen der Rippengefässe geschieden.

Literatur. Da die Geschlechtsorgane der Ctenophoren auch beim geschlechtsreifen Thier wenig in die Augen fallen, so sind sie von allen älteren Forschern übersehen worden. Patterson (32. p. 34) und Eschscholtz (17. p. 17) geben ausdrücklich an, dass sie vergebens nach ihnen gesucht hätten; Mertens (31. p. 485) und M. Edwards (12. p. 202) haben anderweitige Organe als die Bildungsstätten der Geschlechtsproducte gedeutet, ersterer die Zellenhaufen der Tentakelwurzel, welche er freilich mit Vorbehalt als Ovarien betrachtete, letzterer die Leberstreifen, welche bei *Lesueuria vitrea* in der Längsrichtung des Magens verlaufen und, wie es scheint, auch von Grant (22.) bei den Cydippen eine gleiche Beurtheilung erfahren haben. Indessen hatte M. Edwards selbst bei der Beschreibung von *Beroë* im Anschluss an *delle Chiaje*, welcher zuerst den Sitz der Geschlechtsorgane in die Gegend der Rippengefässe verlegte, mit Recht die Vermuthung geäußert, dass die blindsackförmigen Divertikel der Rippengefässe dieser Ctenophore die Träger der Geschlechtsorgane seien.

Ein wichtiger Fortschritt wurde durch Krohn (29. p. 52) herbeigeführt; derselbe berichtete über die Anwesenheit von Sper-

matozoen bei Cydippen, bei denen sie neben den Ovarien zu jeder Seite der 8 Wimperkämme einen weissen Streifen bilden sollten, und folgerte aus diesen Befunden, dass die Ctenophoren wohl hermaphrodit sein möchten, ein Satz, welcher seine Bestätigung jedoch erst durch Will erfahren hat. Will (35. p. 39) gab eine vollkommen richtige Darstellung von der Art, in welcher sich die Geschlechtsorgane auf die Rippengefässe vertheilen, doch beging er insofern einen Irrthum, als er die Hodenbläschen und Eihaufen mit besonderen Oviducten im Zusammenhang stehen lässt, von denen er annimmt, dass sie am anderen Pole des Thieres nach aussen münden.

In seinen ersten Veröffentlichungen war L. Agassiz (3. p. 349 u. p. 365) nicht in der Lage, über die Beschaffenheit der Geschlechtsorgane bei Ctenophoren Mittheilungen zu machen; später fand er sie in der von Will angegebenen Weise bei *Bolina alata* (4. p. 267) und *Idyia roseola* (4. p. 279). Von letzterer Ctenophore gab er eine genaue Schilderung (4. p. 284), in welcher er hervorhob, dass die Eier und Spermatozoen in Aussackungen der Rippengefässe entstehen und von hier direct in den coelenterischen Apparat gelangen. Inzwischen hatten übrigens auch Kölliker (25. p. 316) und Gegenbaur (21. p. 184) die Darstellung Will's in den wichtigsten Punkten bestätigt. Nach Kölliker, welcher *Owenia*, *Cydippe*, *Eschscholtzia cordata* und *Cestus Veneris* untersuchte, bilden die Geschlechtsorgane unter den 8 Rippen zwischen den Schwimmlättchen und dem Ernährungsgefäss kleine Schläuche, welche überall gleich weit sind und vorn und hinten blind endigen. Abweichend von Kölliker beschrieb Gegenbaur — er bezieht sich dabei auf *Owenia* und *Cydippe* — die Geschlechtsorgane als Kapseln, welche nach innen von dem Lumen der Rippengefässe gegen die Leibesachse des Thieres zu liegen. Uebereinstimmend stellten beide Forscher die Existenz besonderer Oviducte und Samenleiter in Abrede.

Die etwas modificirte Anordnungsweise der Geschlechtsorgane bei der Cestide *Vexillum parallelum* wurde durch Fol (18. p. 7) nachgewiesen. Nur die 4 am oberen Rand verlaufenden Gefässe bringen Geschlechtsproducte zur Entwicklung und zwar als 3—5 Paare spindelförmige Geschlechtssäckchen an jedem der Gefässe. Dabei fiel es Fol auf, dass die reifen Spermatozoen dem Lumen der Gefässe abgewandt, die Spermatoblasten dagegen demselben zugewandt sind.

Unter den neueren Arbeiten habe ich hier nur die kurzen

Bemerkungen Chun's zu berücksichtigen, welcher über die Lage der Geschlechtsorgane bei *Haeckelia rubra* (7. p. 196), *Deiopea Kaloktenota* (7. p. 204), *Charistephana fugiens* (7. p. 197) und anderen Ctenophoren Mittheilungen machte, und ferner sich mit Bestimmtheit für die Ableitung der Geschlechtsproducte vom Entoderm aussprach. In letzterer Hinsicht ist Claus (11. p. 299) ihm nicht gefolgt, indem er eine ektodermale Ableitung für wahrscheinlicher erklärte.

## II. Das Mesoderm.

Das Mesoderm, welches die Hauptmasse des Ctenophorenkörpers bildet, ist eine Gallerte, welche bei *Callianira*, *Eucharis*, *Euplocamis* und *Cydippe* sehr weich ist, während sie bei den *Cestiden* und *Beroiden* eine etwas grössere Consistenz erreicht; sie verdichtet sich etwas nach den vom Epithel bedeckten Flächen zu, ohne dass jedoch eine Stützlamelle entstände, die sich, sei es an dem Magen und den Gastrovascularcanälen, sei es unter der Epidermis, als ein besonderes Häutchen wie bei den *Medusen* abstreifen liesse. An und für sich vollkommen structurlos und wasserklar, enthält sie zahlreiche verschiedenartig differenzirte Zellelemente, bei deren Deutungen die Ansichten der Forscher sehr auseinandergehen. Da die einzelnen Arten hierbei nicht unwesentliche Verschiedenheiten zeigen, so halte ich eine getrennte Besprechung für zweckmässig und beginne mit *Beroë ovatus*, weil diese Ctenophore in letzter Zeit am häufigsten zum Gegenstand histologischer Untersuchungen gemacht worden ist und in der That auch in mehrfacher Hinsicht vor den übrigen Vortheile bietet.

### 1. *Beroë ovatus*.

In der Gallerte von *Beroë ovatus* habe ich dreierlei verschiedene Elemente beobachtet: 1. Muskelfasern, 2. Nervenfasern und 3. Bindegewebskörperchen. Dieselben sind in ihren extremen Formen leicht aus einander zu halten, doch wird ihre Unterscheidung nicht selten dadurch erschwert, dass dazwischen Elemente vorkommen, welche, offenbar in Entwicklung begriffen, ihren histologischen Charakter noch nicht zu klarer Ausprägung gebracht haben.

Die Muskelfasern verlaufen als lange cylindrische Stränge isolirt in der Gallerte, ohne je zu Muskelbündeln vereint zu sein, und lassen sich nach ihrer Anordnung in drei Gruppen bringen: 1. radiale, 2. circuläre, 3. longitudinale Muskeln. Die radialen

Muskelfasern beginnen an der Oberfläche des Körpers und enden, nachdem sie senkrecht zur Längsaxe des Thieres die Gallerte durchsetzt haben, am Magen oder dem in der Verlängerung des Magens gelegenen Trichter. Die circulären Muskelfasern sind vornehmlich auf den Umkreis des Magens beschränkt und liegen als eine sehr ansehnliche Schicht unter den longitudinalen Muskelfasern, welche oben schon beschrieben worden sind, weil sie dem den Magen auskleidenden Ektoderm angehören. Am Mundrand hört die Schicht auf, ohne zu einem besonderen Sphinkter sich zu verdicken, auf der anderen Seite dagegen setzt sie sich auf den Trichter fort, von dessen Epithel sie durch eine dünne muskelfreie Gallertschicht getrennt wird; sie erreicht sogar in dieser Gegend die grösste Mächtigkeit. Ausserdem kommen noch circuläre Muskelfasern, wenn auch in geringerer Zahl, unter der Körperoberfläche vor, während die mittlere Gallertschicht zwischen der Körperoberfläche und dem Magen circuläre Elemente vollkommen vermissen lässt. Ein geradezu entgegengesetztes Verhalten in ihrer Verbreitung zeigen die longitudinalen Muskelfasern, indem sie auf der Magenseite, wo sie durch die gleichgerichtete ektodermale Muskulatur überflüssig werden, so gut wie ganz fehlen, dagegen auf der Körperoberfläche sehr reichlich sind. Am letztgenannten Ort sind sie in einer Lage angeordnet, welche in einiger Entfernung vom Körperepithel verläuft. So kömmt nach aussen von ihnen eine dünne Gallertschicht zu Stande, welche allein von den Enden der radialen Muskeln durchbohrt wird. Die longitudinalen Muskeln sind nur in den Zwischenräumen zwischen je zwei Meridianstreifen vorhanden und werden durch letztere somit in 8 Muskelfelder abgetheilt.

Die Länge der Muskelfasern wird bei dem radialen System durch die Dicke der Körperwand bestimmt und ist derselben entsprechend nicht sehr bedeutend. Es fällt daher gar nicht schwer radiale Muskelfasern in ganzer Länge wohlbehalten bis an beide Enden zu isoliren. Anders die longitudinalen und circulären Muskelfasern! Bei diesen ist es mir kein einziges Mal gelungen die beiden Enden derselben Faser zu Gesicht zu bekommen, obwohl ich manche von ihnen etwa 1" lang verfolgt habe. Ueberhaupt ist es hier schwieriger die Endigungsweise zu ermitteln.

Jede Muskelfaser (Taf. XX, Fig. 6 u. 9) besteht 1. aus der Axensubstanz, 2. der Rindensubstanz und 3. dem Sarkolemm. Die Axensubstanz nimmt manchmal etwa ein Drittel des Querdurchmessers der Muskelfaser für sich in Anspruch, kann aber

auch so spärlich werden, dass sie nur noch ein dünnes Fädchen ist. Sie ist feinkörnig und muss als der Rest, welcher von dem Protoplasma der Bildungszellen übrig geblieben ist, gedeutet werden. Demgemäss enthält sie auch die ovalen langgestreckten Muskelkerne, welche stets in grosser Zahl in einer Faser vorkommen und entweder zu mehreren nahe bei einander liegen oder einzeln durch grosse Zwischenräume von einander getrennt werden.

Die Rindensubstanz oder, wie wir sie gleich nennen können, die contractile Substanz ist eine wachsartig glänzende Masse, welche sowohl im frischen Zustand als auch nach Behandlung mit den meisten Reagentien nahezu homogen aussieht oder eine feine Längsstreifung besitzt, als wäre sie aus feinsten Fibrillen zusammengesetzt. Indessen ist es mir nie geglückt, sie in Fibrillen zu zerfasern. Eine Querstreifung ist nicht vorhanden, obwohl ab und zu durch Faltungen des Sarkolemm's der Anschein einer derartigen Structur hervorgerufen wird. Bei der Anwendung von Osmiumsäure bräunt sich die contractile Masse, auch färbt sie sich mit Carmin und Haematoxylin in intensiver Weise; von der Axensubstanz ist sie durch eine scharfe Linie getrennt. Bei der Contraction verdickt sie sich und schwillt dabei nicht selten stellenweise zu spindelförmigen Auftreibungen an; auch findet man sie ab und zu — wahrscheinlich in Folge von sehr heftigen, durch das tödtende Reagens verursachten Contractionen — in Stücke zerissen, wobei die Axensubstanz in Mitleidenschaft gezogen ist; die Muskelfaser ist dann in lauter hinter einander gereihte kolbige runde oder spindelförmige, verquollen aussehende Stücke zerfallen.

Das Sarkolemma endlich ist bei allen mit Reagentien behandelten Thieren überaus deutlich, namentlich wenn es, was nicht selten geschieht, durch die Einwirkung macerirender Reagentien von der Rindensubstanz abgehoben worden ist. Es erscheint doppelt contourirt und bei stark contrahirten Muskeln in quere Falten gelegt, welche in so regelmässigen Intervallen auf einander folgen können, dass man leicht verführt wird die Muskelsubstanz für quergestreift zu halten (Fig. 6β).

Ferner ist das Sarkolemma fein längsstreifig, was jedoch seinen Grund nicht in einer Faltung, sondern in einer faserigen Structur der Membran hat. Denn bei der Untersuchung der Muskelfaser auf dem Querschnitt (Taf. XX, Fig. 9α) bildet das Sarkolemma einen körnigen Ring zwischen Gallerte und Muskelsubstanz; auch bleibt die feine Längsstreifung bestehen, wenn das Sarkolemma durch Diffusion vom Muskel abgehoben und stark aufgebläht

wird. Histologisch ist das Sarkolemm nur eine Erhärtung und Verdichtung der benachbarten Gallerte, weshalb denn auch keine besonderen Sarkolemmkerne nachweisbar sind.

Während soweit alle Muskeln übereinstimmend gebaut sind, unterscheiden sich die longitudinalen und circulären Fasern von den radialen durch die Beschaffenheit der Enden; jene verjüngen sich allmählich und laufen in eine feine Spitze aus, die noch in dem weicheren Theil der Gallerte eingeschlossen ist; diese dagegen besitzen verästelte Enden und befestigen sich mit den feinen Ausläufern in der resistenteren unmittelbar auf das Epithel folgenden Oberflächenschicht der Gallerte. Die Verästelung ist bei allen radialen Muskelfasern etwas anders auf der peripheren Seite, welche an die Epidermis anstösst, als auf der centralen, dem Magen zugewandten Seite, so dass es möglich ist an einer völlig isolirten Muskelfaser zu bestimmen, in welcher Weise sie im Körper der Beroë orientirt war. Das centrale Ende (Taf. XX, Fig. 14) verästelt sich ziemlich regelmässig dichotomisch 6—10 Mal hinter einander, wodurch Büsche von etwa 50—100 Endausläufern gebildet werden; die Zahl würde noch beträchtlicher sein, wenn nicht einige Theiläste bei der Verästelung hinter den übrigen zurückblieben, und zwar gilt dies besonders von den mehr nach dem Inneren des Busches zu gelegenen. Mit jeder Theilung wird die Muskelfaser feiner, bis sie endlich mit sehr dünnen in eine haarscharfe Spitze auslaufenden Fädchen endet; zugleich verändert sie ihr Aussehen, insofern es nicht mehr möglich ist, Sarkolemm, Axen- und Rindensubstanz zu unterscheiden. Die Kerne finden sich vornehmlich in den Winkeln der Gabelung, in denen sich schwimnhautartig eine dünne Brücke einer feinkörnigen wahrscheinlich protoplasmatischen Substanz ausbreitet; in dieser Schwimnhaut liegt entweder eine ganze Anzahl von Kernen oder auch nur ein einziger, oder endlich es wird ein Kern ganz vermisst.

Alle Theilungen erfolgen unter einem sehr spitzen Winkel und in alternirenden Ebenen, so dass eine jede Theilungsebene senkrecht steht zur vorhergehenden und zur nächst folgenden. Dadurch wird es bedingt, dass die Endausläufer einer Muskelfaser sich ziemlich gleichmässig vertheilt an der Gallertoberfläche befestigen und in ihrer Gesamtheit eine etwa kegelförmige Figur veranlassen. Isolirt und aus der Gallerte herausgezogen sieht das Muskelende wie ein Besenreis aus.

Das periphere Muskelende (Taf. XX, Fig. 13) ist zwar nach demselben Princip gebaut, unterscheidet sich aber durch die ge-

ringere Zahl seiner Ausläufer. Auch sind die Theilungen nicht so regelmässig, ihre Winkel sind nicht spitz, sondern nahezu einem Rechten gleich. Da die ganze Verästelung in Folge dessen sperriger wird, so gewinnt das periphere Ende der Muskelfaser ein hirschgeweihartiges Aussehen.

Den radialen Muskelfasern in vieler Beziehung ähnlich sind die Elemente, welche ich als Nervenfasern deute, feine Fädchen, welche isolirt in der Gallerte verlaufen und sich auf grosse Strecken hin verfolgen lassen; sie scheinen ebenfalls wie die radialen Muskeln nur an epithelialen Flächen zu enden, indem sie sich allmählich, jedoch in unregelmässiger Weise, verästeln; je nach der Behandlung mit Reagentien ergeben sie ein verschiedenes Bild. Mit Osmium-Essigsäure macerirt (Taf. XX, Fig. 1  $\alpha$ , Fig 5 u. 10) sind sie homogene Fäden, welche von Zeit zu Zeit anschwellen und einen Kern eingebettet erhalten; an Orten wo die Osmiumsäure nur langsam eingedrungen war und die schneller zur Wirkung gelangende Essigsäure allein ihren conservirenden Einfluss geltend gemacht hatte, zeigten sie Varicositäten (Taf. XX, Fig. 1  $\beta$ ). Wenn nun auch dieselben nicht als etwas den Nerven Eigenthümliches angesehen werden dürfen, so lassen sie doch erkennen, dass die Fäden aus einer weichen Substanz bestehen, welche bei der Gerinnung leicht Quellungserscheinungen giebt; und in diesem Sinne können die Varicositäten hier wie auch sonst zu Gunsten der Ansicht verwerthet werden, dass die mit ihnen behafteten Fäden dem Nervensystem zugehören. Die Fäden werden von einer zarten Membran, einer Nervenscheide, umhüllt, welche jedoch nur da sichtbar ist, wo sie durch Einwirkung der Reagentien blasenartig von dem Faden abgehoben ist.

Bei Thieren, welche nur mit Osmiumsäure behandelt und darauf zur weiteren Erhärtung in Spiritus conservirt oder welche der Behandlung mit Kleinenbergs Picrinschwefelsäure unterworfen worden waren, sind die in Rede stehenden Fäserchen viel schärfer contourirt. In Folge der Schrumpfung der Gallerte und noch mehr vielleicht in Folge der Contraction der Muskeln halten sie einen vielfach gewundenen Verlauf ein. Beides bringt es mit sich, dass die Fädchen eine grosse Aehnlichkeit mit den elastischen Fasern gewinnen, welche im Körper der Medusen beobachtet werden; immerhin unterscheiden sie sich von denselben auch dann noch durch den Besitz von Kernen, welche in ihren Verlauf eingeschaltet sind.

Ein weiterer Vortheil der erhärtenden Reagentien besteht

darin, dass man durch sie auf Verschiedenheiten in der Dicke der Nervenfädchen aufmerksam wird. Einerseits sind dieselben so dünn, dass sie nur wie Linien aussehen, andererseits erreichen sie eine deutlich messbare Dicke. Endlich kann man auch Querschnitte (Tafel XX, Figur 9  $\beta$ ) anfertigen und erhält dann kleine Kreise, in denen eine deutliche Umhüllung, ein Neurilemm, von einem Inhalt zu unterscheiden ist. Letzterer ist bald punktförmig, wenn die Nervenfasern selbst vom Schnitt getroffen wurde, ansehnlich dagegen, wenn gerade ein Kern in der Schnittebene lag.

Die beschriebenen Fäserchen verbinden sich sowohl unter einander als auch mit den Muskeln in mannichfachster Weise (Taf. XX, Fig. 1 u. 5). Zwei sich kreuzende oder dicht an einander vorübergehende Fäserchen können sich hierbei an einander legen und mittelst einer schwimnhautartigen Brücke verschmelzen; oder die Brücke zieht sich zu einem längeren Fädchen aus, welches auch bei grösseren Entfernungen eine Verbindung herstellt. Wenn mehrere benachbarte Fäden in Wechselbeziehung treten, so kann manchmal ein kleines Geflecht entstehen. Weitere Verschiedenheiten werden durch das Verhalten der Kerne herbeigeführt, wobei drei Fälle möglich und auch alle drei thatsächlich nachweisbar sind. Beide Fäserchen können da, wo sie sich vereinigen, mit je einem Kerne versehen sein, es können beide kernlos sein und endlich kann nur eines einen Kern besitzen.

Aehnliche Verhältnisse wiederholen sich bei der Verbindung von Muskel und Nerv. Das gewöhnliche Vorkommen ist, dass der Nerv senkrecht zur Richtung der Muskelfaser verläuft und an der Stelle, wo er sich mit ihr kreuzt, mit einer kleinen dreieckigen Verbreiterung sich an sie legt; (Taf. XX, Fig. 8 u. 12  $\beta$ ) seltener geht vom Nerv ein längeres Fädchen ab, welches den Muskel versorgt (Taf. XX, Fig. 12  $\alpha$ ). Weiter ist es als das Gewöhnlichere anzusehen, dass beide Theile an der Verbindungsstelle kernlos sind. Wenn das im Allgemeinen seltne Verhalten vorliegt, dass der betreffende Abschnitt der Muskelfaser mit einem oder mehreren Kernen ausgestattet ist, so tritt die Marksubstanz zu Tage und verbindet sich mit dem Nervenfasern. Einige Male habe ich beobachtet, dass ein und dieselbe Nervenfasern zwei Muskelfasern gleichzeitig versorgt (Taf. XX, Fig. 4); sie verbreitert sich dann zu einer dünnen Platte, die zwischen den nahe aneinander vorüberziehenden Muskelfasern ausgespannt ist. Dies erklärt wohl auch die Fälle, wo zwei aneinander gelagerte Muskelfasern scheinbar durch eine Querbrücke verbunden sind; wahrscheinlich ist hier

die Nervenfasern, welche die Querbrücke gebildet hat, abgerissen und verloren gegangen.

Die Art, in welcher die Nervenfasern unter den epithelialen Flächen enden, ist schwer festzustellen, weil das Epithel an conservirten Präparaten trübe und die Fasern sehr fein sind. Im Allgemeinen herrschen folgende Verhältnisse (Taf. XX, Fig. 10): die Nervenfasern treffen unter spitzem Winkel mit dem Epithel zusammen und geben auf der demselben zugewandten Seite feinere Zweige ab, die sich ihrerseits wieder verästeln. Die Verästelung ist somit eine einseitige und nicht dichotomisch wie bei den Muskelfasern. Häufig liegen Kerne an den Stellen wo grössere Seitenäste abgehen. Dass die letzten Aeste fein zugespitzt aufhören sollten, ist mir nicht wahrscheinlich, viel richtiger scheint mir die Annahme, dass sie in den subepithelialen Nervenplexus des Ektoderms übergehen.

Die beschriebenen Nervenfasern bekommt man am besten zu sehen, wenn man durch ein mit Osmium-Essigsäure behandeltes gefärbtes und weiter in Glycerin conservirtes Thier Querschnitte senkrecht zur Längsaxe des Körpers legt. Ich wandte beim Schneiden eine feine scharfe Scheere an, da bei der Durchsichtigkeit der Gewebe auch dickere Schnitte brauchbar sind und sogar den Vorzug verdienen, weil auf ihnen eine grössere Zahl von Fäden sichtbar ist. Ein zweiter Vorzug der Scheerenschnitte beruht darauf, dass die Gewebselemente mehr in ihrer natürlichen Lagerung verharren und dass die Gallerte nicht die Schrumpfung erfährt, welche beim Schneiden mit Rasirmessern auch bei der schonendsten Behandlung nicht vermieden werden kann.

Auf einem solchen Querschnitt sieht man zunächst aufs Schönste die Muskelfasern, welche in radialer Richtung von der Wand des Magens nach der Körperoberfläche ziehen und an beiden Flächen verästelt enden, man sieht ferner die Nervenfasern, welche im Grossen und Ganzen eine circuläre zum Verlauf der Muskelfasern senkrechte Richtung einhalten und dabei von Stelle zu Stelle sei es unter einander, sei es mit den Muskelfasern Verbindungen eingehen. Das Bild ist vollkommen das gleiche, sowohl bei jungen etwa 2 Ctm. langen Thieren, als auch bei älteren Individuen von 4—8 Ctm. Länge; ich hebe dies besonders hervor, weil daraus hervorgeht, dass die als Nervenfasern beschriebenen Theile im Laufe des Wachstums keine Veränderung erfahren.

Die Nervenfasern lassen sich weit verfolgen, bis sie nach einer der beiden epithelialen Flächen hin ablenken, um hier zu

enden; bei ihrer grossen Länge ist es sehr schwer, die beiden Enden derselben Faser aufzufinden; doch kann ich mit ziemlicher Sicherheit behaupten, dass die Nervenfäden zum Theil an der Körperoberfläche beginnen und nach längerem circulären Verlauf an dem Magen enden, zum Theil an der Körperoberfläche sowohl ihren Anfang als auch ihr Ende haben. Die Letzteren schienen mir an Zahl zu überwiegen.

Sehr schöne Bilder von den Nervenfäden erhält man auch am Sinnespol, wo sie in den oberflächlicheren Schichten der Gallerte dicht unter dem Epithel vorkommen. Sie ziehen hier im Allgemeinen meridional, den Wimperrinnen parallel und sind namentlich unter den letzteren reichlicher vorhanden und zu einem anscheinlichen Strang vereint, welchen ich den Meridiannerven nennen will. Da der Meridiannerv bei allen Ctenophoren in gleicher Weise auftritt, werde ich ihn zum Schluss dieses Abschnittes im Zusammenhang besprechen.

Eine dritte durch Reichthum an Nervenfasern besonders ausgezeichnete Stelle ist der Umkreis des unteren Trichterendes. Hier lagern nach Innen von den circulären Muskellagen zwei auf dem Querschnitt ovale Gallertpolster, welche sich zwischen den Trichter und die Magengefässe einschieben und daher ebenfalls in die Transversalaxe fallen. Die von Eimer entdeckten und Trichterklammern benannten Polster sind vollkommen frei von Muskeln, aber um so reicher an Nervenfasern, welche parallel den Breitseiten des Magens, d. h. in sagittaler Richtung verlaufen; sie bilden besonders häufig Anastomosen, wie man daraus entnehmen kann, dass ich in dem beschränkten Raum eines Gesichtsfelds (bei D. Oc. 2) 4 Fasern durch Anastomosen unter einander verbunden fand. Die Enden der Fasern sind beiderseits reichlich verästelt und befestigen sich an der Wandung des Trichters.

Was nun endlich den dritten Bestandtheil der Gallerte, die Bindesubstanzzellen, anlangt, so sind dieselben im Allgemeinen spärlich hier und da zwischen die übrigen Elemente eingestreut und sehen wie kleine Amöben aus. Ihr Protoplasmakörper nimmt die mannichfachsten Formen an, ist bald spindelig, bald in Lappen ausgezogen und auf seiner Oberfläche mit spitzen pseudopodienähnlichen Fortsätzen bedeckt, welche sich aber niemals auf grosse Strecken hin verfolgen lassen. Ich zweifle nicht, dass bei der Beobachtung im frischen Zustand — ich habe leider verabsäumt darauf zu achten, — die Zellen sich als amoeboider Ge-

bilde erweisen werden. Der Kern der Zellen ist rundlich und von reichlichem körnigem Protoplasma umgeben.

## 2. *Eucharis multicornis*.

Um das Mesoderm des gesammten Körpers zu untersuchen, ist die *Eucharis* unter allen Ctenophoren wohl die ungünstigste, weil ihr Körper ansehnlichere Dimensionen erreicht und trotzdem von einer so ausserordentlich weichen Gallerte gebildet wird, dass man grössere Stücke des lebenden Thieres nicht auf den Objectträger bringen kann, ohne dass dieselben auseinanderfliessen. Es werden dann aber alle Theile aus ihrer natürlichen Lagerung herausgebracht und leiden unter der Zerrung und Dehnung, denen sie ausgesetzt werden. Durch die Behandlung mit Reagentien wird diesen Uebelständen nicht abgeholfen, dagegen gesellt sich zu ihnen noch das weitere ungünstige Moment, dass die Gallerte von Reagentien schwer durchtränkt wird. Wenn man ein grösseres Stück einer *Eucharis* herausschneidet und in Osmiumsäure wirft, bleiben einzelne Theile, welche zufällig vor dem Reagens geschützt sind, lange am Leben und es kann vorkommen, dass Ruderplättchen noch lebhaft schwingen, während andere von der Osmiumsäure schon tief geschwärzt sind.

Dagegen besitzt *Eucharis* in den sogenannten Tastpapillen (Taf. XXI, Fig. 3) Organe, welche sich ausserordentlich zur Untersuchung des Mesoderms innerhalb eines beschränkten Körperabschnitts eignen. Die Tastpapillen, deren ektodermalen Nervenplexus, Sinnes- und Drüsenzellen und Muskelfasern wir schon genauer kennen gelernt haben, sind muskelreiche und in Folge dessen auch resistenterer Theile; sie lassen sich sowohl im frischen Zustand als auch nach Behandlung mit Reagentien leicht untersuchen, da letztere allseitig eindringen können.

Für die Zwecke der vorliegenden Untersuchung ist es ferner von Bedeutung, dass die Organe eine grosse physiologische Selbständigkeit zu erkennen geben und uns als in sich abgeschlossene Einheiten entgegentreten. Eine jede Papille ist ausserordentlich empfindlich und beweglich; auf den geringsten Reiz hin geräth sie in lebhafteste Contractionen, dehnt sich und streckt sich tastend hin und her, um sich nach einiger Zeit wieder zu verkürzen, ganz ähnlich den Ambulacralfüsschen der Echinodermen. Reize, auf eine Papille ausgeübt, pflanzen sich rasch auf die benachbarten Papillen fort, welche nun auch nach dem Ort der Reizung hin tasten, als ob sie ihre mit Klebzellen bewaffneten Enden an

den in ihr Bereich gelangten Fremdkörper anheften wollten. Diesem hohen Grad physiologischer Leistungsfähigkeit entsprechend treffen wir denn auch in einer jeden Papille alle Elemente an, die wir schon bei *Beroë* kennen gelernt haben: Muskelfasern, Nervenfasern und Bindegewebszellen.

Die Muskelfasern der Tastpapillen sind, wie wir früher gesehen haben, nicht allein mesodermal, sondern zum Theil auch ektodermal. Dem Ektoderm gehören die longitudinalen Fasern an, welche verkürzend wirken, dem Mesoderm dagegen die transversalen, welche jenen antagonistisch entgegentreten und die Verlängerung der Papille veranlassen. Die letzteren, mit welchen wir hier uns allein zu befassen haben, bestehen fast ausschliesslich aus contractiler Substanz, während eine protoplasmatische Axe fast gänzlich zu fehlen scheint; die letzten Ueberreste der Bildungszellen sind Kerne, die ab und zu in den Verlauf der Fasern eingeschlossen sind. Auch von der Existenz eines Sarkolemmis habe ich mich nicht überzeugen können, ohne jedoch dasselbe ablängnen zu wollen.

An beiden Enden sind die Muskelfasern reichlich verästelt, sie unterscheiden sich aber von den Muskelfasern der *Beroiden* durch die Häufigkeit der Anastomosen, welche sie eingehen und welche auf's Innigste mit ihrer Anordnung zusammenhängen (Taf. XXI, Fig. 10). Alle Fasern verlaufen der Endscheibe der Papille parallel und kreuzen sich, wie man dies am schönsten auf einem Querschnitt durch eine Papille sieht, nach allen Richtungen; wo zwei von ihnen an einander vorüberziehen, da legen sie sich auch zusammen und verbinden sich durch eine schwimnhautartige Verbreiterung. So entstehen in den Papillen förmliche Muskelnetze, die sich in ziemlich regelmässiger Weise in Schichten anordnen. Denn da die Muskelfasern vorwiegend transversal verlaufen, so gruppieren sie sich mit Vorliebe zu muskulösen Scheidewänden, welche sich quer durch die Gallerte ausspannen und der Tastpapille bei seitlicher Ansicht ein Aussehen verleihen, als wäre sie in lauter hintereinander gelegene Stücke abgetheilt (Taf. XXI, Fig. 3). Indessen hängen auch die Muskelfasern zweier auf einanderfolgender Scheidewände unter einander zusammen.

Viel schwieriger wahrnehmbar als die Muskelfasern sind die Nervenfädchen, welche in ihrer Beschaffenheit, Endigungsweise und im Princip ihrer Anordnung durchaus den Nervenfäden von *Beroë ovatus* gleichen. Sie sind viel feiner als die Muskelfasern, weshalb sie sehr leicht übersehen werden können; von Zeit zu Zeit

sind sie durch eingelagerte Kerne spindelig verdickt; bei starker Osmiumsäureeinwirkung scharf contourirt, werden sie dagegen varicös, wenn das Reagens nicht rasch genug gewirkt hat. Sie steigen in longitudinaler Richtung in der Tastpapille auf und verkleben ab und zu mit den Muskelfasern, mit denen sie, ihren Verlauf kreuzend, in Berührung kommen. Kurz vor ihrem Ende (Taf. XXI, Fig. 12n u. 16 $\gamma$ ) geben sie ausserordentlich feine seitlich sich verästelnde Fortsätze nach den Epithel hin ab, bis sie selbst in mehrere feine Endästchen zerfallen. Einige unter ihnen hören in dieser Weise schon früh an der Basis auf, andere dagegen dringen bis dicht an die Spitze der Tastpapille vor. Ich habe keine Nervenfasern gefunden, welche ihre beiden Enden in derselben Tastpapille gehabt hätte. Stets liessen sie sich vom verästelten Ende an bis in die Körpergallerte an der Basis der Papille verfolgen, wo sie in Folge der Präparation abgerissen waren. Nur äusserst selten ist es mir geglückt zu beobachten, dass eine Faser von einer Papille durch die Körpergallerte in eine benachbarte Papille übertrat oder sich in der Nachbarschaft an die Hautoberfläche ansetzte, um hier verästelt am Epithel zu enden. Indessen will es mir scheinen, dass dieses nur einige Male beobachtete Verhalten allgemeine Gültigkeit besitzt und dass die Papillen durch die von einer in die andere übertretenden Nervenfädchen in engeren Zusammenhang gebracht werden. So würde sich die Gleichzeitigkeit erklären, welche in den Bewegungen benachbarter Papillen herrscht.

Zwischen Muskel- und Nervenfasern sind zahlreiche Bindegewebkörperchen (Taf. XXI, Fig. 16 $\beta$ ,  $\delta$ ) eingestreut, welche gewöhnlich eine ansehnliche Grösse erreichen. Ihr Protoplasma ist homogen und wird von Osmiumsäure stark gefärbt, ihre Kerne sind gross, rundlich und mit einem kugeligen Kernkörperchen versehen; ihre Ausläufer endlich sind zahlreich, mehrfach hinter einander verästelt und auf eine ziemlich beträchtliche Entfernung zu verfolgen. Alles dies verleiht ihnen einige Aehnlichkeit mit Ganglienzellen, als welche sie jedoch nicht gedeutet werden können, da sie isolirt und ohne Verbindung mit Nervenfasern sind. Auch bieten sich von ihnen aus Uebergangsformen zu kleineren und körnchenreicheren Elementen, welche die hervorgehobene Aehnlichkeit mit Ganglienzellen nicht besitzen.

Endlich existiren in den Tastpapillen von Eucharis noch Zellen, welche ich nicht anstehe als Anlagen von Muskelfasern, vielleicht auch von Nervenfasern zu deuten (Taf. XXI, Fig. 16 $\alpha$ ); sie sind auf die Gallertschicht dicht unter der drüsigen Endscheibe der

Papille beschränkt und werden frei gelegt, wenn man die Drüsenzellen durch Zerzupfen oder durch Abpinseln entfernt. Einige von ihnen sind Körper, welche nur einen Kern haben und an beiden Enden in Fäden ausgewachsen sind, von denen weitere Ausläufer entspringen; andere sind weiter gestreckt zu Fasern, welche an beiden Enden sich etwas verdicken. Jede Verdickung enthält einen Kern und ist mit Ausläufern besonders reichlich bedacht. Je mehr sich die auf diese Weise entstandenen Fasern in die Länge ziehen, um so mehr vervielfältigen sich die Kerne und um so mehr prägt sich der Charakter der Muskelfaser aus.

### 3. *Cestus Veneris*.

Im Anschluss an die Tastpapillen von *Eucharis* empfiehlt es sich die gleichnamigen Organe von *Cestus Veneris* (Taf. XXI, Fig. 11) zu behandeln, weil dieselben einfacher gebaut sind und daher gleichsam als Entwicklungsformen der ersteren betrachtet werden können. Schon in der Beschaffenheit des Ektoderms war dies Verhältniss zum Ausdruck gekommen, indem die bei *Eucharis* vorhandenen longitudinalen Muskeln bei *Cestus* fehlten; im Bereich des Mesoderms giebt es sich in dem Mangel der Bindesubstanzkörperchen und der Nervenfasern zu erkennen, so dass nur die Muskelfasern übrig bleiben, welche transversal zur Längsaxe der Papille gestellt ihre Hervorwölbung veranlassen.

Die Muskelfasern, welche niemals mittelst Anastomosen untereinander zusammenhängen, sind in einer regelmässigeren Weise angeordnet als bei *Eucharis*. Von ihrer Anordnung kann man sich ein Bild machen, wenn man Stäbchen einzeln übereinander legt, so dass jedes folgende das vorhergehende unter rechtem oder spitzem Winkel kreuzt. In derselben Weise kreuzen sich auch die Muskelfasern; nehmen wir z. B. an, dass die der Spitze der Papille benachbarte Faser quer gestellt ist, so würde die nächste eine sagittale, die dritte eine quere, die vierte wieder eine sagittale Richtung u. s. w. einhalten. Auf einem optischen Durchschnitt muss man die einen Muskelfasern auf dem Querschnitt erblicken, wenn man die anderen ihrer ganzen Länge nach überschaut. Nur bei grösseren Papillen wird die Anordnung etwas unregelmässig. Die Muskelfasern finden sich hier in grosser Anzahl und halten in den tieferen Lagen einen stark gebogenen Verlauf ein in der Weise, dass die Concavität des Bogens nach der Papillenspitze gerichtet ist.

Da jede Papille die Gestalt eines flachen Hügelns besitzt, wer-

den die Muskelfasern nach der Spitze zu kürzer, nach der Basis länger. Damit steht wiederum im Zusammenhang die wechselnde Anzahl von Kernen, welche auf jede Faser entfallen; die kürzeren haben einen einzigen median gelegenen Kern, dann folgen Fasern mit zwei Kernen, je einem Kern an einem der Enden, u. s. w. Wir haben somit hier eine ähnliche Entwicklungsstufe der Muskelfasern wie bei *Eucharis* vor uns. Die Enden einer jeden Faser sind dichotom verästelt und verlangen keine genauere Schilderung.

Wenn wir von den Tastpapillen absehen, so ist der Venusgürtel für die Untersuchung des Mesoderms kein geeignetes Object, da im Gegensatz zu den übrigen Ctenophoren bei ihm die Muskulatur ihrer Hauptmasse nach vom Ektoderm und zum kleinsten Theil vom Mesoderm geliefert wird. Die eleganten schlängelnden Bewegungen des Thieres werden allein durch die alternirenden Contractionen der ektodermalen Muskellagen bedingt, welche die transversalen Seiten bedecken; die mesodermalen Muskeln veranlassen dagegen nur unwichtige Gestaltveränderungen des Körpers; sie verkürzen die Lappen zu beiden Seiten der Mundrinne, ziehen den Sinneskörper zurück und vertiefen die Furchen, in welchen die Plättchenreihen liegen. Ich habe nur die letzteren Muskelfasern, welche sich an die Basis der Plättchen inseriren, untersucht. Dieselben stimmen in ihrem Bau mit den Muskelfasern der Beroiden überein, indem sie eine Axen- und Rindensubstanz und ein Sarkolemm unterscheiden lassen und an den Enden sich verästeln. Nur ist ihre Dicke nie so bedeutend als es bei *Beroë ovatus* gewöhnlich der Fall ist.

Was ihre Verlaufsrichtung anlangt, so strahlen auf einem Querschnitt gesehen (Taf. XXI, Fig. 4) die Muskelfasern vom Grund der Rinne, welche durch ihre Contractionen veranlasst wird, fächerartig aus, um sich an entferntere Punkte des Ektoderms zu inseriren. Ein Theil verläuft dabei nach aufwärts, ein anderer nach abwärts; dazwischen ziehen Muskelfasern quer durch die Gallerte vom Grunde einer Plättchenreihe zur anderen. Fast alle Muskelfasern waren an den mit Reagentien behandelten Objecten wahrscheinlich in Folge allzu heftiger Contraction zerrissen und bestanden nur noch aus grösseren und kleineren hinter einander gereihten Stücken.

Im Umkreis der Plättchenreihen lassen sich noch weitere Fäden nachweisen, die in mehrfacher Hinsicht von den muskulösen Elementen unterschieden sind und von mir für nervös gehalten wer-

den. Sie sind viel feiner und ebenso wie die Nervenfäden der *Beroë* und *Eucharis* gebaut; an den untersuchten Exemplaren waren sie stets gut erhalten. Am wichtigsten ist aber, dass sie in ihrem Verlauf die Muskelfasern kreuzen und dabei ab und zu mit ihnen Verbindungen eingehen. Die Richtung, welche den Nervenfäden durch diese Anordnung angewiesen wird, will ich nicht genauer beschreiben, da sie durch die schematisirte Zeichnung in einer verständlicheren Weise dargestellt wird, als es durch Worte möglich wäre.

Mit den zuletzt erwähnten Elementen stimmen in ihrem Bau auch die Fäden überein, die sich von einer Tentacularseite zur anderen quer durch die Gallerte ausspannen, und werden sie mit demselben Recht wie jene für Nerven gehalten werden müssen. — Die Stränge starker Fasern, welche unter den Tentakelrinnen verlaufen, habe ich nicht näher untersucht und lasse daher ihre histologische Bedeutung unentschieden.

Sehr bemerkenswerth endlich sind die Bindesubstanzzellen vom Venusgürtel, welche in ziemlich grosser Zahl allerorts, besonders reichlich aber unter den ektodermalen Muskelschichten der Tentacularseiten angetroffen werden. Die Körper der Zellen sind auffallend gross und durch Osmiumsäure geschwärzt, allseitig entspringen von ihrer Oberfläche feine lange verästelte Ausläufer ähnlich den Pseudopodien einer Heliozoe. Da auch die Kerne gross sind, so tritt uns hier abermals der ganglienzellenähnliche Habitus der Bindesubstanzzellen entgegen, auf den ich schon bei *Eucharis* aufmerksam gemacht habe.

#### 4. *Cydippe hormiphora*.

Von den bisher betrachteten Ctenophoren unterscheidet sich *Cydippe hormiphora* durch die völlig verschiedene Beschaffenheit ihrer Muskelfasern. Diese sind Bänder von ansehnlicher Breite, dabei aber so dünn, dass sie von der Fläche betrachtet (Taf. XIX, Fig. 7 $\beta$ ) kaum wahrgenommen werden, auch wenn sie durch Osmiumsäure etwas geschwärzt oder durch Carmin mattröth gefärbt worden sind; von der Kante gesehen (Fig. 7 $\alpha$ ) lassen sie dagegen zwei scharfe dicht nebeneinander verlaufende Contouren erkennen. Die Substanz der Bänder ist an und für sich homogen, enthält aber zahlreiche den Muskelkörperchen der Wirbelthiere vergleichbare Einschlüsse, die bald die Gestalt von Spindeln haben, bald als Fäden sich über eine grössere Strecke in der Längsrichtung des Bandes hinziehen. Die Spindeln und Fäden bestehen aus

einem stark vacuolisirten Protoplasma und sind ab und zu mit einem oder mehreren Kernen ausgestattet. Da die meisten Einschlüsse kernlos sind, so haben wir wie bei den Wirbelthieren kernhaltige und kernlose Protoplasmaanhäufungen aus einander zu halten. Die Enden der Muskelbänder verschmälern sich etwas und scheinen mehrfach gespalten zu sein, ohne dass jedoch dabei die bisher bei allen Ctenophoren aufgefundenen fadenförmigen Endausläufer entstünden.

Von den Muskelfasern sind die Nervenfasern leichter zu unterscheiden als bei irgend einer anderen Ctenophore, da sie die schon mehrfach beschriebenen Charaktere besitzen (Taf. XIX, Fig. 6); sie sind dünne Fäserchen, welche durch Einschaltung von Kernen ab und zu verdickt sind; an den Enden geben sie eine grössere Anzahl feiner verästelter Fäden ab, die ganz besonders lang sind und sich an der Oberhaut befestigen. Besonders zahlreich sind die nervösen Fäden im Umkreis der Tentakelsäcke.

Da es dem Gesagten zufolge leicht fällt, in der Gallerte mit Sicherheit zweierlei Elemente nachzuweisen und weiter zu constatiren, dass keinerlei Uebergangsformen zwischen ihnen existiren, so wäre es mir von ganz besonderem Interesse gewesen, über ihre Beziehung zu einander Genaueres zu erfahren, ob es möglich ist Verbindungen zwischen ihnen und ein bestimmtes Anordnungsprincip ausfindig zu machen. Leider fehlte es mir hierzu an Material; zwar waren die Herren Professoren E. Haeckel und C. Claus so freundlich, mir ein reichliches Cydippenmaterial zur Verfügung zu stellen, wofür ich ihnen meinen besten Dank abstatte; *Cydippe hormiphora* war aber leider nicht darunter und die übrigen Arten haben nicht die charakteristischen Muskelbänder, wesshalb ich von einer weiteren Untersuchung Abstand genommen habe.

Auf die Existenz von Bindesubstanzzellen brauche ich hier nur in Kürze hinzuweisen, da sie in der Beschaffenheit ihrer Körper nichts Erwähnenswerthes bieten.

Ich hätte endlich noch der *Callianira bialata* zu gedenken, welche bei der Betrachtung der Geschlechtsorgane und des Tentakelapparats mir besonders gute Dienste geleistet hat; indessen für die Erforschung des Mesoderms erwies sich die kleine Ctenophore als sehr ungeeignet. Erstens zeigen die einzelnen Elemente nicht so charakteristische Unterscheidungsmerkmale wie bei den bisher betrachteten Arten, zweitens verlaufen sie sehr wirr durcheinander, in der mannichfachsten Weise durch Anastomosen unter

einander verbunden, so dass es ausserordentlich schwer ist, ein bestimmtes Anordnungsprincip zu erkennen. Da auch die geringe Grösse die Untersuchung erschwert, habe ich auf eine histologische Analyse der Gallerte verzichtet.

##### 5. Ueber die Fasern unter den Meridianstreifen.

Es bleibt mir schliesslich nur noch übrig die Elemente zu besprechen, welche bei allen Ctenophoren in übereinstimmender Weise unter den Meridianstreifen angetroffen werden. Dieselben sind von zweierlei Art: 1. Fasern, welche unter den Flimmerrinnen liegen und 2. Fasern, die sich zwischen die Plättchenreihen und Rippengefässe einschieben.

Die Fäden unter den Flimmerrinnen sind sehr zart und dünn und enthalten stellenweise spindelige Kerne; sie stimmen in ihrem Aussehen mit den Nervenfasern an anderen Orten des Ctenophorenkörpers überein, wesshalb ich sie in ihrer Gesamtheit schon oben als Meridiannerven bezeichnet habe; sie verlaufen in gleicher Richtung wie die Flimmerrinnen und sind dabei so dicht unter denselben gelagert, dass sie von ihnen meist verdeckt werden und sich leicht der Beobachtung entziehen. Ihre Zahl ist am grössten bei Beroë, kleiner bei Cydippe, Callianira und Cestus; bei der letztgenannten Ctenophore ist in dieser Hinsicht noch ferner ein Unterschied zwischen den Meridiannerven erkennbar, je nachdem sie den sagittalen oder den transversalen Wimperrinnen angehören. Wie es schon durch frühere Arbeiten bekannt ist, sind die transversalen Plättchenreihen klein und auf wenige Ruder reducirt und dem entsprechend auch die zugehörigen Flimmerrinnen wenig ausgebildet. Das hat seinen Einfluss auch auf die Fäden der Meridiannerven ausgeübt, von denen nur sehr wenige vorhanden sind.

Die Fäden des Meridiannerven reichen so weit als die Flimmerrinnen; wo diese mit einer Verbreiterung an dem ersten Ruderplättchen aufhören, finden sie ebenfalls ihr Ende, indem sie sich wie auch sonst die Nervenfasern verästeln und mit ihren feinsten Ausläufern sich am Epithel befestigen. Nur bei Beroë ovatus schien sich mir der Faserzug auch weiter über den bezeichneten Punkt hinaus unter die Plättchenreihen zu verlängern.

Nach der anderen Seite hin lassen sich die Meridiannerven bis in die Nähe des Sinneskörpers verfolgen, ohne dass es mir jedoch geglückt ist, einen Zusammenhang mit demselben nachzuweisen. Die Untersuchung stösst hier auf Schwierigkeiten, weil

die Ctenophoren bei der geringsten Reizung den Sinneskörper und die Anfänge der Meridianstreifen zurückziehen, so dass eine tiefe Grube am aboralen Ende des Körpers entsteht. Immerhin gelang es mir bei *Callianira bialata* festzustellen, dass die Fäserchen eines jeden Meridiannerven zunächst anfangen unter einander Anastomosen zu bilden (Taf. XXI Fig. 13); später treten sie auch mit den Fäden benachbarter Meridiannerven in Verbindung, so dass im Umkreis des Sinneskörpers ein Austausch zwischen den einzelnen Nervensträngen zu Stande kommt. Die letzten Enden der Nervenfasern entstehen auch hier wieder durch einen Zerfall in feinste, sich bis an das Körperepithel begebende Endäste.

Während ich die Fäden unter den Flimmerrinnen zum Nervensystem rechne, halte ich die in zweiter Linie genannten und unter den Plättchenreihen befindlichen Elemente für muskulös. Es sind Fasern, die sich zwischen den Rippengefässen und den Plättchenreihen ausspannen und einen radialen, zur Richtung der Meridiannerven senkrechten Verlauf verfolgen. Bei *Beroë* waren sie, wie alle in dieser Gegend befindlichen Gewebsbestandtheile, stets ungenügend conservirt, weil die Plättchenreihen hier in tiefe für die Reagentien schlecht zugängige Furchen zurückgezogen werden; ich bekam von ihnen Bilder, wie sie Eimer auf Tafel IX Figur 87 u. 90 seiner *Beroë*arbeit gegeben hat, Reihen von spindelförmigen und rundlichen Substanztheilchen, welche perlschnurartig an einander gereiht sind. Dass es sich hier um Kunstproducte handelt, lehren die übrigen Ctenophoren, bei denen die ungünstigen die Conservirung erschwerenden Verhältnisse nicht vorliegen, bei denen daher die in Rede stehenden Elemente gut erhalten sind. Bei *Cydidippe hormiphora* und *Callianira bialata* sind es Fasern von mässiger Dicke, welche mit ein oder mehreren Kernen ausgestattet sind und an beiden Enden sich dichotomisch verästeln; sie gleichen am meisten den kurzen Muskelfasern, welche die Beweglichkeit der Tastpapillen von *Cestus Veneris* veranlassen. Eine Sonderung in eine Rinden- und Marksubstanz liess sich ebenso wenig als ein Sarkolemm nachweisen.

**Literatur.** Bei einer Darstellung der Anschauungen, welche über den Bau der Ctenophorengallerte geltend gemacht worden sind, können wir die älteren Arbeiten, da in ihnen keine Angaben hierüber enthalten sind, übergehen und mit den Untersuchungen von M. Edwards beginnen. Der französische Forscher (12. p. 215) fand im Körper der *Beroïden* eine Menge ausserordentlich feiner

Fasern, welche er als Muskelfasern deutete und die ihm zu Folge besonders im Umkreis der Mundöffnung zu einem Sphinkter angeordnet sein sollen. Will (35. p. 45) vervollständigte diese Schilderung durch den Zusatz, dass die Muskeln glatt seien, bei den Contractionen aber sich auf ihrer Oberfläche in regelmässige Querfalten legen, wodurch das Bild einer Querstreifung vorgetäuscht werden könne; die Muskelfasern sollen einzeln verlaufen und nur an wenigen Stellen z. B. in den Papillen von *Eucharis* anastomosiren; ihrer Anordnung nach sollen sie in longitudinale und circuläre Muskelfasern eingetheilt werden können. Von den Muskelfasern unterschied Will (35. p. 45) die viel feineren, an den Enden verästelten und auch in abweichender Weise angeordneten Nervenfaserschlingen, indem er besonders auf einen stärkeren Strang derselben, welcher unter jeder Wimperrinne verlaufe, aufmerksam machte. Die Gallerte endlich, in welche diese Elemente eingebettet sind, ist für ihn ein Aggregat verschieden grosser runder oder polyedrischer kernloser Zellen.

Die Ansicht, dass die Gallerte aus grossen Zellen zusammengesetzt sei, wurde auch von Agassiz (3. p. 330) vertheidigt, welcher den Zellen sogar einen geringen Grad von Contractilität zuschrieb. Wenn er auch anfänglich noch die Gestaltveränderungen des Körpers vornehmlich auf besondere Muskelfasern zurückführte, von deren Anordnung er eine genaue Schilderung gab, so stellte er deren Existenz doch später (4. p. 214) ganz in Abrede und nahm als einzigen Bestandtheil der Gallerte grosse blasige Zellen an, welche vergleichbar den Zellen einer Citrone allein das Parenchym darstellen und durch ihre Contractilität die Bewegungen der Ctenophoren ermöglichen sollen. Durch die Querschnittsbilder ihrer derben Wandungen soll der Anschein erweckt werden, als ob besondere Muskelfäden vorhanden seien. Diese durchaus verfehlte Ansicht wurde bei der Beschreibung der *Pleurobrachia* zuerst vortragen und später als allgemein giltig für sämtliche Ctenophoren (p. 277) hingestellt.

In die Zwischenzeit zwischen die erste und zweite Publication von Agassiz fallen die Untersuchungen von Gegenbaur (21.), welche deswegen von Bedeutung sind, weil in ihnen die gallertige Grundsubstanz der Ctenophoren zum ersten Mal als eine besondere Form der Bindesubstanzen erkannt wurde. Zum Beweis für seine Auffassung schilderte Gegenbaur genauer die Gestalten der bald rundlichen, bald spindelförmigen, mit reichlichen Ausläufern und mit einem Kern versehenen, nicht selten auch anastomosiren-

den Binesubstanzzellen (p. 165). Die Muskelfasern (p. 170) wurden dagegen nicht eingehender behandelt und die in der Gallerte verlaufenden Nervenfäserchen gar nicht erwähnt. Denn was Gegenbaur über Nerven mitgetheilt hat (p. 180), bezieht sich auf die dem Ektoderm angehörigen Wimperrinnen. Das Gleiche gilt auch von der kurzen Mittheilung Kölliker's in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie (23. p. 316). In zwei späteren Arbeiten ist jedoch Kölliker auch auf die Beschaffenheit des Mesoderms zu sprechen gekommen. Aus der ersteren derselben ist hervorzuheben, dass Kölliker Contractionen an den Fäden unter den Plättchenreihen beobachten konnte und sie daher für Muskelfasern erklärte (26. p. 110); die zweite Arbeit giebt zum ersten Male eine ausführlichere Analyse der Gewebsbestandtheile der Ctenophoren (27. p. 110). Hierbei werden dreierlei Elemente unterschieden: 1. Muskelfasern, 2. Binesubstanzzellen, welche in zwei Modificationen als spindelförmige und sternförmige Binesubstanzzellen auftreten, 3. Stützfasern ähnlich den Stützfasern der Medusen. Als wesentlichstes Merkmal der Stützfasern wird angegeben, dass sie kernlos seien, ein Merkmal, welches aber hinfällig ist, da es kernlose Fasern in der Gallerte der Ctenophoren nicht giebt. Wenn wir nun weiter lesen, dass die Stützfasern im Körper der *Idyia roscola* mit Vorliebe radial verlaufen, so kommen wir zum Schluss, dass ein Theil der Stützfasern Kölliker's mit den radialen Muskelfasern identisch ist, welche ich oben von *Beroë* beschrieben habe. Einen anderen Theil halte ich für Nervenfasern und werde dabei durch die Bemerkung Kölliker's bestimmt, dass die Stützfasern untereinander mit Hülfe von längeren feineren Fasern zusammenhängen, und dass die Verbindungsstellen durch dreieckige Anschwellungen, welche an Endigungen von Nervenfasern an Muskeln erinnern, bezeichnet werden. Kölliker wirft selbst die Frage auf „ob die anastomosirenden Fäden nicht vielleicht als Nervenfasern anzusehen seien“ und rath ferneren Beobachtern „diese Möglichkeit im Auge zu behalten und auch bei den zarten Spindelzellen von *Idyia* und *Pleurobrachia* nachzuforschen, ob dieselben nicht vielleicht dem Nervensystem angehören.“

Allman (5. p. 286) hat vor Kölliker in der Gallerte von *Beroë* nur die Muskelfasern gesehen, welche nach ihm dickwandige Röhren sind, die von einer granulären Masse erfüllt werden, das Licht doppelt brechen und bei der Contraction sich verdicken. Sie ordnen sich in 4 Systemen an, welche als gastroparietales, als oberflächliches longitudinales, oberflächliches circuläres und tie-

fes circuläres (um den Magen gelegenes) näher bezeichnet werden. Abweichend von Allman beschreibt Wagener (34. p. 125) die Muskeln als Bündel von feinsten Primitivfibrillen, in denen weder Zellkerne noch anderweitige Zellenreste vorhanden seien.

Die Meinungsverschiedenheiten in der histologischen Beurtheilung der Gallerte sind durch die neuesten Untersuchungen nicht ausgeglichen worden, vielmehr stehen sich die Ansichten der Forscher schroffer denn je gegenüber. Fol (18. p. 9) unterscheidet mit Bestimmtheit bei *Cestus Veneris* nur dreierlei Elemente: 1. sternförmige ab und zu anastomosirende Bindesubstanzzellen, 2. Muskel- und 3. Bindegewebsfasern, von welchen aber die beiden letztgenannten nicht scharf auseinander gehalten werden könnten, weil sie nur durch verschiedene Dicke von einander abwichen. Die feineren Bindegewebsfasern wie die stärkeren Muskelfasern enthalten beide Kerne und hören mit wurzelförmig getheilten Enden auf. Ausserdem aber hält es Fol (p. 12) für wahrscheinlich, dass Nervenfasern existiren, welche vom Sinneskörper aus als blasse breite Fäden mit einem wellenförmig geschlängelten Axencylinder nach den Polplatten und den Trichtergefässen ziehen. Mit dieser Darstellung stimme ich rücksichtlich der Bindesubstanzzellen und Muskelfasern im Wesentlichen überein, dagegen erkläre ich Fol's Bindegewebsfasern für nervös und die sogenannten Nervenfasern für Elemente, welche zu sehr unter dem Einfluss einer ungenügenden Conservirung gelitten haben, als dass man sich mit Bestimmtheit über ihre Natur aussprechen könne. Wahrscheinlich sind es stark veränderte Muskelfasern.

In vollem Gegensatz zu Fol nimmt Eimer (14.) in der Gallerte einen grossen Reichthum weit verbreiteter Nervenfasern und Ganglienzellen an, zu denensich als weitere Elemente hinzugesellen Bindesubstanzzellen, Muskel- und Bindegewebsfasern.

Bei der Besprechung der Muskelfasern schildert Eimer den Bau ihrer Rinden- und Marksubstanz und ihres Sarkolemmis im Allgemeinen in derselben Weise, wie ich es gethan habe, macht dagegen über die Beschaffenheit ihrer Enden Mittheilungen, welche ich zum grössten Theil nicht bestätigen kann. Die Muskelfasern sollen von dem Moment ab, wo sie in die oberflächlichste Gallertschicht, die „Nervea“, eintreten, unter einer wahrscheinlich ganz allmählich erfolgenden Umwandlung ihrer Substanz zu Nerven werden, die sich verästeln und in feine in der Epidermis endende Fibrillen übergehen, oder sie sollen plötzlich in eine Unzahl feinsten Nervenfibrillen zerfallen, welche vom Muskelende pinselförmig nach

dem Epithel ausstrahlen. Eine solche Endigungsweise existirt nun ganz bestimmt nicht und alle zu ihrer Illustrirung der Beschreibung beigefügten Bilder lassen nur die Erklärung zu, dass ihnen ungenügend conservirte Präparate zu Grunde gelegen haben. Merkwürdigerweise giebt Eimer daneben auch richtig an, dass die Muskelfasern sich baumförmig verästeln oder einfach zugespitzt enden können.

Dass Eimer Präparate vor sich gehabt hat, die schlecht conservirt waren und dass er nicht genügend zwischen dem, was normal, und dem, was Kunstproduct ist, unterschieden hat, geht auch aus seiner Beschreibung der Nervenfasern hervor. Denn alle seine Figuren beziehen sich auf stark verquollene Fäden, welche mit Variositäten mehr bedeckt sind als es selbst bei einer mässigen Conservirung der Fall sein darf. Immerhin sind wir beide auch hier wieder in mehrfacher Hinsicht zu gleichen Resultaten gekommen, dass die Nervenfasern feine Fäserchen sind, welche ab und zu Kerne enthalten und von einem Neurilemm umgeben werden, dass sie, überall verbreitet, isolirt in der Gallerte verlaufen und nur in den sogenannten Trichterklammern reichlicher vorkommen und ausserdem noch unter den Flimmerrinnen zu einem Strang zusammen gedrängt sind, dass sie sich an ihren Enden verästeln und dabei feiner werden. In allem Uebrigen stimme ich dagegen der Schilderung Eimers nicht bei. So lässt er die Nervenfasern in ganz ausserordentlich feine netzartig verbundene Primitivfibrillen übergehen, welche besonders deutlich an Goldchloridpräparaten hervortreten und die Nervenfasern unter einander und mit gangliösen Elementen verbinden. Diese Fibrillennetze habe ich nie gesehen und muss ihre Existenz auf das bestimmteste in Abrede stellen; damit hängt dann weiter zusammen, dass ich auch die Ganglienzellen nicht anerkennen kann und dieselben für Bindegewebszellen erkläre, von welchen sie Eimer mit Unrecht versucht hat zu unterscheiden.

Eimer spricht ferner von einer „Nervea“, einer oberflächlichen Gallertschicht, welche sich leicht im Zusammenhang abziehen lasse und wegen ihres Reichthums an Nervenfasern gewissermaassen als ein diffus über die Körperoberfläche verbreitetes Centralorgan gedeutet werden könne. Es handelt sich hierbei um die Gallerte, welche nach aussen von den longitudinalen mesodermalen Muskeln gelegen nur von den verzweigten Enden der Nervenfasern und der parietogastralen oder radiären Muskelfasern durchsetzt wird, bei welcher daher von einem besonderen Nerven-

reichthum nicht die Rede sein kann. Eimer's Ansicht beruht auf der schon oben als irrig bezeichneten Annahme, dass die Enden der Muskeln von Nervenfibrillen gebildet würden, was denn freilich einen wesentlichen Zuwachs der nervösen Theile bedingen würde.

Als verdickte Stellen seiner Nervea fasst Eimer die Gallertstreifen, welche zwischen den Plättchenreihen und den Rippengefäßen liegen, auf, indem er zugleich die in radialer Richtung zwischen beiden Organen ausgespannten Muskelfasern für Nerven hält. Die Bilder, auf welche er sich hierbei stützt, kenne ich, da man sie bei *Beroë ovatus* in dieser Weise fast stets zu Gesichte bekommt, ich habe aber früher schon hervorgehoben, dass ich diesen Bildern keine Beweiskraft beimesse und dagegen die *Callianiren* und *Cydippen* als geeignetere Untersuchungsobjecte empfehle.

Wir haben endlich noch die Endigungsweisen der Nerven in Betracht zu ziehen. Nach Eimer verbinden sich alle peripheren Endäste der Nervenfasern und ebenso die Endäste der Neuromuskelzellen mit dem Epithel, so dass eine jede Epithelzelle von einer Nervenfibrille versorgt wird, welche wahrscheinlich im Kernkörperchen der Zelle ihr Endorgan findet. Andererseits verbinden sich die Nervenfasern mit Muskelzellen, indem sie gleichfalls sich verästeln und zahlreiche Endfibrillen bilden, welche sich an die Muskelfasern in zweierlei Weise ansetzen können. Im einen Falle ist die Verbindungsstelle durch einen Kern bezeichnet, in dessen Kernkörperchen die Nervenfibrille endet, im anderen Falle fehlt der Kern und die Nervenfaser geht dann wahrscheinlich direct in die Muskelsubstanz über. Es möchten beide Endigungen der Nerven am Muskel vielleicht als sensible und motorische zu unterscheiden sein.

Alle diese Angaben halte ich für verfehlt, indem ich namentlich den Angaben über die sensiblen Endigungen in der Haut gar keinen Werth beimesse, weil Eimer eine Beobachtungsmethode befolgt hat, bei welcher Irrthümern Thür und Thor geöffnet sind. Er hat nämlich den Zusammenhang der Epithelzellen mit Nerven nicht an Querschnitten oder Isolationspräparaten, sondern an Flächenpräparaten durch Heben und Senken des Tubus beobachtet.

Gelegentlich erwähnt auch Eimer, dass die Nerven seitlich Fäden abgeben, welche mit vorüberziehenden Muskeln in Verbindung treten sei es mittelst einer kernlosen oder kernhaltigen Verbreiterung. Ich hebe diese Beobachtung besonders hervor,

weil sie unter den Beobachtungen über Nervenendigung die einzige ist, welche ich bestätigen kann.

Was nun endlich die Bindegewebsfasern anlangt, so sind dieselben nach Eimer „drehrunde, stark lichtbrechende feine Fäden von geradem bis stark geschlängeltem Verlauf, welche meistens von Stelle zu Stelle durch Kerne, welche jedoch in sehr grossen Abständen von einander entfernt liegen, spindelförmig aufgetrieben sind. Die gröberen Fasern lassen in ihrem Innern einen hellen Streifen erkennen, welcher in vielen Fällen als Canälchen erscheint, so dass dann die ganze Faser als hohles Röhrchen sich darstellt.“ Von den Muskelfasern sind sie durch den Mangel der sich in Carmin roth färbenden contractilen Substanz unterschieden, von den Nervenfasern durch den Mangel der Varicositäten und das verschiedene Verhalten der Kerne, welche bei den Nervenfasern „durch ihre Grösse und Kugelgestalt charakterisirt“ sein sollen. Die Bindegewebsfasern „durchziehen die Gallertsubstanz des Thieres von innen nach aussen, sowie von oben nach unten, sehr häufig aber in einer solchen Richtung, welche diejenige der Muskelfasern im rechten Winkel kreuzt“; sie hängen zusammen 1. unter einander, 2. mit den Muskelfasern, 3. mit den Nervenfasern. In den letzteren Fällen soll der Zusammenhang sich jedoch nur auf die Hüllen (Sarkolemm und Neurilemm) erstrecken.

Wenn wir in der Schilderung der Nervenfasern die „Varicositäten“ als Kunstproducte und die „Grösse und Kugelgestalt der Kerne“ streichen, so bleibt zwischen ihnen und den Bindegewebsfasern kein Unterschied bestehen. Denn wer die Feinheit des Objectes kennt, wird keinen grossen Werth darauf legen, wenn Eimer die Bindegewebsfasern nur mit dem Sarkolemm, die Nervenfasern ausserdem noch mit der Muskelsubstanz verschmelzen lässt. Vielleicht würde übrigens Eimer selbst die Unterscheidung von Nervenfasern und Bindegewebsfasern haben fallen lassen, wenn er letztere, was er verabsäumt hat, bis an ihr Ende verfolgt und gesehen hätte, dass dasselbe ganz wie das Ende einer Nervenfasers beschaffen ist.

Neuerdings hat Eimer endlich eine kurze Notiz über die Gallerte in den Tastpapillen von Eucharis veröffentlicht und dabei Elemente beschrieben, welche er für wahrscheinlich nervös hält. Wenn auch das Aphoristische der Mittheilung kein bestimmtes Urtheil zulässt, so glaube ich doch annehmen zu können, dass Eimer nicht die Nervenfasern, sondern die Muskelfasern vor Augen gehabt hat. Ich schliesse dies einmal aus der Abbildung, welche gar

nicht zu dem von mir beobachteten Verhalten der Nervenfasern stimmt, und zweitens aus der Angabe, dass die Elemente „in der Nähe der Tastborsten, bez. der körnigen Zellen (der Drüsenzellen) angekommen“ sich dichotomisch verästeln. Dies kann sich nur auf die Muskelfasern beziehen, da die Nervenfasern nicht bis in die Spitze der Tastpapillen hinaufreichen.

Während Eimer zu vielerlei Gewebsbestandtheile im Mesoderm der Ctenophoren nachzuweisen versucht hat, ist Chun nach meiner Ansicht in den entgegengesetzten Irrthum verfallen, indem er überhaupt nur Muskelfasern und Entwicklungsformen von Muskelfasern anerkennt. Chun (6.) hat seine Anschauungen noch nicht im Zusammenhang dargestellt, sondern seine maassgebenden Gesichtspunkte zunächst in einer Kritik von Eimer's Beroidenarbeit niedergelegt. In dieser Kritik sucht er zum Theil mit gleichen Gründen, wie es hier geschehen ist, den Nachweis zu führen, dass kein Unterschied zwischen Bindegewebs- und Nervenfasern existire, dass die Varicositäten der letzteren und die dichten Netze von Primitivfibrillen Kunstproducte seien, hervorgerufen durch die von Eimer angewandten Reagentien, dass auch eine Endigung der feinsten Nervenästchen in Epithelzellen, wobei eine jede der letzteren versorgt werde, durch ihre Anordnungsweise ausgeschlossen sei. Auch in der Beschreibung der Art, in welcher die Muskelfasern verzweigt enden, ohne dabei ihren Charakter zu ändern und zu Nerven zu werden, sind Chun's Angaben und die meinen gleichlautend, wenn wir von einigen unwesentlichen Verhältnissen absehen. Ueberhaupt ist es mehr die Verschiedenartigkeit der Deutungen, auf welche sich die Verschiedenartigkeit des von Chun und mir eingenommenen Standpunkts zurückführen lässt. Ohne die ungleiche Beschaffenheit der Elemente zu läugnen fasst Chun dieselben als verschiedene Entwicklungsstufen derselben Gewebsform, des Muskelgewebes, auf, gestützt auf entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Zellen, welche anfänglich im Ektoderm gelegen später in das Mesoderm überwandern und hier den Charakter von Bindsstoffzellen besitzen, sollen sich strecken und lange dünne Fäden werden. Diese Fäden sind ursprünglich gleichartig und differenziren sich nur dadurch, dass einige wenig, andere viel contractile Substanz ausscheiden. Gegen diese entwicklungsgeschichtliche Darstellung habe ich nichts einzuwenden, nur kann ich der Folgerung nicht beitreten, dass Elemente, welche ein gleiches Aussehen während der Entwicklung besitzen, nicht functionell verschieden sein und diese functionelle Verschiedenheit nicht auch

bei fortschreitender histologischer Ausbildung später zu erkennen geben sollten. Ferner muss ich betonen, dass es sich nicht um ein mehr oder weniger von contractiler Substanz handelt, dass vielmehr bei Beroë Fasern von bestimmter Anordnung stets ohne Spur einer contractilen Rindenschicht sind, während eine solche bei den übrigen deutlich erkannt werden kann. Ueber die Verbindungen, welche zwischen Nerven- und Muskelfasern bestehen und auch von Eimer gesehen worden sind, äussert sich der Verfasser zunächst noch nicht mit der Bestimmtheit, welche ein näheres Eingehen auf diesen Punkt möglich macht.

Die hier kurz skizzirte Auffassung hat Chun (9. p. 330) in einer späteren Veröffentlichung insoweit modificirt, als er die Möglichkeit zugiebt, dass ausser Muskelfasern auch noch der Binde-substanz angehörige Elemente vorhanden sind; hierher rechnet er die sternförmigen Binde-substanzzellen und einen Theil der Fasern, wie z. B. die Fasern, welche bei Cestus sich zwischen den beiden transversalen Seiten ausspannen; dagegen hält er nach wie vor daran fest, dass keine Nerven in der Gallerte vorkommen.

### III. Das Entoderm.

Im Gegensatz zu dem Mesoderm und dem Ektoderm, welche die wichtigsten Organe des Körpers liefern und histologisch in mannigfacher Weise differenzirt sind, ist das Entoderm sehr einförmig beschaffen. Ich kann mich bei der Besprechung desselben kurz fassen, um so mehr, als ich über die Anordnung der entodermalen Gefässcanäle schon oben Einiges mitgetheilt, ihren feineren histologischen Bau aber wenig eingehend untersucht habe. Es wäre somit leicht möglich, dass bei weiteren Beobachtungen die Verschiedenartigkeit des Entoderms sich etwas grösser erweisen möchte, als aus der folgenden Schilderung hervorgeht.

So weit meine Beobachtungen reichen, besteht das Entoderm aus einer einzigen Schicht Epithelzellen, welche in den peripher verlaufenden Gefässen, den Rippen und Tentakelgefässen, stets auf einer Seite abgeflacht ist, auf der anderen Seite dagegen eine ansehnliche Höhe erreicht. Der verdickte und der abgeflachte Theil des Epithels gehn allmählich in einander über und sind sehr regelmässig in der Weise angeordnet, dass der erstere nach der Peripherie, der letztere nach der Axe zu gewandt ist. Die Anordnung erinnert an das Verhalten der Gefässe der Medusen, deren Entoderm überall da, wo es unmittelbar an das Ektoderm angrenzt, ebenfalls hoch cylindrische, auf der andern Seite dage-

gen platte oder cubische Elemente aufweist. Bei den Ctenophoren aber berühren sich Ektoderm und Entoderm nicht, sondern sind durch Gallerte auseinander gedrängt.

Das Epithel der Gefässe ist durch lebhafte Flimmerung ausgezeichnet, welche durch Büschel unter einander verklebter Cilien veranlasst wird. Wenigstens machte es mir bei den wenigen Beobachtungen, die ich im frischen Zustand angestellt habe, den Eindruck, als wären die Geisseln, die man gewöhnlich beschreibt, nichts anderes als Büschel verklebter Wimpern, ähnlich wie wir dies schon beim Ektoderm an verschiedenen Stellen des Körpers gesehen haben.

Besondere Beachtung verdienen im Epithel der Gastrovascularcanäle kleine Oeffnungen, welche der in den Canälen enthaltenen Flüssigkeit gestatten, direct ohne die Epithelzellen zu passieren in die Gallerte überzutreten. Solche Stomata finden sich bei allen Ctenophoren in grosser Menge an sämtlichen Rippengefässen sowie auch an den bei den Beroiden von den Rippengefässen ausgehenden Gefässverästelungen; in ihrem Vorkommen sind sie auf die mit Plattenepithel bedeckte Seite beschränkt, hier aber, wie mir schien, vollkommen regellos vertheilt. Da ihr Bau überall der gleiche ist, genügt es ihm von einer Art, der *Beroë ovatus*, zu schildern.

Von der Fläche betrachtet sind die Stomata Rosetten von 8—10 Zellen, welche in einem einfachen Kreis gestellt sind; inmitten des Kreises ist eine kleine Oeffnung erkennbar, welche verschieden gross, nicht selten sogar vollkommen geschlossen sein kann. Die Zellen sind kleiner als die gewöhnlichen Epithelzellen der Umgebung, nur wenig grösser als die in ihnen enthaltenen Kerne; sie tragen zahlreiche Wimpern, welche bei Flächenansichten als eine von Osmiumsäure gebräunte Fasermasse die ringförmige Oeffnung erfüllen.

Optische oder natürliche Querschnitte (Taf. XXI, Fig. 8) zeigen, dass die Zellen des Stoma einen in die Gallerte vorragenden Wulst bilden, in welchen sich das Lumen des Rippengefässes hinein fortsetzt, um schliesslich mit der kleinen terminalen Oeffnung zu enden. Die Flimmern, welche auf der Zellenrosette sitzen, sind nach zwei Richtungen angeordnet, ein Theil ragt durch die Oeffnung in die Gallerte, ein anderer Theil in das Rippengefäss hinein.

Die Zellrosetten besitzen dem Gesagten zufolge vollkommen den Bau von Wimpertrichtern; ihre Bedeutung kann nur darin gesucht werden, dass sie mit Hilfe der Flimmerbewegung Bestand-

theile aus dem Gefäss in die Gallerte oder umgekehrt herüber-treten lassen. Da ausser den fixen Gewebsbestandtheilen keine geformten Körper in der Gallerte angetroffen werden, kann es sich hierbei nur um Flüssigkeiten handeln.

Nerven und Muskeln habe ich im Entoderm der Ctenophoren nicht auffinden können, nur an manchen Stellen bin ich auf Zeichnungen aufmerksam geworden, welche auf die Anwesenheit contractiler Elemente deuten. An den Gefässen, welche vom Trichter zu den Rippengefässen verlaufen, zeigt das Epithel eine Streifung, welche durch kleine in der Länge des Gefässes verlaufende und in quere und schräge Reihen gestellte Verdickungen herbeigeführt wird. Auch ist das Gefäss vielfach ringförmig eingeschnürt. Das Aussehen würde sich durch die Annahme erklären, dass contractile Fasern das Gefäss in ringförmigen oder spiralen Zügen umgeben und durch ihre Contractionen kleine Längsfalten und quere Einschnürungen hervorrufen.

Eine Eigenthümlichkeit des Gefässsystems der Beroiden haben wir schon früher in den kleinen rundlichen Zellkörpern kennen gelernt, welche unter dem Epithel der Rippengefässe in der Nähe der Geschlechtsorgane liegen (Taf. XVIII, Fig. 3). Ich brauche hier nur auf die früher gemachten Angaben zu verweisen, zumal da ich über die Bedeutung der Zellen nichts Bestimmtes aussagen kann.

*Literatur.* Bei der einfachen Beschaffenheit des Entoderms der Ctenophoren ist es natürlich, dass auch in der Literatur nur wenig Angaben über dasselbe vorliegen. Schon ältere Autoren wie M. Edwards (12 u. 13) und Agassiz (3 u. 4) sind auf die Flimmerung in den Gefässen der Ctenophoren aufmerksam geworden, sie geben an, dass sie auf den Trichter und die vom Trichter ausgehenden Hauptstämme beschränkt ist. Auch Fol (18. p. 10) hebt hervor, dass er bei *Cestus Veneris* nur „im Trichter, in den 4 Radiargefässen, dem Magen und Tentakelgefäss, dem Trichtercanal, der Cloake, sowie in den 4 oberen Rudergefässen bis zur Stelle, wo sie zum ersten Male umbiegen, einen dichten Belag von Wimperhaaren“ gefunden habe, während sonst ihm Wimpern zu fehlen schienen. Diese Angaben wurden neuerdings von Chun (9. p. 331) dahin berichtigt, dass die für flimmerlos gehaltenen peripheren Gefässe auf einer Seite von einem flimmernden Plattenepithel, auf der anderen Seite — und zwar der nach der Peripherie gewandten — von einem verdickten aber nicht flimmernden Epithel ausgekleidet würden.

Die Wimperrosetten wurden zuerst von Allman (5. p. 285) gefunden, welcher jedoch die Flimmerung und die Oeffnungen übersah und die Gebilde daher als räthselhafte den Gefässen von Beroë ansitzende kissenartige Körper beschrieb. Später wurden sie von Kölliker (26. p. 239) und von Wagener (34. p. 129) richtig als „von flimmernden Zellen begrenzte Stigmata“ gedeutet, während Fol (18. p. 10) bei Vexillum zwar die „kleinen Vorsprünge, welche aus rosettenförmig angeordneten Zellen bestehen“, aber nicht die Flimmern noch die Oeffnungen beobachtete. Am genauesten haben dann Eimer (14. p. 49) und besonders Chun (9. p. 331) die Organe beschrieben. Eimer vermuthet, dass die Ctenophoren mit Hilfe der Wimperrosetten Wasser in ihr Inneres aufnehmen, verdichten und so das specifische Gewicht des Körpers erhöhen, eine Annahme, die sich wohl schwerlich physikalisch rechtfertigen lässt.

Ueber die Anhäufungen rundlicher Zellen im Epithel der Rippengefässe von Beroë finde ich bei Eimer (14. p. 83) ausführliche Angaben. Ferner erwähnt sie auch Allman (5. p. 285 u. 286) mit dem Bemerkten, dass sie früher als Fortsetzungen des Ovars angesehen worden seien, dass sie aber nichts mit demselben zu thun hätten und eher als ein excretorisches Organ angesehen werden könnten.

---

## Allgemeiner Theil.

Bei der Darstellung meiner Untersuchungen über den Bau der Ctenophoren hätte ich mich am liebsten auf eine Schilderung des Gesehenen beschränkt und mich aller Deutungen enthalten, dieselben bis an das Ende dieser Arbeit verschiebend. Wenn ich mich statt dessen entschlossen habe, meine aus den Beobachtungen gewonnene Gesamtauffassung in bestimmter Weise zu formuliren, so geschah es in der Ueberzeugung, dass nur in dieser Weise eine übersichtliche Beschreibung möglich sein würde. Denn den Eindruck eines schwer zu entwirrenden Durcheinanders, welcher sich ganz besonders beim Studium des Mesoderms dem Beobachter aufdrängt, würde der Leser in noch höherem Grade empfinden, wenn er nicht von Anfang an durch eine bestimmte Namensgebung in der Menge verschiedengestaltiger Elementartheile orientirt würde.

Eine ausführlichere Rechtfertigung meiner Anschauungen habe ich bisher unterlassen, weil ich von Anfang an in Absicht hatte, hierauf später noch einmal im Zusammenhang zurückzukommen und zugleich die Stellung zu erläutern, welche ich den Arbeiten meiner Vorgänger gegenüber einnehme. Im vorliegenden Falle ist dies ganz besonders nothwendig. Wer die Beschreibungen und Abbildungen von Eimer und Chun unter einander und mit den meinigen vergleicht, wird zu dem Resultat geführt werden, dass dieselben lange nicht so schroff einander gegenüber stehen, als die aus ihnen gezogenen Folgerungen. Unleugbar liegen ja auch in dem Beobachtungstheil wichtige Differenzen vor, aber noch mehr fällt die Allgemeinauffassung eines jeden Einzelnen von uns in die Wagschale, um den Gegensatz der Endresultate zu erklären. Die Gründe hierfür sind in dem histologischen Bau der Ctenophoren selbst gegeben, welcher ein sehr eigenthümlicher ist und sich von dem, was wir hierüber von anderen Thieren kennen, in vielfacher Hinsicht entfernt; steht doch die ganze Bewegungs-

weise mit Hilfe von Ruderplättchen in der Reihe der Metazoen einzig da; auch wüsste ich kein Thier zu nennen, bei welchem eine so weit gehende Differenzirung der Elementartheile mit einem so geringen Grad von organologischer und physiologischer Centralisation vereinigt ist. So kömmt es, dass man bei der Beurtheilung des Baues der Ctenophoren sich weniger als sonst auf Analogieen mit den Verhältnissen anderer Thiere stützen kann und dass überall bei den Deutungen der subjectiven Auffassungsweise des Forschers ein weiter Spielraum gelassen ist.

Im allgemeinen Theile werde ich ausserdem noch eine zweite Frage zu behandeln haben, das Verhältniss der Ctenophoren zu den übrigen Thieren, speciell zu den übrigen Coelenteraten; ich werde dabei auf ihre systematische Stellung nur mit wenigen Worten eingehen, dagegen ausführlicher die Besonderheiten berücksichtigen, durch welche sich die Ctenophoren von anderen Thieren in ihrer organologischen und histologischen Entwicklung unterscheiden.

## I. Beurtheilung des Baues der Ctenophoren.

### 1. Der Bau der Geschlechtsorgane.

Im Bau der Ctenophoren giebt es nur zweierlei Verhältnisse, welche strittig sein können und von den einzelnen Autoren auch in der That verschieden beurtheilt werden: es ist dies 1. der Bau und die Abstammung der Geschlechtsorgane und 2. die Beschaffenheit des Nervenmuskelsystems. Ueber den ersten dieser beiden Punkte kann ich mich kurz fassen, da hier die Fragestellung eine sehr einfache ist; man kann hier nur zweifeln, ob die Geschlechtsorgane sich aus dem Entoderm oder aus dem Ektoderm ableiten. Die ältere früher allgemein angenommene Ansicht, dass sie im Epithel der Rippengefässe, mit anderen Worten also im Entoderm entstehen, ist auch in der Neuzeit noch die maassgebende geblieben und wird namentlich von Chun (7 u. 9) vertreten, während sich zu Gunsten eines ektodermalen Ursprungs bisher nur Claus (11) in der neuesten Auflage seiner „Grundzüge der Zoologie“ ausgesprochen hat, ohne sich indessen bei seinen Angaben auf besondere Beobachtungen zu berufen.

Nach meinen Untersuchungen sind die Geschlechtsorgane der Ctenophoren Abkömmlinge des Ektoderms; das Epithel der Körperoberfläche stülpt sich den Rippengefässen entlang in Form von kleinen Säckchen ein, welche in die Gallerte hineinwachsen, bis

sie das entodermale Epithel der Rippengefäße erreichen. Hier angelangt breiten sie sich flach aus und bilden zwei durch einen Spalt, den Genitalsinus, getrennte und an den Rändern in einander übergehende Epithellagen, von denen die eine an das entodermale Epithel, die andere an die mesodermale Gallerte angrenzt. Die erstere erzeugt die Geschlechtsproducte, letztere, ein dünnes Zellenhäutchen, setzt sich in den Strang fort, welcher die Verbindung mit dem Ektoderm bei *Cy dippe*, *Callianira* und *Euplocamis* dauernd unterhält und anfänglich noch einen Canal umschliesst, der aber später obliterirt. Die innige Beziehung der Geschlechtsorgane zu dem Gastrovascularsystem, welche frühere Forscher zur Annahme eines entodermalen Ursprungs veranlasst hat, erkläre ich in der schon früher bei den Medusen erläuterten Weise aus dem Nahrungsbedürfniss der Geschlechtszellen. Denn da keine Blutgefäße vorhanden sind, so können Gewebe, welche zu ihrer Existenz reichliche Nahrungsmengen nöthig haben, sich nur in der Nachbarschaft der mit Chymus erfüllten Ausläufer des Darmcanals gedeihlich entwickeln. Ursprünglich mögen wohl die Rippengefäße der Ctenophoren ähnlich den Radialcanälen der Medusen, mit welchen sie ja auch verglichen werden, dicht unter dem Ektoderm gelegen haben und erst später von ihm durch die den Ctenophoren eigenthümliche reichliche Gallertabscheidung abgedrängt worden sein; dabei werden denn auch die Geschlechtsorgane, welche mit den Rippengefäßen eng verbunden waren, eine Verlagerung erfahren haben.

Ich verkenne nicht, dass gegen die Darstellung, welche ich hier von der Entwicklungsweise der Geschlechtsorgane gegeben habe, Manches eingewandt werden kann. Ist es mir doch nicht geglückt, bei *Beroë* Verbindungen der Geschlechtsorgane mit dem Ektoderm nachzuweisen und die von der Hautoberfläche eingestülpten Säckchen, die ich bei *Callianira* als erste Anlagen der Geschlechtsorgane gedeutet habe, bei anderen Ctenophoren wiederzufinden; ich würde es daher für wünschenswerth halten, wenn durch weitere Untersuchungen, namentlich durch Ausdehnung derselben auf die Larvenstadien, grössere Bestimmtheit in den Resultaten herbeigeführt werden könnte.

## 2. Der Bau des Nervensystems.

Die Frage nach der Existenz eines Nervensystems bei den Ctenophoren hat alle Entwicklungsphasen, die wir auch sonst bei den niederen Thieren verzeichnen können, durchzumachen gehabt.

Die ältesten Beobachter wie Eschscholtz (17) und Mertens (31) stellten überhaupt ein Nervensystem in Abrede; spätere Forscher kamen zu sehr widersprechenden Resultaten, wie denn Grant (22) und Patterson (32) einen mit Ganglienknoten ausgestatteten Ringnerven am oberen Pole des Körpers von Cydippe, Forbes (19. p. 147) dagegen einen solchen im Umkreis der Mundöffnung beschrieben haben. Erst als M. Edwards (12) den Sinneskörper am aboralen Körper von Lesuecuria, Beroë und anderen Ctenophoren auffand, richtete sich die Aufmerksamkeit fast ausschliesslich auf diesen, und es wurde erörtert, ob man in ihm ein Centralnervensystem vor sich habe oder nicht. Wie M. Edwards so hielten auch Will (35), Frey und Leuckart (20), Gegenbaur (21), Fol (18), Kowalevsky (28) u. A. die epitheliale Verdickung für ein Ganglion, das Bläschen mit dem Otolithenhäufchen für ein Auge oder ein Gehörbläschen; ihre Auffassung stiess aber auf Schwierigkeiten, weil es nicht gelang von dem Ganglion aus Nerven nach den peripheren Partien des Körpers zu verfolgen; denn die 8 Nerven, welche M. Edwards, Gegenbaur und Andere glaubten aufgefunden zu haben, erwiesen sich durch die Untersuchungen von Agassiz (4) als Flimmerrinnen und ebenso wenig bestätigten sich die Angaben über Ganglienknötchen, welche nach Agassiz und M. Edwards zwischen den Ruderplättchen gelegen seien.

In ein neues Stadium trat die Frage nach dem Nervensystem der Rippenquallen, als man auf dem Wege einer eingehenden histologischen Untersuchung nervöse Elemente in der Gallerte nachzuweisen suchte. Nachdem schon Will von Nerven in der Gallerte der Ctenophoren gesprochen hatte, war es zuerst Kölliker (27), welcher bei der Beschreibung der einzelnen Bestandtheile des Mesoderms die Möglichkeit hervorhob, dass ein Theil derselben nervöser Natur sei; er hatte dabei vornehmlich die dünnen Fäden im Auge, welche ich ebenfalls dem Nervensystem zurechne. Die darauf folgende Arbeit Fol's (18) brauche ich hier nur kurz zu erwähnen, weil die in ihr beschriebenen mesodermalen Nerven nicht in ausreichender Weise charakterisirt sind. Dagegen verlangen die in 3 Arbeiten (14—16) vorgetragene Anschauungen Eimer's eine ausführlichere Besprechung, weil hier zum ersten Male der Satz vertreten wird, dass das Nervensystem der Ctenophoren überhaupt in der Gallerte liege, dass dagegen der gangliöse Körper am aboralen Pole sowie das Epithel der Körperober-

fläche nur den sensiblen Nerven als Endigung dienen und somit Sinnesorgane seien.

Nach Eimer ist die Gallerte nach allen Richtungen hin reichlich von einzeln verlaufenden Nervenfasern und Ganglienzellen durchsetzt, besonders reichlich in einer oberflächlichen Schicht, der „Nervea“, welche am aboralen Pole sich etwas verdickt. Die Nervenfasern hängen durch ausserordentlich feine nervöse Netze unter einander und mit den Ganglienzellen zusammen; sie verästeln sich und ihre Endäste innerviren einerseits die Muskulatur, andererseits das Epithel, dessen Zellen sämmtlich von Nervenfasern versorgt werden. Einen wesentlichen Zuwachs erfährt noch das Nervensystem, indem die Muskelfasern an ihren Enden unter dem Epithel sich in Nerven umwandeln, die sich ebenfalls verästeln und an die Epithelzellen herantreten. Diese als Nerven endenden Muskelfasern sind die Neuromuskelfasern Eimer's.

Einen Zusammenhang der mesodermalen Nerven mit dem Sinneskörper am aboralen Pole, welcher von früheren Autoren als Ganglion beschrieben worden war, konnte Eimer nicht nachweisen, wenn er ihn auch für wahrscheinlich hält; er glaubt daher zur Annahme berechtigt zu sein, dass keine Ansammlung der Nerven im Sinneskörper stattfindet, mit anderen Worten, dass derselbe kein Centralorgan ist.

Eimer hat ferner auf physiologischem Wege sich über die Beschaffenheit des Nervensystems Klarheit zu verschaffen gesucht. Er zerschnitt Beroiden in 3 in der Längsaxe auf einander folgende Stücke, so dass eines den Mund, ein anderes den Sinneskörper enthielt, das dritte aus dem mittleren Körperabschnitt gebildet wurde. Alle drei Theilstücke zeigten fast gar keine Verschiedenheiten sowohl im Vergleich zu einander als auch im Vergleich zu unverletzten Thieren, nur erholte sich das Stück mit dem Sinneskörper rascher als die übrigen.

Bei einem zweiten Versuch wurde der Zusammenhang in einer Schwimmlättchenreihe unterbrochen, indem einige Plättchen mit der unterliegenden Gallerte herausgeschnitten wurden. Zuerst fing der obere mit dem Sinneskörper in Zusammenhang stehende Abschnitt an seine Ruder zu bewegen, später trat auch der untere in normale Function; dabei herrschte zunächst noch ein verschiedener Rythmus in beiden Theilen, bis nach einiger Zeit sich auch hierin das normale Verhältniss wieder hergestellt hatte. Ferner brachte anfänglich Berührung des einen Theils nur diesen, nicht den anderen zum Stillstand, allmählich aber kam es wenigstens

so weit, dass wenn man den oberen Theil reizte, auch der untere aufhörte zu schlagen, während der obere nicht vom unteren aus in seiner Action gehemmt wurde. Wenn man mittelst eines circulären Schnittes den Zusammenhang in allen Reihen der Ruderplättchen aufhob, stellte sich die physiologische Continuität nicht vollkommen her.

Durch seine physiologischen Beobachtungen wird Eimer zu demselben Resultat geführt, zu dem er mit Hilfe histologischer Untersuchungen gelangt ist, dass ein streng localisirtes Centralnervensystem den Ctenophoren abgeht, dass dagegen nervöse Elemente durch den ganzen Körper verbreitet, wenn auch etwas reichlicher am aboralen Pole angehäuft seien. Der niedrige Entwicklungsgrad der nervösen Apparate spreche sich auch in der Fähigkeit aus, für einander zu vicariiren; in dieser Weise sei es zu erklären, dass durch Einschnitte Störungen in den Functionen herbeigeführt werden könnten, dass diese Störungen aber nach einiger Zeit wieder ausgeglichen würden.

Mit der allgemeinen Beurtheilung, welche das Nervensystem der Ctenophoren durch Eimer erfahren hat, stimme ich der Hauptsache nach überein; ich bin gleichfalls der Ansicht, dass ein ächtes Nervensystem vorhanden ist und dass Elemente desselben auch in der Gallerte angetroffen werden, dass diese letzteren diffus im Körper verbreitet sind und eine irgend wie erheblichere Centralisation vermissen lassen; auch billige ich die von Eimer nach dieser Richtung angestellten Experimente. Wenngleich ich keine Zeit zu methodischen Versuchen hatte und nur gelegentlich Beobachtungen sammeln konnte, so ist es mir gleichwohl aufgefallen, wie wenig die Bewegungen sowohl des gesammten Körpers als auch einzelner Plättchenreihen dadurch beeinflusst werden, dass man den Zusammenhang mit dem aboralen Polende, resp. dem hier gelegenen Sinneskörper unterbricht.

Indessen die Uebereinstimmung beschränkt sich auch nur auf diese Fragen allgemeiner Natur; fast überall dagegen, wo es sich darum handelt, die Grundanschauung im Einzelnen durchzuführen, stehen Eimer und ich auf ganz verschiedenem Boden. Um nur das Wichtigste herauszugreifen, so kann ich alle Angaben über Ganglienzellen der Gallerte, über die Anhäufung nervöser Elemente in der Nervea, über die Endigung der Nerven im Epithel nicht bestätigen; ich muss auf das Bestimmteste bestreiten, dass die Muskelfasern an ihrem peripheren Ende in Nervenfäden übergehen und so Neuromuskelzellen bilden. In den Varicosi-

täten, welche nach Eimer vollständige Uebergangsformen zu Ganglienzellen bieten sollen, erblicke ich Kunstproducte, welche um so mehr hervortreten, je schlechter die Conservirung der Gewebe ist, und halte daher auch nicht den Unterschied, welchen Eimer zwischen den varicösen Nervenfasern und den nicht varicösen Bindegewebsfasern macht, für sachlich begründet. Andererseits finde ich einen sehr entwickelten Nervenplexus im Ektoderm, wo Eimer keine Nerven hat beobachten können.

Das Alles sind so fundamentale Differenzen, veranlasst durch Verschiedenartigkeit in den Beobachtungen, dass die Bilder, welche ein jeder von uns vom Bau des Nervensystems entwirft, völlig verschieden ausfallen, wie sehr wir uns auch nahe stehen in den allgemeinen Gesichtspunkten, namentlich in der physiologischen Anschauungsweise, mit welcher wir an die Beurtheilung der Ctenophoren herangehen. Ganz besonders treten diese Differenzen da in den Vordergrund, wo es sich handelt, die Bedeutung zu bestimmen, welche die Ctenophoren für die Frage nach der phylogenetischen Entwicklung des Nervensystems besitzen, eine Frage, auf welche ich im zweiten Abschnitt des allgemeinen Theils noch einmal zurückkommen werde.

Der Auffassung Eimer's steht diametral die Auffassung Chun's (6) gegenüber, welcher durch seine Untersuchungen zu dem Ergebniss geführt worden ist, dass im Mesoderm jegliche Nerven fehlen und die Muskeln sich ohne Innervation auf directe Reizung hin contrahiren. Wir wollen gleich hier Halt machen und die Frage prüfen, ob diese Annahme sich mit den Lebenserscheinungen der Ctenophoren vereinbaren lässt. Die Erfahrung lehrt, dass Reize im Körper der Ctenophoren rasch fortgeleitet werden. Berührung einer Beroë veranlasst das Thier zu momentanen Contractionen, bei denen der Trichterpol und die Plättchenreihen eingezogen und weit auseinander gelegene Muskelmassen gleichzeitig in Thätigkeit versetzt werden. Nun wissen wir ferner, dass die Muskelfasern einzeln, durch Gallerte von einander getrennt, verlaufen und nur durch feine Fäden unter einander verbunden werden. Eine Uebertragung des Reizes von Muskelfaser auf Muskelfaser durch die gallertige Grundsubstanz kann von vornherein als ausgeschlossen angesehen werden, da überall im Thierreich die Bindesubstanzen isolirend wirken. So bleiben allein die verbindenden Fäden übrig, welche als Leitungsbahnen functioniren könnten. Chun schwankt in der Deutung dieser Fäden, ob es Muskel- oder Bindegewebsfasern seien. Würden wir es mit Binde-

gewebfasern zu thun haben, so wäre abermals das Zustandekommen der Reizübertragung unverständlich, da die Bindegewebsfasern hierzu eben sowenig geeignet sein würden, wie die Gallerte. Wollten wir aber annehmen, dass die Fasern dem Muskelsystem angehören, dann hätten wir das paradoxe Verhältniss, dass Muskeln, welche nach ihrer Verlaufsrichtung einander antagonistisch wirken müssen, nur gleichzeitig sich contrahiren könnten. Denn die in Rede stehenden Fäden sind im Allgemeinen senkrecht zum Verlauf der Muskelfasern, mit denen sie sich verbinden, angeordnet. Auch würde die hier vorausgesetzte Annahme keine Stütze in der Beobachtung finden, welche vielmehr lehrt, dass in den Verbindungsfäden jegliche Spur von contractiler Substanz vermisst wird. Auf Grund aller dieser Erwägungen scheinen mir die Lebenserscheinungen der Ctenophoren sich nur schwierig mit der Ansicht, dass die Nerven im Mesoderm der Ctenophoren fehlen, vereinbaren zu lassen.

In seiner weiteren Darstellung legt Chun den Hauptnachdruck darauf, dass es ihm gelungen sei, ein ektodermales Nervensystem nachzuweisen, welches keine Beziehungen zu den mesodermalen Elementen besitze; zu demselben rechnet er den Sinneskörper und die 8 Meridianstreifen. Um dies zu verstehen, müssen wir etwas genauer auf die Beobachtungen Chun's eingehen.

Der Sinneskörper ist, wie wir oben gesehen haben, eine Ektoderm-Verdickung, welche eine aus feinen starren Fasern bestehende glockenförmig gewölbte Platte trägt und mit dieser gemeinsam ein unvollkommen geschlossenes Bläschen bildet. Im Centrum des Bläschens liegt ein Haufen von Otolithen, getragen von 4 schwingenden Federn, durch deren Thätigkeit er in eine schwach zitternde Bewegung versetzt wird. Von einer jeden Feder gehen zwei Flimmerstreifen an die zwei auf einen Quadranten entfallenden Plättchenreihen; ihre Flimmern stossen einerseits an die Feder, andererseits an die ersten Plättchen, sie sind reihenweis gestellt und durch besondere Form ausgezeichnet, indem ihr letztes Drittel gegen die zwei vorhergehenden rechtwinkelig umgebogen ist; das rechtwinkelig umgebogene Ende einer Wimper ruht dabei auf dem Ende der nächstfolgenden.

Der ganze Apparat functionirt nun nach Chun in folgender Weise. „Indem die Feder an den Otolithen anschlägt, zieht sie die nächsten Cilien an, mit denen sie theilweise verschmilzt“; „letztere pflanzen mechanisch den einmal ausgeübten Zug fort“. So kommt es, dass der durch Anschlagen einer der 4 Federn an

die Otolithen gegebene Bewegungsanstoss vermittelt des durch Cilienplatten und Flimmerrinnen gebildeten Leitungsapparates in kürzester Zeit auf die beiden Schwimmlättchen des entsprechenden Quadranten übertragen wird.“ „Die Bewegung der Ctenophoren vermittelt Schwimmlättchen wird demnach in dem Sinnesorgan regulirt.“ Gestützt auf diese Ergebnisse erklärt Chun „das nach Analogie eines Gehörorgans niederer Thiere gebaute Sinnesorgan mitsammt den Polplatten für das Centralnervensystem der Rippenquallen und die von ihm ausstrahlenden acht Radiär- oder Flimmerrinnen nebst den 8 Ruderreihen für ebensoviele von demselben ausstrahlende Nerven“; und so kommt er „zu der ganz vereinzelt dastehenden Thatsache, dass ein Theil des Centralnervensystems locomotorische Functionen ausübe.“

Bei einer Beurtheilung der hier kurz zusammengefassten Resultate der Chun'schen Arbeit, müssen wir zweierlei auseinanderhalten: 1. die Darstellung, welche Chun von der Wirkungsweise des Apparats gegeben hat und 2. die darauf basirende Deutung des Apparats als Nervensystem.

Was den ersten Punkt anlangt, so ist durch Beobachtung nur das Eine festgestellt und auch von mir bestätigt worden, dass jede Bewegung der Otolithenfeder in Form einer Welle sich auf die Wimperinnen und schliesslich auch auf die Plättchenreihen fortpflanzt; ob diese Fortleitung in der einfachen Weise, wie Chun will, rein mechanisch erfolgt, ist zunächst noch gar nicht entschieden und mir persönlich wenig wahrscheinlich. Denn ich kann mir nicht recht vorstellen, wie eine Wimper die nächstfolgende anziehen soll, noch weniger kann ich es für eine durch die Beobachtung bewiesene Thatsache ansehen, dass die Wimpern theilweise mit einander verschmelzen; um dergleichen Dinge mit Sicherheit erkennen zu können, müssten die Wimpern derbere Gebilde sein, als sie es in Wirklichkeit sind, dagegen lässt es sich wohl denken, dass von Zelle zu Zelle der Reiz fortgeleitet wird und dass das Fortschreiten der Wimperbewegung nur eine Folge dieser Reizübertragung ist.

Noch in höherem Grade anfechtbar ist die Ansicht, dass der Otolithenhaufen mit seinen Federn eine Art Centrum sei, welches nicht allein die Bewegungen auslöst, sondern sie zugleich auch moderirt. Denn wenn man den Sinneskörper herausschneidet, so hat das keinen ersichtlichen Einfluss auf das Thier, dessen Ruderplättchen nach wie vor in regelmässiger Weise weiterschwingen. Auch findet die Ansicht nicht die geringste Stütze im Bau des

Organs. Wenn der Zweck des letzteren nur darin besteht, die Enden von 8 Flimmerreihen in Bewegung zu versetzen, wozu ist dann der Otolithenhaufen vorhanden? Das Anschlagen gegen denselben kann doch unmöglich nöthig sein, damit die Bewegung der Wimperfedern sich den ersten Flimmern mittheile; eine andere Annahme aber, dass das Balancement des Otolithen den Wimperfedern die ersten Impulse verleihe, würde so irrational sein, dass ich nicht einmal wage sie ernstlich zu bekämpfen.

Auf ganz andere Vorstellungen werden wir hingewiesen, wenn wir uns über die Function des räthselhaften Organs orientiren, indem wir analog gebaute Apparate aus besser bekannten höheren Thierabtheilungen zum Vergleich heranziehen. Hierbei kann es gar nicht zweifelhaft sein und ist bisher auch von Jedem, welcher nicht der höchst unglücklichen Hypothese von der Augennatur des Sinneskörpers beipflichtete, zugegeben worden, dass der Sinneskörper nach demselben Princip gebaut ist, wie die Hörbläschen der Wirbellosen. Wir haben in beiden Fällen einen Haufen von Otolithen, der in einem mehr oder minder geschlossenen von Flüssigkeit erfüllten Bläschen in sehr beweglicher Weise suspendirt ist; wie in der Mehrzahl der Fälle, so wird auch im Sinneskörper der Otolithenhaufen von besonders modificirten Wimpern, den Wimperfedern, getragen. Endlich fehlen auch feinere Flimmern zwischen diesen Wimperfedern nicht, welche die Schwingungen des Otolithen zur Wahrnehmung bringen könnten.

Bei dieser grossen anatomischen Aehnlichkeit liegt es am nächsten auch an eine physiologische Verwandtschaft des Sinneskörpers und der Hörbläschen zu denken und unter allen Umständen an der Deutung festzuhalten, dass ein Sinnesorgan gegeben ist, mit anderen Worten ein Apparat, in welchem Bewegungen percipirt, nicht Bewegungen ausgelöst werden. Welcher Art nun die durch den Sinneskörper vermittelten Wahrnehmungen sind, das wird sich wohl überhaupt kaum mit Sicherheit feststellen lassen und enthalte ich mich jeder Muthmaassungen über diesen Punkt. Nur Eins möchte ich noch hervorheben, dass es bei der physiologischen Deutung des Organs nicht nothwendig ist, seine Beziehungen zu den Meridianstreifen in Betracht zu ziehen. Diese Beziehungen werden auch verständlich, wenn wir der allgemeinen Anschauung folgend annehmen, dass die Wimperfedern und die Ruderplättchen Theile einer Reihe homodynamer Elemente sind und sich beide unter Anpassung an verschiedene Leistungen nach verschiedenen Richtungen hin differenzirt haben.

Die hier gegen die functionelle Deutung des Sinneskörpers und die Meridianstreifen geltend gemachten Einwände sind nicht die einzigen Gründe, welche mich verhindern in den genannten Theilen ein Centralnervensystem zu erblicken; vielmehr bin ich der Ansicht, dass wenn Alles sich so verhielte, wie Chun will, wenn die Wimperfedern die Regulatoren für die Function der Meridianstreifen wären und die Wimperrinnen die Reize auf die Ruderreihen übertrügen, Chun gleichwohl genöthigt sein würde, den Ctenophoren von seinem Standpunkt aus ein Nervensystem abzusprechen. Denn die Begriffe Nerv, Nervensystem und Centralorgan des Nervensystems sind anatomisch, histologisch und physiologisch genau bestimmt und können nicht nach dem Belieben des Einzelnen in einem anderen Sinne als üblich angewandt werden. Unter Nerven verstehen wir Fäden, welche der Fortleitung von Reizen dienen und aus Umwandlung von Zellen entstanden sind; eine reichlichere Anhäufung von Nervenfasern ist für den Begriff eines Centralorgans unerlässlich. Beides würde in dem vorliegenden Falle nicht zutreffen, nach Chun's eigener Darstellung würde ja die Uebertragung des Reizes vom Centralorgan auf die Flimmerrinnen und die Fortleitung innerhalb derselben durch das Anschlagen von Wimper an Wimper herbeigeführt werden. Mit demselben Recht, mit welchem die Flimmerrinnen als Nerven bezeichnet werden, könnte man jedes Wimperepithel zum Nervensystem rechnen und könnte man auch bei einzelligen Organismen wie den Infusorien von Nerven reden.

Bei der voranstehenden Beurtheilung der Arbeiten meiner Vorgänger habe ich zum Theil schon die Gesichtspunkte hervorgehoben, von welchen ich bei der Beurtheilung der Ctenophoren ausgehe; ich brauche daher dem Gesagten nur noch Weniges hinzuzufügen, wenn ich jetzt auf eine zusammenfassende Darstellung meiner Befunde und eine Rechtfertigung meiner Deutungen übergehe.

Das Nervensystem der Ctenophoren besteht aus einem ektodermalen und einem mesodermalen Theile. Der erstere tritt in Form eines gangliösen Plexus auf, welcher dicht unter dem Epithel gelegen ist und die ganze Körperoberfläche gleichförmig überzieht, er lässt sich bei Beroë auch auf den Magen verfolgen, wo er durch die Ausbildung der starken ektodermalen Muskellage vom Epithel abgedrängt worden ist und daher seinen Platz zwischen Gallerte und Muskulatur einnimmt. Die Maschen seines Netzes werden nur von spärlichen (2—3) Nervenfasern begrenzt, welche ihrem Ursprung nach die Ausläufer multipolarer in den

Maschenecken gelegener Ganglienzellen sind und in ihrem Verlaufe sich mehrfach verästeln. Nirgends macht sich in dem Plexus eine beginnende Centralisation durch Anhäufung einer grösseren Anzahl von Ganglienzellen geltend, nicht einmal im Umkreis des Sinneskörpers, welcher daher nicht als Centralnervensystem gedeutet werden kann und ausschliesslich den Werth eines Sinnesorgans besitzt. Desgleichen sind auch an den Polfeldern, den Wimperinnen und Plättchenreihen die Maschen entweder gar nicht oder nur in einer wenig auffälligen Weise enger als an anderen Orten.

Obwohl eine Verbindung der Elemente des Plexus mit den Sinneszellen des Hörbläschens und der Polfeder und den modificirten Wimperzellen der Flimmerrinnen und Plättchenreihen a priori als wahrscheinlich angesehen werden muss, so hat sie gleichwohl nicht nachgewiesen werden können. Nicht einmal war es möglich, nervöse Fortsätze an den Zellen ausfindig zu machen; ein Gleiches gilt auch von den Tastzellen, welche, überall im Epithel zerstreut, besonders im Umkreis der Mundöffnung von Beroë vorkommen. Ich verkenne nicht, dass in der Erfolglosigkeit meiner nach dieser Richtung hin angestellten Untersuchungen ein erheblicher Einwand auch gegen meine Resultate hinsichtlich des ektodermalen Nervensystems gegeben ist; ich halte ihn aber auch für den einzigen; denn die Beschaffenheit des Plexus, seine Verbreitungsweise und Lagerung sprechen sehr zu Gunsten der vorgetragenen Ansichten, zumal wenn wir die ähnlichen Verhältnisse, welche mein Bruder und ich früher bei Medusen, ersterer allein neuerdings auch bei Sagitten aufgefunden hat, zum Vergleich heranziehen. Auch müssen wir im Auge behalten, dass bei der Ungunst der Beobachtungsbedingungen der Zusammenhang der Ganglienzellen mit den Elementen der Sinnesorgane wohl vorhanden sein kann, ohne dass er sich leicht demonstrieren liesse. Von welchem Nutzen möchten wohl Sinneszellen sein, wenn die in ihnen zu Stande kommenden Empfindungen nicht durch Nerven fortgeleitet werden könnten?

Als einen besonderen Abschnitt des ektodermalen Nerven-Muskelsystems habe ich oben den Tentakelapparat dargestellt, welcher für das Studium der ektodermalen Muskeln ein hervorragendes Interesse besitzt, da dieselben hier unter Formen, welche sonst im Thierreich nicht angetroffen werden, auftreten. Sie sind Fasern von enormer Länge und gehen an ihrer Basis über in reihenförmig gestellte Epithelzellen, aus deren Umwandlung sie entstehen; sie wachsen somit senkrecht zur Oberfläche des Epithels hervor.

Weniger zufriedenstellend waren die Beobachtungen über Nervenfasern im Tentakel, wenn auch die grosse Zahl von Tastzellen und die Empfindlichkeit und Leistungsfähigkeit des Apparats einen Reichthum an nervösen Elementen erwarten liessen. Ausser den Muskeln habe ich zwar noch mancherlei faserige Bestandtheile kennen gelernt, feinste Fasern unter dem Epithel, zwischen den Muskeln und endlich auch in der Mitte des Tentakels im Axenstrang. Aber alle zeigten einen so aussergewöhnlichen Habitus, dass ich mich nicht leicht entschlossen habe, sie als Nerven zu deuten; namentlich war ich bei der Beurtheilung des Axenstrangs lange zweifelhaft, da es bei seiner Lage in der Mitte des Tentakels und unter Berücksichtigung der analogen Verhältnisse bei Medusen nahe lag, in ihm eine rudimentäre entodermale Axe zu erblicken. Ich habe mich daher vielfach bemüht an jungen Thieren einen Zusammenhang des Strangs mit dem Epithel der Tentakelgefässe nachzuweisen; aber die Erfolglosigkeit dieser Anstrengungen führte mich immer wieder zu der im speciellen Theil vertretenen Anschauung zurück, dass es sich um ein ektodermales Differenzirungsproduct handele.

Als den mesodermalen Theil des Nervensystems betrachte ich eine grosse Zahl feinsten Fäden, welche von Strecke zu Strecke mit spindeligen Kernen ausgestattet und von einer Hülle, einem Neurilemm, umhüllt sind. Sie verlaufen einzeln wie die Muskelfasern in der Gallerte und endigen beiderseits verästelt am Epithel, wobei sie eine Strecke weit unter demselben hinziehen und nach ihm zu feine Ausläufer abgeben. Wahrscheinlich hängen die Ausläufer mit den Fäden des ektodermalen Plexus zusammen, wenn es auch nicht durch directe Beobachtung hat nachgewiesen werden können; dagegen wird die Ansicht Eimer's, dass je ein Nervenende an eine Epithelzelle herantrete und dass alle Epithelzellen auf diese Weise versorgt werden, schon durch die geringere Zahl und abweichende Anordnungsweise der Nervenenden widerlegt.

Gewöhnlich halten die Nervenfasern bei ihrem Verlauf durch die Gallerte eine Richtung ein, welche zur Richtung der Muskelfasern senkrecht ist; wo sie die letzteren kreuzen, verbinden sie sich mit ihnen mittelst kurzer Seitenäste, die an der Muskelfaser mit einer dreieckigen Verbreiterung aufhören. In ähnlicher Weise anastomosiren die Nervenfasern auch unter einander.

In der Vertheilung der Nervenfasern in der Gallerte herrscht im Allgemeinen eine grosse Regellosigkeit bei den Ctenophoren;

constant finden sich bei allen Arten nur die 8 unter den Meridianstreifen verlaufenden Nervenzüge wieder.

Wenn ich die beschriebenen Elemente dem Nervensystem zurechne, so werde ich hierzu durch folgende Ueberlegungen bestimmt. Zunächst ist für mich die schon oben vertheidigte Grundanschauung maassgebend, dass die Lebenserscheinungen der Ctenophoren nicht gut ohne die Annahme eines mesodermalen Nervensystems verständlich sein möchten. Seitdem durch die neueren Untersuchungen mit Sicherheit Nerven bei den Medusen und Actinien nachgewiesen worden sind, ist kein Fall im Thierreich bekannt, in welchem complicirtere und raschere Muskelbewegungen ohne gleichzeitige Anwesenheit von Nerven zu Stande kämen. Sollten die Ctenophoren in dieser Hinsicht eine Ausnahme machen?

Ferner erinnern die Nervenfäden der Ctenophoren in ihrem histologischen Verhalten an die Nervenfäden wirbelloser Thiere, sie bestehen aus einer zarten und weichen Masse, weshalb sie eine Tendenz zur Bildung von Varicositäten besitzen; die zeitweilig von ihnen entspringenden Seitenäste verbinden sich mit den Muskelfäden in einer Weise, welche den Nervenendigungen an den Muskeln der Tardigraden so ähnlich ist, dass schon vor längerer Zeit Kölliker durch dies Verhalten zur Frage veranlasst wurde, ob die Fäden nicht in der That auch Nerven seien.

Auf der anderen Seite treten aber in der histologischen Beschaffenheit auch manche Eigenthümlichkeiten hervor, welche wir sonst nicht an Nerven beobachten. Die Nerven höherer Thiere entspringen aus den Centralorganen als Fäden von ansehnlicher Dicke und verästeln sich nach der Peripherie, bis die letzten Enden entweder in einem Sinnesorgan oder an einer Muskelfaser aufhören. Die Nervenfäden der Ctenophoren dagegen sind beiderseits gleichförmig verästelt; niemals treten die Endäste an die Muskeln heran, welche stets durch kleine seitliche Abzweigungen versorgt werden. Allein abgesehen davon, dass man das abweichende Verhalten aus dem Mangel an Centralisation des Nervensystems erklären kann, so würden uns noch grössere Verlegenheiten entstehen, wenn wir die Nervenfasern der Ctenophoren mit anderweitigen Gewebeelementen vergleichen wollten.

Wären die Fäden Muskeln, wie würde es sich dann erklären, dass sie bei *Cydidippe hormiphora* einen ganz anderen Bau besitzen, als die charakteristischen Muskelbänder dieser Art? wie ist mit dieser Ansicht weiter der Mangel contractiler Substanz vereinbar? Man könnte nun annehmen, dass die contractile Substanz erst noch

gebildet werden solle, dass die feinen Fäden Entwicklungszustände contractiler Fasern seien. Dem steht aber die Thatsache gegenüber, dass die Fäden im Körper der Ctenophoren einen bestimmten Verlauf einhalten und, wie dies namentlich für Beroë und die Tastpapillen von Eucharis nachgewiesen werden kann, bei jungen und alten Thieren ganz gleichartig sind, wodurch es unmöglich gemacht wird sie als Entwicklungsformen zu deuten.

Es bliebe schliesslich nur noch der Vergleich mit den Stützfasern übrig, wie sie in den Geweben pelagischer Thiere vorkommen und der zarten Gallerte grössere Festigkeit verleihen. Ich kenne dieselben sowohl von den Medusen als auch von den pelagischen Schnecken (Phyllirhoë und Heteropoden). Bei ersteren sind die Fasern kernlos, vollkommen homogen und an beiden Enden verästelt, durch Osmiumsäure werden sie etwas gebräunt. Bei letzteren sind sie dünne Platten, die sich an beiden Enden dichotomisch verästeln, indem die Platte zunächst zwei Fortsätze bildet, diese sich wieder theilen, bis schliesslich feinste starre Fädchen entstanden sind. Man kann sich das Ganze am besten vorstellen, wenn man einen breiten Papierstreifen von den Enden aus der Länge nach einschneidet, sodass ein Mittelstück unversehrt bleibt, die Endtheile aber mit jedem neuen Schnitt weniger tief gespalten werden. An dem soliden Mittelstück findet sich nun stets eine Bildungszelle für die Stützfaser vor, eine Protoplasmamasse mit Kern, welche einer der beiden Breitseiten äusserlich angefügt ist.

Die Stützfasern der Medusen sind von den hier als Nerven gedeuteten Elementen schon hinlänglich durch den Mangel der Kerne unterschieden; aber auch die Stützfasern der genannten Mollusken, obwohl sie im Anschluss an Zellen entstanden sind, zeigen in ihrem Bau wichtige Differenzen; sie sind von ihrer Bildungszelle scharf gesondert und bewahren den ihnen eigenthümlichen Charakter starrer fester Gebilde bis in ihre feinsten Ausläufer, während die Enden der Ctenophorennerven Zellen sind, welche zahlreiche Endfäden aussenden. Nirgends verbinden sich die Stützfasern unter einander, noch treten sie in Beziehung zu den Muskelfasern, wenn ihnen hierzu auch vielfach Gelegenheit geboten wird, während dieses Merkmal bei den Ctenophoren so leicht zu constatiren ist.

Das Resultat der histologischen Beurtheilung der feinen in der Gallerte der Ctenophoren verlaufenden Fäden kann ich wohl dahin zusammenfassen, dass sie mit keinerlei bekannten Elementen aus den Geweben höherer Thiere eine grössere Uebereinstimmung

besitzen, dass sie sich aber am meisten noch mit den Nervenfasern der Wirbellosen vergleichen lassen. Dies zusammen genommen mit den allgemeinen Erwägungen, welche mir die Anwesenheit eines mesodermalen Nervensystems als ein physiologisches Erforderniss erscheinen lassen, bestimmen mich die Fäden für Nerven zu erklären.

Ich möchte diese Erörterungen nicht abschliessen, ohne mein Bedauern auszudrücken, dass ich keine Gelegenheit gehabt habe, jetzt, nachdem ich mich durch die Bearbeitung conservirten Materials über die Verlaufsrichtung der Elemente in der Ctenophorengallerte orientirt habe, noch einmal lebende Thiere zu untersuchen; es wäre dann vielleicht möglich gewesen, die Charakteristik der mesodermalen Theile noch schärfer zu fassen, als es oben geschehen ist. Namentlich will ich auf zwei Punkte aufmerksam machen, erstens wäre eine methodische Behandlung mit Reagentien wünschenswerth, zweitens aber könnte wohl die Untersuchung mit dem Polarisationsmikroskope für die Unterscheidung muskulöser und anderweitiger Fasern gute Dienste leisten.

## II. Stellung der Ctenophoren zu den übrigen Coelenteraten.

Als Eimer in seiner Arbeit über *Beroë ovatus* das Nervensystem besonders eingehend beschrieb, kam er zu dem Resultat, dass dasselbe für das Verständniss der phyletischen Entwicklung der Nerven und Muskeln im Thierreiche eine ganz ausserordentliche Bedeutung besitze. Er knüpfte hierbei an zweierlei Verhältnisse an, einmal an die durch zahlreiche entwicklungsgeschichtliche Beobachtungen bewiesene Thatsache, dass bei den höheren Thieren, den Arthropoden namentlich und den Wirbelthieren, das Nervensystem von dem äusseren Keimblatt aus gebildet werde, und zweitens an die kurz zuvor von Kleinenberg in seiner Monographie der *Hydra* vorgetragene Neuromuskeltheorie. Bei *Beroë* solle der Neuromuskelapparat eine höhere Ausbildung erfahren haben als bei *Hydra*, indem die Nerven auch morphologisch erkennbar seien, was für *Hydra* nicht zutreffe; ferner erinnere das Nervensystem an Zustände, welche bei höheren Thieren entwicklungsgeschichtlich durchlaufen würden. Denn „die Auffassung des verdickten das aborale Körperende von *Beroë* bedeckenden Theils der Nervea als Centralorgan des Nervensystems würde, sobald wir die letztere als Abkömmling des Ektoderms betrach-

ten, mit dem Gesetz vom Connex zwischen Entwicklungsgeschichte und Phylogenie in höchster Uebereinstimmung stehen.“

Da ich schon früher zu den Beobachtungen Eimer's eine bestimmte Stellung genommen habe, so ist es überflüssig noch weiter zu erörtern, wie wenig feststehend die empirische Grundlage ist, auf welcher die referirten phylogenetischen Folgerungen aufgebaut werden; es bleibt mir nur übrig zu zeigen, dass Eimer die Bedeutung der Ctenophoren falsch beurtheilt hat, selbst wenn man voraussetzen wollte, dass er ein richtiges Bild von ihrem Nervenmuskelsystem entworfen habe.

1. Giebt es bei höheren Thieren ein Stadium in der Entwicklung des Nervensystems, welches dem ausgebildeten Nervensystem der Ctenophoren vergleichbar wäre und durch dasselbe in irgend welcher Weise näher erläutert würde? Um diese Frage zu beantworten stelle ich mit wenigen Worten die einschlägigen Verhältnisse einander gegenüber.

Das Nervensystem der meisten Thiere, welche die Classe der Coelenteraten an Höhe der Organisation übertreffen, liegt im Mesoderm, entwickelt sich dagegen aus dem äusseren Keimblatt; ebenso verbreiten sich auch die Nervenfasern der Ctenophoren in der Gallerte, welche von allen Autoren mit Recht als Mesoderm bezeichnet wird; sie entstehen, wie dies zuerst durch Kowalevsky bewiesen wurde, aus amoeboiden Zellen, welche eingewanderte Zellen des äusseren Keimblatts sind. Beide Formen des Nervensystems haben somit ihre Lagerung im Mesoderm und ihre Abstammung aus dem Ektoblast gemeinsam, so dass in dieser Hinsicht kein erklärendes Licht von dem einen auf das andere fallen kann; sie unterscheiden sich von einander, insofern das Nervensystem der höheren Thiere, wenigstens das Centralorgan, als ein einheitlicher in sich abgegliederter Apparat im äusseren Keimblatt angelegt wird und als solcher in das Mesoderm übertritt, während bei den Ctenophoren es sich von Anfang an um isolirte Zellen handelt, welche auch später im Mesoderm sich nicht zu einem Centralorgan vereinigen; ob dieselben oberflächlich reichlicher als in den tieferen Gallertschichten sind, ist principiell vollkommen gleichgültig.

Sollte nun die Auffassung Eimer's nicht gegenstandslos sein, so würde sie die Annahme voraussetzen, dass auch bei den Thieren mit einheitlichem mesodermalem Centralnervensystem die Elemente desselben ursprünglich zerstreut im Mesoderm gelegen und erst secundär zu einem Centralorgan zusammengetreten wären.

Diese Annahme, welche ich übrigens auf keiner Seite der Eimer'schen Arbeit ausgesprochen finde, ist mit den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen unvereinbar und wird durch die vergleichende Anatomie des Nervensystems direct widerlegt. Bei zahlreichen Würmern, den Sagitten und vielen Anneliden, und bei vielen Echinodermen, den Asteriden und Crinoiden, findet sich das Nervensystem noch im Ektoderm, aber schon zu einem einheitlichen Organ umgebildet; bei anderen Anneliden ist es in die Tiefe gerückt, liegt aber noch ausserhalb der Muskulatur; schliesslich treffen wir es in der Mehrzahl der Fälle durch die Wucherung des Muskelschlauchs vom Integument abgedrängt. Auf diese Thatsachen, welche, als Eimer's Studien auf Capri erschienen, zum Theil schon bekannt waren, müssen wir zurückgreifen, wenn wir uns im Allgemeinen von der phyletischen Entwicklung des Nervensystems bei Arthropoden und Wirbelthieren Vorstellungen bilden wollen.

2. Was nun ferner das Verhältniss der Ctenophoren zu den übrigen Coelenteraten anlangt, was haben denn die Neuromuskeln der Beroë mit denen der Hydra gemeinsam? doch nur das Eine, dass in dem einen wie in dem anderen Falle ein continuirlicher Zusammenhang von Nerv und Muskel angenommen wird, der ja bekanntlich auch für die Nerven und Muskeln der höheren Thiere von verschiedenen Seiten behauptet worden ist. Sonst ist doch aber auch Alles anders! Die Neuromuskelfaser der Hydra ist ein ektodermales, die Neuromuskelfaser der Beroë ein mesodermales Element. Kleinenberg schrieb den Neuromuskeln der Hydra eine grosse phylogenetische Bedeutung zu, weil in ihnen alle Theile des Neuromuskelsystems enthalten seien, indem eine Zelle sowohl das Sinnesorgan, als auch den leitenden Apparat und die Muskelfaser liefere. Die Neuromuskelfasern der Beroë dagegen würden nur aus Nerv- und Muskelfasern bestehen, während die Sinneszellen, mit welchen Eimer sie zusammenhängen lässt, aus getrennten Anlagen hervorgehen, welche erst secundär mit den Neuromuskelfasern in Verbindung treten. Denn die aus dem Ektoderm ausgewanderten Zellen, welche sich zu den mesodermalen Elementen weiter entwickeln, stehen ursprünglich mit den Epithelzellen nicht im Zusammenhang.

Ich halte es überhaupt für ein verfehltes Bestreben, den Bau der Ctenophoren als eine weitere Ausbildung der bei den Hydroiden bestehenden Zustände darzustellen, vielmehr bin ich der Ansicht, dass das Nervenmuskelsystem der Ctenophoren — die

Richtigkeit der von mir gegebenen Deutungen vorausgesetzt — einerseits und das Nervenmuskelsystem der Hydroiden und Anthozoen andererseits zwei durchaus verschiedene Entwicklungsrichtungen repräsentiren, welche dasselbe Organsystem in derselben Hauptabtheilung des Thierreichs genommen hat. Um dies zu beweisen gehe ich auf einen Vergleich der beiden hier einander gegenübergestellten Gruppen ein.

Bei den Actinien und Hydroiden entwickeln sich die Nerven und Muskelfasern im Epithel; einzelne Epithelzellen scheiden an ihrem basalen Ende Muskelfasern aus und bilden Epithelmuskelzellen (Neuromuskelzellen, Kleinenberg); andere verlängern sich in Ausläufer und werden zunächst zu Sinneszellen oder auch Epithelganglienzellen. Auf einer höheren Ausbildungsstufe verlieren die genannten Elemente ihren Antheil an der Begrenzung der Körperoberfläche und es entstehen subepitheliale Muskelzellen und subepitheliale Ganglienzellen. Dieser histogenetische Process spielt sich bei den Medusen vorwiegend im Ektoderm ab, bei den Actinien dehnt er sich auf das Entoderm aus. Eine grössere Anhäufung nervöser Theile im Ektoderm im Umkreis der Sinnesorgane führt zur Differenzirung centraler Apparate, wie solche bei den Craspedoten im Ringnerven am Schirmrand, bei den Acraspeden in den 8 Randkörpern, bei den Actinien in dem Nervenetz der Mundscheibe gegeben sind. Ueberall wo wir Theilen des Nervenmuskelsystems im Mesoderm begegnen, stammen dieselben aus einer der beiden Epithellagen; sie sind aus denselben übergetreten, nachdem sie in dem Epithel fertig gestellt und histologisch differenzirt waren. So wandert der Ringmuskel am Peristom der Actinien vom Entoderm aus in das Mesoderm, die Tentakelmuskeln der Tealien und Charybdeen und die subumbrellaren Muskeln der Aequoreen treten in gleicher Weise aus dem Ektoderm in die mittlere Körperschicht. Dagegen betheiligt sich das mesodermale Zwischengewebe, auch wo dasselbe, wie bei den Corallen, Actinien und vielen Acraspeden, Zellen enthält, in keiner Weise an der Hervorbildung von Nerven- und Muskelgewebe. Zwar hat Eimer die Zellen und Stützfasern der Gallerte der Acraspeden zum Theil als nervös in Anspruch genommen, ich kann diesen Versuch aber um so eher als gescheitert betrachten, als nicht allein mein Bruder und ich, sondern auch Schäfer und Claus auf Grund morphologischer Untersuchungen, Romanes auf Grund physiologischer Experimente die Existenz von Nervenfäden in der Gallerte in Abrede gestellt haben.

Wer bei den Ctenophoren nach Analogieen mit den Medusen sucht, muss an den ektodermalen Nervenplexus, der überall vorhanden ist, und an die ektodermalen Muskelfasern, welche hier und dort zerstreut vorkommen, anknüpfen; der erstere war Eimer unbekannt geblieben, die letzteren, welche unter Anderem auch den Magen von Beroë auskleiden, sind von ihm in ihren Beziehungen zu den primitiven Körperschichten Ektoderm, Entoderm und Mesoderm nicht näher gewürdigt worden. Auch sind diese ektodermalen Theile lange nicht von der Bedeutung wie bei den Medusen und Actinien, wie denn das ektodermale Muskelsystem nur eine kümmerliche Entfaltung besitzt.

Um so mehr tritt der Antheil in den Vordergrund, welchen das Mesoderm am Nervenmuskelsystem hat, in sofern es sich durch einen bei den Medusen und Actinien fehlenden Reichthum von nervösen und muskulösen Fäden auszeichnet. Dieselben leiten sich gleichfalls aus einer der primitiven Körperschichten ab, wie das ja nicht anders möglich ist, speciell aus dem äusseren Keimblatt, aber in einer durchaus anderen Weise, als die mesodermalen Muskelfasern der Medusen; sie scheiden vom Epithel nicht als fertige Nerven- oder Muskelfasern aus, sondern als indifferente amoeboiden Zellen, welche erst in der Gallerte ihre histologische Weiterentwicklung erfahren. Das Nervenmuskelgewebe der Ctenophoren verdankt seine Entstehung der histologischen Fortbildung des Secretgewebes, welches zwischen Ektoderm und Entoderm schon frühzeitig entstanden ist, während der entsprechende Theil des Medusen- und Actinienkörpers allein zum Stützgewebe aufgebraucht wird. Das Nervenmuskelgewebe der übrigen Coelenteraten ist dagegen stets aus dem Epithel hervorgegangen.

Mit dieser verschiedenen Entwicklungsweise hängt auch ein auffälliger Unterschied in der histologischen Beschaffenheit der mesodermalen Muskelfasern zusammen. Bei den Actinien und Medusen sind es Bündel von Muskelfibrillen, welche sich um eine protoplasmatische vielkernige Axe gruppieren; die protoplasmatische Axe entspricht nach der Art ihrer Entstehung zahlreichen verschmolzenen Zellen; bei den Ctenophoren ist jede der Muskelfasern eine langgestreckte vielkernige Zelle, welche aus dem Wachs- thum einer einkernigen Zelle hervorgegangen sich mit einem homogenen, nicht aus Einzelfibrillen zusammengefügteten Mantel von Muskelsubstanz allseitig umgeben hat.

Die wichtigen Unterschiede in der Entwicklungsweise und Beschaffenheit des Neuromuskelsystems bei den Ctenophoren und den

übrigen Coelenteraten, auf welche ich hier aufmerksam gemacht habe, scheinen mir auch für die Bestimmung der systematischen Stellung der Ctenophoren nicht ohne Bedeutung zu sein. Dieselbe ist in der Neuzeit von Haeckel (23) sehr ausführlich erörtert worden. Ausgehend von einer neu aufgefundenen sehr interessanten Medusenform, der *Ctenaria ctenophora*, welche in der Anordnung ihrer Radialcanäle und ihrer beiden einfach gefiederten Tentakeln überraschende Aehnlichkeiten zu den Ctenophoren bietet, hat Haeckel zwischen den Organen der Ctenophoren und der Medusen Homologieen gezogen. Den Magen der ersteren vergleicht er der Schirmhöhle der letzteren, den Trichterraum dem oberen Ende des Medusensmagens, von welchem die Radialgefäße ausgehen; die 8 Reihen der Ruderplättchen den 8 Nesselzellenreihen, welche bei manchen Anthomedusen vorkommen. Indem er ferner die Klebzellen der Ctenophoren als modificirte Nesselzellen deutet und die Entstehung der Geschlechtsproducte entlang den Radial- resp. Rippengefäßen in beiden Abtheilungen für gleichwerthig hält, kommt er zum Schluss, dass die Ctenophoren umgewandelte Medusen sind und speciell von den Cladonemiden abgeleitet werden müssen.

Wie sehr ich nun auch die Abstammung der Ctenophoren von den übrigen Coelenteraten als eine brennende Frage ansehe, so ist es mir doch zweifelhaft, ob dieselbe in der hier dargestellten Weise schon jetzt ihre Lösung gefunden hat. Will man annehmen, dass die Ctenophoren aus Medusen, ähnlich den jetzt lebenden Formen, entstanden sind, so müsste man auch annehmen, dass die hohe histologische Differenzirung des Ektoderms, das Centralnervensystem, die ektodermale Muskulatur völlig verloren gegangen seien, dass dagegen die zellenlose Gallerte sich mit Zellen bevölkert und dann eine durchaus neue Entwicklungsrichtung eingeschlagen habe. Man müsste ferner annehmen, dass die in den subumbrellaren Wandungen entstehenden Geschlechtsproducte auf die exumbrellare Seite herübergerückt und dass die alten als Gefäßausstülpungen zu betrachtenden Tentakeln der Medusen durch einen durchaus neuen Tentakelapparat ersetzt worden seien. Die Möglichkeit von solch tief greifenden Umgestaltungen ist mir unwahrscheinlich; aber ebenso wenig neige ich mich einer zweiten Möglichkeit zu, dass die Medusen, als sie die ersten zu den Ctenophoren überleitenden Umbildungen erfuhren, alle hier aufgeführten Differenzirungen noch hätten vermissen lassen.

Hiermit soll nun keineswegs gesagt sein, dass ich in der auch von Huxley befürworteten Weise die Ctenophoren in die Nähe der

Actinien bringe; es würden hiergegen alle oben aufgeführten Einwände streiten und ausserdem würde zu denselben noch die verschiedene Entwicklungsweise der Geschlechtsorgane hinzukommen, da letztere bei den Ctenophoren dem Ektoderm, bei den Actinien dagegen dem Entoderm angehören; das macht mir eine nähere Beziehung zu den Actinien noch unwahrscheinlicher.

Will man sich über die Descendenz der Ctenophoren Vorstellungen bilden, so scheint es mir geboten auf sehr indifferente Urformen zurückzugreifen, bei denen vielleicht als einziges Merkmal des Coelenteratenstammes die Tendenz zur radialsymmetrischen Entwicklung der Körpertheile gegeben war. Selbst die Nesselzellen können nicht als gemeinsam angesehen werden; sie sind von den Greifzellen oder Klebzellen der Ctenophoren so ausserordentlich verschieden, dass ich mir nicht vorstellen kann, wie die eine Form aus der anderen entstanden sein könnte. So wiederholt sich in systematischer Hinsicht dasselbe, was ich mehrfach bei der morphologischen Beurtheilung hervorgehoben habe, dass die Ctenophoren Organismen sind, welche sich von den übrigen Coelenteraten sehr weit entfernen.

---

### Literaturverzeichnis.

1. Agassiz, Alexander, Illustrated Catalogue of the Museum of comparative Zoology at Harvard College. No. II. North American Acalephae. Cambridge 1865.

2. Agassiz, Alexander, Embryology of the Ctenophorae. Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences. Vol. X. No. III. 1874.

3. Agassiz, L., Contributions to the Natural History of the Acalephae of North America. Prt. II. On the Beroid Medusae of the Shores of Massachusetts in their perfect State of Development. Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences. Vol. IV. 1850.

4. Agassiz, L., Contributions to the natural History of the U. S. of America. Vol. III. Boston 1860.

5. Allman, James, Contributions to our Knowledge of the Structure and Development of the Beroidae. The Edinburgh New Philosophical Journal N. S. Vol. XV p. 285—289.

5<sup>a</sup>. Buckers, P. G., Bijdragen tot de Kennis der Anatomie van Cestum Veneris. 1878. (Citirt nach Chun.)

6. Chun, Carl, Das Nervensystem und die Muskulatur der Rippenquallen. Abhandlungen der Senckenberg. Gesellschaft. Bd. XI p. 181—230 mit 2 Tafeln.

7. Derselbe, Die im Golf von Neapel erscheinenden Rippenquallen. Mittheilungen aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. I p. 180—217 mit 1 Tafel.

8. Derselbe, Die Greifzellen der Rippenquallen. Zoologischer Anzeiger I. Jahrg. 1878 p. 50—52.

9. Derselbe, Histologische Bemerkungen über Rippenquallen. Zoologischer Anzeiger II. Jahrg. 1879 p. 329—332.

10<sup>a</sup>. Claus, C., Ueber einige Schizopoden und Malakostraken Messina's. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIII p. 422—455.

10<sup>b</sup>. Derselbe, Bemerkungen über Ctenophoren und Medusen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIV p. 384—393 mit 2 Tafeln.

11. Derselbe, Grundzüge der Zoologie IV. Aufl. Bd. I. 1879.

12. Edwards, M. H. Milne, Observations sur la structure et

les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacés des côtes de la France. *Annales des Sciences Natur. Zoologie.* S. II T. 16. p. 193—232 mit 10 Tafeln. 1841.

13. Derselbe, Note sur l'appareil gastrovasculaire de quelques Acalèphes Cténophores. *Annales des Sciences Natur. Zoologie.* S. IV T. 7 p. 285—298 mit 3 Tafeln. 1857.

14. Eimer, Theod., *Zoologische Studien auf Capri.* 1. Ueber *Beroë ovatus*. Ein Beitrag zur Anatomie der Rippenquallen. Leipzig 1873. Mit 9 Tafeln.

15. Derselbe, Versuche über künstliche Theilbarkeit von *Beroë ovatus*. Angestellt zum Zweck der Controle seiner morphologischen Befunde über das Nervensystem dieses Thieres. *Archiv f. mikrosk. Anat.* Bd. XVII p. 213—241.

16. Derselbe, Ueber Tastapparate bei *Eucharis multicornis*. *Ebenda* p. 342—346.

17. Eschscholtz, Fr., *System der Acalèphen.* Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahlthiere. Berlin 1829.

18. Fol, Hermann, Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Rippenquallen. *Inauguraldissertation.* Berlin 1869.

19. Forbes, E., On two species of *Cydidippe*. *Annals of Nat. Hist.* Serie I Vol. 3 p. 145 mit 1 Tafel.

20. Frey, H., und Leuckart, R., Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere. Braunschweig 1847.

21. Gegenbaur, C., Studien über Organisation und Systematik der Ctenophoren. *Archiv f. Naturgeschichte* Jahrg. 22 Bd. I p. 162—205 mit 2 Tafeln. 1856.

22. Grant, On the nervous system of *Beroë pileus* and on the structure of his cilia. *Transactions of the Zoolog. Society.* Vol. I. 1835. (Citirt nach Eimer und Patterson.)

23. Haeckel, E., Ursprung und Stammverwandtschaft der Ctenophoren. *Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellsch. für Medic. und Naturw.* Jahr 1879. p. 70—79.

24. Hensen, Studien über das Gehörorgan der Decapoden. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.* Bd. XIII 1863. p. 481—514.

25. Kölliker, A., Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend anatomische Untersuchungen. II. Quallen. *Zeitschr. f. wissensch. Zoologie* Bd. IV p. 315—320.

26. Derselbe, Kurzer Bericht über einige im Herbst 1864 an der Westküste von Schottland angestellte vergleichend anatomische

Untersuchungen. Würzburger naturw. Zeitschr. Bd. V p. 232—250 mit 1 Tafel. 1864.

27. Derselbe, Icones Histiologicae oder Atlas der vergleichenden Gewebelehre. 2. Abth. Leipzig 1865.

28. Kowalevsky, A., Entwicklungsgeschichte der Rippenqualen. Mémoires de l'Académie de St. Pétersbourg. VII. Série Tome X No. 4.

29. Krohn, A., Ueber die männlichen Zeugungsorgane der Ascidien und Salpen. Froriep's Neue Notizen 1841 Januar No. 356 p. 49—53.

30. Lesson, R. P., Mémoire sur la famille des Béroïdes. Annales des Sciences Nat. Zool. Ser. II Vol. 5 p. 235.

31. Mertens, H., Beobachtungen und Untersuchungen über die Beroöartigen Acalephen. Mémoires de l'Académie de St. Petersbourg S. VI T. II p. 479—543. mit 13 Tafeln. 1833.

32. Patterson, Robert, On a species of Beroö found on the North-east Coast of Ireland. The Edinburgh New philosophical Journal Vol. XX p. 26—37. October 1835—April 1836.

33. Strethill Wright, Edinb. new philos. Journal T. IV p. 85—92 u. p. 316. (Citirt nach Leuckart, Jahresbericht im Archiv f. Naturgeschichte Jahrg. 25 Bd. II p. 199.)

33<sup>a</sup>. Wagener, R. G., Ueber eigenthümlich gestaltete Haare der Beroö und Cydippe. Archiv f. Anatomie u. Physiol. Jahrg. 1847 p. 193—194.

34. Derselbe, Ueber Beroö (ovatus?) und Cydippe pileus von Helgoland. Archiv f. Anatomie und Physiologie Jahrg. 1866 p. 116—133 mit 3 Tafeln.

35. Will, Fr., Horae Tergestinae oder Beschreibung und Anatomie der im Herbst 1843 bei Triest beobachteten Acalephen. Leipzig 1844.

---

## Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen.

- a* Deckzellen.  
*b* Sinneszellen. *b'* mit Tastborsten.  
                   *b''* mit Taststiften.  
*d* Drüsenzellen.  
*ek* Ektoderm.  
*em* Mesoderm.  
*en* Entoderm.  
*f* Nervenplexus im frischen Zustand.  
*g* Ganglienzellen.  
*ge* Epithel des Genitalsinus.  
*gi* Genitalsinus.  
*gs* Genitalsäckchen.  
*gv* Verbindungsstränge der Geschlechtsorgane mit dem Ektoderm.  
*h* Flimmertrichter.  
*i* Elastisches Band im Seitenfaden von Euplocamis Stationis.  
*k* Klebzellen der Tentakeln. *k'* Anlagen der Klebzellen.  
*kf* Contractiler Faden der Klebzellen. *kf'* Verlängerung des contractilen Fadens bei Cydippe und Euplocamis.  
*l* Protoplasmanetz im Seitenfaden von Cydippe hermiphora.  
*m* Muskelfasern.  
*n* Nervenfasern.  
*o* Ovarium und Eizellen.  
*p* Hoden und Hodenzellen.  
*q* Zellenstrang der Tentakelwurzel, von welchem sich die Anlagen der Seitenfäden loslösen.  
*r* Anlagen der Seitenfäden.  
*s* Seitenfäden der Tentakeln.  
*t* Tentakelstamm.  
*ta* Axenstrang des Tentakelstammes. *ta'* der Seitenfäden.  
*tb* Rindenschicht des Tentakelstammes. *tb'* des Seitenfadens.  
*tc* Das körnige Band, welches die Muskelschicht des Tentakelstammes durchsetzt.

*th* Tentakelhaken der Cestiden.

*tm* Mittelstrang der Tentakelwurzel. *tm'* Ursprung der Mukelfasern.  
*tm''* Ursprung des Axenstrangs. *tm'''* Cylinderzellenschicht des  
 Mittelstreifens.

*tn* Seitenfelder der Tentakelwurzel.

*tr* Tentakelrinne der Cestiden.

*ts* Tentakelsack.

*tv* Verbindungsstrang der Seitenfäden der Cestiden.

*v* Gefäße des Gastrovascularsystems.

*ve* Trichtergefäß. *ve'* Ausmündung am aboralen Pole.

*vh* Hauptgefäß.

*vr* Rippengefäß.

*vt* Tentakelgefäß.

*w* Wimperrinnen.

*x* Polplatten.

*y* Ruderplättchen.

*z* Matrix der Ruderplättchen.

Alle Angaben über Vergrößerungen beziehen sich auf Zeiss'sche Systeme. Die Vergrößerungen derselben betragen:

A. Oc. 1: 55. Oc. 2: 70.

C. Oc. 1: 95. Oc. 2: 125.

D. Oc. 1: 195. Oc. 2: 240.

J. Oc. 1: 470. Oc. 2: 580.

#### Tafel XV.

Fig. 1 und 4. Drüsenzellen und Taststifte von der Endscheibe der Tastpapillen von *Eucharis multicornis*; im frischen Zustand. J. Oc. 2.

Fig. 2. Epithel mit Nervenplexus von *Cestus Veneris* im frischen Zustand von der Fläche betrachtet. D. Oc. 2 um  $\frac{1}{3}$  verkleinert.

Fig. 3. Dasselbe von *Beroë ovatus*. D. Oc. 2 um  $\frac{1}{3}$  verkleinert.

Fig. 5. Endscheibe der Tastpapillen von *Cestus Veneris* von der Fläche betrachtet; im frischen Zustand; Drüsenzellen und Taststifte. J. Oc. 2.

Fig. 6. Epithel der Körperoberfläche von *Callianira bialata* nach Silberbehandlung von der Fläche betrachtet. J. Oc. 2.

Fig. 7. Epithel mit Nervenplexus und Taststiften aus der Nähe der Wimperrinnen von *Beroë ovatus*; Flächenpräparat im frischen Zustand betrachtet. J. Oc. 2.

Fig. 8. Dasselbe nach Behandlung mit Osmium-Essigsäure. J. Oc. 2.

Fig. 9. Glatte Muskelfasern, Klebzellen und Tastzellen von den

Seitenfäden des Tentakels von *Euplocamis Stationis*, nach Behandlung mit Osmium-Essigsäure durch Zerzupfen isolirt. J. Oc. 2.

Fig. 10. Nervöse (?) Fäden von der Oberfläche des Tentakelstamms von *Callianira bialata* durch Zerzupfen zerfasert. J. Oc. 2.

Fig. 11. Plexus der Körperoberfläche von *Callianira bialata* nach Behandlung mit Osmium-Essigsäure. J. Oc. 2.

Fig. 12. Ein kleines Stück einer Tentakelrinne von *Cestus Veneris* nach Behandlung mit Osmium-Essigsäure. Sichtbar ist der Verbindungsstrang des Nebententakels und die Tentakelhaken. J. Oc. 1.

Fig. 13. Plexus der Haut und ektodermale Muskelfasern von *Cydippe hormiphora* nach Behandlung mit Osmium-Essigsäure. J. Oc. 2.

Fig. 14. Epithel eines Seitenfadens vom Tentakel der *Cydippe hormiphora* von der Fläche betrachtet. Osm.-Essigs.-Präp. J. Oc. 2.

Fig. 15. Epithel des Tentakelsacks von *Cydippe hormiphora* mit anhängenden Ganglienzellen von den darunter gelegenen Muskelfasern nach Maceration in Osmium-Essigsäure abgehoben. J. Oc. 2.

#### Tafel XVI.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf Carminosmiumpräparate von *Callianira bialata*.

Fig. 1. Querschnitt durch den Körper einer *Callianira bialata*, zur Hälfte dargestellt. Man sieht 4 Plättchenreihen mit den 4 zugehörigen Rippengefäßen (*vr*), den oberen Theil der Tentakelwurzel (*tm*) und der Tentakelhöhle (*ts*), die zwei Tentakelgefäße (*vt*), welche vom Schnitt getroffen wurden da, wo sie mittelst des Hauptgefäßes (*vh*) unter einander zusammenhängen. *A* mit abgeschraubter Frontlinse. Oc. 2.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Tentakelwurzel. Die Muskelfasern des Tentakelstamms breiten sich fächerartig in den Mittelstreifen (*tm*) der Tentakelwurzel aus. Vom Mittelstreifen löst sich ein Zellenstrang (*q*) ab, an dem die Axen der Seitenfäden (*v*) entstehen. Das Ganze ist umhüllt von den wuchernden Mengen der Klebzellen. A. Oc. 1.

Fig. 3. Ein Stück der Figur 2 stärker vergrößert um zu zeigen, in welcher Weise die Muskelfasern aus den Zellen der Mittelstreifen hervorgebildet werden. J. Oc. 2.

Fig. 4 und 5. Theile eines Querschnitts durch die Tentakelwurzel; dieselben stellen verschiedene Stücke der Seitenfelder dar, Fig. 4 ein Stück aus der Mitte eines Seitenfeldes, Fig. 5 den an das Ektoderm der Tentakelhöhle angrenzenden Rand. J. Oc. 1.

Fig. 6. Die schildförmige Tentakelwurzel mit dem aus ihr her-

vortretenden Tentakelstamm isolirt. *A* mit abgeschraubter Frontlinse. Oc. 1.

Fig. 7—11. Querschnitte aus verschiedenen Gegenden der Tentakelwurzel. Fig. 7 entspricht etwa der Fig. 1. Der Mittelstreifen (*m*) ist hier noch wenig entwickelt und allein aus einer Lage Cylinderzellen gebildet. Fig. 11 ist aus der Mitte der Tentakelwurzel genommen; der Mittelstreifen zeigt ausser der Cylinderzellenschicht die seitlichen Verdickungen, aus denen die Muskelfasern entspringen. Fig. 8—10, dem unteren Ende entnommen, lassen erkennen, wie sich vom Mittelstreifen die Anlagen für die Axen der Seitenfäden (*q*) ablösen. C. Oc. 1.

Fig. 12. Ein Stück des Längsschnitts der Fig. 2 stärker vergrössert; es sind die Anlagen für die Axen der Seitenfäden dargestellt. J. Oc. 2.

### Tafel XVII.

Alle Figuren mit Ausnahme der letzten nach Carminosmiumpräparaten entworfen.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen Seitenfaden von *Callianira bialata* nur zum Theil abgebildet. J. Oc. 2.

Fig. 2. Längsschnitt durch die Anlage der Axe eines Seitenfadens von *Callianira bialata*, nur zum Theil dargestellt, aus einem Längsschnitt durch die Tentakelwurzel. J. Oc. 2.

Fig. 3. Anlage der Axe eines Seitenfadens von *Callianira bialata*, durch Zerzupfen der Tentakelwurzel isolirt, aber nur zum Theil dargestellt. J. Oc. 2.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Axe eines Tentakelstamms von *Callianira bialata*. J. Oc. 2.

Fig. 5. Zellennetz, welches auf dem Axenband der Seitenfäden von *Cydidippe hormiphora* vorhanden ist, durch Entfernen des Epithels freigelegt; einige Fortsätze von Epithelzellen sind dabei haften geblieben. In dem Protoplasmanetz habe ich keine Kerne nachweisen können. J. Oc. 1.

Fig. 6. Querschnitt durch den Seitenfaden von *Euplocamis Stationis*. Die Gallertaxe wird durch ein elastisches Band (*i*) abgetheilt in einen die quergestreiften Muskelplatten und einen die glatten Muskelfasern enthaltenden Abschnitt. J. Oc. 1.

Fig. 7. Längsschnitt durch einen spiral aufgerollten Seitenfaden von *Euplocamis Stationis*; der Seitenfaden ist noch nicht vollkommen entwickelt und wird noch durch eine homogene Hüllhaut zusammengehalten. In der Axe verläuft ein faseriger Strang (*n*) vielleicht ein Nerv. C. Oc. 2.

Fig. 8. Querschnitt durch einen Seitenfaden des Tentakels von *Callianira bialata*. J. Oc. 2.

Fig. 9. Querschnitt durch die Anlage der Axe eines Seitenfadens aus einem Schnitt durch die Tentakelwurzel von *Callianira bialata*. J. Oc. 2.

Fig. 10. Der Axenstrang aus dem Tentakelstamm von *Callianira bialata* nach Maceration in Osmium-Essigsäure durch Zerzupfen isolirt. J. Oc. 2.

Fig. 11. Querschnitt durch einen kleineren Seitenfaden von *Cydippe hormiphora*. J. Oc. 2.

Fig. 12. Querschnitt durch die Basis eines grösseren Seitenfadens von *Cydippe hormiphora*. D. Oc. 2.

Fig. 13. Ein Tentakelhaken aus der Tentakelrinne von *Cestus Veneris* mit den ihm zur Unterlage dienenden Epithelzellen besonders dargestellt. J. Oc. 2.

Fig. 14. Stück eines Seidenfadens von *Euplocamis Stationis* in seitlicher Ansicht mit Hinweglassung des Epithels dargestellt. In der Mitte das elastische Band (*i*), dessen wellige Biegungen nicht mit dargestellt sind; zu beiden Seiten desselben die räthselhaften würfelförmigen Körper; endlich links die quergestreiften Muskelplatten, rechts die beiden glatten Muskelfasern. J. Oc. 1.

Fig. 15. Querschnitt durch den Tentakelstamm von *Callianira bialata* an der Abgangsstelle eines Seitenfadens. J. Oc. 1.

Fig. 16. Ein Theil des Mosaiks der Muskulatur aus einem solchen Querschnitt etwas stärker vergrössert. J. Oc. 2.

Fig. 17. Querschnitt durch den Mittelstreifen der Tentakelwurzel von *Callianira bialata*. Zwischen die beiden Tentakelgefässe springt der von Cylinderepithel gebildete Theil des Mittelstreifens vor; seitlich davon finden sich die Zellenwülste (*m'''*), aus denen die Muskelfasern hervorwachsen; dazwischen liegt eine Zellanhäufung (*m''*), welche sich in den Axenstrang fortsetzt. J. Oc. 1.

Fig. 18. Querschnitt durch den unteren Körperperrand von *Cestus Veneris* zur Hälfte dargestellt; in Folge dessen ist die Mundrinne nur zur Hälfte und nur eine Tentakelrinne (*tr*) sichtbar. In letzterer ist der Verbindungsstrang (*tv*) des Nebententakels eingebettet und durch die Tentakelkaken (*th*) befestigt. C. Oc. 2.

Fig. 19. Die Randpartie des Axenbandes vom Tentakel-Seitenfaden der *Cydippe hormiphora* von der Fläche betrachtet. J. Oc. 2.

Fig. 20. Der den Nebententakel tragende Theil der Tentakelrinne von *Cestus* besonders und bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. J. Oc. 2.

Fig. 21. Querschnitt durch die Randpartie des Axenbandes vom Tentakel-Seitenfaden der *Cydippe hormiphora*. J. Oc. 2.

Fig. 22. Das basale zum Theil in den Tentakelstamm hineinragende und hier endende Stück des Muskelstrangs von *Euplocamis Stationis*. In den nicht mehr quergestreiften Muskelfasern sind Kerne enthalten. J. Oc. 1.

Fig. 23. Seitliche Ansicht des Epithels und der oberflächlichen Muskelschicht vom Tentakelstamm der *Euplocamis Stationis* im frischen Zustand. J. Oc. 2.

### Tafel XVIII.

Alle Figuren nach Carminosmiumpräparaten gezeichnet.

Fig. 1. Geschlechtsorgan von *Callianira bialata* mit Genitalanlagen. Basales Stück eines in die Körperzipfel eintretenden Rippen-canal in seitlicher Ansicht gezeichnet. A. Oc. 1.

Fig. 2. Dasselbe von der Fläche gesehen. A. Oc. 1.

Fig. 3. Querschnitt durch das Rippengefäß einer jungen *Beroë* mit männlichen und weiblichen Geschlechtsorganen. C. Oc. 2.

Fig. 4. Querschnitt durch ein kleines neu eingestülptes Genitalsäckchen (*gs*) von *Callianira bialata*. J. Oc. 1.

Fig. 5. Querschnitt durch das im Körperzipfel verlaufende Rippengefäß von *Callianira bialata*. Männliche (*p*) und weibliche Geschlechtsorgane (*o*) mit Verbindungssträngen (*gv*). D. Oc. 2.

Fig. 6. Stück eines Querschnitts durch ein männliches Geschlechtsorgan von *Cydippe hormiphora*. Der Verbindungsstrang (*gv*) mit dem Ektoderm deutlich sichtbar. J. Oc. 1.

Fig. 7. Stück eines Querschnitts durch das Ovar von *Beroë ovatus* stärker vergrößert. J. Oc. 1.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Geschlechtsorgan von *Callianira bialata*, aus der Basis eines Körperzipfels. Ein eingestülptes Genitalsäckchen (*gs*) in seiner Lagerung zum Rippengefäß sichtbar. D. Oc. 2.

Fig. 9. Querschnitt durch die weibliche Seite eines Geschlechtsorgans von einer jungen *Callianira bialata*. J. Oc. 1.

Fig. 10. Querschnitt durch das Geschlechtsorgan einer sehr jungen *Callianira bialata*. J. Oc. 1.

### Tafel XIX.

Alle Figuren nach Carminosmiumpräparaten, nur Figur 4 nach einem frischen Präparat.

Fig. 1. Enden der gekreuzten ektodermalen Muskelfasern von den langen Seiten des *Cestus Veneris*. J. Oc. 1.

Fig. 2. Zellen aus dem Körperepithel von *Cestus Veneris*. J. Oc. 1.

Fig. 3. Flächenpräparat der langen Seiten von *Cestus Veneris*. Das Epithel und die Muskelfasern, welche den Rändern des bandförmigen Körpers parallel verlaufen, bis auf einzelne wenige durch Abpinseln entfernt. Sichtbar sind die gekreuzten Muskelfasern. J. Oc. 1.

Fig. 4. Das aborale Ende von *Callianira bialata* mit dem Sinneskörper den 2 Polplatten ( $x$ ), den Anfängen der 8 Wimperrinnen ( $w$ ) und den Ausmündungen der 4 Trichtergefäße ( $vé$ ). C. Oc. 1, etwa auf die Hälfte verkleinert.

Fig. 5. Enden der ektodermalen Muskelfasern der Körperoberfläche von *Cydidippe hormiphora*. J. Oc. 2.

Fig. 6. Enden der mesodermalen Nerven aus der Umgegend des Tentakelsackes von *Cydidippe hormiphora*. J. Oc. 2.

Fig. 7. Stücke von zwei mesodermalen Muskelbändern von *Cydidippe hormiphora*, das eine Mal von der Fläche, das andere Mal von der Kante gesehen. J. Oc. 2.

Fig. 8. Die linke Hälfte eines Querschnittes durch den Sinneskörper von *Callianira bialata*. Die Lage des Schnittes ist in der Fig. 4 durch die Linie  $\alpha$  bezeichnet. J. Oc. 1.

Fig. 9. Die rechte Hälfte eines Querschnittes durch den Sinneskörper von *Callianira bialata*. Die Lage des Schnittes ist in der Fig. 4 durch die Linie  $\beta$  bezeichnet. J. Oc. 1.

Fig. 10. Zellen aus dem Randwulst des Polfeldes von *Eucharis multicornis*. J. Oc. 2.

Fig. 11. Tastzellen vom Mundrand der *Beroë ovatus*. J. Oc. 1.

Fig. 12. Zellen aus dem ein Ruderplättchen tragenden Epithelwulst von *Beroë ovatus*. J. Oc. 1.

Fig. 13. Zellen aus dem Sinneskörper von *Cydidippe hormiphora*. J. Oc. 2.

Fig. 14. Concrementzellen vom Mundrand der *Beroë ovatus*. J. Oc. 1.

Fig. 15. Zellen mit säbelförmigen Cilien aus dem Anfangstheil des Magens von *Beroë ovatus*. J. Oc. 1.

Fig. 16. Querschnitt durch einen ein Ruderplättchen tragenden Zellenwulst von *Beroë ovatus*. J. Oc. 1.

Fig. 17. Stücke aus einem Querschnitt durch den Mundrand von *Beroë ovatus*.  $\alpha$  Flimmerstreifen,  $\beta$  Streifen der Concrementzellen,  $\gamma$  Streifen von Concrement- und Tastzellen. J. Oc. 1.

## Tafel XX.

Präparate theils mit Carmin-Osmiumsäure, theils mit Picrin-Schwefelsäure angefertigt.

Fig. 1. Nervenfasern von *Beroë ovatus*.  $\alpha$ . zwei anastomosierende Fasern,  $\beta$ . ein varicöses Fädchen. J. Oc. 2.

Fig. 2. Nervenplexus vom Magen von *Beroë ovatus*. J. Oc. 2. Auf  $\frac{2}{3}$  der Grösse verkleinert.

Fig. 3. Ein Stück des Polfelds von *Eucharis multicornis*.  $\alpha$ . Mittelfeld,  $\beta$ . Seitenwall. Eine Strecke weit ist das Epithel nicht dargestellt, damit der an der Grenze von Mittelfeld und Seitenwall liegende Faserstrang deutlicher hervortritt. J. Oc. 2. Auf  $\frac{2}{3}$  der Grösse verkleinert.

Fig. 4. Zwei mesodermale Ringmuskelfasern mit Nerv, dessen Ausbreitung sich schwimnhautartig zwischen beiden ausspannt. *Beroë ovatus*. J. Oc. 2.

Fig. 5. Anastomosierende Nervenfasern von *Beroë ovatus*. D. Oc. 2.

Fig. 6. Muskelfasern von *Beroë ovatus*.  $\alpha$ . mit anliegendem Sarkolemm,  $\beta$ . Sarkolemm, abgehoben und gefaltet, erzeugt das Bild einer Querstreifung der Muskelfaser,  $\gamma$ . Sarkolemm stark abgehoben. J. Oc. 1.

Fig. 7. Nervenfasern von einem in Picrin-Schwefelsäure erhärteten Thier. J. Oc. 1.

Fig. 8. Muskelfasern mit herantretenden Nerven. Verbindung ohne anliegende Kerne. D. Oc. 2.

Fig. 9. Querschnitte durch in Picrinschwefelsäure erhärtete Muskelfasern ( $\alpha$ ) und Nervenfasern ( $\beta$ ), bei einigen der centrale Kern getroffen. J. Oc. 2.

Fig. 10. Endigungen der Nervenfasern am Ektoderm. J. Oc. 2.

Fig. 11. Amoeboide Bindegewebskörperchen von *Beroë ovatus*. J. Oc. 2.

Fig. 12. Muskelfasern mit Nervenendigung.  $\alpha$ . mit Kern,  $\beta$ . ohne Kern. J. Oc. 1.

Fig. 13. Endigung einer gastroparietalen Muskelfaser am Integument. J. Oc. 1.

Fig. 14. Endigung einer gastroparietalen Muskelfaser am Magen. Die eine Seite gar nicht dargestellt, auf der anderen ein Stück der Raumersparniss halber weggelassen. J. Oc. 1.

## Tafel XXI.

Fig. 1 und 2. Stücke von dem Anfang des Nebententakels des

Cestus Veneris in dem Anfangstheil der Tentakelhöhle. Fig. 2 der letzte feine Ausläufer des Verbindungsstranges (*tv*). J. Oc. 2.

Fig. 3. Tastpapille von *Eucharis multicornis*. Der Verlauf der Muskel- und Nervenfasern in schematischer Weise eingezeichnet.

Fig. 4. Querschnitt durch den oberen Rand des bandförmigen Körpers von *Cestus Veneris*. Verlauf der Muskel- und Nervenfasern schematisch eingezeichnet.

Fig. 5 und 6. Epithelstrecke zwischen zwei aufeinanderfolgenden Ruderplättchen von *Callianira bialata* mit darunter verlaufenden Stützfasern; die Endigungen der letzteren in den Cylinderzellwülsten der Ruderplättchen sind in Fig. 5 stärker vergrößert dargestellt.

Fig. 7. Anlagen der Seitenfäden von *Cestus Veneris* aus der Tentakelwurzel isolirt. J. Oc. 1.

Fig. 8. Ein Wimpertrichter von *Beroë ovatus* auf dem optischen Querschnitt gesehen. J. Oc. 1.

Fig. 9. Binde-substanzzellen von *Callianira bialata*. J. Oc. 2.

Fig. 10. Stück eines Querschnitts durch eine Tastpapille von *Eucharis multicornis*, um die Anastomosen der Muskelfasern zu zeigen.

Fig. 11. Tastpapille von *Cestus* auf dem optischen Querschnitt; einen Theil der Muskelfasern sieht man in ganzer Länge, einen anderen auf dem optischen Querschnitt. J. Oc. 1.

Fig. 12. Enden der Muskelfasern und Nervenfasern aus der Tastpapille von *Eucharis multicornis*. J. Oc. 2.

Fig. 13. Ein Stück des Meridiannerven aus der Nachbarschaft des Hörbläschens; die einzelnen Nervenfasern anastomosiren untereinander. *Callianira bialata*. J. Oc. 2.

Fig. 14. Wimperrinne von *Beroë ovatus* nach Behandlung mit Carmin-Osmiumsäure von der Fläche betrachtet. J. Oc. 1.

Fig. 15. Epithel von *Beroë ovatus* nach Behandlung mit Osmiumsäure und Färbung in Alauncarmin, wodurch der Unterschied zwischen Drüsen und Deckzellen sichtbar geworden ist. J. Oc. 1.

Fig. 16. Elemente aus dem Mesoderm der Tastpapille von *Eucharis multicornis*.  $\alpha$ . Anlagen von Muskelfasern,  $\beta$  u.  $\delta$  Binde-substanzzellen,  $\gamma$ . Nervenfasern. J. Oc. 2.

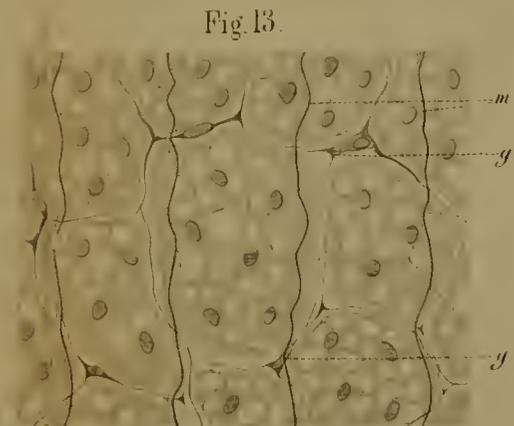
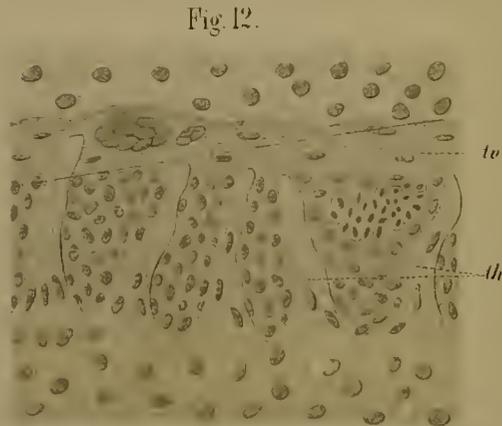
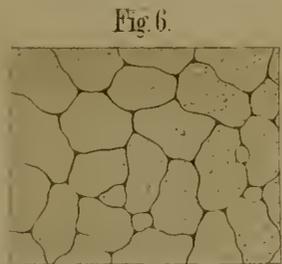
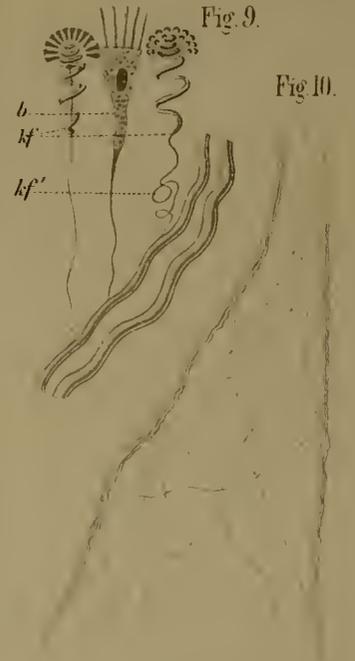
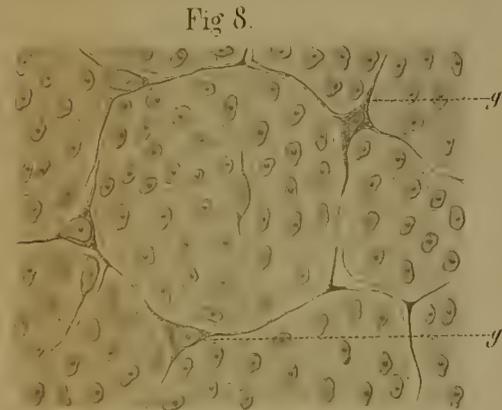
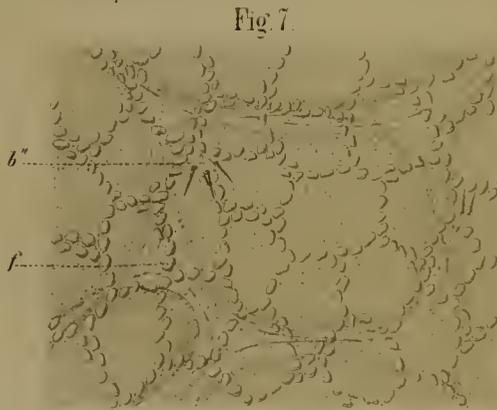
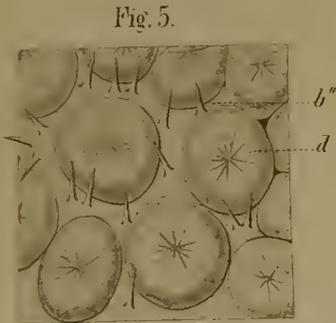
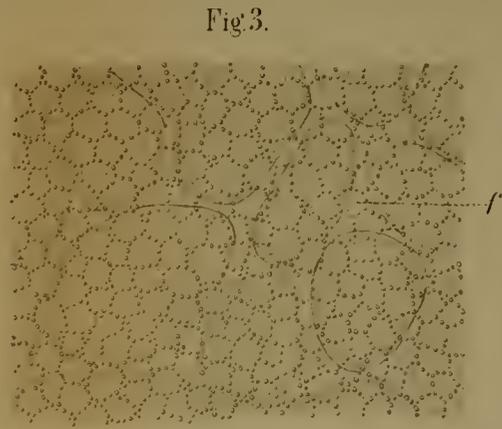
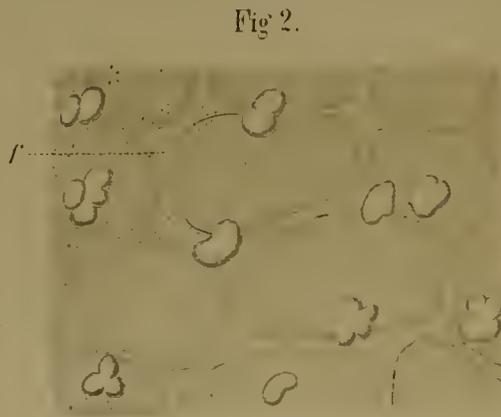
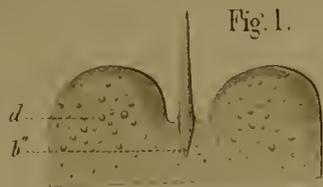




Fig. 1.

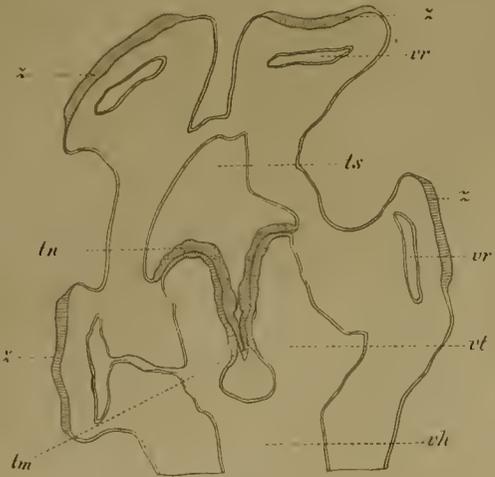


Fig. 2.

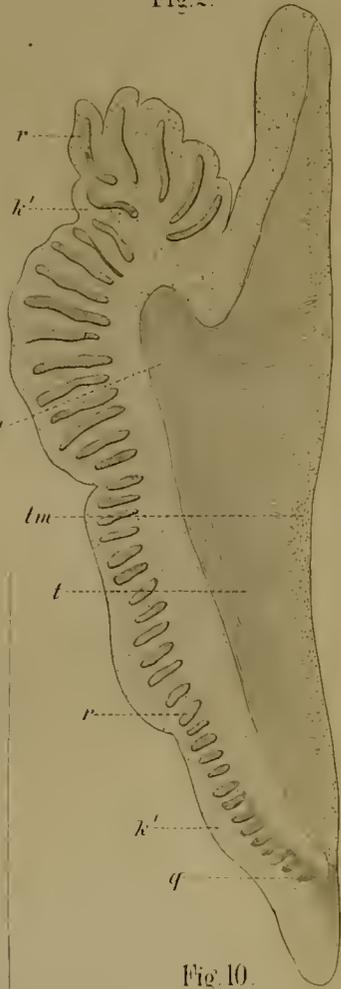


Fig. 3.

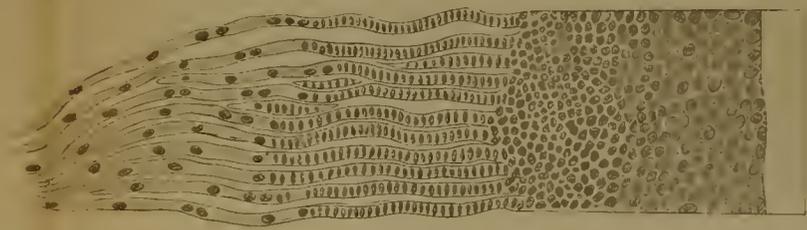


Fig. 4.



Fig. 5.

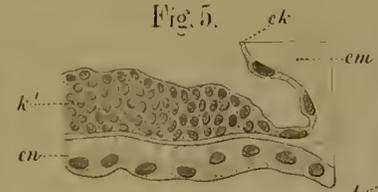


Fig. 6.

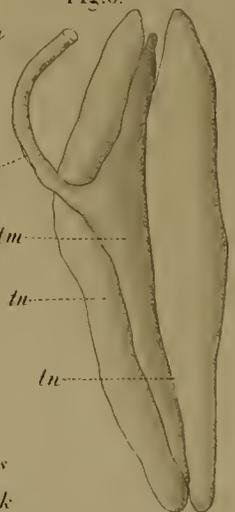


Fig. 7.



Fig. 11.

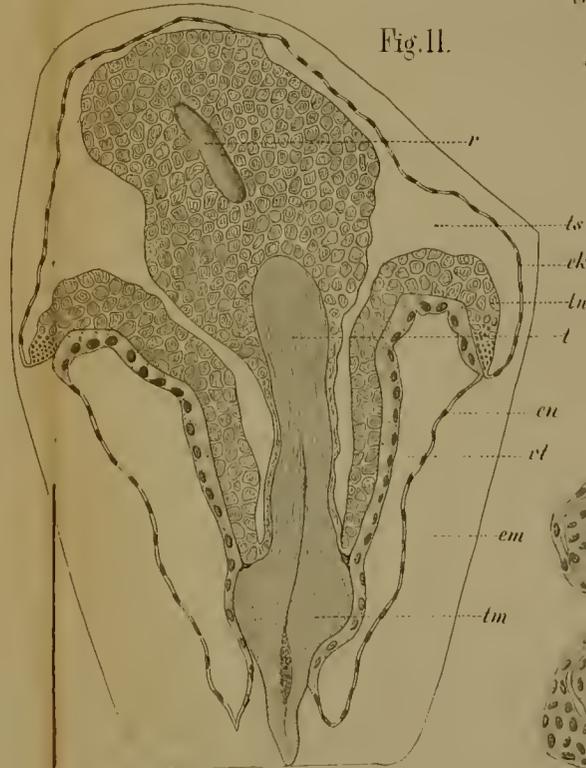


Fig. 12.

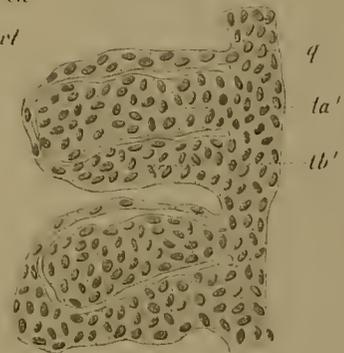


Fig. 10.

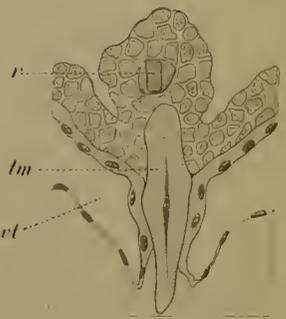


Fig. 8.

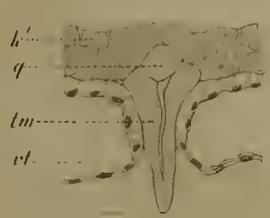


Fig. 9.

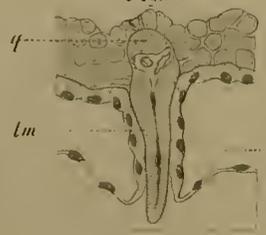








Fig. 1.

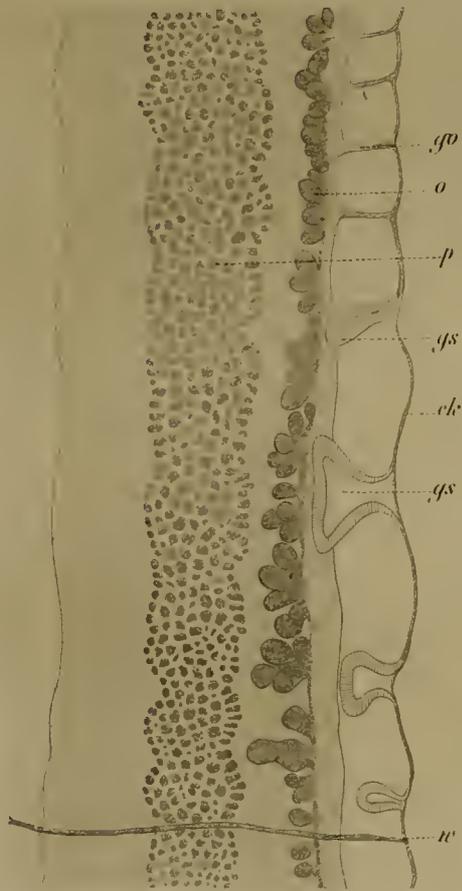


Fig. 2.

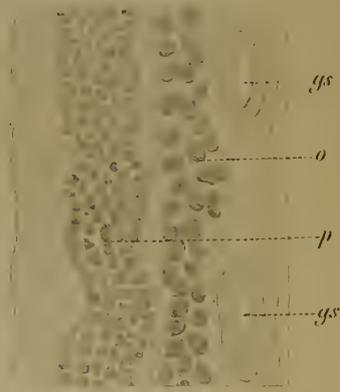


Fig. 3.

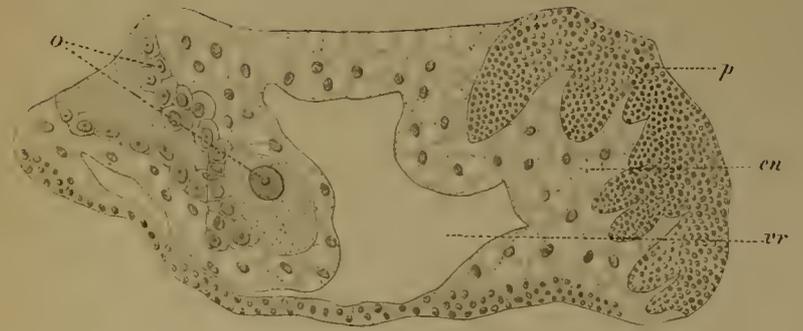


Fig. 4.

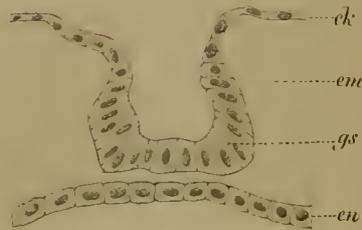


Fig. 5.

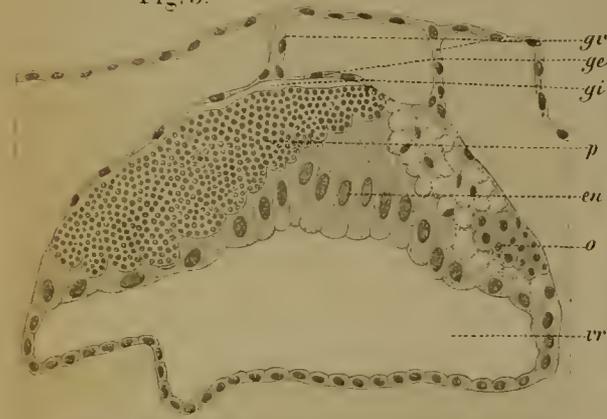


Fig. 6.

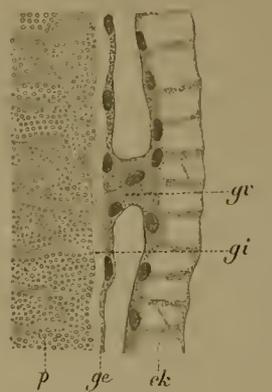


Fig. 7.

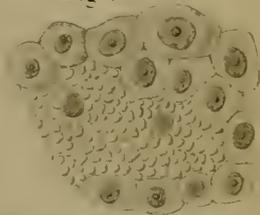


Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.

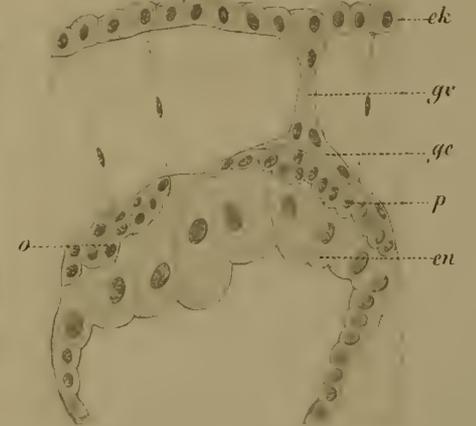




Fig. 1

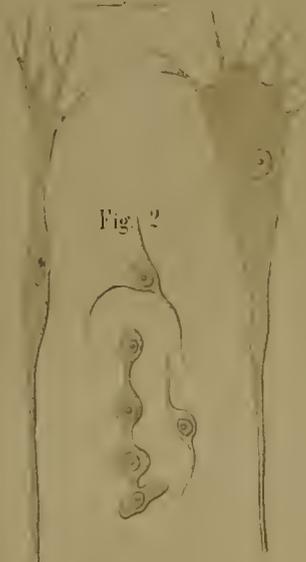


Fig. 2



Fig. 3

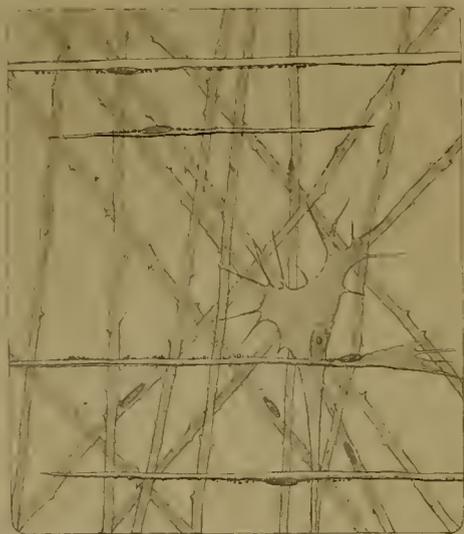


Fig. 4

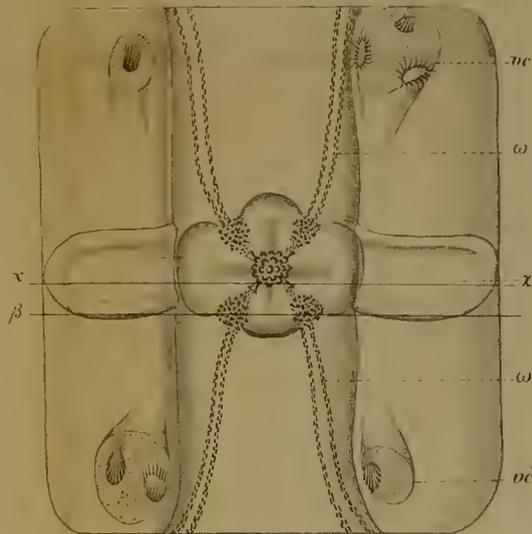


Fig. 5



Fig. 10



Fig. 11



Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8

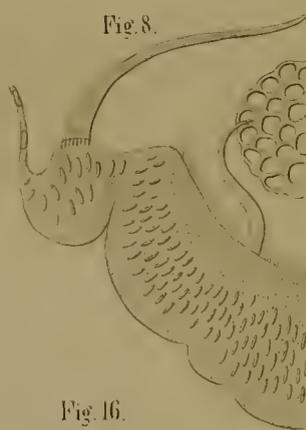


Fig. 9



Fig. 12



Fig. 13



Fig. 14



Fig. 16



Fig. 17

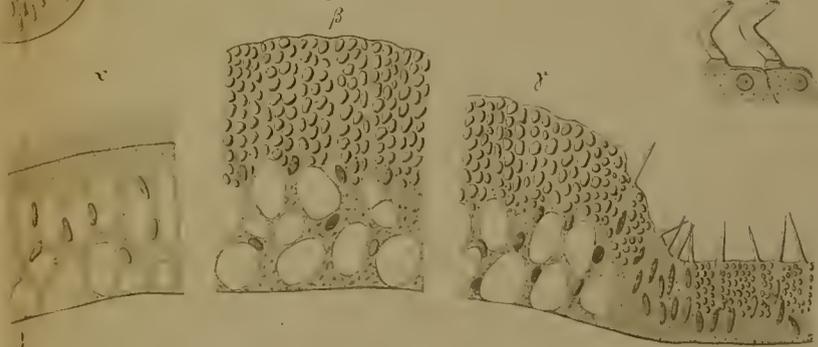


Fig. 15





Fig 1.

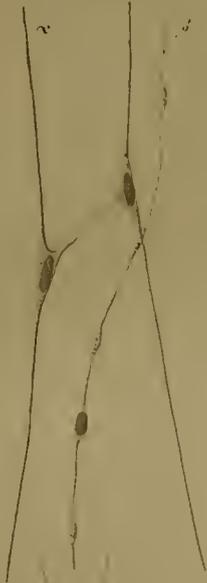


Fig 2.

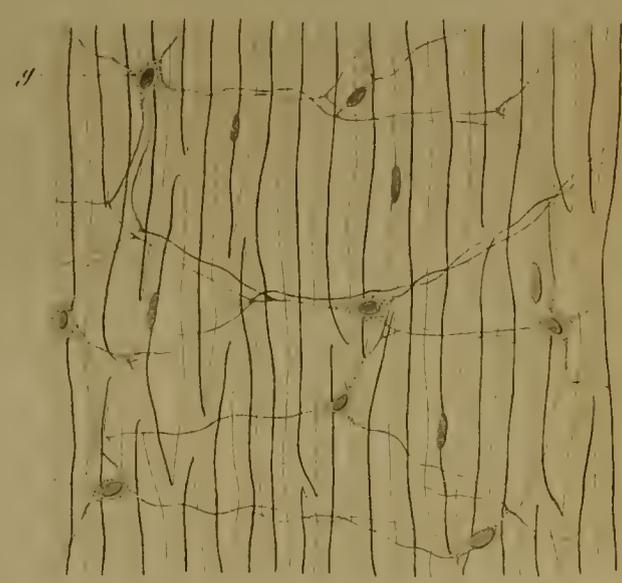


Fig 3.

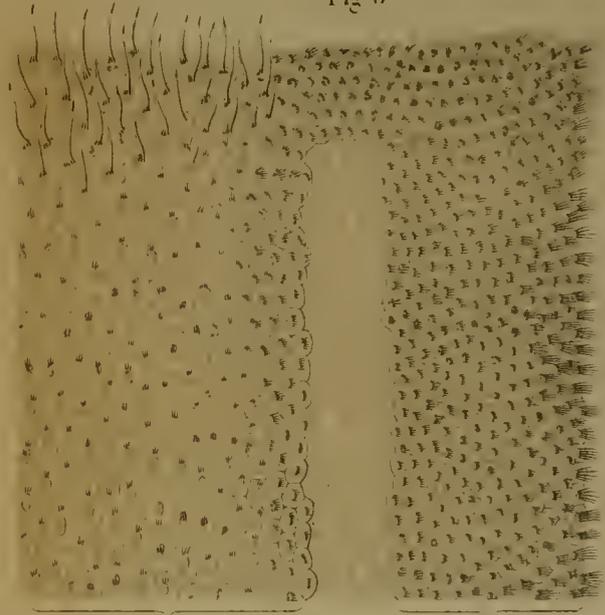


Fig 4.



Fig 6.

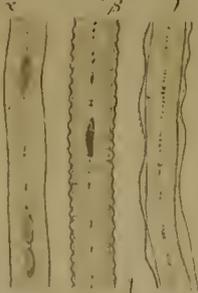


Fig 8.

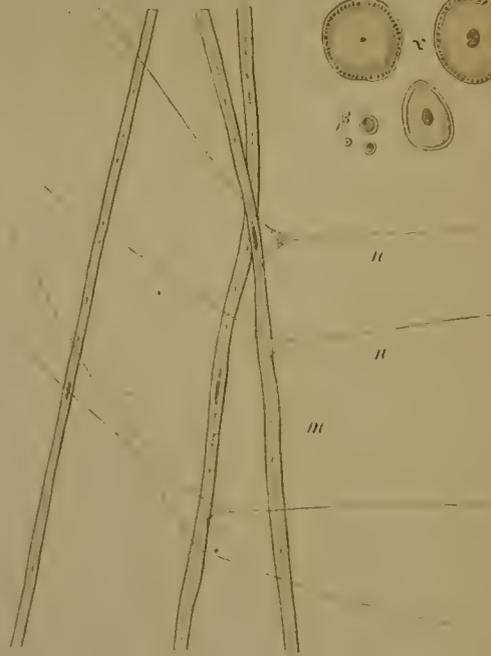


Fig 9.



Fig 10.



Fig 11.



Fig 13.



Fig 14.

Fig 5.



Fig 7.





