download unter www.biologiezentrum.at

Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen.

Von

Jovan Hadži (Zagreb).

(Mit zwei Tafeln und zwei Abbildungen im Texte.)

In der sonst sehr umfangreichen Literatur über die Nesselzellen finden sich sonderbarerweise ziemlich wenige Angaben über den Ortswechsel derselben, welcher ja, wie ich in folgendem für die Hydroiden zeigen werde, eine weit verbreitete Erscheinung ist. Die meisten der vorhandenen Angaben beziehen sich auf bloße Vermutungen bzw. Wahrscheinlichkeitsschlüsse (Jickeli[5]), Nussbaum[10]), Schneider[11]), Bedot), weil man die Befunde nicht anders als durch eine Migration der Nesselzellen erklären konnte, z. B. Mangel an Entwicklungsstadien von Kniden an den Tentakeln von Hydra. Es ist bis jetzt nur in einem Falle bei den Hydroiden eine Migration der Nesselzellen direkt beobachtet worden, u. zw. von Murbach[8]) an *Pennaria Cavolinii*. Nach Murbach wandern schon ausgebildete Nesselzellen aktiv durch Pseudopodienbildung. Auch diese einzig dastehende positive Angabe ist bezweifelt worden (Iwanzoff[4]). Bei den Siphonophoren hat K. C. Schneider[12, 14]) durch eingehende Untersuchungen die Nesselzellwanderung als allgemein stattfindend festgestellt und ist sogar zu dem Schlusse gekommen, daß bei den Siphonophoren alle Nesselzellen von der Bildungsstätte zur Verbrauchsstätte wandern müssen. Schneider unterscheidet daher im Leben einer Nesselzelle ebenso eine Wanderphase wie eine Wachstumsphase. Nachdem Schneider seine Untersuchungen hauptsächlich an konserviertem Material durchgeführt hat, finden wir näheres über die Art und Weise der Wanderung in seiner Arbeit nicht. Es mag zuletzt der interessante Vorgang einer passiven Übertragung der Nesselzellen erwähnt sein, wie ihn Gros-

download unter www.biologiezentrum.at

VENOR (nach R. v. LENDENFELD[6]) für Aeoliden angegeben hat; die nesselzellhaltigen Hydroiden und andere Knidarier werden von den Aeoliden verzehrt; die dabei verschluckten Kniden gelangen aus dem Darm durch wimpernde Kanäle in die dorsalen Anhänge von Aeoliden, wo sie verwendet werden.

In folgendem will ich die Resultate eigener Beobachtungen und Untersuchungen über Wanderung der Nesselzellen bei Hydroidpolypen wiedergeben. Zur Untersuchung wurden ca. 20 Formen, Vertreter der Tubulariae (Gymnoblastidae) und Campanulariae (Calyptoblastidae) herangezogen, so daß die dabei gewonnenen Resultate wohl für alle Hydroidpolypen gültig sein werden. In erster Linie kommen die an lebenden Tieren gemachten Beobachtungen in Betracht; nur zur Kontrolle dienten die Schnittserien. Den größten Teil der Untersuchungen habe ich an der k. k. zoologischen Station in Triest gemacht. Ich benütze diese Gelegenheit, um dem ausgezeichneten Leiter der Station, Herrn Prof. C. J. CORI, für alle mir erwiesenen Liebenswürdigkeiten bestens zu danken.

Es wird vorteilhaft sein, zunächst den Vorgang der Nesselzellwanderung im allgemeinen zu beschreiben, u. zw. an einer Form, die diesbezüglich ganz typische Verhältnisse zeigt. Dazu ist *Campanularia* sehr günstig. Campanularia bildet reich verzweigte Stöcke, deren Zweige von einer chitinigen Hülle (Perisark, Periderm) umgeben sind. Nimmt man einen Zweig unter das Mikroskop, so wird man ohne weiteres im ganzen Ektoderm desselben viele ausgebildete Nesselzellen sehen. Das Vorhandensein einer ziemlich dicken Hülle schließt wohl eine Verwendung der Nesselzellen im Stiele (wie ich Coenosark und Perisark nennen will) aus. An Schnitten und Zupfpräparaten kann man auch die Entwicklungsstadien der Nesselzellen und die indifferenten Zellen leicht auffinden. Die Nesselzellen liegen gar nicht an der Oberfläche des Ektoderms, sondern ganz basiepithelial. Es fällt auf, daß fast alle Kniden (hier kommen nur solche von länglicher Form vor) mit ihrer Längsachse in der Richtung des Stieles, u. zw. mit ihrem basalen Ende nach vorne (wie das auch von MURBACH[9]) und SCHNEIDER[14]) erwähnt wird) gerichtet sind. An günstigen Stellen in der Nähe eines Hydranthen oder noch besser einer Knospe, konnte ich eine langsame, aber kontinuierliche Vorwärtsbewegung der Knidozyten beobachten. Wegen der Kleinheit des Objektes ist es zwar nicht möglich gewesen, die Formveränderungen des Plasmas der Nesselzelle (Pseudopodienbildung) zu kon-

download unter www.biologiezentrum.at

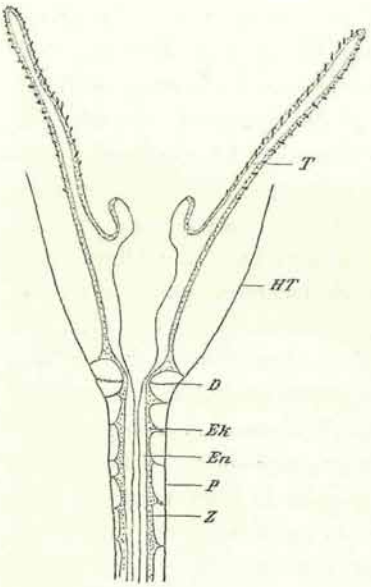
statieren (wie es bei größeren Formen gelungen ist). Eine andere als eine aktive Bewegung ist indessen ganz ausgeschlossen, weil es im Coenosark keine anderen Bedingungen gibt, welche die Beförderung der Kniden ermöglichen könnten (Unbeweglichkeit des Coenosark, Mangel an Muskelfasern). Die Bewegung einzelner Nesselzellen beobachtete ich über weite Strecken hin. Weiter sah ich sie aus dem Coenosark an den sehr verengten Insertionsstellen der Hydranthen (Textabb. 1) in diese innerhalb des Ektoderms hinüberwandern (Taf. II, Fig. 1); dabei ist die Bewegung etwas rascher als gewöhnlich im Coenosark. Von der Basis des Hydranthen wandern die Nesselzellen weiter über den ganzen Kelch zu den Tentakelbasen und von da auf die Tentakel selbst. Am Kelch, der ebenfalls von einer chitinigen Theka umgeben ist, finden sich keine aufgestellten Nesselkapseln, es wandern daher alle auf die Tentakel, welche also die einzige Verbrauchsstätte sind. Am Tentakel ist die Bewegung der Nesselzelle besonders leicht zu beobachten. Die bereits aufgestellten Kniden sind wirtelig angeordnet und stehen der Stützlamelle anliegend schräg nach vorne-oben gerichtet, die Oberfläche der Ektodermepithelzellen hervorwölbend. Zwischen einzelnen Wirteln bewegen sich die Wanderknidozyten, oft die bereits aufgestellten umgehend, zum Verbrauchsort, wo sie sich ebenfalls an die Stützlamelle anheften und aufstellen. Der Aufstellungsplatz ist immer wieder in einem schon vorhandenen Wirtel. Welchen Hydroidpolypen immer wir nehmen, überall finden wir dieselben Verhältnisse (mit einigen Variationen) wieder: In dem vom Periderm umgebenen Coenosarkektoderm werden die Knidozyten gebildet und wandern von da aus zur Verbrauchsstelle an den Tentakeln.

Bevor ich auf genauere Darstellung dieser Vorgänge übergehe, will ich die entsprechenden Verhältnisse, welche ich bei Tubularia gefunden habe, im allgemeinen beschreiben, weil sie von den früher erwähnten bezüglich der Art der Wanderung abweichend sind. Als Untersuchungsobjekt diente *Tubularia mesembryanthemum* (Textabb. 2); an dieser habe ich die Nesselzellwanderung überhaupt zuerst beobachtet und dann erst die anderen Formen zur Untersuchung herangezogen. Auch bei Tubularia ist der ganze Stiel (Coenosark) bis zum Hydranthen hinauf von einem chitinigen Periderm umschlossen. Bei jungen Tieren ist das Periderm ganz durchsichtig und man kann das Gewebe darunter leicht beobachten. Das Coenosark-Ektoderm besteht (außer am distalen Ende des Stieles) aus großen,

download unter www.biologiezentrum.at

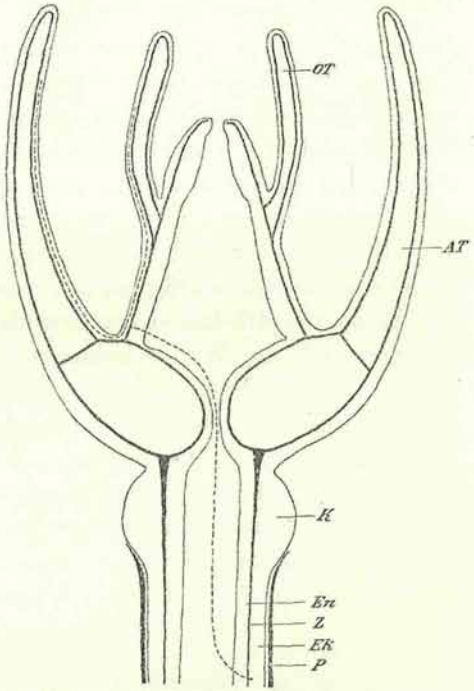
blasigen Zellen. Unter diesen (basiepithelial) befindet sich eine Schichte kleiner plasmareicher Zellen mit verschiedenen Entwicklungsstadien von Nesselkapseln (Kniden) und viele bereits fertige Nesselkapseln. Es ist ohne weiteres klar, daß die Nesselzellen hier im Stiele nicht gebraucht werden können. An der Übergangsstelle vom Stiel zum Hydranth sieht das Ektoderm ganz anders als sonst aus (Taf. I, Fig. 28). Die Zellen sind hier durchaus euepithelial,

Fig. 1.



Schematischer Längsschnitt durch Campanularia. *T* Tentakel, *HT* chitinige Theka, *D* diaphragmaartiger Vorsprung des Periderms, *P* Periderm, *Z* Stützlamelle, *En* Entoderm, *Ek* Ektoderm.

Fig. 2.



Schematischer Längsschnitt durch Tubularia. *OT* Oraltentakel, *AT* Aboraltentakel, *K* Knopf. Anderes wie Fig. 1.

sehr lang und eng; sie färben sich mit Eisenhämatoxylin intensiv und zeigen eine faserige Struktur, schließen eng aneinander und scheinen eine besondere mechanische Funktion zu haben. Dieser Teil des Stieles wird Knopf genannt. Beim Anblick so vieler Nesselzellen im Stiele wird man wohl an eine Wanderung derselben denken.

Die oben beschriebene Zone von ektodermalen Zellen im Knopf des Stieles würde den etwa intraektodermal wandernden Nesselzellen ein unüberwindliches Hindernis sein. Nie habe ich in dieser

Zone eine Nesselzelle wandern sehen. Da fand ich eine andere kompliziertere Wanderungsart. Richtet man den Tubus auf das Lumen des Stieles, so sieht man darin verschiedene Körperchen kreisend sich bewegen. Darunter befinden sich viele in runden Bläschen eingeschlossene Nesselkapseln. Es sind das die schwimmenden Wanderkniden (Taf. I, Fig. 5—7) und nicht etwa mit der Beute verschluckte Nesselzellen. Davon kann man sich leicht überzeugen. Wenn man, von der Einstellung auf das Ektoderm aus, den Tubus langsam herunterschraubt, so wird man auch in tieferen Lagen zwischen den Entodermzellen einzelne Nesselzellen treffen (Taf. I, Fig. 1—3). Noch besser ist dies am optischen Längsschnitt zu sehen. Es mag erwähnt sein, daß im Entoderm keine Kniden gebildet werden, somit der eventuelle Einwand, es handle sich hier um solche im Entoderm selbst entstandene Kniden, entkräftet wird. Das gilt nicht nur für Tubularia, sondern für alle untersuchten Hydroidpolypen. Bei genauerem Zusehen wird man auch die Fortbewegung der Nesselzellen sehen können. Die Knidozyten durchwandern die zwischen Ekto- und Entoderm sich befindende Stützlamelle und drängen sich zwischen den Entodermzellen in das Lumen des Stieles. Man kann sehen, wie die Nesselzellen zwischen den Entodermzellen in das Lumen vorragen und vom Strome fortgerissen werden. In der Gastralflüssigkeit suspendiert, bewegen sie sich sprungweise und rotierend nach hinauf. Der Flüssigkeitsstrom im Lumen des Stieles wird durch den Wimperschlag der Entodermzellen verursacht.

Die schwimmenden Nesselzellen müssen sehr klebrig sein, denn wo sie nur die Oberfläche einer Zelle berühren, dort heften sie sich an, oder wenn sich zwei während des Schwimmens berühren, haften sie aneinander und schwimmen gemeinsam weiter. Mit dem Strome kommen die Nesselzellen zu dem Hydranthen hinauf. Aus dem Knopf führt ein ganz enger Kanal (durch den „Polster" verengt, vgl. das Textbild 2) in den Gastralraum des Hydranthen (Taf. II, Fig. 7). Wegen der Enge des Kanals und weil der Strom hier wieder nach abwärts umkehrt, kommen die Knidozyten nicht leicht und nicht bald hinein. Deshalb sammeln sich hier im Knopf gewöhnlich viele an und kreisen herum. Bei ganz jungen Individuen, bei welchen die Ektodermzellen des Knopfes noch nicht besonders differenziert sind, habe ich wiederholt beobachtet, daß sich die herangeschwommenen Nesselzellen an die Entodermzellen anheften, zwischen diesen einkeilen und einwandern. Sie passieren die Stützlamelle und gelangen in das Ektoderm. Auch bei älteren Individuen habe ich des öfteren zwischen den Entodermzellen des Knopfes wandernde Nessel-

download unter www.biologiezentrum.at

zellen beobachtet. Die Stützlamelle ist aber hier bei älteren Individuen so mächtig, daß sie von den Nesselzellen gewiß nicht durchbrochen werden kann; ich habe sie auch nie durchwandern sehen.

Eine nach der anderen gelangen die Nesselzellen in den Gastralraum des Hydranthen, u. zw. werden sie durch die Wimpern der Entodermzellen in den peripheren Teil des Gastralraums getrieben (Taf. I, Fig. 4). Es ist dies ein sehr günstiges Verhältnis, weil von da aus der kürzeste Weg zur Tentakelbasis führt. Die Nesselzellen kleben sich an den Entodermzellen fest und wandern zwischen denselben zur Stützlamelle und durch diese in das Ektoderm. Somit ist die Rückwanderung in das Ektoderm vollzogen (Taf. II, Fig. 5, 6, 21) und die Nesselzellen wandern weiter zur Verbrauchsstelle. Die Rückwanderung ist schwer zu beobachten, weil sich bei den meisten Individuen von Tubularia viele rote Körner in den Zellen befinden, die das Tier undurchsichtig machen. Bei jungen durchsichtigen Tieren gelingt es mit einiger Mühe immerhin.

Die gesamte Aus- und Einwanderung habe ich auch an Schnittserien studiert; da findet man alle Stadien derselben, welche das oben Beschriebene bestätigen (Taf. I, Fig. 1—3, Taf. II, Fig. 5, 6). Die im Stielektoderm entstandenen Nesselzellen müssen vor dem Gebrauche somit folgende vier Perioden durchmachen: 1. Auswanderung aus dem Stielektoderm in das Stiellumen; 2. Schwimmen aus dem Stiel in den Gastralraum; 3. Einwanderung in das Gewebe des Hydranthen und 4. Wanderung bis zur Verbrauchsstelle.

Außer dieser großen Wanderung gibt es bei Tubularia wie bei allen anderen Hydroidpolypen eine kleine innerhalb des Hydranthektoderms. Es werden nämlich auch am Hydranthen Nesselzellen gebildet, welche an die Tentakel wandern, aber nur in geringer Zahl. Ich habe mittelst vitaler Methylenblaufärbung und Zerzupfungsmethode nach Hertwig die Nesselbildungszellen am Hydranthen gesucht und stets nur sehr wenige gefunden, an den Tentakeln gar keine. Die wenigen, die ich gefunden habe, befanden sich in der Region zwischen beiden Tentakelkränzen.

Tubularia steht betreffs ihrer Nesselzellwanderungsverhältnisse nicht ganz vereinzelt da. Bei Stauridium z. B. habe ich öfters das Auswandern in das Lumen des Stieles beobachtet (Taf. I, Fig. 5); wenn ich die Einwanderung auch nicht verfolgt habe, so ist sie doch sehr wahrscheinlich. Ausnahmsweise kommt auch bei Campanulariden eine Auswanderung in das Stiellumen vor (Taf. II, Fig. 4).

Diese Wanderung der Nesselzellen erinnert an die Wanderung der Keimzellen, wie sie besonders eingehend von Weismann[18]) an

download unter www.biologiezentrum.at

Hydroiden beschrieben wurde. Auch die Urkeimzellen unternehmen ähnliche Wanderungen und durchbohren dabei einige Male die Stützlamelle. Die Hauptwanderstraße ist für die Keimzellen das Entoderm, die Marschroute gewöhnlich eine ganz bestimmte. Die Wanderung ist eine sekundäre Erscheinung, jedoch durch andere Ursachen bestimmt, als es bei den Nesselzellen der Fall ist. Noch andere Zellenarten der Hydroiden zeigen eine amöboide Eigenbewegung: so die Sarkostylzellen der Nematophoren; Pseudopodien bilden die Nährentodermzellen (das habe ich bei Hydra beobachtet), die Fußzellen bei Hydra und die Stielektodermzellen der Campanulariden. Die Nesselzellen haben diese Eigenschaft nicht verloren.

Wieso ist es dazu gekommen, daß die Kniden im Stiel, der beinahe bei allen Hydroidpolypen von mehr oder weniger dicker Hülle umgeben ist, gebildet werden? Ich erkläre mir es folgendermaßen: Es ist ganz gewiß, daß wir die stockbildenden Hydroidpolypen von solitären entstanden zu denken haben, u. zw. so, daß sich die durch Knospung entstandenen Individuen vom Muttertier nicht ablösten und die Stöcke sessil wurden (z. B. Hydra rhaetica, Limnocodium sowerbii). Die solitären, beweglichen Polypen (wie z. B. Hydra) produzieren fast an der ganzen Körperoberfläche Nesselzellen (außer am Fuß und an den Tentakeln), und da die Tiere von keinerlei Peridermbildung umgeben sind, so können die Nesselzellen auch auf der ganzen Oberfläche gebraucht werden. Eine ganz geringe lokale Wanderung der Nesselzellen findet übrigens auch hier statt. Die Kniden werden nämlich basiepithelial gebildet und müssen, um gebraucht zu werden, zur Oberfläche wandern. Mit der Stockbildung ist notwendigerweise auch die Skelettbildung aufgetreten. Bei Anthozoen hat sich die Skelettbildung sehr verschieden gestaltet, bei Hydropolypen sehr gleichförmig und einfach: es wurde eine kutikulare, chitinige Hülle gebildet. Das darunter befindliche Ektoderm hat die Eigenschaft, Nesselzellen zu produzieren, beibehalten. Ich halte daher die Eigenschaft der Nesselzellproduktion im Stiele für eine primäre. Erst die Art und Weise, wie die im Stiel gebildeten Nesselzellen zur Verbrauchsstelle kommen, hat sich später ausbilden müssen. Hand in Hand mit diesen Veränderungen ist auch die Arbeitsteilung betreffs der Bildungsstätte von Nesselzellen gegangen, infolge welcher der Hydranth davon immer mehr entlastet wurde und die Aufgabe, Nesselzellen zu bilden, mehr dem Stiel (Coenosark) zukam.

download unter www.biologiezentrum.at

Doch scheint mir, daß die Hauptrolle der im Coenosark gebildeten Nesselzellen nicht im Versorgen fertiger Hydranthen besteht, sondern darin, daß die durch Knospung entstehenden Individuen mit Kniden versehen werden. An den regenerierenden Tubularia-Hydranthen gibt es beinahe gar keine Entwicklungsstadien von Nesselzellen; hingegen findet man nur fertige Kniden sowohl im Ekto- als Entoderm verteilt. Wenn ein Hydranth regeneriert wird, wandern aus dem Stiele sehr viele Nesselzellen in die Hydranthenbildungsstelle aus. Jeder neugebildete Hydranth kommt daher mit vollkommener Knidenausstattung aus der Perisarkröhre.

Besonders schön war die Inanspruchnahme der Coenosarkkniden bei der Knospenbildung von *Eudendrium racemosum* zu sehen. Ich machte seitlich am Stiel einen Einschnitt, wodurch die Hydranthenbildung ausgelöst wurde. Dabei strömten aus der ganzen Umgebung des Einschnittes die Nesselzellen herbei. Noch ein anderes Experiment hat mir die Bedeutung der im Coenosark gebildeten Nesselzellen gezeigt. Ich habe an einem frischen, wohlausgebildeten Individuum von Tubularia mit sehr vielen Nesselzellen im Stielektoderm den Hydranthen abgeschnitten. Bald darauf entwickelte sich durch Regeneration ein neuer; diesen schnitt ich wieder weg und so auch den zweiten und dritten. Dabei habe ich stets das Stielektoderm auf Nesselzellen geprüft (der Stiel war schon von Anfang an vom Stocke isoliert worden). Es hat sich mit jeder Hydranthbildung eine Verminderung der Nesselzellen konstatieren lassen, u. zw. ging die Verarmung immer mehr gegen den Wurzelpol, so daß zuletzt am basalen Ende des Stieles nur noch wenig Nesselzellen geblieben waren. Schon am dritten, aber besonders am vierten der sukzessive gebildeten Hydranthen habe ich eine Unvollständigkeit in der Ausrüstung derselben mit Nesselzellen beobachtet. Das Gewebe hatte offenbar wegen forcierter Hydranthenbildung keine Zeit und kein Material gehabt, um die Verluste an Nesselzellen zu decken. Bei solcher künstlich hervorgerufener Hydranthenbildung ist die Auswanderung, das Schwimmen und die Einwanderung der Nesselzellen sehr schön zu sehen.

Auch bei Campanularia, Eudendrium und vielen anderen Formen sammeln sich die Wanderkniden an der Stelle, wo eine Knospe entstehen soll. Bei Formen, welche am ganzen Hydranthen zerstreut (während des ganzen Lebens) Tentakel bilden, wie z. B. Clava, sieht man gleichfalls die Nesselzellen zur Tentakelbildungsstelle hinwandern.

---

download unter www.biologiezentrum.at

Es ist am Platze, einiges über die Entstehung der Nesselzellen in topographischer Hinsicht (im allgemeinen) zu erwähnen, welche im Zusammenhange mit der Produktion der Kniden im Coenosark steht und zum besseren Verständnis des Wanderungsphänomens beiträgt. Wir fangen mit Hydra an, welche beinahe am ganzen Körper Kniden produziert, ausgenommen die Tentakel (diese haben sich am ehesten davon emanzipiert). Am Peristomfeld und Fuß werden zuweilen sehr wenige Nesselzellen angetroffen. Am meisten werden sie in der mittleren Körperregion gebildet. Schon bei Hydra müssen wir außer der kleinen Wanderung aus der basiepithelialen Schichte zur Oberfläche eine Wanderung der Nesselzellen vom Leibe an die Tentakel annehmen, wenn es auch wegen der Beschaffenheit des Hydrakörpers nicht gelungen ist, dieselbe in vivo zu beobachten. Diese Vermutung wurde schon von JICKELI[5]), NUSSBAUM[10]) und SCHNEIDER[11]) ausgesprochen. Unter den Seehydroidpolypen gibt es sehr wenige solitäre Formen (*Protohydra Leuckartii*, *Haleremita cumulans*, *Hypolytus peregrinus* und noch einige). Bei manchen (darunter Tiarella, Hypolytus) wird der Stiel (Hydrokaulus), der sich schon vom Hydranthen gesondert hat, bereits von einer, wenn auch dünnen Kutikula umgeben. Damit ist der Gebrauch der Nesselzellen auf die Hydranthen, bzw. auf die Tentakel derselben, beschränkt. Nach MURBACH werden die Nesselzellen bei *Hypolytus peregrinus* hauptsächlich an einem Wulst unterhalb der aboralen Tentakel gebildet; von hier wandern sie auf die Tentakel. Die tentakellosen Süßwasserpolypen *Microhydra ryderi* und *Limnocodium sowerbyi* gebrauchen ihre Nesselkapseln nur an einem peripheren Ring, gebildet werden sie aber am ganzen Körper. Limnocodium ist überdies von einer Hülle umgeben, so daß nur das „Capitulum" (der vordere Teil) des Polypen frei bleibt. Wenn wir zu den stockbildenden Hydroiden übergehen, so sehen wir, daß die Rolle des Nesselzellbildners immer mehr dem Hydrokaulus zukommt. Bei den Tubulariden werden am Hydranthen nur wenige Nesselkapseln gebildet; die Hauptmasse derselben wird aus dem Stiel bezogen. Am weitesten ist die Arbeitsteilung in bezug auf die Nesselzellbildung bei den Campanulariden und verwandten Formen vorgeschritten. Am Hydranthen werden gar keine Kniden produziert, der Hydrokaulus hat die Nesselzellbildung vollständig übernommen. Hand in Hand mit der Arbeitsteilung betreffs der Knidenproduktion hat auch die Wanderung der Knidozyten als notwendige Folge derselben immer größere Dimensionen angenommen. Auch bei den Siphonophoren ist nach SCHNEIDER[11]) in der Nesselzellbildung eine weitgehende Spezifikation ein-

download unter www.biologiezentrum.at

getreten, wonach die Kniden nur an gewissen Stellen (Basalwülste) entstehen; von hier aus werden die verschiedenen Organe bzw. Individuen mit Kniden versorgt.

Andrerseits sehen wir, daß auch in bezug auf den Ort des Verbrauches eine Spezialisation eingetreten ist. Die Kniden werden nicht, wie etwa bei Protohydra und Hydra, überall am Körper aufgestellt (bei Hydra sind schon die Tentakel bevorzugt). Zuerst wird der Hydrokaulus von der Verbrauchsfläche ausgeschaltet (in erster Linie wohl wegen der Peridermbildung). Es bleibt also bloß der Hydranth als Verbrauchsort, wobei jedoch die Tentakel hauptsächlich in Betracht kommen, bis sie endlich bei den Calyptoblasten der alleinige Verbrauchsort werden. Am Tentakel selbst hat noch eine weitere Differentiation stattgefunden; z. B. sind bei Hydra und Tubularia die Kniden über die ganze Oberfläche der Tentakel, aber in bestimmt geordneten Gruppen, aufgestellt. Bei Campanulariden sind sie in einzelnen Wirteln angeordnet, welche in gewissen Abständen von einander stehen. Bei vielen Formen, z. B. *Stauridium, Coryne*, gibt es aufgestellte Kniden bloß am Ende der Tentakel (keulenförmige Tentakel), und das ist auch die ökonomischeste Weise der Knidenaufstellung. Ganz unabhängig von der eben besprochenen Arbeitsteilung in der Entstehungs- und Verbrauchsweise der Knidozyten ist oft die Ausbildung verschiedener Individuen innerhalb derselben Spezies eingetreten (Polymorphismus), die ja auch bei der Besprechung der Nesselzellfrage von Interesse ist. Es haben sich nämlich dabei teils ganze Individuen (Wehrpolypen), teils Anhänge (Nematophoren) zu speziellen nesselzelltragenden Gebilden ausgebildet. Bei den Plumulariden haben sich in den Nematophoren besondere Nesselzellarten entwickelt. Die Kniden entstehen in dem basalen Teil des Nematophors und wandern zur Spitze, wie ich ganz deutlich beobachtet habe.

Nach der mehr allgemein gehaltenen Beschreibung der Nesselzellwanderung will ich zur speziellen Darstellung der Wanderkniden (was ihre Form und Wanderungsweise anbelangt) übergehen. Dabei will ich mich an die bei Tubularia vorgefundenen Verhältnisse halten, erstens weil ich sie gerade bei Tubularia am genauesten studiert habe, zweitens weil bei Tubularia die Nesselzellen verhältnismäßig groß sind, was die Darstellung erleichtert und endlich, weil die Wanderungsverhältnisse bei ihr sehr kompliziert sind, was

download unter www.biologiezentrum.at

uns die beste Gelegenheit bietet, das Verhalten der Wanderkniden zu beobachten. Dabei werde ich auch die Verhältnisse anderer Hydroiden, insoferne sie von jenen der Tubularia verschieden sind, stets berücksichtigen.

Bei der kleinen Wanderung, d. h. der vom Hydranthen zum Tentakel, will ich mich nicht weiter aufhalten. Die am Hydranthen entstandenen Kniden wandern mittelst Lobopodienbildung (Taf. I, Fig. 12, 13) zur Verbrauchsstelle, u. zw. innerhalb des Ektoderms, sich zwischen den Ektodermzellen (basiepithelial) durchdrängend. Oft wird die Bewegung der Nesselzellen durch die im Gewebe herrschenden Verhältnisse unterstützt, so z. B. durch den Druck des Gewebes (besonders am ausgestreckten Tentakel, Taf. I, Fig. 22 bis 24) oder durch die Muskelbewegungen des Hydranthen oder der Tentakel. Diese für die wandernde Nesselzelle äußeren Umstände spielen eine ganz untergeordnete Rolle, weil sie nicht konstant sind. Die Lobopodienbildung kann man deutlich beobachten; an den Abbildungen (Taf. I, Fig. 22, 24) gebe ich einige Beispiele davon.

Schon F. E. Schulze[15, 16]) hat in seinen berühmten Arbeiten über *Cordylophora lacustris* und *Syncoryne Sarsii* die Beobachtung gemacht, daß im Ektoderm des Hydrokaulus und der Hydrorhiza dieser Formen Nesselzellen vorkommen, u. zw. darin alle parallel zur Oberfläche liegen. An den Hydranthen (außer der Tentakel) fand er sehr wenige Nesselzellen, die aber auch durchwegs parallel der Oberfläche lagen. Es ist zweifellos, daß Schulze wandernde Nesselzellen gesehen hat. Grobben[19]) ist bei der Untersuchung von Podocoryne carnea die große Anzahl der Nesselkapseln in den von Periderm bedeckten Teilen aufgefallen; Grobben deutet dieses Vorkommen als Vererbungserscheinung. Auch in der neueren Literatur finden wir ähnliches oft erwähnt oder an den Abbildungen dargestellt. So beschreibt Ciamician[2]) gerade für Tubularia, daß sich im Stiel ganz junger Individuen (die sich vor kurzem als Aktinule festgesetzt haben) unterhalb der großen Deckzellen, welche das Periderm bilden, die indifferenten Zellen vermehren und zu Nesselzellen werden. Über eine Verwendung dieser im Stiele sich bildenden Kniden äußert sich aber niemand.

Im ganzen Verlaufe des Stieles (das ist allen untersuchten Formen gemein) können und werden Kniden gebildet. (Über die Entwicklung der Kniden sieh Schneider.[14]) Davon kann man sich besonders an Mazerationspräparaten leicht überzeugen. Oft findet man ganze Nester, in welchen sich alle Kniden in ungefähr

download unter www.biologiezentrum.at

gleichem Entwicklungsstadium befinden. Die Nesselbildungszellen liegen stets basiepithelial an der im Stiel gewöhnlich ziemlich schwach entwickelten Stützlamelle. Bei Tubularia ist die Stützlamelle an der Ansatzstelle des Hydranthen sehr mächtig, gegen abwärts zu wird sie immer dünner. Das erscheint ja ganz verständlich, nachdem hier ein Außenskelett vorhanden ist. Die Menge der Kniden im Stiel ist sehr variabel, hängt von vielen Umständen ab: vom Alter des Stockes, von der Ernährung, dem Verbrauche der Kniden am Hydranthen etc. Manchmal häufen sich so viele bereits fertige Kniden an, daß sie sich zwischen die Deckepithelzellen zur Oberfläche drängen und bei Formen, bei welchen das Perisark nicht dicht dem Coenosark anliegt, in den Hohlraum zwischen Coeno- und Perisark fallen (Campanularia, Obelia, Gonothyrea). Obwohl ich es nicht beobachtet habe, so halte ich doch für sehr wahrscheinlich, daß sie später wieder in das Gewebe eintreten, weil ich nie zugrunde gegangene Nesselzellen in dem Hohlraum gesehen habe. In anderen Fällen habe ich wieder beobachtet, daß die massenhaft angehäuften Kniden die Stützlamelle durchdringen und zwischen den Entodermzellen in das Stiellumen gelangen. Daß die Nesselzellen sehr widerstandsfähig sind und sogar einige Tage im Seewasser liegen können, ohne ihre Fähigkeiten einzubüßen, ist eine schon lang bekannte Tatsache (Möbius[7]). Daß man den Nesselzellgehalt des Stieles auch künstlich ändern kann, habe ich an einem bereits früher erwähnten Experiment (Tubularia) gezeigt.

Es ist leicht, nachzuweisen, daß die im Stielektoderm (Coenosark) entstandenen Nesselzellen nicht im Stiel selbst verbraucht werden können. Die Kniden entwickeln sich zwar zur ganz vollkommenen Form; es fehlen nur die akzessorischen Bestandteile (Differenzierungen des Plasmas am Explosionspol: Knidozil etc.), diese werden ja immer erst beim Aufstellen gebildet. Dazu kommt es aber im Stiele nicht. Die Nesselzellen gehen hier gar nicht zur Oberfläche (ausgenommen, wenn sie durch große Anhäufung gedrängt werden, aber auch dann differenziert sich der Explosionspol nicht). Die Hauptschwierigkeit, welche sich einem eventuellen Gebrauche der Kniden am Stiel entgegenstellen würde, ist das starke Perisark. Verdünnte Essigsäure wirkt sehr prompt auf die Nesselkapsel, wenn sie dieser zugänglich ist. Setzt man dem Wasser, in welchem sich etwa ein Stück des Stieles von Tubularia befindet, etwas Essigsäure zu, so gehen die Nesselkapseln, die sich im Coenosark befinden, nicht los, obwohl sie, wie ich es später zeigen werde, explosionsfähig sind. Man kann hier nur die Undurch-

download unter www.biologiezentrum.at

lässigkeit des Periderms in Betracht ziehen. Das Perisark ist blättrig und zeigt keine Poren. Ich habe nie im Coenosarkektoderm eine explodierte Knide gesehen, noch weniger solche, die etwa mit ihrem Stilett das Perisark durchbohrt und den Faden herausgestülpt hätten, auch nirgends in der Literatur finde ich ähnliches erwähnt. Wenn auch die Nesselzellen bekanntlich (GRENACHER[3]), WAGNER[17]) imstande sind, aus einer gewissen Entfernung chitinige Bepanzerungen der Beutetiere zu durchdringen, so kann das, wie aus dem Bau des sogenannten Basalstückes des Fadens hervorgeht, nur eben aus einer gewissen Entfernung geschehen. Es wird wohl überflüssig sein, weiter die Unmöglichkeit des Nesselzellverbrauches im Stiele auseinanderzusetzen.

Man wird vielleicht einwenden, daß die im Coenosark angehäuften Nesselzellen bei Knospenbildung einfach durch Wachstum des Gewebes in die Knospen geschoben werden. (IWANZOFF[4]) hat einen ähnlichen Einwand SCHNEIDER gegenüber hinsichtlich der Siphonophoren gemacht.) Außer der direkten Beobachtung der Wanderung spricht auch der Umstand dagegen, daß ja viele Formen (z. B. Tubularia, Clythia etc.) überhaupt am Stiele keine Knospen treiben und dennoch auch in ganz basalen Regionen, welche nicht einmal bei einer forzierten Hydranthenregeneration (etwa beim Experiment) dazu gelangen, einen Hydranthen oder eine Knospe zu bilden, massenhaft Nesselzellen produzieren.

Endlich würde außer der Auswanderung nur noch eine Möglichkeit übrig bleiben, daß nämlich die im Stiel entstandenen Kniden hier bleiben und zugrunde gehen. Dem gegenüber will ich wohl nicht das in der Natur angeblich herrschende Sparsamkeitsprinzip stellen, weil man sich beim Studium der Nesselzellen, wie das schon SCHNEIDER[14]) hervorgehoben hat, schwer davon überzeugen könnte. Die Beobachtung selbst spricht dagegen.

Wenn man sieht, daß es am Hydroidpolypen Teile gibt, an welchen die Nesselzellen stark gebraucht, aber an diesen nicht gebildet werden, andrerseits Teile, wo die Kniden unmöglich gebraucht werden können, solche massenhaft produzieren, so liegt es wohl am nächsten, an eine Wanderung zu denken; und sie findet unzweifelhaft statt. Bei allen untersuchten Formen (außer Tubularia) findet man dieselben Verhältnisse. Auf einen gewissen Reiz hin schicken sich die Nesselzellen zur Wanderung an. Einen Reiz müssen wir annehmen, weil die Nesselzellen nicht sogleich die Wanderung unternehmen, wenn sie ausgebildet sind, sondern oft längere Zeit ruhig verharren. Sie stellen sich parallel der Stütz-

download unter www.biologiezentrum.at

lamelle und bewegen sich mit ihrem hinteren (freien) Ende voraus, durch aktive Bewegung sich zwischen die Ektodermzellen drängend. Näheres über die Richtung und Geschwindigkeit der wandernden Nesselzellen werde ich später angeben.

Die abweichenden Verhältnisse, welche wir bei Tubularia vorfinden, müssen wir entschieden als sekundär bezeichnen. Schon in der allgemeinen Schilderung habe ich erwähnt, daß der distalste Teil des Stielektoderms wegen seines Baues für wandernde Nesselzellen unpassierbar ist, da gibt es keine interzellularen Lücken, wie sich solche sonst überall im Ektoderm finden. Die Differenzierung des distalen Stielektoderms zum Stützgewebe (auch die Stützlamelle ist an dieser Stelle sehr verdickt) stelle ich mir durch Vergrößerung des Hydranthen und die dadurch größer gewordene mechanische Inanspruchnahme dieses Teiles desselben entstanden vor, weil das Periderm gerade in dieser Höhe ganz dünn ist und allmählich schwindet. Die Annahme, daß die Stielektodermzellen des Knopfes spezifische Drüsenzellen wären, stimmt weder mit dem Bau noch mit der Funktion überein. Die Fähigkeit, das Peridermsekret (Kutikula) zu bilden, besitzt jede Stielektodermzelle, wie man sich experimentell überzeugen kann. Wenn man ein Stück Coenosark von irgend welchem Teil des Stieles aus dem Periderm ausdrückt, so rundet sich das ausgedrückte Gewebe ab und scheidet nach einiger Zeit auf der ganzen Oberfläche eine Peridermlamelle aus. Auf welche Weise sich die Nesselzellen bei Tubularia den hier herrschenden Verhältnissen angepaßt haben, daß sie nämlich nicht innerhalb des Ektoderms (intraektodermal) zum Hydranthen wandern, sondern durch die Stützlamelle und das Entoderm in das Stiellumen, darüber kann man nur Hypothesen aufstellen. Jedenfalls ist anzunehmen, daß die Nesselzellen auch hier früher intraektodermal gewandert sind, nachdem aber der Durchgang gesperrt worden ist, sich vor dem Hindernis angesammelt, durch den bei der Ansammlung entstandenen Druck die Stützlamelle passiv durchbrochen haben und zwischen den Entodermzellen in das Stiellumen gelangt sind.

Gegenwärtig wandern die Nesselzellen nie im Ektoderm hinauf. Ich habe nie eine Ansammlung von Nesselzellen im Ektoderm unterhalb des Knopfes angetroffen. Wie die Beobachtung zeigt, wandert die Nesselzelle von der Stelle, wo sie entstanden ist oder unweit davon durch die Stützlamelle. Dabei kann man eine gewisse An-

download unter www.biologiezentrum.at

strengung der Nesselzelle konstatieren. Auf der Tafel I, Fig. 27 sind mittelst Zeichenapparates intra vitam einige nacheinander kontinuierlich verlaufende Stadien derselben Nesselzelle bei ihrer Bemühung, durch die Stützlamelle (im Stiele) zu gelangen, skizziert. Ich glaube nicht, daß dabei die Stützlamelle an der Stelle aufgelöst wird; die Beobachtungen deuten eher auf eine Durchbohrung der Zwischenlamelle hin. Während die Nesselzelle sich zwischen die Entodermzellen drängt, verändert sich ihr Plasma, es bläht sich auf und wird vakuolig (siehe Tafel I, Fig. 57); es scheint, als ob die Zelle sich auf das Schwimmen durch Verminderung ihres spezifischen Gewichtes vorbereiten würde. Das ist um so wahrscheinlicher, als das Plasma beim Zurückwandern wieder die normale Beschaffenheit annimmt. Eine einfache Einwirkung des Mediums scheint es auch nicht zu sein. Die bereits aufgestellten Knidenzellen von Tubularia zeigen diese Veränderung nicht, wenn sie künstlich aus dem Gewebe austreten. Ebenso wenig zeigen es Nesselzellen anderer Hydroidpolypen, wenn sie in die Gastralflüssigkeit oder das Seewasser gelangen. Die schwimmenden Knidozyten behalten ihre Form, wenn sie aus dem Gastralraum in das reine Seewasser gelangen.

Die Form der schwimmenden Nesselzellen ist so charakteristisch, daß man absolut nicht den Fehler begehen könnte, sie mit etwa als Beute verschluckten zu verwechseln. Das die Nesselzelle umgebende Plasma verändert sich bei dem Aufstellen durch die Stielbildung so, daß man herausgefallene sofort erkennen kann. Außerdem finden wir auch bei ganz jungen Hydranthen (auch Regeneraten), welche noch überhaupt aus der Peridermhülle gar nicht herausragen und keine Nahrung zu sich genommen haben, ebenso schwimmende Nesselzellen, gewöhnlich viel mehr, als bei älteren Individuen. Am leichtesten kann man sich natürlich von einer Auswanderung der Knidozyten durch direkte Beobachtung überzeugen. Wenn man einen Stielabschnitt distal und proximal abschneidet (unten vom Rhizom und oben vom Hydranthen befreit) und dafür sorgt, daß das abgeschnittene Stückchen am Objektträger nicht austrocknet (man kann auch die beiden Schnittwunden zubinden), so wird man in dem früher leeren Stiellumen nach einiger Zeit schwimmende Nesselzellen auffinden; wenn man auch nicht kontinuierlich beobachtet hat, so muß man doch zugeben, daß ein anderer Ursprung der schwimmenden Nesselzellen als eben das Stielektoderm ganz und gar ausgeschlossen ist. Die nähere Betrachtung wird weiter lehren, daß sie eben die Stützlamelle und das Entoderm durchwandern, ehe sie in das Stiellumen gelangen.

download unter www.biologiezentrum.at

Etwas schwieriger ist es, die Einwanderung der Nesselzellen auf eine andere Weise als durch direkte Beobachtung zu beweisen. Während der Hydranthregeneration sehen wir massenhaft Nesselzellen hinaufschwimmen; hinausgeworfen werden sie nicht, sie können einfach nicht ausgeworfen werden, weil ja noch keine Öffnung vorhanden ist, bzw. wenn der Mund vorhanden ist, kann er nicht geöffnet werden, weil der regenerierende Hydranth in die enge Peridermröhre eingeschlossen ist (Tafel II, Fig. 7). Der werdende Hydranth füllt sich mit Nesselzellen, die nachweislich nicht an ihm entstanden sind, und von den schwimmenden Nesselzellen werden immer weniger (zerfallen sieht man sie nicht; wenn es geschähe, so wäre es leicht zu konstatieren, weil die Sklera der zerfallenen Kapseln sich lange erhält und leicht sichtbar ist); es bleibt gar nichts übrig, als eine Einwanderung anzunehmen. Durch direkte Beobachtung wird diese Annahme bestätigt (Tafel I, Fig. 21, 1—3), wie ich es oft tun konnte. Es ist bemerkenswert, daß bei Hydranthenregeneraten (Taf. II, Fig. 7) an der Insertionsstelle der aboralen Tentakel die Stützlamelle zwischen Ento- und Ektoderm außerordentlich schwach entwickelt ist. Auf Taf. II, Fig. 5 u. 6 ist ein Stück des Hydranthen dargestellt, und zwar derjenige Teil, an welchem die Rückwanderung der herangeschwommenen Nesselzellen stattfindet. Die Einwanderung in das Gewebe geschieht auf dieselbe Weise wie die Auswanderung. Entoderm und die Stützlamelle werden durchbrochen und die Nesselzellen wandern basiepithelial zur Verbrauchsstätte. In Hydranthen ausgewachsener Individuen kann man auch verschluckte Nesselzellen finden, diese werden aber von den Nährzellen eingenommen; die einwandernden Nesselzellen liegen aber stets zwischen den Nährzellen eingekeilt und bewegen sich mittelst Lobopodien. Wenn man den Vorgang der Aus- und Einwanderung ursächlich nicht erklären kann, so kann man an der Tatsache selbst doch nicht zweifeln.

Die Geschwindigkeit, mit welcher die Nesselzellen wandern, ist sehr verschieden, im allgemeinen aber ziemlich gering. Ich habe viele Aufnahmen mit dem Zeichenapparat gemacht, ähnlich wie es Murbach[8]) getan hat. Immer nach einer bestimmten Zeit zeichnete ich die wandernde Knide ein und daneben einen fixen Punkt des Objektes. Auch die Bewegungen ganzer Gruppen von Nesselzellen habe ich auf diese Weise aufgenommen, wobei man die relative und absolute Bewegung unterscheiden kann (Taf. I, Fig. 29, Taf. II,

download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 2). Die größte Geschwindigkeit erreichen die Nesselzellen an ausgestreckten Tentakeln (Taf. I, Fig. 24) (bei Formen, wo die Kniden nur an der Spitze aufgestellt sind); hier wird höchstwahrscheinlich die Eigenbewegung auch durch (für die Nesselzelle günstige) äußere Umstände reichlich unterstützt.

Wenn die Nesselzelle zum Verbrauchsort gekommen ist, wird sie nach einigen Veränderungen sessil und zum Gebrauche fertig. Die am Orte des Gebrauches durchgemachten Veränderungen bestehen erstens darin (ich habe es an Tubularia studiert), daß sich die Nesselzelle an die Stützlamelle mittelst des am basalen Pole angehäuften Plasmas festheftet. Dann dreht sich die Knide mit ihrer Längsachse senkrecht zur Oberfläche des Ektoderms (Taf. I, Fig. 23). Der Zellkern liegt der Kapsel an. Das Plasma, welches sich mit verhältnismäßig großer Fläche der Stützlamelle anheftet, verengt sich allmählich oberhalb der Ansatzstelle (oder: zwischen der Ansatzstelle und der Basis der Knide) und wird immer länger, bis die Knide mit ihrem Explosionspol die freie Oberfläche erreicht hat (Taf. I, Fig. 6—10). Wenn das geschehen ist (oft schon etwas früher), werden das Knidozil und die übrigen Differenzierungen des Plasmas um den Explosionspol der Knide ausgebildet. Erst jetzt hat die Knidozyte ihre definitive Gestalt angenommen und ist schußfertig. Diese Beobachtungen konnte ich wegen der eigentümlichen Eigenschaft des Nesselzellplasmas machen, das sich intra vitam mit Methylenblau färbt, wenn sich die Knidozyte einmal an der Stützlamelle festgeheftet hat. Weil diese Reaktion während der Wanderung nicht eintritt, müssen wir annehmen, daß sich das Nesselzellplasma inzwischen verändert hat. Zuerst ist das Plasma körnelig, mit der weiteren Ausbildung des Stieles wird es glatt und stärker lichtbrechend. (Auf Taf. I, Fig. 6—10 bringe ich einige Stadien der Umbildung des Nesselzellplasmas zum Stiel.) Bei der Färbung bin ich folgendermaßen vorgegangen: Von einer konzentrierten Lösung von Methylenblau in destilliertem Wasser setzte ich einige Tropfen (je nach der Größe des Gefäßes, in welchem sich die Tiere befanden) dem Seewasser zu, in welchem die Tubularia war. Nach einiger Zeit ($^1/_2$ bis $^3/_4$ Stunde) schnitt ich einige aborale Tentakel ab, setzte sie auf den Objektträger und bedeckte sie mit dem Deckgläschen. Nachdem die Tentakel 2—3 Minuten so gestanden waren, trat allmählich die Färbung der Knidenstiele ein. Zuerst ist die Färbung ganz diffus, um sich dann auf das Knidenplasma zu konzentrieren, was ein sehr schönes Bild darbietet. Die ganz ausgebildeten Stiele färben sich intensiver, als die im Ent-

download unter www.biologiezentrum.at

stehen begriffenen. Die Knidozile färben sich gar nicht, wohl aber die plasmatische Umhüllung der Kapsel (Theka). Auf diese Weise ist es mir gelungen, zu zeigen, auf welche Weise die Kniden zur Oberfläche gelangen; nicht wie man gewöhnlich angenommen hat, durch Hinaufwandern, um dann von der Oberfläche einen Stiel herunterwachsen zu lassen, sondern durch Stielbildung selbst (wenigstens bei Tubularia). Außerdem habe ich durch Methylenblaufärbung noch ein merkwürdiges Verhalten der Nesselzellstiele konstatiert: daß sie basal untereinander vielfach durch feinere Fäden im Zusammenhange sind (Taf. I, Fig. 11). Die Stiele sind an der Basis überhaupt flach ausgebreitet. Die Verbindung ist jedenfalls sekundär zustande gekommen. Über die Bedeutung dieser Verbindungen kann ich nichts sicheres angeben.

Noch eine Eigenschaft der Nesselzellstiele habe ich Gelegenheit gehabt, zu beobachten: es ist die außerordentliche Dehnbarkeit, mit Elastizität verbunden. Wenn man einem unter dem Deckgläschen liegenden, lebenden Tubulariatentakel Wasser entzieht, dadurch einem großen Drucke aussetzt), so wird der Tentakel abgeflacht und verbreitert; diese Verbreiterung machen die Nesselzellstiele mit und verlängern sich, dabei immer dünner werdend, um das 3—4fache ihrer ursprünglichen Länge (Taf. I, Fig. 10). Wenn man dann wieder Wasser zusetzt (also den Druck aufhebt), rundet sich der Tentakel wieder mehr ab, die Nesselzellstiele verkürzen sich und werden dicker. Es ist eigentlich diese Eigenschaft der Nesselzellstiele vorauszusetzen, weil ja mit dem Kontraktionszustande des Tentakels auch die Höhe des Ektodermepithels wechselt und die Nesselkapseln doch immer an der Oberfläche bleiben. Aus allem scheint mir hervorzugehen, daß der Nesselzellstiel eine Bildung sui generis ist und daß er nicht als homolog einer Muskel-, Stütz- oder Nervenfaser zu setzen ist. Auch mit Eisenhämatoxylin (Heidenhain) färben sich die Nesselzellstiele tief schwarz, ebenso wie die von mir an den Tentakeln von Tubularia beobachteten Sinneszellenfortsätze oder wie die Muskelfasern.

Was die wandernde Nesselzelle veranlaßt, sich an einer bestimmten Stelle, wo sie gerade notwendig ist, festzusetzen, wobei oft die Stelle eine sehr bestimmte ist, wie z. B. bei Campanulariden, wo die Nesselzellen nur in Wirteln aufgestellt sind, die in gewissen Abständen voneinander stehen, und die Nesselzelle oft mehrere Wirtel passieren muß, bis sie zu einer leeren Stelle kommt, das

download unter www.biologiezentrum.at

wissen wir nicht; ebensowenig, wie bei der Urkeimzelle, die ja oft so komplizierte Bahnen durchwandert, bis sie zur ganz bestimmten Reifungsstelle kommt. Auch wandern die Nesselzellen nicht immer in gleicher Anzahl, sondern zurzeit eines vergrößerten Gebrauches (Knospenbildung, Regeneration etc.) viel reichlicher. Wir können auch experimentell auf die Nesselzellen einen Reiz ausüben, damit sie sich massenhaft in Bewegung setzen. Ich habe bei der untersuchten Tubularia, welche keine Seitenknospen treibt, z. B. an dem basalen Teil des Stieles zwei gegeneinander gerichtete schiefe Einschnitte gemacht. Aus den beiden Schnittwunden wuchsen je ein Hydranth (senkrecht auf die Schnittwunde), dabei konnte ich eine massenhafte Wanderung von Nesselzellen aus der ganzen Umgebung der Einschnitte beobachten. Es wirkt also der Hydranthenbildungsreiz zugleich auch als Wanderungsreiz auf die Nesselzellen. An die Stelle, wo ein Tentakel entstehen soll (bei Formen, welche am ganzen Hydranthen Tentakel bilden), wandern die Nesselzellen (wie ich schon früher erwähnt habe) offenbar auf einen sie dorthin richtenden Reiz, so daß alle früher erwähnten Bildungsreize nicht nur die Nesselzelle überhaupt zur Bewegung veranlassen, sondern auch ihr die Richtung geben. Im allgemeinen geht die Richtung nach dem Hydranthen hinauf, ist aber nicht etwa durch die Schwerkraft bestimmt. Wenn wir nämlich ein Ästchen von Eudendrium, Campanularia oder einen Stiel von Tubularia ganz horizontal legen (am Objektträger bei der Beobachtung), so wandern die Nesselzellen die schon eingeschlagene Richtung weiter, ohne Rücksicht auf die stattgefundene Drehung, zum Verbrauchsorte hin. Am Hydroidpolypstock gibt es auch horizontal, schräg nach unten verlaufende Äste, was für die Wanderungsrichtung der Nesselzellen belanglos ist. Der Stock kann auch von der Unterlage herunterhängen, also gerade umgekehrt orientiert sein als gewöhnlich. Schneiden wir den Stiel von Eudendrium oder Tubularia ein und lösen dadurch eine Hydranthbildung aus, so werden nicht nur die unter der Einschnittstelle befindlichen Nesselzellen zum Regenerate wandern, sondern auch jene oberhalb derselben Stelle liegenden Kniden, die also nach hinunter wandern müssen. Das zeigt gleichfalls, daß der Reiz für die Richtung der wandernden Nesselzelle bestimmend ist und nicht etwa äußere Einflüsse.

Es wird uns nicht wundern, wenn wir sehen, daß nicht alle von den vielen im Stiel (Coenosark) gebildeten Nesselzellen ihr Ziel erreichen: an den Verbrauchsort zu gelangen und dort aufgestellt zu werden. Ich habe schon früher erwähnt, daß sich bei

download unter www.biologiezentrum.at

den Campanulariden oft sehr viele fertige Nesselzellen im Stiel ansammeln und durch die Stützlamelle und das Entoderm in das Stiellumen gelangen, dann findet man sie im Gastralraum des Hydranthen halb zerfallen, und sie werden von Entodermzellen aufgenommen und verdaut. Auch in Stielentodermzellen fand ich oft halbverdaute Nesselzellen. Bei Tubularia habe ich beobachtet, wie sich die wandernden Nesselzellen in das „Polstergewebe" verirren und dort zwischen die Zellen durch amöboide Bewegungen drängen. Im allgemeinen möchte ich glauben, daß bei der Wanderung weniger Nesselzellen ihr Ziel verfehlen, als bei der Ausübung ihrer Funktion selbst.

Noch auf eines müssen wir bei der Besprechung der Nesselzellwanderung eingehen, nämlich, wie sich die Knide (Nesselkapsel und Inhalt) dabei verhält und was wir daraus in bezug auf das Wesen und die Funktion derselben schließen können. Trotz zahlreicher eingehender Untersuchungen, welche die Nesselzellen (physiologisch) erfahren haben, ist noch vieles unverständlich oder hypothetisch. Deshalb wird es von Nutzen sein, wenn ich das bei meinen Untersuchungen Beobachtete mitteile. In einem Punkte sind alle Autoren (der neueren Zeit) einig, darin, daß das wesentlichste an der Knide das Sekret ist, welches quellbar ist und durch dessen Verquellung die Energie geschaffen wird, welche nötig ist, um den Faden herauszustoßen (Iwanzoff[4]), Schneider[14]), Abrie[1]) etc.) Über die spezielleren Fragen: auf welchen Reiz hin die Kniden losgehen, wie das Wasser ins Innere der Kapsel gelangt, um das Sekret zur Verquellung zu veranlassen usf., herrschen sehr verschiedene Meinungen. Eine genauere Vorstellung über den ganzen Vorgang der Knidenexplosion hat für die hochdifferenzierten Kniden der Siphonophoren Schneider[14]) gegeben, diese kann aber schon deshalb nicht ohne weiteres allgemein gelten, weil der Vorgang bei Knidenformen, welche keine so hohe Differenzierung (Deckel, gefaltete Membran, Vakuum etc.) aufweisen, nicht derselbe sein kann, wie ihn Schneider für Siphonophorenkniden annimmt.

Wie ich schon früher angeführt habe, entwickeln sich die Kniden vor der Wanderung ganz vollständig, nur die Differenzierungen, welche vom Zellplasma (Theka) ihren Ursprung nehmen, werden erst am Orte des Verbrauches gebildet. Die Sklera hat ihre definitive Gestalt und Härte, das Basalstück und der Faden sind vorhanden. Ich glaube aber auf Grund des Verhaltens des

quellbaren Sekretes den Farbstoffen gegenüber annehmen zu dürfen, daß das Sekret der wandernden Nesselzellen wenigstens in vielen Fällen nicht ganz reif ist. So habe ich bei den Campanulariden beobachtet, daß sich das Sekret bereits aufgestellter Nesselzellen durch Hämatoxylin gar nicht färbt, jenes der Wanderkniden aber wohl (selbstverständlich beides in fixiertem Zustande). Bei Tubularia ist der Unterschied zwischen beiden nicht so groß. Nicht die Unreife des Sekretes allein ist es, welche die Wanderung der Nesselzellen ungefährdet und überhaupt möglich macht. Es spielen da auch andere Faktoren mit. Wie angegeben, wandern die Kniden mit dem Basalpol der Kapsel voran, so daß der gewiß empfindlichere Explosionspol nicht dem Drucke ausgesetzt ist. Es scheint aber, daß dieses Verhalten nicht direkt zum Schutze der wandernden Nesselzellen zustande gekommen ist. Da der Explosionspol der Kapsel an der Zelloberfläche angewachsen ist, können an dieser Seite die Lobopodien gar nicht gebildet werden; das meiste Plasma ist am hinteren Ende der Kapsel angesammelt, und deshalb, denke ich, geht es voran. Ganz gewiß muß die Knide während der Wanderung oft Druck und Stöße aushalten, weil sie oft Räume passieren muß, die viel enger sind als die Kapsel (z. B. das niedrige Epithel der keulenförmigen Tentakel etc., Taf. I, Fig. 24). Daß die Kapsel dabei nicht losgeht, wird auch darin seinen Grund haben, daß die rein mechanischen Reize (Einwirkungen) unzulänglich sind, eine Explosion zu veranlassen (das zeigen auch die Versuche von WAGNER[17]) an Hydra). Die Nesselzellen sind ja, wie ich gleich zeigen werde, bereits im Wanderstadium explosionsfähig, es muß nur der Reiz ein entsprechender sein. Es wird die intraektodermal wandernden Nesselzellen auch Mangel an freiem Wasser zwischen den Epithelzellen an einer Explosion hindern, ohne Wasser aber gibt es vermutlich keine Explosion.[1]) Die intraektodermale Wanderung bietet

[1]) Bei dem Verquellen vergrößert sich das ursprüngliche Volumen des Sekretes um bedeutendes, wie ich das beobachten konnte: Unter dem Deckglase war zwischen vielen isolierten Kniden aus der Akontie einer Aktinie eine Luftblase. Die Kniden wurden an die Peripherie der Blase durch Wasserströmung (Oberflächenspannung) angezogen und gingen los mit den Fäden in die Luftblase schießend; das Sekret ergoß sich in den wasserleeren Raum und so konnte man die Menge desselben direkt beobachten. Das ergossene Sekret übertraf um bedeutendes das Volumen der Kapsel, welche sich nur um geringes verkleinert hat und nach der Explosion mit verquollenem Sekrete gefüllt war. Da um die isolierte Kapsel nur Wasser vorhanden war, so ist es wohl am wahrscheinlichsten, daß die Vergrößerung des Volums des Sekretes während der Explosion auf Kosten des umgebenden Wassers vor sich ging. Auch der Umstand, daß die längere Zeit hindurch in kleinen Mengen Seewasser (unter dem Deckglas)

download unter www.biologiezentrum.at

also keine Explosionsgefahr. Ich habe nie eine wandernde Nesselzelle innerhalb des Gewebes losgehen gesehen, obwohl sie oft unter beträchtlichem Druck (Deckglas) gestanden sind. Alles das kann wohl die neuere Anschaung, wonach ein mechanischer Reiz (Druck, Zug, Stoß) nicht imstande ist, eine Explosion der Nesselzellen auszuüben, bestätigen, ausgenommen eine mechanische Beschädigung der Kapsel, wodurch der Wasserzutritt zum Sekret gestattet wird.

Interessanter sind die diesbezüglichen Verhältnisse bei Tubularia. Da kommen ja die Wanderkniden in die wässerige Gastralflüssigkeit und gehen nicht los. Daß dabei die Konzentration der Flüssigkeit keine Rolle spielt, sieht man daraus, daß die schwimmenden Nesselzellen auch in reinem Seewasser nicht losgehen. Man braucht den Hydranthen, der im Gastralraum Nesselzellen enthält, nur etwas zu drücken, so werden die Nesselzellen durch den Mund ausgestoßen. Reizt man solche Nesselzellen mit ganz verdünnter Essigsäure, so gehen die meisten los, auch ohne ein Knidozil und andere spezielle Vorrichtungen gehabt zu haben (Taf. I, Fig. 24). Also sind auch die Wandernesselzellen explosionsfähig. Die wasserdichte Sklera schützt das Sekret vor der Explosion.

Unlängst hat Wagner [17]) gezeigt, daß auch die aufgestellten Kniden (mit Knidozils) auch auf ziemlich grobe mechanische Reize nicht mit Explosion reagieren. Wenn wir dann sehen, daß die Nesselzellen, welche sonst Knidozils besitzen, auch ohne Vermittlung derselben losgehen können, so entsteht die Frage, ob überhaupt auch die plasmatische Theka (welche ja ohnehin später zusammenschrumpft) für die Explosion unumgänglich notwendig ist. Um das zu eruieren, ist es notwendig, die Kapsel von der Plasmahülle zu befreien. Bei Tubularia gelingt das sehr schwer, aber doch, und zwar durch Drücken eines abgeschnittenen Tentakels, wobei man aufgestellte Kniden so isolieren kann, daß sie ohne Plasma und Knidozil bleiben. Solche Kapseln gehen nicht ohne weiteres los (etwa durch Einwirkung des umgebenden Wassers), wohl aber auf Zusatz von etwas verdünnter Essigsäure. Noch leichter als bei Tubularia gelang mir die gänzliche Isolation der Kapsel aus der Akontie einer kleinen Aktinie (an solchen Nesselkapseln, die mit einer Plasmahülle aus dem Gewebe ausgestoßen worden sind, kann man

---

stehenden Kniden, wobei die Konzentration des Seewassers sehr gesteigert wird, auch nach Reizung nicht losgehen, sondern nur halbswegs verquellen, ohne daß der Faden ausgestoßen wird, scheint mir darauf hinzuweisen, daß das freie Wasser für die Explosion unumgänglich notwendig ist.

download unter www.biologiezentrum.at

diese wohl konstatieren); oft sind die großen länglichen Kapseln ohne sichtbare Ursache, also spontan losgegangen. Jedenfalls kann die Knide auch ohne Vermittlung von Plasma explodieren.

An diesen Kniden habe ich noch andere interessante Beobachtungen gemacht. Das reife, aber unverquollene Sekret der Nesselzelle färbt sich (intra vitam) mit Neutralrot sehr intensiv. Solange jedoch die Sklera ganz vollständig ist, dringt der Farbstoff nicht zum Sekret. Die vom Zellplasma umhüllten Kniden erscheinen bei Zusatz von Neutralrot (in destilliertem Wasser gelöst) rosarot, die Kniden ohne Plasmahülle ganz farblos[1]), dadurch kann man sie mit Sicherheit voneinander unterscheiden. Wenn einmal das Wasser zum Sekret gelangt (am Anfang der Explosion, wenn die Sklera am Explosionspol durchbrochen wird), verfärbt sich dasselbe rasch sehr tief, um sich bei der Verquellung (Verflüssigung) wieder zu entfärben. Dabei habe ich beobachtet, wie sich inmitten des verquollenen Sekretes einige Körner von unverquollenem Sekrete befinden. Diese werden in den Faden getrieben (offenbar durch den Druck, der beim Verquellen entsteht) und bewegen sich innerhalb des Fadens rasch, immer kleiner werdend, d. h. sie verquellen (Taf. I, Fig. 26). Daraus folgt, daß die Sklera wasserdicht, die Intima (SCHNEIDER[14]), deren Fortsetzung der Faden ist, dagegen für Wasser durchlässig ist. Die erste Menge des Wassers muß jedenfalls an bereits dazu prädestinierter Stelle eintreten. Das ist die Stelle, wo die Intima in den Faden (d. h. das Basalstück desselben) umbiegt; dort befindet sich in der Sklera eine Öffnung, welche durch den Deckel geschlossen ist. Die Hauptfrage des Problems ist nun, auf welchen Reiz hin und auf welche Weise der Deckel abgesprengt wird. Einen sehr wahrscheinlichen Erklärungsversuch hat für die hochkomplizierten Nesselzellformen der Siphonophoren, wie früher erwähnt, SCHNEIDER[13]) gegeben. Die gleiche Erklärung wird natürlich auch für andere Nesselzellen, welche ein Knidozil und die übrigen Vorrichtungen besitzen, Geltung haben. Wo dies aber nicht der Fall ist, wie z. B. bei den untersuchten Nesselzellen aus der Akontie der Aktinie oder bei ganz isolierten Kniden von Tubularia, welche vorher ein Knidozil wohl besessen haben, und noch vielen anderen Formen, müssen wir uns den Vorgang etwas anders denken, als

[1]) Bei Hydra dringt die Methylenblaufarbe wohl in die reifen Kniden ein und verfärbt das Sekret, ohne daß es verquillt. Die Farbe des Sklera bleibt dabei durchschimmernd, wenn aber eine solche Knide losgeht, dann verändert sich die Färbung des Sekretes. Es wird ganz tiefblau und opak und entfärbt sich bei der Verquellung allmählich. Das Sekret hat sich vermutlich verändert.

download unter www.biologiezentrum.at

dies SCHNEIDER tat. Hier muß der Reiz wohl direkt, ohne Vermittlung des Knidozils, der gefalteten Membran und des Vakuums einwirken. Ich habe bei knidozillosen Kniden beobachtet, daß knapp vor der Explosion das Basalstück, welches dem Deckel bzw. der Sklera dicht anliegt, um ganz weniges über die Kapseloberfläche steigt und darauf dann die eigentliche Explosion erfolgt. Als ersten Effekt des Reizes stelle ich mir nicht eine mechanische Absprengung des Deckels vor, worauf dann durch Ermöglichung der Wasserzufuhr die Explosion ausgelöst würde. Wir sehen überhaupt an der Knide keine Vorrichtung, die uns das mechanische Abspringen des Deckels wahrscheinlich machen würde. Ich denke mir den Vorgang vielmehr so: durch einen Reiz chemischer Natur (bei ganz reifen Kniden) wird am Explosionspole an der Stelle, welche von vorneherein etwas abweichend beschaffen ist (Deckel), dem Wasser, wenn auch in ganz geringer Menge, der Eintritt auf eine nicht näher zu bezeichnende Weise ermöglicht, wodurch die zur Sprengung des Deckels nötige Energie entbunden wird. Wenn der Deckel gesprengt ist, dann dringt das weitere Wasser leicht ein und die Explosion ist bewerkstelligt.

Wir sind genötigt, uns eine solche Vorstellung von der Explosionsweise der knidozillosen Kniden zu bilden, weil wir an solchen Kniden keine Vorrichtungen finden, welche eine mechanische Wirkungsweise des Reizes zulassen würden. So habe ich an den Kniden bei Aeoliden, welche nach GROSVENOR von verzehrten Knidariern herrühren, beobachtet, daß viele von ihnen ganz ohne Plasmahülle und Knidozils sind und viele in einer Zelle des Tieres eingebettet sich finden; auf einen Reiz hin (chem.) gehen fast alle in derselben Zelle befindlichen Kniden (oft von verschiedener Art) los. Die wandernden Kniden von Tubularia (noch ohne Knidozile) ebenso wie jene isolierten, welche ein Knidozil gehabt und dieses bei der Isolation verloren haben (ohne dabei loszugehen), explodieren auf einen chemischen Reiz hin (bei den wandernden muß der Reiz stärker sein). Weil das Wasser durch die Sklera nicht zum Sekret gelangen kann, bleibt nur die am Explosionspol präformierte Stelle übrig, die bloß auf chemische Reize hin für das Wasser passierbar wird. In dieser Hinsicht ist folgender Fall interessant: es war eine wahrscheinlich anormal gebaute Knide, das Basalstück reichte nicht bis zum Explosionspol. Auf Zusatz von etwas 2% Essigsäure gingen die normalen Kniden los, die früher erwähnten aber hatten zwar offenbar Wasser aufgenommen, weil das Sekret aufgequollen war und die Sklera auf einer Stelle stark

ausgebuchtet hatte, aber die Explosion ist ausgeblieben. (Taf. I, Fig. 25.) In geringerem Umfange haben sich noch manche andere Kniden, die längere Zeit unter dem Deckgläschen gelegen sind, ausgebuchtet (teilweise Verquellung). Es ist sehr unwahrscheinlich, daß es sich um verletzte Kniden handelt, weil solche gleich das Sekret ausgießen würden.

Wie ich mich durch Versuche überzeugt habe, kann die, wenn auch ziemlich bedeutende Verminderung der Konzentration des Mediums die ganz isolierte oder auch die vom Zellplasma umgebene Knide nicht zur Explosion bringen. Nur wenn man dem Seewasser, in welchem sich die Kniden befinden, sehr rasch viel destilliertes Wasser zusetzt, dann gehen wohl manche los oder sie verkleinern sich um bedeutendes, ohne loszugehen. Dabei scheint die Sklera für das Wasser wie auch für das verquollene Sekret durchlässig geworden zu sein. Auch unter einem anderen Umstande tritt dasselbe auf. Wenn sich nämlich die Kniden längere Zeit unter einem Druck befinden (unter dem Deckgläschen gepreßt), verquillt nach einiger Zeit das Sekret ganz allmählich, die Explosion bleibt aus, das Volumen der Knide wird kleiner. Wir müssen notwendigerweise annehmen, daß das verquollene Sekret durch die gesamte Oberfläche der Sklera hindurch diffundiert ist, weil die Knide nur wenig deformiert wird. Daß das Sekret wirklich verquollen ist, kann man außer durch verändertes Verhalten den Farbstoffen gegenüber auch durch die Veränderung des Lichtbrechungsvermögens erkennen. Außerdem wird die Sklera nach dem Verquellen des Sekretes weich, läßt sich knicken und fälteln. Das alles habe ich nur deshalb erwähnt, um zu zeigen, wie sich die Sklera durch Einwirkung äußerer Umstände in der Tat in ihren Eigenschaften ändern kann, daß heißt ebensoviel, wie, daß sie reizbar ist, was jedenfalls für den Explosionspol in viel höherem Maße gelten wird. Somit wäre die Explosionsweise der einfachen Kniden und das Verhalten der Nesselzellen während der Wanderung unserem Verständnis nähergerückt.

Kurze Zusammenfassung.

1. Die Kniden werden ganz allgemein im Coenosark, das vom Perisark umgeben ist, produziert, wo sie nicht gebraucht werden können.

2. Sie wandern vielmehr in ausgebildetem Zustande hauptsächlich durch aktive Bewegungen zu den Verbrauchsstellen (Tentakel der Hydranthen, Knospen, Regenerate) *a)* intraektodermal

download unter www.biologiezentrum.at

(das ist der weitaus häufigste Fall) oder *b)* (bei Tubularia) auf kombinierte Weise: Im Coenosark aktiv durch die Stützlamelle und das Entoderm in das Stiellumen; von da passiv durch den Flüssigkeitsstrom in den Zentralmagen, wo sie wieder in das Gewebe (des Hydranthen) eintreten und durch aktive Bewegungen zur Verbrauchsstelle gelangen.

3. Die Nesselzellen wandern in der Richtung gegen den Verbrauchsort, wenn ein „Verbrauchsreiz" auf sie einwirkt; die Geschwindigkeit ist verschieden, aber im allgemeinen ziemlich gering.

4. An dem Verbrauchsort angelangt, bilden die Nesselzellen die noch fehlenden akzessorischen Bestandteile aus (Stiel, Knidozil etc.) und werden, wie es an Tubularia beobachtet wurde, durch das Auswachsen des Stieles zur Oberfläche gehoben.

5. Die Wanderung der Knidozyten ist von großer Bedeutung, indem durch allmählich eintretende Arbeitsteilung das Coenosark die Rolle des Knidenlieferanten übernimmt.

6. Die Wanderkniden sind explosionsfähig, gehen aber erst auf einen chemischen Reiz hin los; normalerweise explodieren sie während der Wanderung trotz ziemlich starker mechanischer Insulte nicht.

7. Die ganz isolierten Kniden (ohne Plasmahülle) sind explosionsfähig, daher müssen wir annehmen, daß die sonst wasserdichte Sklera auf chemische Reize am Explosionspole für das Wasser durchlässig wird (daß sie direkt reizbar ist).

Literaturverzeichnis.

Die bis zum Jahre 1897 erschienenen Arbeiten über die Nesselzellen überhaupt findet man im Referate von Lendenfeld: Biol. Zentralblatt, Bd. XVI, ziemlich vollständig zusammengestellt. Hier ist nur das notwendigste angeführt.

1. P. Abrie, Sur le fonctionnement des nematocystes des Coelentérés. C. R. Soc. Biol. Paris T. 56.
2. J. Ciamician, Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, 1879, Bd. XXXII.
3. H. Grenacher, Über die Nesselkapseln von Hydra. Zoologischer Anzeiger, 1895, Bd. XVIII.
4. N. Iwanzoff, Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. Bull. de la Soc. imp. d. nat. d. Moscou T. X. 1896.
5. C. F. Jickeli, Der Bau der Hydroidpolypen I. Morph. Jahrb., 1883, Bd. VIII.
6. R. v. Lendenfeld, Die Nesseleinrichtungen der Aeoliden. Biol. Zentralblatt, 1904, Nr. 24.
7. C. Möbius, Über den Bau, den Mechanismus und die Entwicklung der Nesselkapseln einiger Polypen und Quallen. Hamburg 1866.
8. L. Murbach, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklung der Nesselorgane der Hydroiden. Arch. f. Naturgeschichte, 1894, Jahrg. 60, Bd. I.
9. Derselbe, Hydroids from Wood's Holl. Quart. Journ. of micr. Sc., 1899, Vol. 42.
10. M. Nussbaum, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Arch. f. mikr. Anatomie, 1887, Bd. 29.
11. K. C. Schneider, Histologie von *Hydra fusca*. Arch. f. mikr. Anatomie, 1890, Bd. XXXV.
12. Derselbe, Einige histologische Befunde an Coelenteraten. Zool. Anzeiger, 1891, Bd. XIV.
13. Derselbe, Einige histologische Befunde an Coelenteraten. Jenaer Zeitschr. für Naturwissenschaft, 1892, Bd. 27.
14. Derselbe, Mitteilungen über Siphonophoren V. Nesselzellen. Arbeiten aus dem zool. Institut, Wien 1900, Bd. XII.
15. F. E. Schulze, Über den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris* (Allman). Leipzig 1871.
16. Derselbe, Über den Bau von *Syncoryne Sarsii* (Lovén). Leipzig 1877.
17. G. Wagner, On some movements and reactions of Hydra. Quart. Journ. of micr. Sc., 1905, Vol. 48.
18. A. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
19. C. Grobben, Über Podocoryne carnea Sars. Sitzgsber. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. LXXII, 1875.

download unter www.biologiezentrum.at

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Teil eines Längsschnittes aus dem Stiel von Tubularia; zeigt eine Nesselzelle, die eben aus dem Ektoderm durch die Zwischenlamelle in das Entoderm vorgedrungen ist. Fixierung mit Flemming scher Mischung, Färbung mit Delafields Hämatoxylin. Gezeichnet mit Zeichenapp. Vergr. Leitz, Ok. 4. Obj. 7. *P* Periderm; *Ek* Ektoderm; *Z* Zwischenlamelle; *En* Entoderm; *K* Kern der ektodermalen Epithelzelle; *Nb* Nesselbildungszelle; *W* wandernde Nesselzelle.

Fig. 2. Wie in Fig. 1. Nur ist die wandernde Nesselzelle bereits weiter vorgedrungen.

Fig. 3. Wie in Fig. 1. Die wandernde Nesselzelle knapp vor dem Verlassen des Coenosarks, in das Stiellumen eintretend.

Fig. 4. Teil aus dem Längsschnitt des Hydranthen von Tubularia aus der Gegend der Aboraltentakelbasis, um die Rückwanderung der wandernden Nesselzelle zu zeigen. Flemming-Delafields Hämatoxylin. Zeichenapp. Leitz, Ok. 2, Obj. 5. Bezeichnung wie früher, außerdem *St* entodermales Stützgewebe (Tentakelbasis); *T* Tentakel.

Fig. 5. Optischer Längsschnitt aus dem Stiel von Stauridium. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 6—10. Verschiedene Stadien der Stielbildung der Nesselzellen im Tentakel von Tubularia. Vitale Färbung mit Methylenblau. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. Leitz, Ok. 4, Ölimm. $^1/_{12}$. *S* Stützlamelle; *K* Kern der Nesselzelle; *Ki* Knide; *Si* plasmatischer Stiel; *B* der basale, verbreitete Teil des Stieles.

Fig. 11. Flächenbild aus dem Tentakel von Tubularia mit Methylenblau behandelt, die Zusammenhänge der Nesselzellstiele zeigend. Nach der Natur gezeichnet. Vergr. Leitz, Ok. 4, Imm. $^1/_{12}$. Bezeichnung wie früher.

Fig. 12. Wandernde Nesselzelle aus dem Hydranthen von Tubularia. Es sind zwei Stadien der Pseudopodienbildung dargestellt. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. Leitz, Ok. 4, Obj. Imm. $^1/_{12}$.

Fig. 13. Nesselzelle von Stauridium. In *a* ist die Kapselkontur gezeichnet; in *b—d* nur der basale Teil derselben. Das Plasma am Hinterende der Kapsel zeigt pseudopodienartige Fortsätze. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. Leitz, Ok. 4, Imm. $^1/_{12}$.

Fig. 14. Eine schwimmende Nesselzelle, die auf Zusatz von 2% Essigsäure losgegangen ist. *Pl* Zellplasma. Nach dem Leben mit Zeichenapp. gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Imm. $^1/_{12}$.

Fig. 15—17. Schwimmende Nesselzellen von Tubularia, aus einem Schnittpräparate (Flemming-Delafields Hämatoxylin). Mit Zeichenapp. gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Imm. $^1/_{12}$.

Fig. 18. Flächenbild aus dem Hydranthen von Tubularia. Es ist eine Ektodermepithelzelle mit einer aufgestellten Nesselzelle dargestellt, um die Lagerungsweise der Nesselzelle zu zeigen. Nach dem Leben gezeichnet. Zeichenapp. Leitz,

download unter www.biologiezentrum.at

Ok. 4, Imm. $^1/_{12}$. *G* Grenzlinie der Epithelzelle; *Ki* Knide, die sich in deren Mitte befindet und mit einem Knidozil die Zelle an der Oberfläche durchbohrt. Die Nesselzelle befindet sich nicht in der Epithelzelle, sondern in einem bis zur Oberfläche reichenden Hohlraum derselben.

Fig. 19—20. Kniden von Stauridium. 19 vor, 20 nach der Explosion. Nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Imm. $^1/_{12}$, Zeichenapp.

Fig. 21. Optischer Längsschnitt aus dem Hydranthen von Tubularia. Rückwanderung einer Nesselzelle in das Ektoderm. Nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Obj. 5, Bezeichnung, wie in Fig. 1. Es sind nur die Zellkonturen angegeben.

Fig. 22. Spitze des Tentakels von Stauridium. Nach dem Leben gezeichnet. Eine wandernde Nesselzelle ist eben angekommen. Leitz, Ok. 4, Obj. 7, *Pa* Palpozil.

Fig. 23 *a)* bis *d)*. Vier Stadien der Aufrichtung einer eingewanderten Nesselzelle (am Tentakel von Tubularia). Nach dem Leben mit Zeichenapp. gezeichnet, der ganze Vorgang hat 15 Minuten gedauert. Es ist nur die Stützlamelle und die Kontur des Kapsel ausgeführt.

Fig. 24. Stück eines Tentakels von Stauridium. Nach dem Leben mit Zeichenapp. gezeichnet. Das Ektoderm ist nur an einer Seite eingetragen. Der Weg von einer Querlamelle zur anderen ist in 3 Minuten zurückgelegt worden. Mit punktierter Linie ist die Kapsel nach 3 Minuten gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 25. Isolierte Knide einer Aktinie, in welcher das Sekret verquollen war, ohne daß sie losgegangen wäre. Die Sklerawand ausgebuchtet. Nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Imm. $^1/_{12}$.

Fig. 26. Der Explosionspol einer Aktinienknide gleich nach der Explosion, mit Neutralrotlösung gefärbt. Die im Basalstück des Fadens sich befindlichen tief gefärbten Sekretballen bewegten sich vorwärts im Faden, dabei verfließend. Nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Komp.-Ok. 8, Imm. $^1/_{12}$.

Fig. 27. Acht Stadien der Zwischenlamellen-Durchbrechung. Optische Querschnitte aus dem Stiel von Tubularia. Es sind nur die Konturen der Zwischenlamelle, des Periderms und der Wanderknide nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Ob. 5.

Fig. 28. Stück eines Längsschnittes des „Knopf"-Ektoderms von Tubularia. Flemming-Eisenhämatoxylin. Leitz, Ok. 4, Obj. 5.

Fig. 29. Zwei längliche wandernde Nesselzellen von Tubularia (im Stiel), es sind nur die Konturen der Kapseln angegeben. Drei nacheinander folgende Stadien der Bewegung. Nach dem Leben mit Zeichenapp. gezeichnet. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.

Tafel II.

Fig. 1. Teil eines Längsschnittes von Campanularia, und zwar Übergangsstelle vom Stiel zum Hydranthen, um die Überwanderung der Nesselzellen zu zeigen. Flemmings Eisenhämatoxylin. Zeichenapp. Leitz, Ok. 4, Imm. $^1/_{12}$ und zirka um die Hälfte verkleinert. *V* diaphragmaartiger Vorsprung des Periderms; *H* Hydrothek; *Dr* Drüsenzelle des Ektoderms. Übriges wie früher.

Fig. 2. Wandernde Nesselzellen in einer Knospe von Campanularia. Nach Ablauf von je 3 Minuten sind dieselben drei Kniden mit Zeichenapp. aufgenommen. Eine Knide ist mit einem Sternchen bezeichnet. Nach dem Leben gezeichnet. Leitz, Ok. 4. Obj. 7.

download unter www.biologiezentrum.at

Fig. 3. Optischer Längsschnitt durch die Körperwand eines noch unbeschriebenen Hydroidpolypen. Nach dem Leben gezeichnet. Die Wanderknide wölbt das flache Ektoderm stark vor. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.

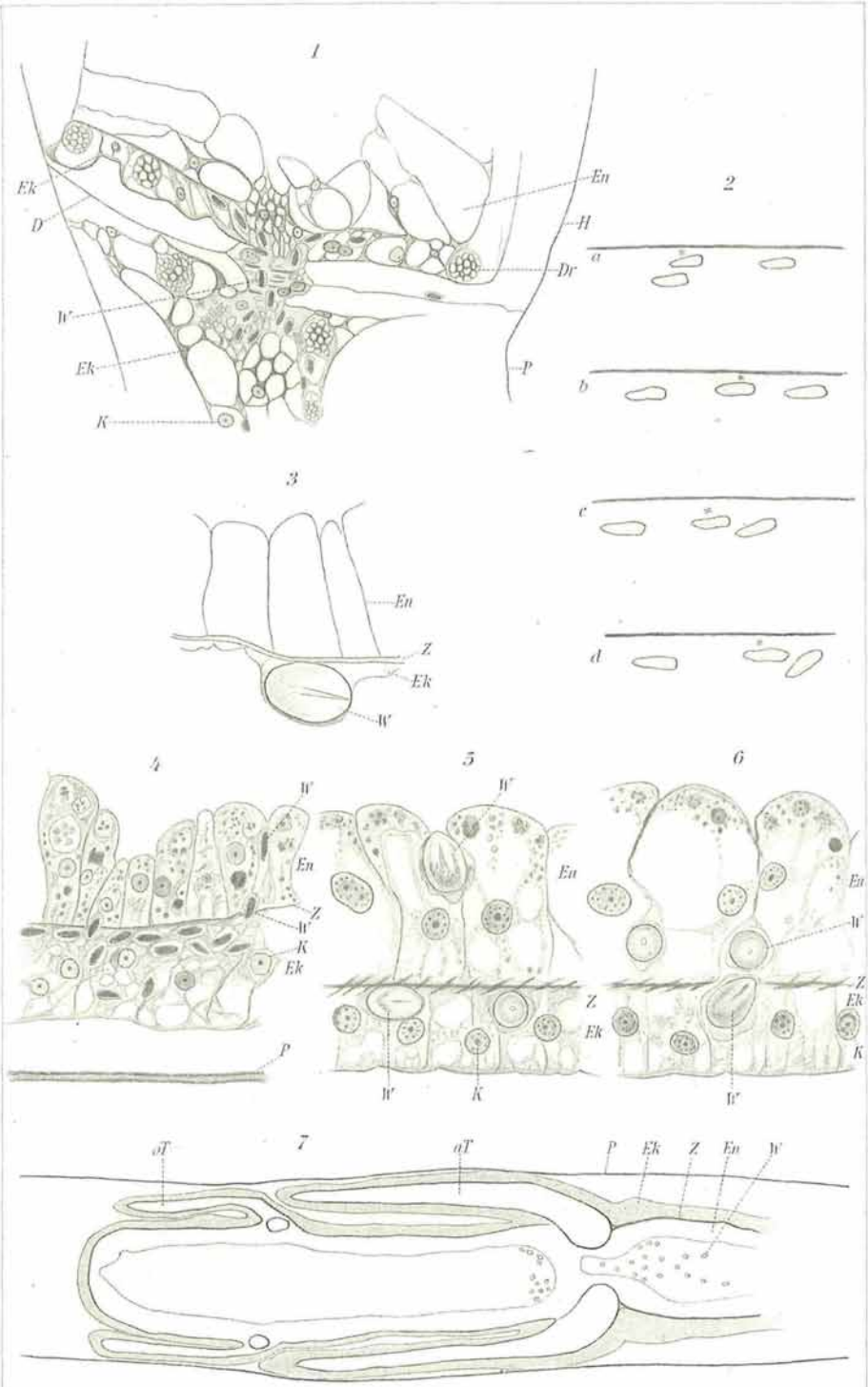
Fig. 4. Stück eines Längsschnittes aus dem Stiel von Campanularia. Im Ektoderm sind viele Nesselzellen. Einzelne dringen durch die Zwischenlamelle zwischen die Entodermzellen vor. FLEMMING-Eisenhämatoxylin. Zeichenapp. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 5 u. 6. Stücke des Längsschnittes von Tubularia aus der Hydranthenwand oberhalb der Insertionsstelle der aboralen Tentakeln, mit rückwandernden Nesselzellen zwischen den Entodermzellen. Sublimat-Hämatoxylin. Zeichenapp. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.

Fig. 7. Halbschematischer Längsschnitt durch einen jungen Hydranthen von Tubularia, der das Periderm noch nicht verlassen hat. Im Gastrallumen sind die schwimmenden Nesselzellen angedeutet. FLEMMING-Hämatoxylin. Zeichenapparat Leitz, Ok. 2, Obj. 3, verkleinert. *o T* orale Tentakel; *a T* aborale Tentakel.

download unter www.biologiezentrum.at

download unter www.biologiezentrum.at



Verlag v. Alfred Hölder, k.u.k. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 17

Autor(en)/Author(s): HadÅ¾i Jovan [Johann]

Artikel/Article: Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen. 65-94