

Über das Nervensystem von Hydra.

Von Jovan Hadži (Zagreb).

(Mit zwei Tafeln und zwei Figuren im Text.)

Einleitung.

Unsere Kenntnisse vom Nervensystem der Hydra und der Hydroidpolypen überhaupt haben sich seit dem Erscheinen der allgemein bekannten und grundlegenden Arbeit von K. C. SCHNEIDER (14) über *Hydra fusca* (1890) um nichts Wesentliches erweitert. Das hat CHUN (3) im Jahre 1902 konstatiert und das gilt ebenso noch heute. Wenn man bedenkt, daß sich SCHNEIDER bei der Untersuchung des Nervensystems von Hydra der Isolationsmethode bedient hatte, welche zwar in mancher Hinsicht, wie z. B. zur Untersuchung der Formelemente des Nervensystems und einigermaßen auch zur Ermittlung der Topographie des Nervensystems als brauchbar sich erwiesen hat; in anderer Hinsicht aber, z. B. zur Eruierung der Zusammenhänge der Nervenzellen untereinander und mit andersartigen Zellen, nicht verläßlich und daher nicht besonders geeignet ist, so ergibt sich von selbst die Notwendigkeit, das Nervensystem von Hydra nach anderen neueren, womöglich spezifischen Nervenmethoden zu untersuchen. Ein Versuch wurde zwar in dieser Richtung gemacht, aber auf eine wenig glückliche Weise. Ich meine die Arbeit von R. ZOJA (23) (1892), in welcher das Nervensystem von Hydra auf Grund von vitaler Methylenblaufärbung beschrieben worden ist. Indessen waren die Gebilde, welche ZOJA als Nervenzellen angesprochen hatte, gar nicht zelliger Natur. Es handelte sich vielmehr um ausgefällte Kristalle der Farbe selbst, die in den mit Flüssigkeit erfüllten Vakuolen der ektodermalen Muskelepithelzellen lagen, worauf ich später noch zurückkommen werde. Auch WOLFF (20), der ebenfalls an Hydra die vitale Färbung mit Methylenblau vorgenommen hatte, wie es mir scheint, gerade so

erfolglos wie ZOJA, hat die Angaben von ZOJA angezweifelt. Es bliebe noch die Arbeit von CHAPEAUX(2) zu erwähnen. CHAPEAUX, dessen Arbeit ich nirgends erwähnt finde [CHUN(3), WOLFF(20)], hat das Nervensystem von Hydra an Isolationspräparaten (nach HERTWIG) und Schnittserien studiert und ist ungefähr zu denselben Resultaten gekommen wie SCHNEIDER, hat aber die an gefärbten Schnitten gewonnenen Bilder, wie aus dem Vergleiche mit meinen Befunden hervorgeht, in einigen Punkten falsch gedeutet. Die übrigen Angaben einiger Autoren, die sich auf das Nervensystem von Hydra beziehen, werde ich bei der Beschreibung eigener Befunde kritisch erwähnen. Im allgemeinen Teil werde ich auch die vielfach angestellten Reizversuche an Hydra besprechen.

Vor K. C. SCHNEIDER haben das Nervensystem von Hydra NUSSBAUM(12) und JICKELI(8) untersucht; der letztere hat dasselbe zuerst gefunden. Die Ergebnisse der JICKELISCHEN Untersuchung sind sehr unvollkommen. Dagegen hat NUSSBAUM, dessen Arbeit SCHNEIDER unbekannt geblieben ist, viel mehr geleistet; die von ihm gefundenen entodermalen Sinneszellen sind später von SCHNEIDER wiedergefunden worden. Außerdem hat NUSSBAUM auch im Ektoderm Zellen gefunden, die er als Sinneszellen deutete. Einen Zusammenhang der Nervenzellen untereinander, oder der Nervenzellen mit anderen Zellen, hat NUSSBAUM nicht nachweisen können.

Die Ergebnisse der Untersuchungen von SCHNEIDER sind kurz folgende: Meistens multipolare Nervenzellen befinden sich basi-epithelial im gesamten Ektoderm und Entoderm (außer dem der Tentakel). Häufiger als sonst sind die Nervenzellen am Peristomfelde. In einigen wenigen Fällen gelang es zwischen zwei, höchstens drei Nervenzellen den Zusammenhang festzustellen. Auf Grund dieses Befundes hat man ganz allgemein auf das Vorhandensein eines plexusartigen Nervennetzes geschlossen. In einem Falle wurde eine Nesselzelle im Zusammenhange mit einer Nervenzelle gefunden und einige Male kamen Verwachsungen der Nervenzellfortsätze und Muskelepithelzellen zur Beobachtung. Sinneszellen konnten nur für das Entoderm nachgewiesen werden. Die Angaben über die Entstehung der Nervenzellen sowie der Sinneszellen lasse ich unberücksichtigt, weil die Entstehung der nervösen Elemente nicht Gegenstand dieser Arbeit ist. Sodann kann ich auf die Besprechung eigener Untersuchungen übergehen.

Vorliegende Untersuchungen wurden im II. zoologischen Institute der Universität Wien angestellt.

Spezieller Teil.

Zur Untersuchung habe ich die als zwei Arten unterschiedenen grauen und grünen Hydren (*Hydra fusca* und *Hydra viridis*), hauptsächlich aber die grauen verwendet. Für die Isolationsmethode und Schnittserienanfertigung ist die große *Hydra fusca* günstiger, für die Färbung *intra vitam* durch Methylenblaulösung aber haben sich die grünen Hydren als allein brauchbar erwiesen. Während meiner Untersuchungen habe ich folgende drei Methoden mit Erfolg angewendet: 1. Die Isolationsmethode nach HERTWIG-SCHNEIDER, u. zw. Fixation mit einem Gemisch von Osmium-Essigsäure (0.02% Osmiumsäure, 5% Essigsäure, 1 : 4), Mazeration in 1%iger Essigsäure (24 Stunden), Färbung in Pikrokarmün, Zerzupfung in Glycerin. 2. Schnittserienmethode, u. zw. Fixation mit Sublimatessig und Färbung der Schnitte mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin. 3. Vitale Färbung mit Methylenblaulösung. Außerdem wurden auch mit anderen spezifisch nervenfärbenden Methoden (BIELSCHOWSKY, RAMÓN Y CAJAL etc.) Versuche gemacht, aber stets ohne Erfolg. Die Ergebnisse der drei angewendeten Methoden ergänzen sich gegenseitig. Durch die Isolationsmethode werden einzelne Elemente ausgezeichnet isoliert und zur Darstellung gebracht. Eine gelungene Schnittserie mit entsprechender Färbung gibt uns Aufschluß über die Lagebeziehungen der nervösen Elemente und über die Histologie überhaupt. Die dritte Methode, die der vitalen Färbung, dient vorzüglich zur Feststellung der Zusammenhänge der nervösen Elemente. Somit werden wir ein ziemlich vollständiges Bild des Nervensystems von Hydra bekommen. Obwohl Hydra ihrer Organisation nach als einfach bezeichnet werden muß, so besitzt sie, wie wir weiter unten sehen werden, doch ein ziemlich gut ausgebildetes Nervensystem, was höchstwahrscheinlich mit ihrem Vermögen, sich frei zu bewegen, im Zusammenhang steht. Ich werde die Resultate jeder Methode für sich, der oben erwähnten Reihe nach, besprechen und zuletzt einen daraus resultierenden Überblick über das Nervensystem von Hydra geben.

1. Die Resultate der Isolationsmethode.

Diese Methode ist hauptsächlich deshalb angewendet worden, weil die meisten der vorliegenden Angaben auf Grund dieser Methode gemacht worden sind und einige davon einer Bestätigung harren. Die Isolationsmethode nach HERTWIG-SCHNEIDER hat manche Vorteile (besonders was die Untersuchung einzelner Zell-

elemente und das quantitative Vorkommen derselben in verschiedenen Körperregionen anbelangt), in anderer Hinsicht (z. B. die Frage nach der Innervation) ist sie nur mit großer Vorsicht zu brauchen. Jedenfalls ist die Isolationsmethode für sich allein nicht geeignet, ein vollständiges Bild des Nervensystems zu geben. Nach der Behandlung mit Osmiumessigsäure und Färbung mit Karmin wurden einzelne Körperteile von Hydra (Tentakel, Mundkegel, Fuß etc.) der Reihe nach zerzupft. Außerdem ist das Entoderm gesondert vom Ektoderm untersucht worden.

Im allgemeinen bin ich zu denselben Resultaten gekommen wie SCHNEIDER. Nervenzellen mit verschieden vielen (2—5) Fortsätzen befinden sich im gesamten Ektoderm von Hydra. In größter Anzahl sind sie am Mundkegel und am Fuße vorhanden (Taf. I, Fig. 9, 10, 11). Die Größe und Form der Nervenzellen ist ganz charakteristisch und daher sind sie als solche gleich zu erkennen. Die Größe derselben steht bedeutend hinter derjenigen der Muskel-epithelzellen zurück. Durch die Plasmaarmut sind sie leicht von den basiepithelial gelegenen, sog. indifferenten Zellen zu unterscheiden. Die Form der Nervenzellen richtet sich nach der Anzahl der Fortsätze. Außer Nervenzellen wurden im Ektoderm auch Zellen beobachtet, welche man wegen ihrer Form wohl als Sinneszellen deuten kann. Der Zelleib ist schmal und so lang wie das ektodermale Epithel. Der ellipsoide Kern liegt ungefähr in der Mitte der schmalen Zelle. Basal teilt sich das Plasma gewöhnlich in zwei Fortsätze. Am freien Ende hat die Zelle ein feines Härchen (Taf. I, Fig. 1, 5). (Bekanntlich haben die ektodermalen Muskel-epithelzellen an der Oberfläche keine Wimpern.) Nach dem Baue dieser Zellen zu schließen, sind sie eu-epithelial; wir wollen sie als Sinneszellen ansprechen. Die Sinneszellen sind in der Mundgegend gefunden worden.

Am Fuß habe ich, den Drüsenzellen anliegend, spindelförmige Zellen, ähnlich den oben beschriebenen, gesehen (Taf. I, Fig. 9, 10). Diese haben zwar keine Härchen am freien Ende, machen aber doch den Eindruck von Sinneszellen. Ähnliche Zellen hat NUSSBAUM(12) beschrieben, ohne anzugeben, in welcher Gegend er sie gefunden hat. SCHNEIDER(14) hat Sinneszellen im Ektoderm von Hydra ganz vermißt und daher angenommen, daß die Nesselzellen als Sinneszellen funktionieren.

Zusammenhänge der Nervenzellen untereinander habe ich öfters beobachtet. Was den Zusammenhang der Nervenzellfortsätze mit Muskel-epithelzellen und besonders mit Nesselzellen an-

belangt, so kann ich sagen, daß ein solcher an zerzupften Mazerationspräparaten kaum mit Sicherheit festzustellen ist. Wohl findet man ab und zu Verklebungen der Nervenzellfortsätze mit dem die Muskelfasern umhüllenden Plasma und viel seltener noch mit Nesselzellen. In sehr vielen Fällen wird die vermeintliche Verbindung der Nervenzellfortsätze mit anderen Zellen gelöst, sobald man an das Deckgläschen des Präparates klopft. In anderen Fällen aber blieben die Verbindungen trotz allen Klopfens bestehen (Taf. 1, Fig. 2, 3, 4), so daß man es als höchst wahrscheinlich bezeichnen muß, daß es sich hier um eine wirkliche Innervation handelt. In keinem Falle habe ich eine solch innige Verwachsung der Nervenzellfortsätze mit den Nesselzellen gefunden. Teils nach den Befunden und teils auf Grund der Überlegungen müssen wir das Bestehen einer Innervation der Nesselzellen bei Hydra in Abrede stellen. Darauf werden wir aber noch später zu sprechen kommen. Jetzt verweise ich nur auf den Umstand, daß an den Tentakeln, an welchen es Hunderte von Nesselzellen gibt, die Nervenzellen ziemlich spärlich vorhanden sind, so daß es ganz unmöglich ist, daß jede Nesselzelle innerviert wird, auch wenn man die Zahl der Nervenzellfortsätze berücksichtigt. Man wird nun doch nicht annehmen wollen, daß einige Nesselzellen innerviert werden, andere wieder nicht.

Im Entoderm fand ich weitaus weniger Zellen, welche man mit Sicherheit als Nervenzellen determinieren kann. Es ist auch nicht ganz ausgeschlossen, daß einige davon durch Unvollkommenheit der Trennung des Entoderms vom Ektoderm bei der Präparation als entodermal angesehen wurden, obwohl sie dem Ektoderm angehören. Es ist jedoch zweifellos, daß es entodermale Nervenzellen gibt (Taf. 1, Fig. 2, 3, 4). Da die übrigen angewandten Methoden zur Kenntnis der entodermalen Nervenzellen wenig oder gar nichts beitragen, so sind wir nur auf die Isolationsmethode angewiesen. Nach dem, was uns diese Methode über das entodermale Nervensystem sagt, dürfen wir nicht annehmen, wie es WOLFF(20) getan hat, daß es im Entoderm einen basiepithelialen Nervenplexus, ähnlich wie im Ektoderm gibt, da die vorgefundene Menge von Nervenzellen im Entoderm viel zu gering dazu erscheint. Auch die Fortsätze der entodermalen Nervenzellen sind nicht etwa länger, als die der ektodermalen, was ja der Fall sein müßte, wenn trotz der geringen Menge der Nervenzellen ein Nervenplexus gebildet werden sollte. Im Entoderm wurden des öfteren Zusammenhänge zwischen Nervenzellfortsätzen und Nährepithelzellen (zugleich Muskelzellen) beobachtet.

Eine Verbindung der Nervenzellfortsätze mit Drüsenzellen kam nicht zur Beobachtung.

Hydra gibt uns ein gewiß sehr seltenes Beispiel vom Vorhandensein entodermaler Sinneszellen. NUSSBAUM (12) hat an Mazerationspräparaten und Schnitten zwischen den Nährzellen des Entoderms schmale, lange, je ein Härchen tragende Zellen gefunden; er vermutete in ihnen Sinneszellen. Etwas später hat SCHNEIDER (14), ohne von dem Befunde NUSSBAUMS Kenntnis zu haben, dieselben Zellen gefunden und ebenfalls als Sinneszellen angesprochen. Unter denselben Umständen wie NUSSBAUM und SCHNEIDER habe ich auch solche Sinneszellen aufgefunden.

Unter den schmalen langen Zellen des Entoderms kann man zwei Formen unterscheiden. Die eine ist besonders häufig an den entodermalen Mundwülsten und stellt entweder schon fertige oder werdende, wie es die Übergangsformen zeigen, Schleimzellen (Drüsenzellen) dar. Die Schleimzellen sind an den Isolationspräparaten nicht leicht als solche zu erkennen (wie z. B. die Eiweißdrüsenzellen), wohl aber, wenn man die Schnittpräparate von mit Sublimat fixierten Tieren zum Vergleiche heranzieht. Die Schleimdrüsenzellen sind basal ganz schmal ausgezogene euepitheliale Zellen und verdicken sich allmählich gegen das freie Ende hin. An den Mundwülsten habe ich andere schmale Zellen außer diesen nicht beobachtet; sonach gäbe es an den entodermalen Mundwülsten keine Sinneszellen.

Im übrigen Entoderm, besonders in der unteren Hälfte des Tieres (fußwärts) kommen zwischen den Nährzellen schmale Zellen vor, welche wegen ihrer Form ganz den Eindruck von Sinneszellen machen. Hier findet man keine Schleimzellen. Außer der Form gibt es aber kein anderes Indizium oder Beweis, daß diese Zellen wirklich Sinneszellen sind. Erwähnenswert ist der schon von SCHNEIDER angegebene Umstand, daß die schmalen, als Sinneszellen angesprochenen Zellen an ihrem etwas verdickten freien Ende ein kürzeres Härchen besitzen, wogegen die Nähr- und Drüsenzellen je zwei lange Wimpern tragen. Der Kern der Sinneszelle ist meistens dem freien Ende genähert (Taf. I, Fig. 6, 7, 8), diese Stelle entspricht gewöhnlich zugleich der Stelle der größten Protoplasmanhäufung der sonst sehr schmalen Zelle. Basalwärts verdünnt sich die Sinneszelle immer mehr und zieht sich in einen feinen Fortsatz aus, der sich, wie es SCHNEIDER ebenfalls beobachtet hatte, verzweigen kann (Taf. I, Fig. 8). Einen Zusammenhang zwischen den entodermalen Sinneszellen und Nervenzellen habe ich

niemals beobachtet. Hingegen habe ich öfters an Zupfpräparaten Bilder gesehen, die auf einen Zusammenhang des basalen Fortsatzes der Sinneszelle mit dem basalen, die Muskelfaser enthaltenden Teil der Nährzelle hindeuten (Taf. I, Fig. 6, 7), vielleicht ist es nur eine Verklebung. Übergänge von den Sinneszellen zu den Nervenzellen, wie sie SCHNEIDER beschreibt, habe ich nicht beobachtet. Man muß hier bemerken, daß im Entoderm die Nervenzellen nicht so tief basal wie im Ektoderm liegen, sondern, wie man sich an den Schnitten überzeugen kann, oft bis zur halben Höhe der Nährzellen, die eng aneinander schließen, reichen. Diese höher liegenden Nervenzellen könnte man als Übergangsformen von Sinneszellen zu Nervenzellen deuten, aber mit ebensolchem Recht auch umgekehrt als Übergangsformen von Nervenzellen zu Sinneszellen. Weiter gibt es im Entoderm, und zwar besonders in der mittleren Körperregion, tiefer liegende Zellen, welche zu Drüsenzellen werden (Eiweißdrüsenzellen). Jugendzustände solcher Drüsenzellen haben vielleicht durch ihre Form auch dazu beigetragen, daß man an eine Umwandlung von Sinneszellen zu Nervenzellen gedacht hat.

Meines Wissens ist nur noch ein Beispiel, und zwar unter den Hydroidpolypen, bekannt, wo im Entoderm echte Sinneszellen vorkommen. Es sind von v. LENDENFELD (11) in der entodermalen Proboscisauskleidung von *Eucopella campanularia* Sinneszellen nachgewiesen worden. Da gibt es aber auch reichlich Nervenzellen, mit welchen die Sinneszellen in Verbindung stehen. Außerdem hat der entodermale Teil der Proboscis von *Eucopella* eine exponierte Lage, so daß uns das Vorkommen von Sinneszellen nicht wundern kann. Bei Hydra könnte man das Vorhandensein von Sinneszellen im Entoderm am ehesten durch das Vorkommen von Muskelfasern im Entoderm erklären, worauf wir noch später zu sprechen kommen werden.

2. Die Resultate der Schnittmethode.

Für die Feststellung der Lagerungsverhältnisse der einzelnen nervösen Zellelemente zu den übrigen Zellen ist die Schnittmethode unerlässlich. Eine selbstverständliche Voraussetzung ist aber, daß die Fixierung und Färbung dabei eine entsprechende ist, weil die nervösen Elemente von Hydra klein und bei nicht gelungener Schnittmethode gar nicht sichtbar sind. Beim Gelingen der Methode aber gewinnt man sehr klare und aufschlußgebende Bilder.

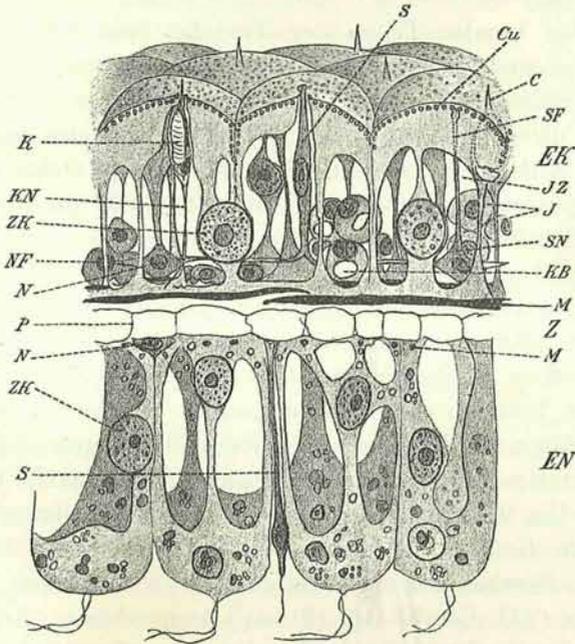
Bei Anfertigung der Schnittserien von Hydra bin ich folgendermaßen vorgegangen: Möglichst große Individuen wurden in ein

Uhrschälchen mit wenig Wasser gesetzt. Die nicht sehr ausgestreckten Tiere werden mit einem Gemenge von konzentrierter Sublimatlösung und 2% Essigsäure (100:7) rasch übergossen. Ausgestreckt dürfen die Tiere deshalb nicht sein, weil sonst die Epithelien zu platt werden und die basal gelegenen Elemente (indifferente Zellen, Nesselbildungszellen, Nervenzellen) aneinander gepreßt werden und schwer voneinander zu unterscheiden sind. Aus der Fixierungsflüssigkeit, in welcher die Tiere eine Stunde verbleiben können, werden sie wie gewöhnlich durch aufsteigend konzentrierten Alkohol (mit etwas Jod gemischt, zur Entfernung von Sublimat) und Xylol in Paraffin überführt. Die 5 μ dicken Schnitte werden nach der HEIDENHAINschen Methode ca. 12 Stunden in 3%iger Eisenalaunlösung zur Beizung gelassen und dann 16—20 Stunden in der Hämatoxylinlösung gefärbt. Das obligate Waschen dazwischen muß natürlich vorgenommen werden. Die überschwärzten Schnitte werden in derselben Eisenalaunlösung differenziert. Das ist ein sehr wichtiger Vorgang. Von der Fixierung und Differenzierung hängt die Güte der Schnitte ab. Das Plasma der Epithelzellen bleibt farblos, nur sehr feine Fibrillen sind darin sichtbar, ihre Kerne sind geschwärzt, die Nerven- und Sinneszellen sind ganz geschwärzt. Dadurch gibt sich die besondere Beschaffenheit der nervösen Elemente kund. Deutlich differenzierte Neurofibrillen in den Nervenzellen und ihren Fortsätzen habe ich nicht nachweisen können. WOLFF (20) glaubte die Neurofibrillen mittelst derselben Färbemethode nachgewiesen zu haben, ohne aber eine nähere Auskunft über deren Verlauf zu geben. Ich glaube mit Recht die Gebilde, welche WOLFF als Neurofibrillen angesprochen hat, als allgemeine fibrilläre Plasmastruktur deuten zu können, da ja die vermeintlichen Neurofibrillen auch in anderen als Nervenzellen vorkommen und weil an vital mit Methylenblau gefärbten Nervenzellen keine Neurofibrillen nachzuweisen waren, was gewiß der Fall gewesen wäre, wenn es Neurofibrillen gäbe. Da man aber am lebenden Plasma von Hydra nichts von der fibrillären Struktur sehen kann, so ist es nicht unmöglich, daß die an den Schnittpräparaten beobachtete fibrilläre Struktur des Plasmas bloß eine Folge der Fixation und Präparation ist. Ich werde die an Schnittpräparaten gemachten Beobachtungen der Reihe nach, zuerst die im Ektoderm, und zwar eines jeden Körperabschnittes für sich und dann die des Entoderms besprechen.

An den Tentakeln findet man tief gelegen (basiepithelial) eine mäßige Anzahl von Nervenzellen. Ihr länglicher Zelleib liegt

parallel zur Stützlamelle (Taf. I, Fig. 18). Außer diesen typischen Nervenzellen gibt es solche, die senkrecht zur Stützlamelle stehen und bis an die Oberfläche der Epithelzellen reichen, also euepithelial lagern (Taf. I, Fig. 20, 25). Die Kerne liegen in mittlerer Höhe der Zellen. Der Zelleib ist schmal und teilt sich basal. Am freien Ende habe ich an Schnitten kein Härchen beobachtet, es ist aber durchaus möglich, daß ein solches vorhanden war, aber bei der Präparation verloren gegangen ist. An Isolationspräparaten habe ich solche

Fig. 1.



Körperlich gedachter Ausschnitt der Leibeswand von Hydra, um die Lagebeziehungen der einzelnen Zellarten zu zeigen (Buchstabenerklärung vide Tafelerklärung).

Zellen mit einem Härchen am Ende gefunden. Ich glaube, daß man diese Zellen mit Recht für Sinneszellen halten kann. Die Epithelmuskelzellen schließen ganz eng aneinander, die Grenzen sind am Längsschnitt durch Einkerbungen der Oberfläche kenntlich. Die Sinneszellen liegen aber nicht an diesen Grenzen, sondern in den Arealen der Epithelmuskelzellen selbst, wie bekanntlich auch die Nesselzellen. Diese letzteren bilden in je einer Epithelmuskelzelle eine regelmäßige Rosette, in deren Mitte eine große Nesselzelle liegt und um sie herum eine größere Anzahl kleiner, „birnförmiger“. Man kann auch sagen, daß die Nessel- und Sinneszellen in den

Höhlungen der Epithelmuskelzellen liegen. Es ist dies jedenfalls eine sehr eigentümliche Lage (vgl. hierzu Textabbildung 1). Bei Isolation (Zupfen) nach der Mazeration lassen sich die Nessel- und Sinneszellen aus der Epithelmuskelzelle ganz unversehrt herausnehmen. Das zeigt uns, daß sie in keiner näheren Beziehung zu derselben stehen. Die Nesselzellen (besonders die birnförmigen) haben einen basalen Stiel, der sich mit Eisenhämatoxylin schwärzt und an der Stützlamelle angewachsen ist. Ein Zusammenhang des Stieles der Nesselzelle mit einem Nervenzellfortsatz ist nicht beobachtet worden.

An den basalen Teilen der Tentakel sind die Sinneszellen viel häufiger und weiter differenziert als jene am distalen Ende (gegen die Spitze des Tentakels zu). Das Plasma schwärzt sich, bei den an dem basalen Teil des Tentakels liegenden Sinneszellen, tiefer, der Zelleib ist basal stielförmig. An der freien Oberfläche ragt ein kegelförmiges, ganz ungefärbtes Endstück, welches das Dach der Epithelmuskelzelle durchbohrt, ebenso wie die Knidocile der Nesselzellen (Taf. I, Fig. 20) vor. Auch an den Tentakeln von Tubularia habe ich Sinneszellen nachweisen können. An den Tentakeln von Hydra selbst war ein Zusammenhang der Nervenzellen mit den Sinneszellen nicht zu konstatieren, wohl aber an der Mundscheibe. Die Tentakel sind sehr ungeeignet zum Aufsuchen solcher Zusammenhänge. Es ist aber zweifellos, daß sie auch hier bestehen.

Bis jetzt waren die Sinneszellen an den Tentakeln von Hydra unbekannt. Um die Reizbarkeit der Tentakel zu erklären, hat man, nachdem die KLEINENBERGSche Neuromuskeltheorie durch Aufindung von Nervenzellen zu Falle gebracht worden war, allgemein [SCHNEIDER (24), CHAPEAUX (2) etc.] angenommen, daß hier die Nesselzellen mit ihren Knidocils die Sinnesfunktion bestreiten. Natürlich ist jetzt diese ohnehin nicht bewiesene Annahme überflüssig. Auch die Funktion der Nesselzellen stellen wir uns jetzt ganz anders vor als früher (SCHNEIDER, IWANZOFF, WAGNER). Die Nesselzelle (wenigstens bei Hydroiden) funktioniert ganz selbständig auf chemische Reize hin und bedarf hierzu keiner von innen kommenden nervösen Reize. Es ist klar, daß die Nerven- und Sinneszellen wegen der Muskelfasern da sind und mit den Nesselzellen in keiner Beziehung stehen.

Im Entoderm der Tentakel gibt es bloß Nährzellen, welche nicht einmal Muskelfasern gebildet haben. Es sind hier weder indifferente, noch Nervenzellen vorhanden. Das Fehlen der Nervenzellen erscheint uns hier ganz verständlich.

Die höchste Differenzierung hat das Nervensystem von Hydra im Gebiete der inneren Tentakelbasen bis zur Mundöffnung erreicht. Auch der Quantität nach ist dieses Gebiet am besten versorgt. Der Mundkegel (das Peristomfeld) ist wegen seines histologischen Verhaltens für die Untersuchung sehr geeignet. Es fehlen nämlich hier die indifferenten Zellen, die Nesselbildungszellen und die Nesselzellen selbst beinahe vollständig, so daß von den basiepithelial vorkommenden Zellen nur die Nervenzellen vorhanden sind. Das Plasma der Epithelmuskelzellen ist sehr vakuolig und ungefärbt, basal sind sehr starke Muskelfasern ausgebildet. Die nervösen Elemente sind dagegen geschwärzt und daher leicht kenntlich.

Am Mundfelde kann man sofort zwei Arten von nervösen Elementen unterscheiden: Nervenzellen und Sinneszellen von typischem Bau. Die Nervenzellen sind in großer Anzahl über die gesamte Mundfläche verbreitet, liegen der Stützlamelle genähert und parallel zu derselben (Taf. I, Fig. 16, 17, 23, 24). Über die Verlaufsrichtung der Nervenzellfortsätze kann uns die Schnittmethode keine vollkommenen Aufschlüsse geben. Der Stützlamelle liegen unmittelbar die starken, dicht nebeneinander gelagerten Muskelfasern an. Längs und quer über diese sind die Nervenfasern gelagert, berühren aber (wenigstens am Schnitte) nicht in ihrem ganzen Verlaufe die Muskelfasern.

Die Lagerung der Nervenzellen in bezug auf die Epithelmuskelzellen ist die gleiche wie an den Tentakeln: oben (an der freien Oberfläche) und unten (an der Stützlamelle) und nur streckenweise auch dazwischen schließen die Epithelmuskelzellen dicht aneinander. Zwischen dem Dache der Epithelmuskelzellen, das aus der kutikularen Schichte und einem dünnen Wandbelag von Plasma besteht, und dem basalen, die Muskelfasern enthaltenden Teil ziehen schmale, fadenförmige Plasmastränge und lassen breite Hohlräume zwischen sich frei. Diese vakuolenähnlichen, mit einer Flüssigkeit erfüllten Hohlräume der Epithelmuskelzellen kommunizieren untereinander. Der Kern der Epithelmuskelzellen befindet sich in einem solchen, vom Dache zum Boden ziehenden Plasmastrang. In den Hohlräumen befinden sich die basiepithelial liegenden Zellen. Dadurch, daß die Hohlräume untereinander kommunizieren, ist es den Nervenzellfortsätzen ermöglicht, sich untereinander zu verbinden und einen Plexus zu bilden. Sehr oft liegen im Areale einer Epithelmuskelzelle eine ganze Menge indifferenten Zellen, so daß man von der ersteren nur das Dach und den Boden sieht. Die Sinnes- und Nesselzellen (besonders die letzteren) gelangen durch

Wachstum vom Boden, mit welchem die Nesselzellen in Verbindung bleiben, bis zum Dache und durchbohren zuletzt dasselbe. Wir können diese Lagerung auch so auffassen: die Epithelmuskelzellen haben sehr komplizierte, vielfach gewundene Grenzlinien ihrer Oberfläche (wie sie etwa die Leberzellen haben) und zwischen ihnen, wenn auch scheinbar in ihnen, liegen andere Zellen, welche auf die Formation der Oberfläche (seitliche) der Epithelmuskelzellen von Einfluß sind (vgl. Textabbildung 1).

Für den Mundkegel sind überaus charakteristisch die Sinneszellen. Sie kommen in solch typischer Ausbildung nur hier vor und sind in der Nähe der Mundöffnung am häufigsten vorhanden (Taf. I, Fig. 16, 17, 21, 22, 23, 24). Die Form der Sinneszellen ist so charakteristisch, daß man sie auf den ersten Blick als solche erkennen kann und doch sind sie bis jetzt unbekannt geblieben. Die Sinneszellen sind schmal und spindelförmig, ungefähr gleich hoch wie die Epithelmuskelzellen. Der ovoide Kern kann in verschiedener Höhe liegen, doch ist er meistens in mittlerer Höhe gelagert. An der Stelle, an welcher der Kern liegt, ist die Sinneszelle etwas verdickt, und verschmälert sich gegen das freie und basale Ende. Der Kern ist sehr chromatinreich und schwärzt sich so intensiv, daß man ein Kernkörperchen gar nicht erkennen kann. Auch das dürftige Zellplasma schwärzt sich, besonders an seinem distalen Teil, wo man keine Struktur erkennen kann. Am proximalen Teil zeigt das Plasma je nach der Behandlung verschiedene Struktur. Einmal erscheint es fein körnelig, ein anderesmal mehr faserig.

Das freie Ende der Sinneszelle zeigt eine eigenartige Differenzierung (Taf. I, Fig. 19, 21). Der distale Teil der Sinneszelle, der bis zur Oberfläche der Epithelmuskelzelle reicht und diese oft selbst hervorwölbt, ist gewöhnlich am Ende etwas verbreitert (sockelartig). Mit dieser Verbreiterung hält sich die Sinneszelle an der Kutikularschichte der Epithelmuskelzelle fest. Die Verbindung muß ziemlich innig sein, da man bei der Isolation so selten eine Sinneszelle freipräparieren kann. Je nach dem Kontraktionszustande des Tieres wechselt auch die Höhe des Epithels, und da die Sinneszellen an die Oberfläche der Epithelmuskelzellen gebunden sind, so müssen sie diese Schwankungen der Epithelhöhe immer mitmachen. Daher kommt es, daß die Sinneszelle einmal die Oberfläche der Epithelmuskelzelle, in deren Areale sie liegt, hervorwölbt, ein anderesmal ihr freies Ende in einer Einsenkung der Kutikularschichte liegt. Wenn das Tier sehr ausgestreckt ist und die Epithelmuskeln viel niedriger werden, als die Sinneszellen

sind, so müssen sich die Sinneszellen krümmen, damit die Höhen-differenzen ausgeglichen werden. Ähnlich verhalten sich auch die Nesselzellen.

An der sockelförmigen Verbreiterung der Sinneszelle liegt, über die Oberfläche der Epithelmuskelzelle ragend, ein kleines, kegelförmiges Gebilde, u. zw. sitzt es mit der breiteren Basis der sockelartigen Verbreiterung an und endigt spitz. Dieser kegelförmige Aufsatz, der offenbar einem Sinnesfortsatz gleichzustellen ist, färbt sich matt oder gar nicht, und ist mattglänzend. Manchmal habe ich zwei solche Sinnesfortsätze an einer Sinneszelle beobachtet (Taf. I, Fig. 21). Basal verläuft die Sinneszelle gewöhnlich in zwei Fortsätze, die der Stützlamelle parallel liegen. Es ist mir gelungen nachzuweisen, daß diese Fortsätze der Sinneszellen mit den Nervenzellfortsätzen in Verbindung stehen, wodurch der Charakter der Sinneszellen als solcher und ihrer basalen Fortsätze als nervöser Fortsätze bestimmt wird (Taf. I, Fig. 17, 24). Über die Lagerungsweise der Sinneszellen ist schon früher gesprochen worden. Es sei hier nur bemerkt, daß gerade aus der Lagerungsart der Sinneszellen hervorgeht, daß sie aus basiepithelial gelegenen Elementen hervorgegangen sind und erst sekundär euepithelial geworden sind, wie wir das für die Nesselzellen auch am ausgewachsenen Tier sehen können. Ontogenetisch (vielleicht auch phylogenetisch) sind die basiepithelialen Zellen aus euepithelialen entstanden. Die Frage, ob die Verbindungen der Sinneszellen mit den Nervenzellen primärer oder sekundärer Natur sind, wollen wir hier nicht berücksichtigen, weil sie nur auf Grund des Studiums der Ontogenie mit Sicherheit zu beantworten ist.

Was die spezielle Funktion der Sinneszellen anbelangt, so ist es am wahrscheinlichsten, daß sie in der Perzeption der Wasserbewegung besteht. Es ist leicht zu beobachten, daß sich das Tier beim Vorbeischwimmen von kleineren Tieren (z. B. Crustaceen) unruhig verhält, wenn auch eine chemische Einwirkung seitens der Tiere ausgeschlossen ist (z. B. Cyclops), gegen den die Nesselkapseln nicht losgehen, weil sie eben chemisch nicht gereizt werden, da Cyclops gut gepanzert ist [WAGNER(18)]. Von einem Sehen kann kaum die Rede sein.

Nach der Anzahl der Nerven- und Sinneszellen zu schließen, können wir sagen, daß der Mundkegel die empfindlichste Stelle der Hydra ist, was auch die physiologischen Versuche beweisen. Die Tentakel, die man wegen ihrer Form und Beweglichkeit für sehr empfindlich halten könnte, sind es, wie die Histologie und die

Reizversuche zeigen, nicht; im gleichem Maße dienen sie vielmehr als Sitz der Nesselbatterien zum Angriff und Schutz. Für die Tastempfindungen sind sie wegen der Länge zahlreicher, steifer Knidocile gar nicht empfänglich. Am Mundkegel fehlen die Nesselzellen beinahe vollständig (besonders die birnförmigen, die die längsten Knidocile besitzen). An der Basis der Tentakel (besonders dem inneren Teil der Basis) gibt es noch Sinneszellen, gegen die Spitze des Tentakels werden sie immer seltener; mit den Nesselzellen ist es gerade umgekehrt.

Im Gegensatze zum Reichtum an nervösen Zellelementen dieser Region im Ektoderm finden wir im Entoderm (an den Schnitten) gar nichts davon. Das Entoderm bildet in der Mundregion mächtige Wülste, die aus Nährmuskelzellen und Schleimdrüsenzellen bestehen. Beide Zellarten sind langgestreckt und reichen bis an die Stützlamelle, u. zw. die Nährzellen mit mächtigen Muskelfasern (basal), die ungefähr zirkulär verlaufen. Zwischen den Nährmuskelzellen liegen in sehr großer Anzahl die nur am freien Ende keilförmig verdickten, basalwärts in einen dünnen Faden ausgezogenen Schleimdrüsenzellen. Nur an jungen Individuen findet man basiepithelial mehr indifferente Zellen, die aber sichtlich zu Schleimdrüsenzellen werden, welche allmählich verbraucht werden. Bei älteren Individuen sind überhaupt kaum basiepitheliale kleinere Zellen vorhanden. Zellen, die man als Sinneszellen deuten könnte, gibt es auch nicht. Ein Übersehen ist nicht leicht möglich, weil auch die kleinsten Exkretkörner wohl sichtbar sind. Wenn irgendwo im Entoderm, so wären in erster Reihe in der Mundregion die Nerven- und Sinneszellen zu postulieren, weil hier die Muskulatur am mächtigsten entwickelt ist und weil die Mundwülste am ehesten mit der Außenwelt (beim Verschlingen der Beute) in Berührung kommen. Um uns die reaktionsmäßige Tätigkeit der entodermalen Muskulatur dieser Region erklären zu können, müssen wir uns eine andere, als direkt von Sinneszellen vermittelte Reizmittelung als wenigstens mögliche ausfindig machen; doch darüber im allgemeinen Teil.

Das Ektoderm des nächsten Körperabschnittes, von der unteren Tentakelbasis bis zum Fuß, also der eigentliche Leib, zeigt hinsichtlich des Nervensystems einfache Verhältnisse. Der obere Teil dieses Abschnittes ist wegen seines Reichtums an indifferenten Zellen und Nesselbildungszellen nicht besonders zur Untersuchung geeignet, wohl aber der untere Teil, der auch reichlicher mit nervösen Elementen versehen ist. Über diesen ganzen Körperabschnitt

sind Nervenzellen ziemlich regelmäßig verteilt. Gegen den Fuß hin werden sie reichlicher angetroffen. Die Lage derselben ist die gleiche wie am Mundkegel, ebenso die der Nervenfortsätze.

Außer typischen Nervenzellen, welche ihre Fortsätze nur der Stützlamelle parallel entsenden, gibt es in diesem Körperabschnitt ganz allgemein auch solche, die je einen Fortsatz zur Oberfläche des Körpers abgeben (Taf. I, Fig. 26, 27 etc.). Die Form dieser atypischen, offenbar sensitiven Nervenzellen, die ich deshalb Sinnesnervenzellen nennen will, ist wenig verschieden von jener der typischen Nervenzellen. Der Hauptunterschied besteht außer in der Lage, eben darin, daß es einen rein sensitiven Fortsatz gibt. Die typischen Nervenzellen legen sich mit ihrem zumeist länglichen Zelleib ganz nahe an die Muskelfaserschichte, parallel der Stützlamelle, ebenso ihre meistens ellipsoiden Kerne. Die Sinnesnervenzellen liegen gewöhnlich etwas höher als die Muskelfasern, der Zelleib und der Kern stellen sich mehr weniger senkrecht zur Stützlamelle (Taf. I, Fig. 26, 27). Die Sinnesnervenzellen sind mehr tektiepithelial, die Nervenzellen mehr basiepithelial. Der zur Oberfläche ziehende Fortsatz wird in seinem distalen Abschnitt immer dünner. In den meisten Fällen sieht man (an Schnitten) am Ende des Sinnesfortsatzes keine besondere Differenzierung, nur manchmal ist dieses Ende blasig aufgetrieben (Endbläschen?). Da der Schnitt nur äußerst selten vollkommen parallel einem solchen Sinnesfortsatze geführt ist, der meistens etwas gebogen verläuft, so fällt es schwer, etwas allgemein gültiges betreffs dieser Enddifferenzierungen der Sinnesfortsätze auf Grund der Schnitte zu sagen; da wird uns die Methylenblau-methode mehr nützen. Die Lagerung der Sinnesnervenzellen ist dieselbe wie jene der Sinneszellen; daraus folgt, daß der Sinnesfortsatz auch in diesem Falle (ontogenetisch) erst sekundär die Oberfläche erreicht. Die Feinheit des Sinnesfortsatzes und seine Lagerung ist gewiß die Ursache davon, daß man die Sinnesnervenzellen an Isolationspräparaten nicht gefunden hat.

Die Verteilung der Sinnesnervenzellen ist eine fast gleichmäßige über den ganzen Körper der Hydra; nahe an der Fußregion sind sie etwas häufiger. Die Sinnesnervenzellen vertreten hier offenbar die Sinneszellen, die hier gänzlich fehlen, und ihr Vorhandensein erklärt uns die Reizbarkeit des Leibes. Basal laufen die Sinnesnervenzellen in zwei bis drei Fortsätze aus, welche, wie ich konstatieren konnte, mit Nervenzellfortsätzen im Zusammenhang stehen. Ob es rein motorische Fortsätze gibt, läßt sich nicht mit Sicherheit nachweisen. Oft kann man im Areale einer und derselben Epithel-

muskulzelle die Nervenzelle neben der Sinnesnervenzelle beobachten, wobei der Unterschied zwischen den beiden Zellformen klar hervortritt (Taf. I, Fig. 34).

Die Sinnesnervenzellen von Hydra sind bis jetzt unbekannt gewesen. JICKELI hat für einige marine Hydroidpolypen (besonders *Eudendrium*) ähnliche Zellen beschrieben.

Das Entoderm dieses Abschnittes besteht fast ausschließlich aus eu- und tektiepithelialen Elementen (bei ausgewachsenen Individuen). Die Hauptmasse bilden die fester als die ektodermalen Epithelmuskulzellen aneinander schließenden Nährmuskulzellen. Zwischen diesen liegen tektiepithelial die Eiweißdrüsenzellen, welche manchmal basale Fortsätze haben, die bis zur Stützlamelle reichen können. Außerdem kommen die schon vorher beschriebenen Sinneszellen hinzu. Die Sinneszelle ist auch epithelial, reicht aber nicht immer bis an die freie Oberfläche und liegt stets zwischen den Nährmuskulzellen. Basal reichen die Sinneszellen bis zur Stützlamelle (Taf. I, Fig. 29).

Von den basiepithelialen Zellen findet man hier sehr wenige. Ein Teil davon entfällt auf die indifferenten Zellen, die zu Eiweißdrüsenzellen werden, welche verbraucht und ausgestoßen werden. Sehr wenige gibt es von in verschiedener Höhe liegenden Nervenzellen, die sich durch Form und Größe von den indifferenten leicht unterscheiden lassen.

Am Fuß, dem letzten Körperabschnitt, liegen die Verhältnisse sehr klar zutage. Die ektodermalen Epithelmuskulzellen sind hier zu Drüsenzellen geworden; sie sind solide und scheiden besonders an der gesamten Oberfläche stark schwärzbare Fasern, höchstwahrscheinlich Stützfasern, aus. An der Grenzzone zwischen Leib und Fuß sind alle Übergänge vom gewöhnlichen zum drüsigen Epithel vorhanden. Hier ist die Lagerungsart der basiepithelialen Zellen sehr klar, weil sie nur zwischen den Drüsenzellen liegen können. Auch sonst ist der Fuß zur Untersuchung der Nervenlemente sehr günstig, weil andere subepitheliale Zellen beinahe vollständig fehlen. Der Fuß zeichnet sich durch Reichthum an nervösen Elementen aus. Es kommen auch hier zwei Nervenzellarten vor: typische Nervenzellen und Sinnesnervenzellen. Die ersteren sind gleich jenen an den übrigen Körperteilen und liegen tief basiepithelial. Die hier vorkommenden Sinnesnervenzellen unterscheiden sich von den früher beschriebenen. Sie nähern sich in ihrer Form mehr den Sinneszellen des Mundfeldes (Taf. I, Fig. 28, 32). Die Sinnesnervenzellen des Fußes sind schmal, spindelförmig; der Kern liegt ungefähr in der

Mitte des Zelleibes. Distal, wo sie die freie Oberfläche erreichen, lassen sie keine Differenzierung erkennen. Daß wir am Fuße von Hydra Sinneszellen finden, wird uns nicht wundern, wenn wir daran denken, daß sich Hydra mit demselben, auf der Unterlage kriechend, fortbewegt. Interessant ist der Umstand, daß man im Ektoderm von Hydra sozusagen alle Übergänge von typischen Nervenzellen bis zu den Sinneszellen auf einmal sehen kann. Am weitesten ist die Differenzierung am Mundkegel gegangen, der Fuß hält die Mitte und der Leib zeigt die einfachsten Verhältnisse. An den Tentakeln ist nur insofern das Nervensystem ausgebildet, als es für die dortselbst befindliche Muskulatur notwendig ist. Von einer Umwandlung der Epithelmuskelzellen zu Sinneszellen ist keine Andeutung vorhanden. Vielmehr sprechen die Befunde dafür, daß sich die Sinneszellen in der Ontogenie aus den Nervenzellen durch Vermittlung eines Sinnesnervenzellstadiums entwickelt haben und entwickeln. Auch im Entoderm sind keine Stützen dafür gefunden worden, daß die Sinneszellen die primären nervösen Elemente wären, aus welchen sich erst sekundär die Nervenzellen herangebildet hätten, durch Versenkung der ersteren in die Tiefe. In der phylogenetischen Entwicklung mag es so gewesen sein, aber am ausgewachsenen Tier ist davon nichts zu sehen.

Was das Entoderm der Fußregion anbelangt, so ist dem früher Gesagten nichts neues hinzuzufügen.

Ehe ich die Beschreibung der an den Schnittpräparaten gesehenen Gebilde, inwieweit sie sich auf das Nervensystem von Hydra beziehen, abschließe, will ich eine bemerkenswerte Tatsache erwähnen. Zwischen Ekto- und Entoderm befindet sich bekanntlich eine verschieden dicke, scheinbar vollkommen homogene Zwischenschicht, die Stützlamelle. SCHNEIDER (14) hat an den basalen Abschnitten der Epithelmuskelzellen, und zwar von dem die Muskelfaser umhüllenden Plasma ausgehende Plasmafortsätze beschrieben, welche sich in die Stützlamelle einsenken, ohne an den Isolationspräparaten konstatieren zu können, ob die Plasmafortsätze durch die Stützlamelle hindurch, z. B. vom Ektoderm zum Entoderm, gelangen. An dazu geeigneten Präparaten (an welchen die Stützlamelle dick gequollen und gänzlich ungefärbt geblieben ist, das Plasma hingegen gut gefärbt ist) habe ich in der Stützlamelle feine protoplasmatische Fasern nachweisen können. Diese Fasern verlaufen quer durch die Stützlamelle. Es ist aber schwer zu entscheiden, ob die Fasern sämtlich von den ektodermalen Epithelmuskelzellen zu den entodermalen Nährmuskelzellen ziehen, um

setzungen über das Nervensystem von Hydra. CHAPEAUX nimmt die Nesselzellen als sinnesperzipierend an und deshalb will er durchaus eine Verbindung der Nesselzellen mit den Nervenzellen finden; und obwohl es erwiesen ist, daß die Stiele der Nesselzellen an der Stützlamelle inserieren [SCHNEIDER (14)], zeichnet CHAPEAUX die Stiele der Nesselzellen im Zusammenhange mit Nervenzellfortsätzen. Wie wir später hören werden, gibt es eine solche Verbindung wenigstens für die Hydra nicht.

WOLFF (20) hat auf Grund der Angaben von SCHNEIDER (14) und nach eigenen Schnittpräparaten, die er aber nicht näher beschreibt, ein Schema des Nervensystems von Hydra konstruiert, das wir verwerfen müssen, nicht nur weil es teilweise hypothetisch, sondern auch unrichtig ist. Im Entoderm ist am Schema ein weitmaschiger Nervenplexus eingetragen, was den tatsächlichen Befunden nicht entspricht. Im Ektoderm gibt es lange Bahnen, die niemand aufgefunden hat, und die Nesselzellen vertreten die Sinneszellen. Die Angabe von WOLFF, wonach es in den Nervenzellen von Hydra durch Eisenhämatoxylin sich schwärzende Neurofibrillen gibt, habe ich schon erwähnt und Stellung dazu genommen.

JICKELI (9) hat an Schnitten von Hydra, die durch Osmiumsäure fixiert worden sind, feine Fäserchen beobachtet, die vom Ektoderm zum Entoderm durch die Stützlamelle verlaufen, und zwar gehen sie, wie ich auch beobachten konnte, von dem die Muskelfasern umgebenden Plasma aus. Für die Stützlamelle des Tentakels von Hydra erwähnt JICKELI zwar nicht ausdrücklich, ob er auch da die Fasern aus dem Ektoderm zum Entoderm durchziehen sah, wohl bemerkt aber JICKELI für die soliden Tentakel von Tubularia, daß er solche trotz vielen Suchens nicht auffinden konnte. Ich will bemerken, daß auch ich in der Stützlamelle des Tentakels von Hydra keine Plasmafäden gefunden habe, sonst aber überall. Ernährungsbeziehungen gibt es zwischen Ekto- und Entoderm zweifellos auch an den Tentakeln, es gibt aber im Entoderm der Tentakel weder Muskelfasern noch Nervenzellen, was mit dem Fehlen der Verbindungsfäden zwischen Ekto- und Entoderm in den Tentakeln möglicherweise in Beziehung steht. F. E. SCHULZE (16) gibt für Syncoryne an, daß diese Verbindungsfasern in den Tentakeln fehlen, wo auch die Muskelfasern im Entoderm mangeln. An seiner Abbildung sieht man sehr schön, daß die Verbindungsfasern nur knapp bis zur Tentakelbasis, bis wo es im Ekto- und Entoderm Muskelfasern gibt, vorkommen.

JICKELI hat an Schnitten von Eudendrium im Ektoderm Nervenzellen gesehen, die Fortsätze zur Oberfläche senden, also meinen Sinnesnervenzellen entsprechen würden. In einem Falle zeichnet er auch ein Endbläschen eines Sinnesfortsatzes ab.

3. Die Resultate der vitalen Methylenblaufärbung.

Schon der Tatsache an sich, daß die elektive vitale Färbung des Nervensystems von Hydra gelungen ist, muß man eine besondere Bedeutung beimessen, insoferne sich dadurch die besonders differenzierte Struktur der nervösen Elemente von Hydra kundgibt. Es sind schon sehr oft Versuche mit dieser Methode gemacht worden (SCHNEIDER, RETZIUS, ZOJA etc.), aber bei keinem Hydroiden mit befriedigendem Erfolge. Ich selbst habe zuerst mit *Hydra fusca*, die ja geeigneter dazu zu sein schien, Versuche gemacht, die aber stets erfolglos geblieben sind. Die Farbe sammelt sich in den Vakuolen der ektodermalen Epithelmuskelzellen reich an und wird in diesem Farbstoffe charakteristischen Kristallen ausgefällt. Hier und da färbt sich eine indifferente Zelle (das kommt sehr oft bei Tubularia vor), oder eine Nesselkapsel. Dann habe ich die Versuche auch auf die grüne Hydra ausgedehnt und bald stellten sich ganz distinkte Färbungen des Nervensystems ein. Es liegt dabei die Vermutung nahe, das Gelingen der elektiven Färbung der Gegenwart der Zoochlorellen, die in den entodermalen Nahrungsmuskelzellen massenhaft wohnen, zuzuschreiben. Die Zoochlorellen scheiden nämlich als chlorophyllhaltige Algen Sauerstoff aus. Daß dieser von den Algen ausgeschiedene Sauerstoff dem Gewebe des Wirtstieres zugute kommt, habe ich selbst durch einen Versuch gezeigt (24). Es ist eine sehr verbreitete Ansicht, daß der Sauerstoff die elektive Färbung des Nervensystems durch Methylenblau (intra vitam) begünstigt. Schon der Begründer dieser Methode EHRLICH (5) hat diese Ansicht vertreten. Bei *Hydra fusca* gelingt die Färbung auch bei bester Durchlüftung des Wassers nicht, wogegen sie bei *Hydra viridis* auch ohne Durchlüftung eintritt, jedoch ist sie hier vom Vorhandensein des Lichtes abhängig, was mit der oben erwähnten Vermutung übereinstimmt. Nur an hellen Tagen und wenn das Gefäß, das die Tiere enthält, an lichtem Orte aufgestellt ist, gelingt die Färbung, u. zw. ganz regelmäßig. Daß sich die Nervenzellen im Ektoderm färben, obwohl die Zoochlorellen in den Entodermzellen leben, wird uns nicht befremden, wenn wir bedenken, daß die Gase (Luft) auch normalerweise durch das Gewebe und die Stützlamelle hindurchdiffundieren müssen.

Bei der vitalen Färbung der Hydra mit Methylenblau bin ich folgendermaßen vorgegangen: Es wurde eine konzentrierte Lösung von Methylenblau (von GRÜBLER oder LENOIR und FORSTER, am besten rektifiziert) in destilliertem Wasser angefertigt und diese sorgfältig filtriert. Die Tiere (*Hydra viridis*) werden in ein kleines Gefäß, das mit reinem Wasser gefüllt ist, gesetzt. Von der Lösung der Farbe werden allmählich einige Tropfen unter steter Mischung des Wassers in das Gefäß, welches die Tiere enthält, zugesetzt, bis das Wasser einen tiefblauen Ton angenommen hat, aber doch durchscheinend ist (auf 50 cm³ Wasser kommen ungefähr 3 cm³ konzentrierter Lösung). Schon nach einigen Minuten soll ein Tier zur Kontrolle untersucht werden. Gewöhnlich ist ein Aufenthalt, von einer halben bis dreiviertel Stunden notwendig, bis die Färbung vollkommen eingetreten ist. Je nach der Lichtintensität geschieht es etwas früher oder später.

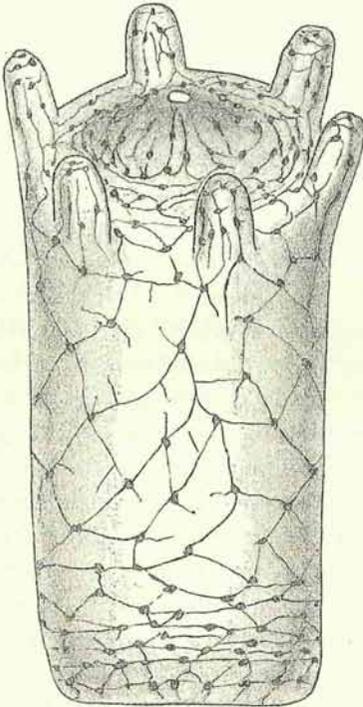
Das zu untersuchende Tier ist mit einem Tropfen Wasser auf den Objektträger zu bringen, mit einem Papierstreifen zu umsäumen und mit dem Deckgläschen zu bedecken. Leider kann man bei Hydra wegen ihrer Körperbeschaffenheit die Vorteile der vitalen Methylenblaufärbung nicht vollauf ausnützen. Um das gefärbte Tier untersuchen zu können, muß Hydra plattgedrückt werden, weil die dichte Lage der Zoochlorellen sonst keine Durchsicht auf die basiepithelial gelagerten, blau gefärbten Nervenzellen und besonders auf ihre Fortsätze gestatten würde. Auch habe ich beobachtet, daß mit der Steigerung des Druckes die Intensität der Färbung erhöht wird. Andererseits zieht wieder die Plattdrückung ein baldiges Absterben des zu untersuchenden Tieres nach sich. Der Körper der Hydra wird gezerrt und zerfließt bald, wobei die Färbung (auch schon etwas früher) diffus wird.

Oft tritt die Färbung vor den Augen während der Beobachtung auf. Es kam weiter vor (besonders schön bei Tubularia), daß die schon vorhandene Färbung plötzlich verschwand, um dann wieder aufzutreten, was uns zeigt, daß es sich bei der Färbung der Nervenzellen um einen wirklich vitalen Vorgang handelt, d. h. daß die Nervenzellen *intra vitam* gefärbt werden. Ähnliches hat W. KOLMER an den Larven von *Corethra* beobachtet (Biol. Centralbl., 24, 1904). Die Ausnützung der oft ganz vollkommenen Verfärbung der nervösen Elemente hindert auch der Umstand, daß sich die gefärbten Tiere nicht fixieren lassen, um Schnittserien anfertigen zu können, und daher bloß die Untersuchung am lebenden, plattgedrückten Tier möglich ist. Höchstwahrscheinlich bringt es

nur diese Untersuchungsart mit sich, daß man durch diese Methode gar nichts vom Nervensystem des Entoderms erfahren kann. Daher gilt das in folgendem Geschilderte nur für das Ektoderm.

Gewöhnlich tritt die Färbung nicht am ganzen Körper auf, sondern nur an einzelnen Körperteilen, u. zw. am meisten in der Fußgegend und an den äußeren Tentakelbasen. Die Fußgegend ist auch sonst zur Untersuchung der Nervenzellen am günstigsten,

Fig. 2.



Kombiniertes Übersichtsbild des ektodermalen Nervensystems von Hydra (schematisch).

weil die sekretreichen Drüsenzellen des Fußes gegen den Druck sehr widerstandsfähig sind und eine Beobachtung im optischen Längsschnitt gestatten. Der Mundkegel, der ja manches zu bieten versprach, kam nur selten, u. zw. unter besonderen Umständen, wovon später die Rede sein wird, zur Beobachtung; gewöhnlich ist er von den kontrahierten Tentakeln bedeckt.

Bei gelungener Färbung gewinnt man ein recht schönes und vollkommenes Bild des ektodermalen Nervensystems von Hydra. Die dunkelblau gefärbten, zahlreichen Nervenzellen sind über den ganzen Körper und auf den Tentakeln verbreitet. Die Zellkörper sind durch viele, in allen Richtungen verlaufende Nervenfortsätze untereinander verbunden und bilden ein je nach der Körperregion verschieden dichtes Nervenfasernetz. Wie auch die früher besprochenen Methoden gezeigt haben, so ergibt auch diese, daß die Nervenzellen in der Mundregion und am Fuß häufiger als sonst sind und daher auch das Nervenfasernetz hier engmaschiger ist (Textfig. 2). Alles dies sieht man auf einem hellgrünen Untergrund, den die Zoochlorellen bilden.

Die Form und die Größe der Nervenzellen ist sehr mannigfaltig. Von ganz kleinen Zellen, deren Kern von nur wenig Plasma umgeben ist, bis zu verhältnismäßig großen, plasmareichen

finden wir alle Übergänge, so daß in dieser Hinsicht keine Einteilung der Nervenzellen (nach der Größe) möglich ist, wie das laut des Referates in SCHWALBES Jahresbericht (IV. Bd.) MIYASHIMA getan hat. Dasselbe gilt für die Form der Nervenzellen, die je nach der Menge von Plasma und nach der Anzahl vorhandener Nervenfortsätze verschieden ist (siehe verschiedene Figuren auf Taf. II). Am häufigsten sind solche mit 3—5 Fortsätzen. Der Zellkörper ist an den Stellen, an welchen ein Nervenfortsatz entspringt, zipfelförmig ausgezogen und verengt sich allmählich. Gewöhnlich ist der Zellkörper in zwei bis drei Richtungen stärker ausgezogen. Oft besitzt die Nervenzelle einen dickeren, plasmatischen Fortsatz, von welchem aus dann mehrere dünne Fortsätze ausgehen. Es sind auch mehr runde Nervenzellen von mir beobachtet worden. Was die Lagerungsverhältnisse der Nervenzellen anbelangt, so ist dem gelegentlich der Besprechung der an Schnitten gewonnenen Resultate gesagt nichts neues hinzuzufügen.

Das Plasma der intra vitam mit Methylenblau gefärbten Nervenzellen erscheint inhomogen, mehr wabig, mit eingelagerten kleinen Körnchen und ungleich gefärbt (Taf. II, Fig. 14). Es färbt sich nämlich hauptsächlich die um die Waben befindliche, konsistentere Substanz, welche oft nur in flockenförmigen Stücken, die untereinander in Verbindung stehen, vorhanden ist. Das Aussehen des Plasmas wechselt sehr, je nach der Länge der seit der Färbung verstrichenen Zeit. Das Plasma der Nervenzellen ist nämlich im Vergleich zu dem Plasma der übrigen Zellen äußerst zart und empfindlich; es verändert bald nach dem Auftreten der Färbung seine Struktur. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß diese flockige und wabige Beschaffenheit des Nervenzellplasmas etwas anormales, durch den Beginn des Zerfalles bedingtes ist. Dafür spricht auch der Umstand, daß ganz allgemein an dem mit Methylenblau gefärbten Nervenzellplasma, bald nachdem das Tier mit dem Deckgläschen bedeckt wird, ein mattglänzender, gelblichgrauer Flüssigkeitstropfen auftritt, u. zw. gewöhnlich am Rande des Zelleibes (Taf. II, Fig. 16, 18).

An einer Stelle im Zellplasma schwindet das Plasma, es sammelt sich sehr rasch die fettig aussehende Flüssigkeit an und buchtet bald die Zellwand aus. Die Größe des Tropfens kann der Größe der Nervenzelle gleichkommen. Der Tropfen kann aus der Nervenzelle ganz hinaustreten, mischt sich aber mit der interzellulären Flüssigkeit nicht. Der von der Nervenzelle ausgeschiedene Flüssigkeitstropfen scheint ein Zerfallsprodukt der Nervensubstanz

(des Plasmas) zu sein, vergleichbar jenen Flüssigkeitstropfen, die etwa bei der Muskeldegeneration aufzutreten pflegen. Hier schwindet auch mit der Vergrößerung des Tropfens das Neuroplasma. SCHAEFFI hat an den Nervenzellen der Siphonophoren ähnliches beobachtet, in diesem Falle ging aber die Bildung des Flüssigkeitstropfens vom Zellkern aus; die Flüssigkeit ergießt sich in den perizellulären Raum.

Fibrilläre Strukturen sind in den Nervenzellen niemals beobachtet worden. Der Zellkern, dessen Größe mit jener der Nervenzellen im Verhältnisse steht, färbt sich intensiver als das Zellplasma. Außer der äußersten Schichte des Zellkernes sind im Kern auch noch dunkler gefärbte Gebilde, kleine Körnchen und ein deutlich ausgebildeter Nukleolus, dessen Vorhandensein oft in Abrede gestellt wurde, stets zu sehen.

Die Nervenzellfortsätze zeigen eine ähnliche Struktur wie das Zellplasma. Das Plasma der Fortsätze ist jedoch mehr homogen, sehr feinkörnig und erst nach längerem Stehen zeigt es eine mehr flockige Beschaffenheit. Die Nervenzellfortsätze sind sehr dehnbar (natürlich in frischem Zustande), durch den Druck des Deckgläschens werden die Entfernungen zwischen den Nervenzellen größer und dadurch werden die Nervenzellfortsätze in die Länge gedehnt. Beim Aufheben des Druckes wird wieder die frühere Lage eingenommen. Wenn der Zug zu groß wird, dann reißen die Nervenfortsätze.

Wenn man bedenkt, daß sich der Körper von Hydra um das Vielfache seiner kürzesten Ausdehnung zu strecken vermag, dann wird uns die Dehnbarkeit der Nervenzellfortsätze ganz verständlich erscheinen. Wie an den Nervenzellen, so treten auch an ihren Fortsätzen die vorher erwähnten Flüssigkeitstropfen (Taf. II, Fig. 13), u. zw. vorwiegend an Stellen auf, an denen der Fortsatz etwas verdickt ist oder sich verzweigt, und zuletzt auch an freien Enden desselben. Die Hauptfortsätze, von denen es 2—3 gibt, sind stets mächtiger als deren Verzweigungen und als die Nebenfortsätze und zeigen oft Anschwellungen, besonders an Kreuzungsstellen. Die frei endigenden Nervenfasern sind stets kürzer als die Hauptnervenfasern, die die Nervenzellen untereinander verbinden. An den Hauptfasern treten auch Verzweigungen auf (Taf. II, Fig. 1).

Die Methylenblaumethode gibt uns eine günstige Gelegenheit, die Verlaufsrichtung der Nervenfasern zu studieren. In der Regel bekommt man bei der Untersuchung die Seitenansicht zu Gesicht, u. zw. ist das Tier stets in kontrahiertem Zustande. Unter diesen

Umständen scheinen die Nervenfasern am Körper unregelmäßig in allen Richtungen zu verlaufen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß am ganz ausgestreckten Tier die Längsrichtung (vom Mund zum Fuß) vorwiegt, was am kontrahierten Tier nicht zu konstatieren ist. Am Leib bilden die Nervenzellen mit ihren Fortsätzen ein ungleichmäßig weitmaschiges Netz (Textfig. 2). Ein regelmäßiger Verlauf der Nervenzellfortsätze ist an den unteren Teilen der Tentakel zu beobachten (Taf. II, Fig. 2), hier ziehen nämlich die ziemlich zahlreichen Nervenfasern aneinander parallel den Tentakeln entlang. Die Nervenzellen zeigen auch eine Streckung in derselben Richtung.

Wenn man sehr kleine Individuen zur Untersuchung benützt, so gelingt es ab und zu, die fast zu einer Kugel kontrahierten Tiere dazu zu veranlassen, sich mit dem Munde oder Fuße an den Objektträger festzusetzen und diese dann in derselben Lage mit dem Deckgläschen zu fixieren. Auf diese Weise gewinnt man die Ansicht des Mund- und Fußpoles und dabei stellt sich heraus, daß hier die Verlaufsrichtung nicht so unbestimmt ist wie am Leib, u. zw. am Fußpol die regelmäßige Anordnung der Nerven-Zellen und -Fortsätze viel deutlicher ausgebildet ist, als am Mundpol.

Um die mit Drüsenzellen besetzte Fußscheibe findet man einen ganz distinkt ausgebildeten Ring von dicht angeordneten Nervenzellen und Nervenzellfortsätzen (Taf. II, Fig. 6). Die Nervenzellen sind im Sinne der zirkulär verlaufenden Nervenfasern in die Länge gezogen. Bei der Seitenansicht ist dies selbstverständlich nicht so deutlich zu sehen, weil das Tier bei der Untersuchung stark deformiert (seitlich ausgebuchtet) wird und der Ring doch nicht so mächtig und konzentriert ist, daß er unter solchen Verhältnissen als solcher imponieren könnte. Wie ich schon früher erwähnt habe, fällt auch bei der Seitenansicht dieser Region die große Anzahl von Nervenzellen auf und man sieht die Hauptfasern zirkulär (in der Querachse) verlaufen. Außer den ringsverlaufenden Hauptfasern gibt es auch solche, welche in der Längsrichtung und schräg verlaufen. Nach oben hin steht der Nervenring mit dem allgemeinen Nervenplexus in Verbindung. Nach unten hin strahlen zahlreiche Nervenzellen mit ihren Fortsätzen zwischen die Drüsenzellen aus.

Ein ähnliches Verhältnis, aber schwächer ausgebildet, finden wir am Mundfelde (Textfig. 2). An der Peripherie des Mundfeldes verlaufen die Nervenzellen und ihre Fortsätze zirkulär und stehen mit jenen der Tentakel und andererseits mit jenen des Leibes im

Zusammenhänge. Gegen die Mundöffnung hin ziehen die Nervenzellen radiär, was mit dem an Längsschnitten Beobachteten übereinstimmt. Es war leider nicht zu entscheiden, was mit den Nervenfasern geschieht, die bis zum Mundrande verlaufen, ob sie nämlich an demselben endigen, oder ob sie etwa am Übergange vom Ektoderm zum Entoderm in das letztere umbiegen und dortselbst weiter verlaufen, wo sie dann die sehr stark ausgebildete entodermale Muskulatur der Mundscheibe innervieren würden.

Wie man bei der seitlichen Flächenansicht deutlich sehen kann, ist der Verlauf der Nervenzellfortsätze nicht an die Grenzen der Epithelmuskelzellen gebunden. Die Nervenzellen, wie auch ihre Fortsätze liegen in verschiedenen Höhen (Randansicht); ein einzelner Nervenfortsatz verläuft nicht in seiner ganzen Länge in derselben Höhe, sondern mehr wellig. Die Nervenzellfortsätze können sich überkreuzen.

Jetzt wollen wir uns der Frage über die Zusammenhänge der Nervenzellen untereinander zuwenden. Das wichtigste Resultat der Anwendung der Methylenblaumethode bei Hydra ist der sichere Nachweis eines plexusartigen Nervennetzes im Ektoderm. Bis jetzt wurde nach den durch Mazerationsmethode gewonnenen Präparaten mehr auf das Vorhandensein eines solchen geschlossen, als daß er in der Tat gesehen worden wäre. Dabei ist Hydra der meist und best untersuchte Hydroidpolyp.

Die meisten Hauptfortsätze der Nervenzellen dienen dazu, eine Verbindung zwischen Nervenzellen herzustellen (Taf. II, Fig. 3, 4, 5, 12). Bei sehr vielen Nervenzellen findet man überhaupt nur solche Fortsätze, welche die Verbindung der Nervenzellen vermitteln; andere zeigen außer dieser Verbindung noch frei endigende Fortsätze. Somit hätten wir zwei Arten von Nervenzellen zu unterscheiden, nicht was die Größe anbelangt, sondern in bezug auf die Verwendung der Fortsätze. Die beiden Nervenzellarten unterscheiden sich auch in ihrer Lagerung voneinander, wie man das bei der Randansicht konstatieren kann. Die Nervenzellen mit Fortsätzen, die nur zur Verbindung der Nervenzellen dienen, liegen mehr der Stützlamelle, d. h. der Muskelfaserschichte an, die anderen höher.

Gewöhnlich sind die Nervenzellen durch Fortsätze direkt verbunden; es kann aber auch der Fall eintreten, daß der Fortsatz einer Nervenzelle an einen anderen Fortsatz herantritt, der zwei Nervenzellen verbindet. An der Stelle, wo sich auf diese Weise

drei Fortsätze begegnen, findet man gewöhnlich eine knotenförmige Verdickung (Taf. II, Fig. 1, 3). In einzelnen Fällen ist ein Zusammentreffen von vier Fortsätzen in demselben Punkt beobachtet worden. Es kann vorkommen, daß sich zwei Nervenzellen zuerst durch einen direkten Fortsatz verbinden, außerdem durch einen zweiten, zu welchem ein anderer Nervenzellfortsatz (von einer dritten Nervenzelle her) hinzutritt, was man durch das Bestehen einer primären Nervenzellverbindung untereinander (WOLFF) nicht erklären kann. Wir müssen annehmen, daß die Verbindungen der Nervenzellen untereinander, ebenso wie mit anderen Zellarten sekundärer Natur sind.¹⁾ Die Verbindungsarten können sich noch weiter komplizieren, als es oben beschrieben worden ist (Taf. II, Fig. 1, 3, 4, 5).

Ein weiteres Resultat der vitalen Methylenblaufärbung ist, daß sich ein Zusammenhang der im Ektoderm der Tentakel liegenden Nervenzellen mit jenen des Leibes nachweisen ließ, den man bis jetzt auf Grund von physiologischen Reizversuchen angenommen hat. Damit ist gezeigt worden, daß sich das Nervennetz wirklich im gesamten Ektoderm in kontinuierlichem Zusammenhange befindet.

Außer den Nervenzellfortsätzen, die nur zur Verbindung der Nervenzellen untereinander dienen, gibt es noch dreierlei Fortsätze, wenn wir die zuerst zu besprechenden, frei endigenden Fortsätze der Sinnesnervenzellen mitrechnen.

Die Sinnesnervenzellen entsenden ihre Sinnesfortsätze auf dem kürzesten Wege zur Oberfläche, wo sie mit einem Endknöpfchen aufhören (Taf. II, Fig. 8, 9, 22). Nicht immer erreicht der Sinnesfortsatz die freie Oberfläche, sondern er kann in verschiedener Höhe zwischen den Epithelmuskelzellen enden. In einzelnen Fällen teilt sich der Sinnesfortsatz in zwei oder noch mehr Äste, von welchen jeder mit einem Knöpfchen endet (Taf. II, Fig. 9, 21). Gegen die Stützlamelle hin sendet die Sinnesnervenzelle zwei bis drei Fortsätze, welche gewöhnlich mit Nervenzellen im Zusammenhang stehen (Taf. II, Fig. 22). Oft läßt sich für den basalen Fortsatz der Sinnesnervenzelle nicht nachweisen, daß er mit einer Nervenzelle im Zusammenhange steht, sondern er verläuft, den Muskelfasern anliegend, eine mehr oder minder weite Strecke, wird immer dünner und schwindet zuletzt,

¹⁾ Vergleiche dazu die während des Druckes der vorliegenden Arbeit erschienene Abhandlung von R. GOLDSCHMIDT: Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megalcephala*. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 90, 1908.

ohne daß man feststellen könnte, ob er etwa an eine Muskelfaser herantritt, weil die Muskelfasern ungefärbt bleiben und nicht zu erkennen sind; am Ende des Fortsatzes sind wieder keine Enddifferenzierungen ausgebildet. Auch an gewöhnlichen Nervenzellen habe ich solche Hauptfortsätze beobachtet, die sich nicht zu einer anderen Nervenzelle begeben, sondern frei endigen. Dieser Umstand spricht auch dafür, daß die Verbindungen der Nervenzellen untereinander sekundärer Natur sind, indem sie sich durch Verbindung solcher, frei endigender Hauptfortsätze gebildet hätten.

Von den anderen zwei Arten von Nervenzellfortsätzen (Nebenfortsätze der Nervenzellen) ist besonders die eine von großer Wichtigkeit. Es sind dies kurze, von den Nervenzellen ausgehende Fortsätze, die in den meisten Fällen mit einem Knöpfchen endigen; an diesen erscheinen sehr häufig die früher erwähnten Flüssigkeitstropfen. Die meisten der Nervenzellen entsenden solche Fortsätze, die ich wegen ihrer Form und ihres Verlaufes als motorische bezeichnen möchte. Sie liegen der Muskelschichte an, es ist aber nicht möglich, mit Sicherheit zu entscheiden, auf welche Weise sich die Endknöpfchen mit den Muskelfasern oder vielleicht mit dem diese umgebenden Plasma in Verbindung setzen, ob es bloß ein Adhieren, ein Kontakt, oder ob es eine innigere Verwachsung ist. Daß es sich um innervierende Nervenfortsätze handelt, ist nicht zu bezweifeln. Endbäumchenbildungen wurden in keinem Falle beobachtet. Die Muskelinnervierungsfrage erschwert der Umstand, daß die Muskelfasern im Leben bei Methylenblaufärbung gar nicht zu sehen sind. Nach dem, was wir an Zupfpräparaten gesehen haben, scheint es viel wahrscheinlicher, daß es sich bei der Innervation von Muskelfasern nicht um einen losen Kontakt handelt, sondern daß eine Verklebung, wenn nicht Verwachsung vorliegt. Eine Nervenzelle kann zwei bis drei solcher motorischer Fortsätze haben (Taf. II, Fig. 1, 3, 12). Diesen, wenigstens teilweise, motorischen (weil sie daneben auch als Schaltzellen funktionieren) Nervenzellen gegenüber könnte man solche, die keine motorischen Fortsätze haben, als rein zwischenleitende Nervenzellen, Schaltzellen, ansprechen.

Zuletzt wären noch die Nervenfortsätze dritter Art zu erwähnen, die sich von den vorherigen dadurch unterscheiden, daß sie nicht von einer Nervenzelle, sondern von einem Hauptnervenfortsatz, d. h. von einem, der zwei Nervenzellen verbindet, ausgehen (Taf. II, Fig. 4, 5). Sie sind kurz und endigen mit einem Knöpfchen an der Muskelschichte, sind also vermutlich motorisch. Man könnte vielleicht einwenden, daß es sich bei diesen kurzen, blind

endigenden Fortsätzen um abgerissene Hauptfortsätze handelt. Dem ist entgegenzustellen (außer dem Vergleiche mit den Befunden anderer Methoden), daß diese Fortsätze etwas dünner sind als die Hauptfortsätze und ganz scharf mit einer Anschwellung am Ende aufhören (Taf. II, Fig. 14) und daß man sie auch an minimal gedrückten Tieren wohl sehen kann. Die Nervenfortsätze sind überhaupt, wie ich schon früher erwähnt habe, sehr dehnbar und reißen nicht leicht.

Die an der Taf. II, Fig. 12 zu oberst stehende Zelle scheint eine Sinnesnervenzelle zu sein (an plattgedrückten Tieren ist es nicht immer leicht zu entscheiden), die außer dem Sinnesfortsatz, basal einen Verbindungsfortsatz (Hauptfortsatz) und noch einen sich teilenden motorischen Fortsatz zu haben scheint. Ähnliches sieht man an der Fig. 11 und 20 derselben Tafel, wo dies, weil es eine Randansicht ist, noch deutlicher erscheint. In diesen Fällen würde eine und dieselbe Zelle alle drei Funktionen bestreiten. Jedenfalls ist die Arbeitsteilung unter den nervösen Elementen von Hydra nicht vollständig durchgeführt.

Nur in einzelnen Fällen beobachtete ich, wie ein kurzer, blind endigender Nervenfortsatz an eine Nesselzelle herantrat. Der Nervenfortsatz schien mit dem Plasma der Nesselzelle zu verschmelzen (Taf. II, Fig. 18). Hier würde also eine Innervation der Nesselzelle vorliegen. Ich muß aber bemerken, daß dieser Befund nicht als sicher bezeichnet werden kann. In erster Linie muß es befremdend wirken, daß dies nur in vereinzelt Fällen zu sehen war, was gegenüber den Hunderten von Nesselzellen, an welchen nichts derartiges beobachtet werden konnte, noch mehr an Wert verliert. Durch den auf die untersuchte Hydra ausgeübten Druck wird diese so abgeplattet, daß die Nesselzellen, die an der Oberfläche aufgestellt sind, beinahe in dieselbe Ebene zu liegen kommen wie die basiepithelialen Nervenzellen und deren Fortsätze, und da ist es durchaus möglich, daß in einzelnen Fällen einige Nesselzellen an die Stellen zu liegen kommen, an welchen eine Nervenfasern endigt, wodurch ein Bild der Nesselzelleninnervation hervorgerufen wird. Es muß weiter auffallen, daß bei der Randansicht nie etwas Ähnliches beobachtet wurde, ebensowenig an den Tentakeln, wo man es am ehesten erwarten würde. Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich keine Innervation der Nesselzellen behaupten. In keinem Falle habe ich um die Nesselkapsel selbst etwa sich verzweigende Nervenfasern (ein Nervennetz) beobachten können.

An der Tentakelbasis haben sich ziemlich häufig Sinneszellen gefärbt (Taf. II, Fig. 7, 15, 23). Es sind längliche, schmale, bis zur Oberfläche reichende Zellen. Am freien Ende wurden keine besonderen Differenzierungen gesehen, höchstens eine kleine Verdickung. Basal setzt sich die Sinneszelle gewöhnlich in zwei Fortsätze fort, mittelst welcher sie mit Nervenzellen im Zusammenhange steht. Die Sinneszellen der Mundscheibe konnten wegen der früher erwähnten Umstände nicht beobachtet werden. An der Fußscheibe sind die bereits etwas weiter differenzierten Sinnesnervenzellen mit Knöpfchen am freien Ende sehr häufig zu sehen (Taf. II, Fig. 21).

In der Literatur finden wir drei positiv lautende Angaben über die Anwendung der Methylenblaumethode zur Untersuchung des Nervensystems von Hydra. Die bedeutendste dieser Angaben ist jene von MIYASHIMA (SCHWALBE: Jahresbericht über die Fortschritte der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, IV. Bd., 1899, S. 287. K. MIYASHIMA: Über die Nervenzellen der Hydra. The zool. Magazine, X. Bd., Nr. 115, 1898, Ref. OSAWA). Leider ist es mir nicht gelungen, die Arbeit von MIYASHIMA selbst einzusehen, sie ist mir nur durch das sehr kurze Referat von OSAWA bekannt geworden und so kann ich sie nicht voll berücksichtigen. Im Referate ist angegeben, daß MIYASHIMA zwei Nervenzellarten unterscheidet: größere, die plexusartig untereinander durch Fortsätze verbunden sind und nicht der Innervation dienen, und kleinere, die einerseits mit größeren Nervenzellen in Verbindung stehen und andererseits die Innervation anderer Zellen besorgen. Die großen wären als die zentralen Nervenzellen und die kleinen als die peripheren zu deuten. Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich dieser Einteilung nur insoferne beipflichten, als es wirklich Nervenzellen gibt, die nur mit anderen Nervenzellen in Verbindung stehen, und solche, die außerdem auch blind endigende Fortsätze besitzen. In ihrer Größe und Lagerung unterscheiden sich also die beiden Nervenzellarten nicht voneinander.

Die zweite Angabe, die nur insoferne positiv ist, als sie sich auf das Färben der Hydra mit Methylenblau bezieht, ist jene schon vorher erwähnte von R. ZOJA (23). Die Arbeit von ZOJA (es ist unter Nr. 23 hinten nur die Hauptarbeit zitiert, es existiert von R. ZOJA über denselben Gegenstand noch je eine deutsch und französisch geschriebene Arbeit) enthält einen Irrtum; ZOJA hat

die ausgefällten Kristalle von Methylenblau für Nervenzellen und Fortsätze gehalten. Es ist merkwürdig, daß bis jetzt die Angaben von R. ZOJA keine gründliche Widerlegung erfahren haben. WOLFF (20) hat nur für manche von den durch ZOJA dargestellten Gebilden den Zweifel aufkommen lassen, daß es Kristalle oder überhaupt Kunstprodukte sind. Es ist eine leichte Sache, die Gebilde, welche ZOJA als Nervenzellen beschrieben hat, auch außerhalb des Körpers von Hydra herzustellen. Wenn man die wirklichen Nervenzellen einmal gefärbt gesehen hat, wird man nie in den Fehler verfallen, diese Gebilde als Nervenzellen anzusprechen. Die Kristalle von Methylenblau treten in den von Flüssigkeit erfüllten Vakuolen und auch in den Intrazellularräumen nur dann auf, wenn die Färbung nicht gelungen ist, meistens wenn die Farblösung nicht gut filtriert war. Auf der Taf. I (Fig. 12, 13, 14) gebe ich einige Bilder von solchen ausgefällten Kristallen. Ganz konstant treten die Kristalle bei der Färbung der Seehydroiden auf. Die Kristalle sind dunkelblau bis violett und ganz opak. Sie senden oft ziemlich lange, starre Fortsätze aus und man kann beobachten, wie diese in die Länge wachsen und zuletzt auch die Zellwand durchbrechen. Manchmal sind die Kristalle ganz fädig und machen den Eindruck von nervösen Endbäumchen (z. B. um eine Nesselkapsel herum). Somit können wir über die Angaben von ZOJA, ohne sie näher zu berücksichtigen, hinweggehen.

Es sei zuletzt noch die Angabe von WOLFF (20) erwähnt. In seiner Zusammenfassung unserer Kenntnisse über das Nervensystem der polypoiden Cnidarier gibt WOLFF an, daß er mit teilweisem Erfolg die Methylenblaumethode bei Hydra angewendet hat. Es haben sich aber merkwürdigerweise dabei gar keine Nervenzellen gefärbt, sondern bloß Fibrillengeflechte um die Nesselzellen herum ganz ähnlich jenen von ZOJA beschriebenen. Die Deutung dieser Geflechte als nervöse Endigungen muß ich entschieden zurückweisen, und zwar aus mehreren Gründen. Ich habe wirklich prächtige Methylenblaufärbungen bei Hydra erzielt, daß man sie sich nicht besser wünschen kann. Es konnte überhaupt keine Innervation der Nesselzellen mit Sicherheit nachgewiesen werden, geschweige denn so komplizierte Endgeflechte. Bei der Fällung des Urteils (die nach WOLFFS eigenem Ausspruch nicht ohne Zögern vor sich gegangen ist), ob diese Geflechte nervöser Natur seien, hat sicher der Umstand, daß WOLFF von vorneherein die Nesselzellen als sinnesperzipierend gehalten hat, mitgewirkt. Auch kann man sich bei dem Anblicke der WOLFFSchen Abbildung des Vergleiches mit

ähnlichen von ZOJA gegebenen nicht erwehren, um so weniger, als sich WOLFF auf die Angaben von ZOJA beruft. Mit der Zurückweisung dieser Angaben von WOLFF verlieren auch die auf Grund dieser Angaben aufgestellten Schemen „des primären interzellulären Reflexbogens“ ihren Wert. Außerdem zeichnet WOLFF eine mit Methylenblau gefärbte Nervenfasern, die in ihrer Mitte dunkler gefärbt ist als an den Rändern; diese dunklere mittlere Partie deutet WOLFF als Neurofibrille. Dem gegenüber ist zu bemerken, daß an Fasern, die sicher Nervenfasern sind, nie, weder durch Methylenblau noch durch andere Farbstoffe, Neurofibrillen gefärbt worden sind. Über die Struktur der Nervenzellfortsätze habe ich schon berichtet.

Nach den kritischen Betrachtungen der Angaben von R. ZOJA (23) und M. WOLFF (20) stellt sich also heraus, daß keine von beiden der Kritik bei dem Vergleiche mit meinen eigenen Befunden standhalten kann.

Allgemeiner Teil.

A. Zusammenfassung der anatomisch-histologischen Befunde.

Wie die vorliegende Untersuchung gezeigt hat, besteht das Nervensystem von Hydra aus folgenden Elementen: Nervenzellen (und zwar rein leitende und andere auch motorische zugleich) samt Nervenzellfortsätzen, Sinnesnervenzellen und Sinneszellen (die des Ektoderms in drei Unterarten vorhanden: die der Tentakel, der Mundscheibe und des Fußes, im Entoderm nur eine Art).

Die Nervenzellen liegen basiepithelial zwischen den Epithelmuskelzellen und sind im ganzen Ektoderm, von den Tentakelspitzen bis zur Fußscheibe verbreitet. Häufiger als sonst sind die Nervenzellen an der Mundscheibe, wo sie peripher ringförmig angeordnet sind und gegen die Mitte des Mundfeldes radiär einstrahlen, sowie an der Fußscheibe, wo sie einen deutlichen, aber nicht so kompakten Nervenring, wie es etwa bei den Medusen der subumbrellare Nervenring ist, bilden. Das gilt für das Ektoderm. Im Entoderm fehlen die Nervenzellen in den Tentakeln durchaus und am Leibe sind sie in verhältnismäßig geringer Anzahl vorhanden. Die Sinnesnervenzellen sind nur im Ektoderm, und zwar am ganzen Leibe beobachtet worden. Die Sinneszellen finden sich hauptsächlich an der Mundscheibe und den inneren basalen Teilen der Tentakel, sowie an der Fußscheibe. Im Entoderm, besonders in der Fußregion finden sich schmale, lange Zellen, die man mit SCHNEIDER wohl als Sinneszellen bezeichnen kann.

Dadurch, daß die überall im Ektoderm vorkommenden Nervenzellen mittelst Nervenfasern (in welchen keine Neurofibrillen nachgewiesen werden konnten) im Zusammenhange stehen, kommt ein plexusartiges Netz mit den beiden Verdichtungscentren am Mundfelde und der Fußscheibe zustande. An den Tentakeln verlaufen die Nervenfasern in der Längsrichtung, an der Mund- und Fußscheibe ringförmig und am Leibe unregelmäßig. Mit den Nervenzellen stehen die Sinnesnervenzellen und Sinneszellen in Verbindung. Von den Nervenzellen (nicht allen) und ihren Fortsätzen gehen kürzere, mittelst kleiner Anschwellungen blind endigende Fortsätze aus, welche vermutlich der motorischen Funktion obliegen, d. h. die Muskelfasern innervieren, denen sie anliegen. Die Innervation der Nesselzellen ist nicht konstatiert worden. Im Entoderm ist ein kontinuierlicher Nervenplexus nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden.¹⁾

B. Physiologisches.

Dem oben geschilderten Baue des Nervensystems von Hydra entspricht auch die Funktion. In dieser Hinsicht sind physiologische Versuche von vielen Autoren ausgeführt worden [s. bei WOLFF (20) und WAGNER (28)]. Auch ich selbst habe die Reaktionsart auf die Berührungsreize hin untersucht und bin zu folgenden, größtenteils in Übereinstimmung mit den Angaben anderer Autoren stehenden Resultaten gekommen.

Hydra ist an der gesamten Oberfläche reizbar und antwortet auf Berührungsreize durch Kontraktion der Muskelfasern. Am empfindlichsten ist die Mund- und Fußscheibe. Einzelne Teile sind ziemlich unabhängig vom ganzen, indem sie auch getrennt (abgeschnitten) lebhaft reagieren, z. B. abgeschnittene Tentakel. Der Reiz löst zunächst an der betroffenen Stelle die Reaktion aus und verbreitet sich erst allmählich weiter. Je schwächer der Reiz ist, desto lokalisierter ist die Reaktion; so ist es möglich, bei schwacher Reizung einen Tentakel zur Kontraktion zu bringen,

¹⁾ Das Nervensystem von Hydra (im Ektoderm) ist nach dem Typus eines Nervennetzes (ВѢТНЕ) gebaut. Man kann nicht gut von Neuronen reden, weil die Zellen direkt durch plasmatische Fortsätze verbunden sind und weil Hydra gar zu weit steht von den Tieren, für welche der Begriff des Neurons (Wirbeltiere) aufgestellt worden ist. Eine Ganglienzelle (RĚTZIUS, ВѢТНЕ) von Hydra ist kaum vergleichbar der Ganglienzelle eines Wirbeltieres. Die Frage, ob die Fortsätze primärer oder sekundärer Natur sind, ist nicht entschieden, da die Entstehungsweise des Nervennetzes nicht bekannt ist. Nach der Verbindungsart zu schließen ist die Verbindung eine sekundäre. Vergleiche dazu die Bemerkung auf S. 27.

ohne die anderen zugleich dazu zu veranlassen. Es läßt sich dies gut im Aquarium beobachten. Ein einzelner Tentakel kontrahiert sich, nachdem sich die Beute (z. B. eine kleine Cypris) daran gefangen hat, und das Beutetier zum Munde gebracht wird, ohne daß die übrigen vollkommen ausgestreckten Tentakeln davon betroffen werden.

Bekanntlich ist Hydra auch spontaner Bewegung (Ortsbewegung auf der Unterlage) fähig, wenigstens ist man nicht imstande, eine äußere Ursache der Ortsveränderung anzugeben. Die Nesselkapselexplosion wird durch einen chemischen Reiz (unabhängig vom Nervensystem) ausgelöst [WAGNER (18)]. Außer auf Berührungsreize antwortet Hydra auch auf stärkere chemische, thermische und galvanische Reize hin mit einer Bewegung (bzw. Kontraktion). Eine tonusartige Kontraktion ist bei Hydra nicht beobachtet worden.

Das Zusammenziehen der Tentakel und des Leibes auf einen Reiz hin erscheint uns verständlich, d. h. durch Muskelkontraktion bedingt, nicht aber das oft sehr weitgehende Ausstrecken der Tentakel, das nicht durch eine Erschlaffung der Muskelfasern erklärt werden kann. Da könnte man, wenigstens was den Leib anbelangt, an eine Kontraktion der entodermalen ringförmig verlaufenden Muskelfasern denken. Es würde also die entodermale Muskulatur aus inneren Ursachen (weil die Ausstreckung gerade nur dann eintritt, wenn das Tier von keinen äußeren Reizen getroffen wird) und ganz unabhängig von der ektodermalen Muskulatur arbeiten. Bei anderen Hydroidpolypen, bei welchen kein solches Ausstreckungsvermögen beobachtet wird (*Tubularia*, *Obelia*, *Campanularia* etc.) finden wir auch die entodermale Muskulatur, besonders am Leibe, schwach oder gar nicht ausgebildet.

Anderer Funktion würde die entodermale Muskulatur der Mundscheibe obliegen, nämlich der Schließung des Mundes; sie ist da ringförmig (konzentrisch um den Mund) angeordnet und wirkt bei Kontraktion als Sphinkter.

Was die Dehnbarkeit der Tentakeln anbelangt, so müssen wir hier andere Ursachen annehmen als bei dem Leibe, hier gibt es keine entodermale Muskulatur. Wenn wir also sehen, daß die soliden Tentakel, wie sie viele Meereshydroiden haben, nicht so weit ausgestreckt werden können wie die hohlen der Hydra, so können wir wohl annehmen, daß das unter Druck stehende Wasser der Gastralhöhle bei dem Strecken des Leibes auch die Ausdehnung der hohlen Tentakel veranlaßt (ähnlich wie bei Aktinien). Der Mund ist nämlich bei Hydra immer fest geschlossen, besonders im

ausgestreckten Zustände (bei Kontraktion der Ringmuskeln des Entoderms).

Durch diese Betrachtungen kommen wir zur Frage von dem Verhältnisse des ektodermalen Nervensystems zu dem entodermalen. Histologisch ließ sich, wie wir gesehen haben, ein Zusammenhang zwischen den Nervenzellen beider Blätter nicht nachweisen, es sind bloß Möglichkeiten eines solchen Zusammenhanges gegeben, und zwar erstens durch die Stützlamelle hindurch, in welcher sich plasmatische Fäden nachweisen ließen; zweitens ist es möglich, wenn auch nicht nachgewiesen, daß die Nervenzellen vom Mundrande aus ihre Fortsätze über die Umschlagstelle des Ekto-Entoderms zu den entodermalen Muskelfasern senden. Der letzte Fall hätte nur einen lokalen Wert, da wir nicht berechtigt sind, für das Entoderm einen Nervenplexus anzunehmen, weiterhin zeigt gerade das Entoderm der Mundscheibe eine große Armut an Nervenzellen.

Nach den Versuchen von BETHE (1) dürfen wir nicht annehmen, daß die Muskelfasern an sich beim Bestehen eines Nervensystems den Reiz weiterleiten. BETHE hat aber mit einer Skyphomeduse experimentiert, in deren Ektoderm ein verhältnismäßig hoch differenziertes Nervensystem entwickelt ist. Im Entoderm von Hydra zeigt aber das Nervensystem, wenn man überhaupt von einem System sprechen kann, sehr primitive Verhältnisse, so daß die Reizleitung mittelst der Muskelfasern nicht als ganz ausgeschlossen gelten soll. Besonders, wenn es hier zu keinem zusammenhängenden Plexus gekommen ist, wie ich vermute, dann müssen wir sogar eine solche Reizleitung durch die Muskeln annehmen, ohne Rücksicht auf das Bestehen oder Fehlen eines Zusammenhanges zwischen ektodermalen und entodermalen Nervenzellen. Wir sehen, daß die entodermalen Muskelfasern gleichmäßig reagieren, obwohl auch sie einzeln, jede für sich, sich zu kontrahieren imstande sind [NUSSBAUM (12)]. Das dürfte aber nicht zustande kommen, wenn eine Reizleitung vollkommen fehlen würde und nach den Nervenfasern sind die Muskelfasern die ersten, die man dazu für fähig halten möchte.

Bei der Unzugänglichkeit des Entoderms für experimentelle Eingriffe, ist man beim Studium der Nerven- und Muskelverhältnisse des Entoderms nur auf die Beobachtung des lebenden Tieres und die Überlegung angewiesen. Wir wollen sehen, ob wir bei der Betrachtung der Bewegungen von Hydra genötigt sind, einen innigeren Zusammenhang und ein Zusammenarbeiten des ektodermalen Neuro-muskelsystems mit dem entodermalen anzunehmen.

Schon die Stellung der Muskelfasern, im Ektoderm Längsmuskeln, im Entoderm Ringmuskeln, schließt für die gewöhnlichen Bewegungen ein Zusammenarbeiten aus. Für das Ausstrecken haben wir es schon gesehen, da können sich die ektodermalen Muskelfasern nicht aktiv beteiligen (von einer aktiven Streckung der Muskelfasern ist nichts bekannt; es muß nur eine langsame Erschlaffung angenommen werden). Beim Zusammenziehen des Leibes kommen nur die ektodermalen Muskelfasern in Betracht, weil sich dabei der Körper verkürzt und zugleich verdickt, was auf eine Dehnung oder wenigstens Erschlaffung der entodermalen Ringmuskeln hindeutet. Bei der Krümmung des Leibes auf eine Seite (was auch eine sehr oft vorkommende Bewegungsart bei Hydra ist) kontrahieren sich die ektodermalen Muskeln einseitig (die der Gegenseite müssen gedehnt werden); diese Bewegungsart kann ganz ohne Beteiligung der entodermalen Muskeln vor sich gehen. Mittelst Krümmungsbewegungen kann sich Hydra bekanntlich auch vorwärts bewegen; spannräupenartig, die Hauptarbeit wird dabei offenbar von den ektodermalen Längsmuskeln geleistet. Bei den bis jetzt besprochenen Bewegungsarten, und das sind die häufigst vorkommenden, kommen entweder nur die ektodermalen Muskelfasern in Betracht oder (bei Kontraktion des Leibes) nur die entodermalen, und zwar schließt dabei die Aktion der einen Muskelschicht die der anderen aus. Es könnte doch keine Streckung des Leibes erzielt werden, wenn die ektodermalen Muskeln kontrahiert blieben und beim Zusammenziehen des Körpers gilt das umgekehrte. Daraus folgt, daß wir für das Zustandekommen der oben besprochenen Bewegung kein Zusammenarbeiten, sondern vielmehr eine große Selbständigkeit der beiden Muskelschichten voneinander konstatieren müssen und weiter, daß auch die Nervensysteme beider Blätter unabhängig voneinander sind (das gilt für den Leib).

Etwas anders sind die diesbezüglichen Verhältnisse am Mundkegel. Wenn das Tier am Mundkegel grobmechanisch gereizt wird, so kontrahieren sich nicht die ektodermalen, radial gestellten Muskelfasern, was zu einem Öffnen des Mundes führen würde, sondern die entodermalen Muskeln (die ringsverlaufenden Sphinkteren). Da wird also der Reiz von außen auf die entodermalen Muskeln übertragen. Die Hauptfunktion der Muskelfasern des Mundkegels besteht im Aufnehmen der Beute und nachher im Auswerfen der unverdauten Reste. Das letztere muß auf einen inneren Reiz hin vor sich gehen (Funktion der entodermalen Sinneszellen?), das erstere ist kombiniert. Beim Aufnehmen und Verschlingen der Beute spielt, wie man das experimentell schon oft nachgewiesen hat [neuerdings

von WAGNER (18)], der von außen kommende chemische Reiz eine wichtige Rolle, weil ein bloßer Kontaktreiz keine Schluckbewegung auslösen kann. Auf einen kombinierten chemisch-taktischen Reiz hin öffnet sich die Mundöffnung (durch Kontraktion der ektodermalen Muskeln) und umfaßt die Beute, jetzt tritt erst die entodermale Muskulatur in Aktion. Durch eine Kontraktionswelle, die von oben nach unten geht, wird das Beutetier in die Gastralhöhle befördert. Wir finden auch bei ganz sessilen thekaten Hydroiden in der Proboscis gut ausgebildete Muskulatur im Ekto- und im Entoderm, und bei Eucopella, wie schon erwähnt, sind im Entoderm der Proboscis auch Sinneszellen nachgewiesen, was alles mit der Tätigkeit der Proboscis im Zusammenhange steht. Was die Proboscis anbelangt, so können wir eine direkte Übertragung des Reizes vom Ektoderm zu dem Entoderm annehmen, wenn sie auch baulich nicht nachgewiesen werden konnte. Aus dem ganzen ergibt sich, daß die Teile, wenn sie auch vom Tiere als Ganzem beherrscht werden, ziemlich selbständig sind.

Die Tatsache, daß sich am Mundkegel der Anfang einer Konzentration des Nervensystems bemerkbar macht, wird niemanden wundern. Die Proboscis hat ja die wesentlichsten Funktionen, was die Kommunikation mit der Außenwelt anbetrifft, auszuführen (besonders in Hinsicht auf den Nahrungserwerb). Die Hydra ist aber eine der wenigen Polypenformen, die sich frei auf der Unterlage bewegen und unter diesen (z. B. *Haleremita cumulans*, *Protohydra Leuckartii*, *Polypodium hydriforme*, *Microhydra Ryderi* etc.) scheint Hydra die beweglichste Form zu sein (speziell mittelst der Fußscheibe) und so werden wir das Vorhandensein einer Nervenzellansammlung und Ringbildung an der Fußscheibe verständlich finden: der Fuß funktioniert zugleich als Tastorgan.

Bei den solitären und stockbildenden Hydroiden, die ja regelmäßig an ihrem Körper eine chitinige Hülle ausgebildet haben und sessil sind, findet man am unteren Körperteil keine Sinnes- und Nervenzellen, soviel aus den bisherigen ziemlich spärlichen Untersuchungen bekannt ist [JICKELI (9)]. Bei den untersuchten Meereshydroiden (*Eudendrium Tubularia*, *Campanularia*) sind die Nervenzellen hauptsächlich an den Tentakeln und der Proboscis gefunden worden. Allerdings hat CITRON (4) bei *Syncoryne* auch im Ektoderm des Coenosarks Zellen gefunden, die er als Nervenzellen deutet, obwohl sie nach der Abbildung vielmehr an die indifferenten Zellen erinnern. Es wäre

nicht berechtigt, bei den stockbildenden Hydroiden auf das Vorhandensein von Nervenzellen im Coenosark zu schließen, wenn auf das Berühren des Periderms hin die Hydranten bzw. deren Tentakel reagieren, weil ja in diesem Falle die Erschütterung des ganzen Stämmchens und nicht der fortgeleitete Reiz die Bewegung der Tentakel an den Hydranten veranlaßt, wie ich mich an Tubularia überzeugen konnte. Da Hydra von jeglichen Peridermbildungen frei und überdies frei beweglich ist, so sind die Bedingungen gegeben, welche eine Ausbildung des Nervensystems begünstigten, und so kam es dazu, daß die, was die geschlechtliche Fortpflanzung anbelangt, sich so einfach verhaltende Hydra hinsichtlich des Nervensystems höhere Ausbildung zeigt, als die Medusen produzierenden Meereshydroiden, bei welchen die freibewegliche geschlechtliche Generation, eben die Medusen, eine noch weitere Konzentration des Nervensystems und Ausbildung der Sinnesorgane zeigen, als Hydra selbst. Da sieht man sehr klar die Beziehung der Ausbildung des Nervensystems zu der Beweglichkeit.

Die bei Hydra vorgefundenen Verhältnisse in bezug auf das Nervensystem kann man nur betreffs einzelner nicht besonders wesentlicher Punkte mit den diesbezüglichen Verhältnissen bei anderen Hydroidpolyphen vergleichen, wie z. B. was das Vorkommen der Nervenlemente und ihre Lagerungsart anbelangt; über die Verbindungsart ist recht wenig Sicheres bekannt, da ja in keinem Falle irgend eine spezifische nervenfärbende Methode mit Erfolg angewendet wurde. Von den außer Hydra bekannten Süßwasserhydroiden [*Microhydra Ryderi* (POTS), *Polypodium hydriforme* (USSOW), *Limnocodium Sowerbii* (ALLMAN)] ist nur für *Polypodium* nach USSOW (17) bekannt, daß es Nervenzellen besitzt, von den übrigen ist nicht einmal das bekannt.

Was die Meereshydroiden anbelangt, so hat man mit wenigen Ausnahmen [z. B. *Monobrachium parasiticum* MEREJ nach J. WAGNER (19)] überall dort, wo man nach Nervenzellen gesucht hat, diese auch gefunden. Die Genauigkeit unserer diesbezüglichen Kenntnisse ist über das schon von v. LENDENFELD (10, 11) und JICKELI (9) Ermittelte kaum hinausgekommen. Abgesehen von einigen Abweichungen, fand man überall, daß sich an den Hydranten, und zwar im Ektoderm, gleichmäßig zerstreute Nervenzellen finden und daß sie in der Proboscis oft häufiger vorkommen als sonst [v. LENDENFELD (11), JICKELI (9), CITRON (4), PAULY (13)]. Auch Sinneszellen wurden häufig beobachtet, besonders an der Proboscis und der Spitze der Tentakel. Was die Verbindungsart anbelangt (das ist schon früher erwähnt

worden), so reichten nicht die angewandten Methoden aus, um in diesem Punkte zu sicheren Resultaten zu kommen. Mir selbst gelang es in einigen wenigen Fällen bei *Tubularia* intra vitam mit Methylenblau Nervenfärbungen von sehr kurzer Dauer zu erzielen; es waren bipolare, mit sehr langen Fortsätzen versehene Nervenzellen, die sich dabei gefärbt haben, und zwar an der Proboscis.

Interessant ist die Tatsache, daß man an sich freibewegenden Planulae von *Gonothyraea* und *Clava* [WULFERT (21), HARM (7)], und zwar am Sinnes- oder Scheitelpol, der bei der Bewegung nach vorn gekehrt wird, Nerven- und Sinneszellen findet. Dieser Scheitelpol entspricht dem Fußpol der Hydra. Bei der Festsetzung befestigen sich die Planulae mit dem Scheitelpole und dabei werden die Nerven- und Sinneszellen rückgebildet (WULFERT). Was Hydra anbelangt, so ist für sie eher anzunehmen, daß die reichere Ausbildung der nervösen Elemente am Fußpol eine sekundäre Bildung ist; die Histogenese ist bei Hydra leider unbekannt, und so ist es nicht möglich, etwas Bestimmtes zu sagen.

Literaturverzeichnis.

1. A. BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
2. M. CHAPEAUX, Contribution à l'étude de l'appareil de relation des Hydroméduses. Arch. de Biol. XII. 1892.
3. C. CHUN, Coelenterata in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. II. 2. Abt. Leipzig 1902.
4. E. CITRON, Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues von Syncoryne Sarsii Lov. Archiv f. Naturgesch. 1902.
5. P. EHRLICH, Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Biol. Centralbl. Bd. 6. 1887.
6. O. HAMANN, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 8. 1882.
7. K. HARM, Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 73. 1903.
8. C. JICKELI, Der Bau der Hydroidpolypen. I. Morph. Jahrb. Bd. 8. 1883.
9. — Der Bau der Hydroidpolypen. II. Morph. Jahrb. Bd. 8. 1883.
10. R. v. LENDENFELD, Über Coelenteraten der Südsee. 3. Mitt. Über Wehrpolypen und Nesselzellen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.
11. — Über Coelenteraten der Südsee. 4. Mitt. Eucopella campanularia nov. gen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38, 1883.
12. M. NUSSBAUM, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. 2. Mitt. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 29. 1887.
13. R. PAULY, Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der Cordylophora lacustris. Allg. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 36. 1902.
14. K. C. SCHNEIDER, Histologie von Hydra fusca mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydroidpolypen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 35. 1890.
15. F. E. SCHULZE, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris Allm. Leipzig 1871.
16. — Über den Bau von Syncoryne Sarsii Lov. Leipzig 1873.
17. M. USSOW, Eine neue Form von Süßwasser-Coelenteraten. Morph. Jahrb. Bd. 12. 1887.
18. G. WAGNER, On some Movements and Reactions of Hydra. Quart. Journ. of microsc. sc. Vol. 48. 1905.

19. J. WAGNER, Recherches sur l'organisation de *Monobrachium parasiticum* Merej. Arch. f. Biol. Bd. 10. 1890.
20. M. WOLFF, Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Zeitschr. f. allg. Physiol. III. 1903.
21. J. WULFERT, Die Embryonalentwicklung von *Gonothyrea loveni*. Allg. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 71. 1902.
22. R. ZOJA, Alcune ricerche morfologiche e fisiologiche sull' Hydra. Boll. sc. Pavia. Vol. 12. 1890.
23. — Intorno ad alcun particolarità di struttura dell' Hydra. Rend. Ist. Lomb. Milano. Vol. 25. 1892.
24. J. Hadži, Vorversuche zur Biologie von Hydra. Arch. f. Entwicklungsgeschichte. Bd. XXII. 1906.

Tafelerklärung.

Allgemein, auch für die Textfiguren gültige Bezeichnungen.

<i>C</i> Knidocil;	<i>KB</i> Nesselbildungszelle;
<i>Cu</i> Kutikularsaum der ektodermalen Epithelmuskelzellen;	<i>KN</i> Nesselzellfortsatz;
<i>D</i> Fußdrüsenzelle;	<i>N</i> Nervenzelle;
<i>E</i> Endknöpfchen;	<i>M</i> Muskelfaser;
<i>EK</i> Ektoderm;	<i>NF</i> Nervenzellfortsatz;
<i>ET</i> Entoderm;	<i>P</i> Plasmabrücken;
<i>F</i> Flüssigkeitstropfen;	<i>S</i> Sinneszelle;
<i>G</i> Grenze der ektod. Epithelmuskelzellen;	<i>SF</i> Sinnesfortsatz;
<i>I</i> Indifferente Zellen;	<i>SN</i> Sinnesnervenfortsatz;
<i>Iz</i> Interzellularraum;	<i>Z</i> Stützlamelle;
<i>K</i> Nesselzelle;	<i>ZK</i> Zellkern.

Tafel I.

Fig. 1. Sinneszelle aus dem Ektoderm von *Hydra fusca*. Zupfpräparat. An der freien Fläche ein Sinneshaar, an dem basalen Ende die nervösen Fortsätze. Leitz. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 2. Zwei entodermale Nährmuskelzellen (bzw. nur die basalen Teile derselben) und eine Nervenzelle dazwischen. Die Fortsätze der Nervenzelle kleben so fest an dem die Muskelfasern umgebenden Plasma, daß die Verbindung auch auf Klopfen mittelst einer Nadel an das Deckgläschen nicht zerstört werden konnte. Zupfpräparat. Zeichenapp. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 3. Ent. Nährmuskelzelle. Die Fortsätze der Nervenzelle kleben fest am Plasma der Nährmuskelzelle. Zupfpräparat. Zeichenapp. Ok. 2. Obj. 7. W. Wimpern.

Fig. 4. Alles wie in Fig. 3.

Fig. 5. Sinneszelle aus dem Ektoderm. Zupfpräparat. Zeichenapp. Ok. 2. Obj. 7.

Fig. 6. Basaler Teil einer Nährmuskelzelle mit einer ihm anliegenden Sinneszelle. Zupfpräparat. Ok. 2. Obj. 7.

- Fig. 7. Eine entodermale Nährmuskelzelle mit einer Sinneszelle. Zupfpräparat. Ok. 2. Obj. 7.
- Fig. 8. Entodermale Sinneszelle. Zupfpräparat. Zeichenapp. Ok. 4. Obj. 7.
- Fig. 9. Ektodermale Fußdrüsenzelle mit einer Sinneszelle. Zupfpräparat. Ok. 2. Obj. 7.
- Fig. 10. Ektodermale Fußdrüsenzelle mit angelagerten Nervenzellen. Zupfpräparat. Ok. 2. Obj. 7.
- Fig. 11. Eine Gruppe von Fußdrüsenzellen mit angelagerten Nervenzellen. Zupfpräparat. Ok. 2. Obj. 7.
- Fig. 12. Kontur einer ektodermalen Muskelepithelzelle von der Fläche gesehen. In der Zelle ist ein Kristall von Methylenblau ausgefällt (von R. ZOJA als nervös angesprochen). Nach dem Leben gezeichnet. Ok. 4. Öl. Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 13 und 14. Dasselbe wie in Fig. 12, nur von der Seite gesehen. Die Kristalle liegen in den Vakuolen. Der Inhalt der Vakuole war zuerst dunkelblau gefärbt; nachdem die Farbe ausgefällt worden ist, wurde er wieder farblos. Nach dem Leben gezeichnet. Ok. 4. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 15. Stück eines Längsschnittes durch die Stützlamelle, um die dieselbe durchziehenden Plasmafäden zu zeigen. *H. fusca*. Mit Sublimatessigsäure fixiert und Eisenhäm. gefärbt. Zeichenapp. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 16. Nerven- und Sinneszellen im Ektoderm der Mundscheibe von *H. fusca*; Längsschnitt; Präparationsmethode wie in Fig. 15 angegeben. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 17. Sinnes- und Nervenzellen von *H. fusca* im Ektoderm der Mundscheibe. Längsschnitt. Zeichenapp. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 18. Nesselwulst aus dem Tentakel von *Hydra fusca*. Längsschnitt. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.
- Fig. 19. Das freie Ende einer Sinneszelle aus dem Ektoderm der Mundscheibe. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.
- Fig. 20. Sinneszelle aus dem Tentakel von *H. fusca*. Längsschnitt. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.
- Fig. 21. Eine Sinneszelle (Ektoderm) mit zwei Sinneskegeln an der freien Oberfläche. Längsschnitt aus der Mundscheibenregion. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.
- Fig. 22. Eine sehr lange und schmale Sinneszelle aus dem Ektoderm der Mundscheibe. Längsschnitt. Ok. 4. Obj. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.
- Fig. 23. Sinnes- und Nervenzellen. Längsschnitt. Mundscheibe. Ektoderm. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.
- Fig. 24. Dasselbe wie in Fig. 23, von einem anderen Individuum. Ok. 4. Obj. Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 25. Sinneszelle aus dem Tentakel von *H. fusca*. Längsschnitt. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.
- Fig. 26. Nervensinneszellen. Längsschnitt. Ektoderm der mittleren Leibesregion. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.
- Fig. 27. Nervensinneszelle. Längsschnitt. Ektoderm der mittleren Leibesregion. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.
- Fig. 28. Fußdrüsenzellen und Sinnesnervenzellen dazwischen. An der Oberfläche der Drüsenzellen sind Stützfibrillen ausgebildet. Längsschnitt. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 29. Sinneszelle im Ektoderm. Längsschnitt durch die untere Leibesregion. Ok. 4. Obj. 7.

Fig. 30. Sinnesnervenzelle mit einem Endbläschen. Längsschnitt durch das Ektoderm. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 31. Sinnesnervenzelle. Längsschnitt. Ektoderm. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 32. Sinnesnervenzelle, an der Grenze zwischen Leib- und Fußregion. Ektoderm. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$.

Fig. 33. Sinnesnervenzelle. Längsschnitt. Ektoderm. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 34. Nerven- und Sinnesnervenzellen. Längsschnitt durch die mittlere Körperregion. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Tafel II.

Sämtliche Figuren der II. Tafel sind nach *intra vitam* mit Methylenblau gefärbten Tieren nach dem Leben gezeichnet, und zwar ursprünglich bei der Vergrößerung Leitz Ok. 4. Öl-Imm. $\frac{1}{12}$, nachher wurden alle Figuren (außer 6, 13, 14) um die Hälfte (linear gemessen) verkleinert. Alle Zeichnungen beziehen sich auf *Hydra viridis*.

Fig. 1. Teil des Nervennetzes von der Fläche gesehen, und zwar aus der oberen Hälfte des Leibes.

Fig. 2. Nervenzellen aus der Tentakelbasis, von der Fläche gesehen. Die Nervenzellfortsätze längs verlaufend.

Fig. 3. Teil des Nervennetzes, von der Fläche gesehen, aus der mittleren Partie des Leibes.

Fig. 4. Dasselbe wie oben. Das Tier war stark kontrahiert.

Fig. 5. Ein weiteres Beispiel des Nervennetzes von der Fläche gesehen.

Fig. 6. Teil des Fußnervenringes. Blick auf die Fußscheibe. Ok. 4. Obj. 7.

Fig. 7. Eine Sinneszelle. Randansicht. Tentakelbasis.

Fig. 8. Nervensinneszelle mit einem Endknöpfchen an der freien Oberfläche. Mittlere Körperregion.

Fig. 9. Nervensinneszelle mit geteiltem Sinnesfortsatz, jeder mit je einem Endknöpfchen. Fußregion. Randansicht.

Fig. 10. Der Stützlamelle anliegende Nervenzellen. Randansicht. Die rechts liegende Nervenzelle (Nervensinneszelle) sendet einen mit dem Endknöpfchen versehenen Fortsatz zur Oberfläche, von einem anderen Nervenfortsatz derselben Nervensinneszelle geht ein ebenfalls mit Endknöpfchen versehener Fortsatz zu den Muskelfasern ab. Mittlere Körperregion.

Fig. 11. Eine Sinnesnervenzelle, deren Sinnesfortsatz mit seinem Endknöpfchen die Oberfläche nicht ganz erreicht. Basal steht die Sinnesnervenzelle mit einer Nervenzelle im Zusammenhange. Randansicht. Untere Körperregion.

Fig. 12. Teil eines Nervennetzes von der Fläche gesehen. Mittlere Körperregion.

Fig. 13. Stück eines Nervenzellfortsatzes mit Flüssigkeitstropfen. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 14. Nervenzelle mit zwei kurzen mit Endknöpfchen versehenen Fortsätzen. Ok. 4. Imm. $\frac{1}{12}$. Zeichenapp.

Fig. 15. Sinneszelle in Verbindung mit einer Nervenzelle. Tentakel. Randansicht.

Fig. 16. Nervenzelle mit einem Flüssigkeitstropfen (*FL*).

Fig. 17. Nervenzelle mit Nervenfortsätzen, die zur Stützlamelle ziehen.

Fig. 18. Nervenzelle (*N*) mit anliegenden Nesselzellen (*K*) und einem Flüssigkeitstropfen (*FL*).

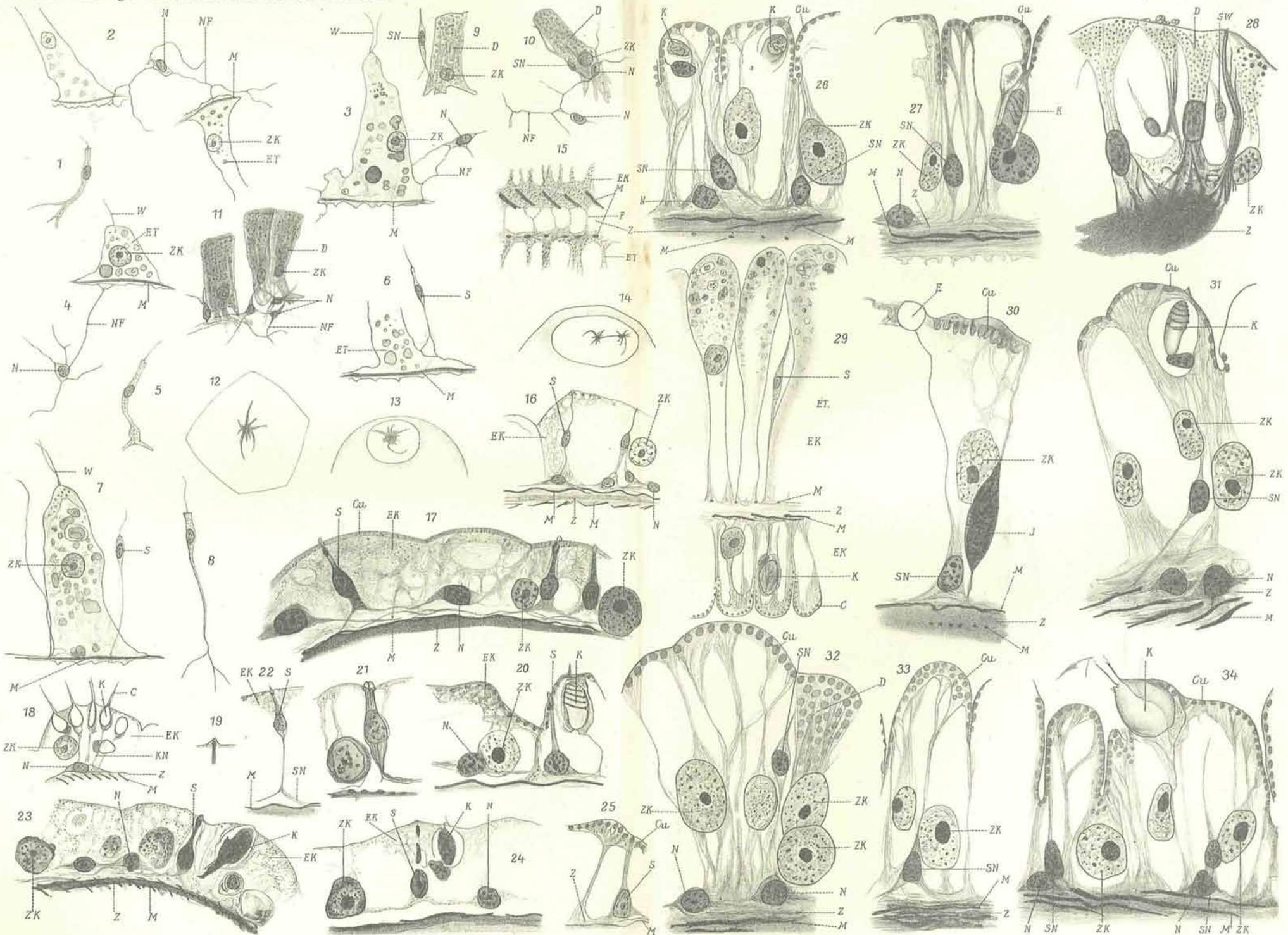
Fig. 19. Zwei Nervenzellen mit den der Stützlamelle parallel verlaufenden Nervenfortsätzen. Seitenansicht.

Fig. 20. Gruppe von Sinnesnervenzellen und Nervenzellen. Teils Randansicht.

Fig. 21. Gruppe von Sinnesnervenzellen und Nervenzellen. Randansicht. Fußregion.

Fig. 22. Typische Nervensinneszelle im Zusammenhange mit Nervenzellen. Randansicht.

Fig. 23. Sinneszelle aus dem basalen Teil des Tentakels. Randansicht.





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): HadÄi Jovan [Johann]

Artikel/Article: [Über das Nervensystem von Hydra. 225-268](#)