

# Untersuchungen über das Nervensystem der Aktinien.

Von **Paul Grošelj**, cand. phil.

(Mit einer Tafel und 22 Textfiguren.)

## Einleitung.

Die Untersuchungen über den feineren histologischen Bau und die Topographie des Nervensystems der Wirbellosen sind in allerletzter Zeit, besonders auf die Anregung von RETZIUS und APÁTHY, in den Vordergrund aller neurologischen Studien getreten. Sowohl Anhänger als auch Gegner der Neurontheorie glaubten, in den vereinfachten und daher leichter verständlichen Verhältnissen, die uns hier zutage liegen, neue Argumente für ihre Theorien finden zu können. Obwohl nun die gewonnenen Resultate hinter diesen Hoffnungen weit zurückgeblieben sind, so hatte die Neuron- bzw. die Metaneurontheorie doch einen großen heuristischen Wert, indem sie zum Ausgangspunkte unserer genaueren Kenntnis über den Bau des Nervensystems der Wirbellosen geworden ist, überdies ergab der Vergleich zwischen den hier gewonnenen Resultaten mit jenen an den Wirbeltieren manche neue Gesichtspunkte. Wegen der technisch schwierigen Untersuchungsmethoden, speziell bei den niedersten Wirbellosen, und bei der außergewöhnlichen Vorsicht, die man bei der Konstatierung von Befunden wegen ihrer Tragweite anwenden muß, ist auf diesem Gebiete jedes sichergestellte neue Detail wertvoll. Einiges zur detaillierten Kenntnis des Nervensystems einer der niedersten Metazoengruppen, der Aktinien, beizutragen, ist der Zweck vorliegender Arbeit, die ich auf Anregung meines hochverehrten Lehrers Prof. Dr. B. HATSCHEK im Herbst 1904 begonnen habe. Für die rege Anteilnahme an der Arbeit als auch für die Mitteilung wichtiger leitender Gesichtspunkte spreche ich ihm meinen verbindlichsten Dank aus. Zu gleichem Danke bin ich auch den Herren Assistenten des II. zoologischen Institutes

Prof. Dr. K. C. SCHNEIDER und Dr. H. JOSEPH für zahlreiche Unterstützung und manche Ratschläge verpflichtet. Anderthalb Monate weilte ich zu Ostern 1905 in Ausführung dieser Arbeit an der k. k. zoologischen Station in Triest; dem Direktor derselben, Professor Dr. C. CORI, fühle ich mich besonders verpflichtet, da er mich mit frischem Untersuchungsmaterial während der ganzen Arbeitszeit aufs reichlichste versorgte, und zwar mit folgenden Spezies: *Cerianthus membranaceus* SPALL., *Actinia equina* L., *Actinia Cari* CHIAJE, *Anemonia sulcata* PENN., *Adamsia Rondeletii* CHIAJE, *Adamsia palliata* BOHADSCHE, *Aiptasia mutabilis* GRAV., *Ragactis pulchra* ANDRES, *Heliactis bellis* ELLIS, *Bunodes gemmaceus* ELLIS, *Ilyanthus parthenopeus* ANDRES. [Bestimmt nach ANDRES (1).]

### I. Untersuchungsmethoden.

Nach mehrmonatlichen resultatlosen Versuchen, das Nervensystem der Aktinien mit den Silbermethoden GOLGIS, RAMÓN Y CAJALS und BIELSCHOFSKYS sowie mit der Hämatoxylinimprägnation nach VIALLANES, mit Eisenhämatoxylin und Thionin darzustellen<sup>1)</sup>, wandte ich mich der EHRLICHschen vitalen Methylenblaufärbung zu, obschon mit einigem Zögern, da bereits die Versuche von RETZIUS (19) mit derselben an den Cölenteraten negativ ausgefallen sind und ihre Anwendung an Aktinien CARLGREN (5) vollständig mißlang; HAVET (10) erwähnt zwar, daß ihm dieselbe an Aktinien einige Dienste geleistet hatte, hat jedoch bis jetzt die gewonnenen Resultate noch nicht publiziert.

Von der EHRLICHschen vitalen Methylenblaufärbung machte ich in folgender Weise Gebrauch: In einem gut durchlüfteten, mit Seewasser gefülltem Glasgefäße brachte ich die einzelnen Tiere zu voller Entfaltung; wenn dies geschehen, setzte ich mit einer Pipette von einer in Aq. dest. konzentrierten Methylenblaulösung dem Seewasser soviel Tropfen zu, bis dasselbe eine stahlblaue Farbe annahm, aber in größeren Mengen noch durchsichtig blieb, und durchlüftete gut. Durch eine spätere Kontrolle konstatierte ich, daß die Methylenblaulösungen eine Konzentration  $\frac{1}{50}$ — $\frac{1}{10}$ ‰ aufwiesen; die von CARLGREN (5) gebrauchte Konzentration von 1‰ ist entschieden zu stark. Schon etwas vor einer Viertelstunde färben sich an den Tentakeln die epithelialen Endungen der ektodermalen Sinnesnervenzellen; das farblos gebliebene Ektoderm weist eine große

<sup>1)</sup> Nur die erste von allen genannten Methoden, die auch HAVET (10) und RETZIUS (21) teilweise gelang, lieferte einige jedoch unbrauchbare Nervenfragmente.

Menge von blauen Kügelchen auf, die sich nach unten in einen feinen, ablassenden Fortsatz ausziehen. Nach einer guten halben Stunde sind die Sinnesnervenzellen in ihrem ganzen Verlaufe gefärbt und man sieht von ihnen blaßblaue Nervenfasern auslaufen, die sich bei längerem Einwirken der Lösung immer intensiver färben. Gleichen Schritt mit der Färbung der Tentakel hält derjenige oberste Teil des Schlundrohres, der bei einem sehr gut entfalteten Tiere mit dem Methylenblau noch in Berührung kommt, ja er eilt in der Färbung sogar noch etwas voraus, was besonders für seine Schlundrinnen gilt. Sind einmal die Nervenfasern distinkt gefärbt, beginnt auch die darunter liegende Muskulatur sich zu bläuen und auch das übrige ektodermale Gewebe nimmt einen granulösen blaßblauen Ton an. Einen größeren Widerstand gegen das Eindringen des Methylenblau leisten die übrigen Körperpartieen; die Fußscheibe mit dem an sie grenzenden Teile des Mauerblattes reift erst nach einigen Stunden, während das übrige Mauerblatt und speziell die Mundscheibe sich gegen das Reagens am meisten ablehnend verhalten. Die Färbung der Nerven-elemente auf der letzteren gelingt nur selten, und zwar dann, wenn die Tiere länger Zeit ruhig in schön ausgestrecktem Zustande verharren und wenig Schleim absondern. Die Färbung der inneren Körperpartieen gelingt nicht so regelmäßig wie die der äußeren, da das Methylenblau bei normalem Verhalten der Tiere in ihr Inneres nicht eindringen kann. Einige Arten, vor allem *Bunodes gemmaceus*, teilweise auch *Actinia equina*, *Adamsia Rondeletii*, *Ragactis pulchra*, *Ilyanthus parthenopeus* u. a. haben die vorteilbringende Gewohnheit, auf die Reizung mit Methylenblau und auf den Sauerstoffüberfluß, der bei starker Durchlüftung des Seewassers eintritt, in der Weise zu reagieren, daß sie das Schlundrohr als pralle Blase ausstülpen, ja einige drehen nach und nach den ganzen Körper wie den Finger eines Hand-schubes um, wobei die inneren Organe mit dem Medium in Kontakt gelangen und ihre Nerven-elemente sich färben; nur die entodermale Auskleidung der Körperwand und der Mundscheibe widersetzen sich jedem Färbungsversuche, weil sie meist von den inneren Organen der Tiere und von dicken Schleimmassen bedeckt werden; bei den anderen Spezies ist man gezwungen, den Körper aufzuschneiden.

Die äußeren Verhältnisse, die verschiedene physikalische Konstitution der Gewebe und ihr physiologischer Zustand bedingen das höchst verschiedene Gelingen der Reaktion. Frisches, reines, von sezerniertem Schleim nicht getrübbtes Seewasser begünstigt es, resistenteres Gewebe (Tentakel von *Bunodes*, *Cerianthus*, die Schlund-

röhren von *Bunodes*, *Actinia equina*, Fußscheibe von *Bunodes*) sind vorteilhafter, während weiche Gewebe, die unter dem Deckglase schon bei geringem Drucke zu einem Brei zerfließen, selten gefärbte Nerven-elemente aufweisen. Bei diesen (Tentakel von *Ilyanthus*, *Adamsia Rondeletii*, *Heliactis*) färbt sich das Plasma in diffus verstreuten blauen Kügelchen. Ebenso benachteiligt das bei vielen Aktinienarten anzutreffende Pigment das Gelingen der Färbung, Prall ausgestreckte, nicht Schleim absondernde Organe sind derselben zugänglicher, kontrahierte oder sehr dicke Gewebe sowie Tiere, die durch ein langes Verbleiben im Aquarium an Lebensfrische eingebüßt haben, sind zu Färbungszwecken minder geeignet.

Auch ist ein großer Unterschied in dem Verhalten sensibler und motorischer Nerven-elemente zu konstatieren. Während sich die Sinnesnervenzellen mit ihren Fortsätzen äußerst leicht und in stattlicher Anzahl darstellen lassen, färben sich die Ganglienzellen in sehr seltenen Fällen und dann ziemlich spät und meist nur sporadisch; das Gelingen schöner Ganglienzellenpräparate hängt von ganz unberechenbaren Zufälligkeiten ab. Der eben erwähnte Unterschied dürfte auf Differenzen chemischer Natur beruhen.

Die günstigsten Resultate unter allen von mir untersuchten Aktinien lieferten *Bunodes gemmaceus* und *Cerianthus membranaceus*; die Färbung der Tentakel bei beiden sowie des Schlundrohres an ersterem mißlingt bei einiger Übung nur in seltenen Fällen. Mit Ausnahme des Schlundrohres, welches sich bei den meisten untersuchten Arten als ein ziemlich gut tingierbares Organ erwies, erzielte ich an den Organen der übrigen Spezies in der Regel keine schönen Färbungen; jedoch gelang es mir, bei den meisten wenigstens einzelne Nerven-elemente zum Vergleiche darzustellen. Das verschiedene Verhalten der einzelnen Aktinienspezies gegen die Methylenblaufärbung ergibt sich aus den oben mitgeteilten Gesichtspunkten.

Von den verschiedenen Partien der Tiere schnitt ich in einzelnen Intervallen, angefangen von einer viertelstündigen Einwirkungsdauer bis zu einer solchen von zwei Tagen<sup>1)</sup>, kleine Stückchen ab und preßte sie ziemlich intensiv unter dem Deckgläschen, um die tieferliegende Nervenfaserschichte der Beobachtung zugänglich zu machen; unter diesem Drucke leiden zwar die Nerven-

<sup>1)</sup> Die Tiere bleiben in der Lösung bei einer guten Durchlüftung eine ganze Woche und mehr am Leben, jedoch sind für die Untersuchung nur die ersten Stunden von Belang.

elemente, speziell die epithelialen Endigungen der Sinnesnervenzellen, allein es bleibt dessenungeachtet von denselben noch immer eine genügend große Anzahl intakt. Ist die Färbung gelungen, so ist es angezeigt, das dünngepreßte Häutchen mit Methylenblau zu benetzen und der Luft auszusetzen, die Färbung wird dadurch eine intensivere und distinktere.

Nach solchen frischen Totalpräparaten zeichnete ich den größten Teil der beigegebenen Abbildungen, weil die Konservierung derselben eine launenhafte ist und im Verlaufe der Nervenfasern viele Diskontinuitäten entstehen läßt. Durch feine Falten des Häutchens als auch infolge des angewandten Druckes bekommt man die Sinnesnervenzellen in schrägen seitlichen Ansichten, oft geradezu in einem optischen Längsschnitte zu sehen. Als Konservierungsflüssigkeit gebrauchte ich eine konzentrierte Lösung von Ammoniummolybdat in Aq. dest., sie hat jedoch die unvorteilhafte Eigenschaft, daß sie die Gewebe zu stark mazeriert; durch Zusatz einiger Tropfen Osmiumsäure wird diesem Übel zwar abgeholfen, allein man bekommt bei dieser Behandlung zu dunkle, schwer durchsichtige Präparate. Die Präparate wusch und entwässerte ich, um sie in Kanadabalsam einzubetten.

Das Zeichnen nach frischen Präparaten liefert zwar unzweideutige, deutliche Bilder, man kann jedoch bei den schnell abblässenden und absterbenden Geweben nicht den ganzen, oft geradezu erstaunlichen Reichtum an Nerven-elementen zeichnerisch festhalten.

## II. Historisches.

Aus physiologischen Gründen wurde den Aktinien ein Nervensystem lange vor seiner definitiven Entdeckung zugeschrieben (QUATREFAGES 1842). Vor allem postulierte man ein solches auf Grund ihrer gut entwickelten Muskulatur und ihrer, oft scheinbar zielbewußten Antwort auf äußere Reize. A. v. HEIDER (1877, 1879) gelang es zuerst in seinem „Interbasalnetz“ des *Sagartia*- und *Cerianthus*-Ektoderms, die Nervenfaserschichte der Aktinien zu beobachten, er konnte jedoch zu keiner richtigen Deutung dieser Interbasalsubstanz gelangen. Letztere lieferten erst die Gebrüder HERTWIG (1879), welche zugleich einen vollen Beweis für die Stichhältigkeit ihrer Deutungsweise erbrachten. Sie beschrieben eine, den untersten basalen Teil des einschichtigen Aktinienepithels durchziehende Nervenfaserschichte, die sich im Ektoderm, mit Ausnahme von *Cerianthus*, nur auf dem prostomalen Teile des Tieres gut ausgebildet präsentiert und die im Entoderm an Mächtigkeit

zwar abnimmt, aber auch in den mehr apikal gelegenen Parteeen desselben stellenweise gut entwickelt anzutreffen ist. Die nervösen Fortsätze der tektepithelial gelegenen Sinnes-, Nessel-, Drüsenzellen und der subepithelial anzutreffenden Ganglienzellen liefern dieses Filzwerk. In topographischer Hinsicht konstatierten sie eine beginnende Konzentration der Nervenlemente auf der Mundscheibe; dieses nervöse „Zentralorgan“ besteht aus einem dicht unter dem Tentakelkranze um den Mund verlaufenden Nervenringe, der meist aus multipolaren Ganglienzellen besteht, und aus radiären Streifen, die von diesem Ringe gegen den Mund ausstrahlen und meist aus bipolaren, radiär orientierten Ganglienzellen aufgebaut sind.

Eine genauere historische Darstellung und Würdigung dieser als auch aller späteren histologischen und physiologischen Befunde am Aktiniennervensystem bringt die Arbeit von WOLFF (1904); ich beschränke mich daher im weiteren nur auf seine Untersuchungen und auf den von ihm noch unberücksichtigt gebliebenen Beitrag HAVETS (1901).

HAVET stellte mit der schnellen Silbermethode GOLGIS im gesamten Ekto- und Entoderm von *Methridium dianthus* ELLIS Nervenlemente dar, und zwar schlanke, meist bipolare Sinnesnervenzellen; die von ihnen auslaufenden Nervenfasern weisen im Verlaufe oft dickere Anschwellungen auf, welche HAVET als besonders kleine Nervenzellen deutet und ihnen die Funktion der Reizübertragung zuspricht. Die Kontinuität dieser, mit kleinen Nervenzellen versehenen Fasern mit den Ausläufern der Sinnesnervenzellen scheint ihm im Präparate durch künstliche Verlötung entstanden zu sein. Von den Fortsätzen der Sinnesnervenzellen steigen hie und da feine Ästchen ziemlich hoch zwischen die Deckzellen empor und endigen daselbst frei, andere wiederum durchqueren die Stützlamelle und stellen auf diese Weise eine Verbindung zwischen dem ekto- und entodermalen Nervensystem dar. In beiden erwähnten Körperparteeen beobachtete HAVET auch vielverzweigte, meist ansehnliche Zellen, die er für motorische Nervenzellen hält und die er zahlreich auch in der Stützlamelle antraf, von wo sie Ausläufer in das Ekto- und Entoderm entsenden.

WOLFF (23), der seine Resultate mit den histologischen und physiologischen Befunden seiner Vorgänger verbindet, gelangt zu folgender Ansicht: Das gesamte Epithel der Aktinien wird von einem netzartigen Nervenplexus durchzogen, in welchem spärliche Nervenzellen eingestreut liegen und von dem sich Sinnesnervenzellen zur Oberfläche erheben; große Nervenzellen findet er ähnlich den

Gebrüdern HERTWIG auf der Mundscheibe. Mit diesem HERTWIG-schen Nervenring steht das gesamte Nervensystem in Verbindung; überdies ziehen, physiologischen Befunden zufolge, besondere Bahnen von jedem „Tentakelbasalzentrums“ zu allen anderen Tentakeln, von der Sohle zu den adoralen Partien, durch das Schlundrohr und die Drüsenstreifen der Mesenterialfilamente in das entodermale Nervensystem; diese Bahnen sollen fast ausschließlich aus den Nervenfortsätzen der zentral, d. h. adoral gelegenen Nervenzellen bestehen. Die Sinnesnervenzellen sind auf den Tentakeln zusammengedrängt, kommen aber auch auf den Septen, Akontien und der Mundscheibe vor. Die von den Nervenzellen ausgehenden motorischen Fasern endigen an den Muskelfasern mit motorischen Endplatten, die sekretorischen Fasern umspinnen in pericellulären Netzen die Drüsen- und Nesselzellen. In spindelförmigen, basiepithelial gelegenen Zellen, die er als Nervenzellen deutet, stellt er den NISSLSchen Tigroïdschollen ähnliche Gebilde dar.

Eine genauere Auseinandersetzung mit den hier zitierten Befunden bringe ich in den nächsten Abschnitten, in denen ich meine eigenen Resultate eingehend schildern will.

### III. Zur Histologie des Nervensystems.

Die Sinnesnervenzelle. Wie schon erwähnt, färben sich bereits nach einer kurzen Einwirkungsdauer der Methylenblaulösung dicht unter der Oberfläche des Epithels rundliche oder gestreckte Gebilde, welche sich nach unten in einen schmälere Hals ausziehen und sich bei längerer Einwirkungsdauer des Reagens als die Endigungen von Sinnesnervenzellen erweisen (Taf. Fig. 2). Läßt man den Färbungsprozeß längere Zeit dauern, so gewahrt man mit einer Immersionslinse bei Einstellung auf die Oberfläche des Epithels ein blaßblaues körniges Mosaik, bestehend aus Polygonen an vielen Stellen durch einen ungefärbt gebliebenen, stark lichtbrechenden Kreis unterbrochen. Es sind die Zellgrenzen der Deckzellen, zwischen denen ungefärbt gebliebene Nesselkapseln und Drüsenzellen eingestreut liegen. Auf diesem blaßblauen Felde stechen dunkelblaue Kügelchen oder Stäbchen hervor, auf denen man je ein — in den seltensten Fällen zwei (Taf. Fig. 2,  $s_1 h_1$ ) — bei langer Färbungsdauer auch blaugefärbtes Sinneshaar sitzen sieht. Von ganz feinen, geschlungenen, einer Wimper ähnelnden Härchen, welche ich besonders im Schlundrohre von *Bunodes* beobachtete (Taf. Fig. 1 u. Textfig. 17 *sh*), findet man alle Übergänge bis zu einem dicken, steifen, geraden oder leicht gebogenen, einer Borste

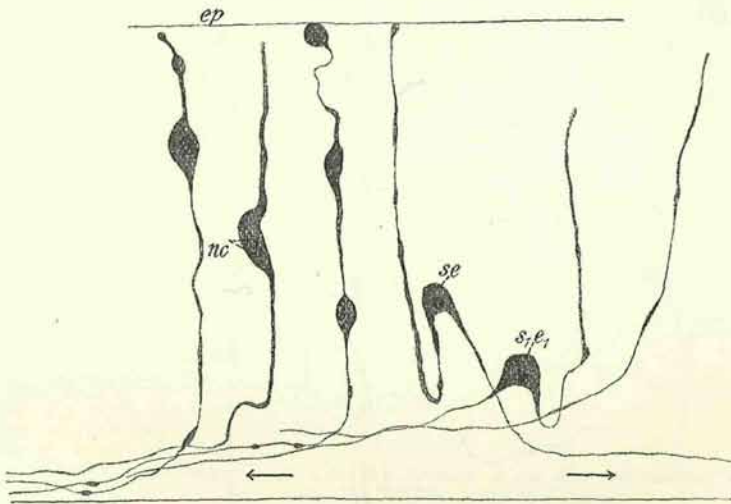
ähnlichen Haare (Taf. Fig. 2, *sh*). Dieses Haar sitzt in der Regel einer Verdickung der Sinnesnervenzelle auf, einem kleinen Knöpfchen (Taf. Fig. 2, *ekn*) oder einem ansehnlichen Kügelchen (Taf. Fig. 2, *ek*), hier und da auch einem geraden oder spiralig gedrehten Stiftchen (Taf. Fig. 2, *es*). Diese Endkörperchen endigen knapp an der Oberfläche des Epithels und nur ihre Sinneshaare ragen über dieselbe hinaus. Eine ganz eigentümliche Endigungsweise von Sinnesnervenzellen fand ich im Schlundrohre von *Bunodes* stark verbreitet. Die Sinnesnervenzellen endigen hier äußerst oft mit einem horizontal im Niveau der Epitheloberfläche gelegenen Stiftchen, das entweder, von oben gesehen, die Form einer sehr langgestreckten Ellipse aufweist oder aber in zwei feine Spitzen ausgezogen ist, so daß es mit einem monaxonen Spikulum große Ähnlichkeit aufweist (Taf. Fig. 1 und Textfig. 17, *es*). Dieses Stiftchen sitzt entweder einer dünnen Säule oder einer Verdickung auf und entsendet aus der Mitte (Taf. Fig. 1, Textfig. 17, *es*), manchmal auch seitlich ein feines Sinneshaar, dessen Wurzel in die länglich gestreckte Plasmamasse horizontal eingelagert sein kann und das in leichter Krümmung seitlich aus derselben hinausragt (Taf. Fig. 1, *s<sub>1</sub>h<sub>1</sub>*). Besondere Aufmerksamkeit verdient der Umstand, daß bei längerer Einwirkungsdauer des Reagens auch das Sinneshaar sich elektiv färbt, indem es ein mattglänzendes tiefes Blau annimmt. Diese Färbung ist es, die seine genaue Distinktion und Verfolgung ermöglicht, hingegen konnte ich die ungefärbten Wimpern und Geißeln der Deckzellen bei einer Flächenansicht nicht einzeln voneinander unterscheiden. Hier und da zeigen die Sinneshaare an ihrem Ende ein äußerst feines Knöpfchen (Taf. Fig. 2, *v*), welches manchmal auch in ihrer Mitte anzutreffen ist (Textfig. 17, *v*).

Die eben beschriebenen Endigungen der Sinnesnervenzellen gehen nicht unvermittelt in den kompakten, den Kern tragenden Leib ihrer Zelle über, sondern sie sitzen einem nach oben sich verjüngenden Halse des Zelleibes auf, der mit spindelförmigen Auftreibungen versehen ist (Textfig. 12, *sn*); in sehr vielen Fällen vermittelt den Übergang ein sehr feiner, mit kleineren Varikositäten oder auch größeren Anschwellungen versehener Faden, der in seiner Schwächigkeit einer Nervenfasers gleich (Textfig. 15, *sn*). In einigen seltenen Fällen liefern von der vorletzten Auftreibung des distalen Zellfortsatzes statt eines einzigen zwei Ausläufer aus, von denen jedoch nur der eine die Epitheloberfläche erreichte (vgl. Textfig. 15, *s<sub>1</sub>n<sub>1</sub>*). Oft sich verjüngend und sich wieder auftreibend erreicht die Sinnesnervenzelle nach unten die Nervenfaserschicht, in welche sie mit



einem, zwei oder auch mehreren Nervenfortsätzen sich auszieht. In einer der größeren Plasmaanschwellungen liegt der ovale oder rundliche Kern, aus welchem ein kugelförmiger dunkelblauer Nukleolus hervorsticht; neben demselben beobachtete ich in einigen seltenen Fällen noch ein oder zwei kleinere tiefblaue Körnchen (Textfig. 1, *nc*). Bei der Konstatierung des Kernes muß man sich insofern inachtnehmen, als unter der Einwirkung des Methylenblau Kunstprodukte, nämlich dunkler gefärbte, scharf begrenzte Plasma-bezirke im Zellkörper auftreten.

Fig. 1.



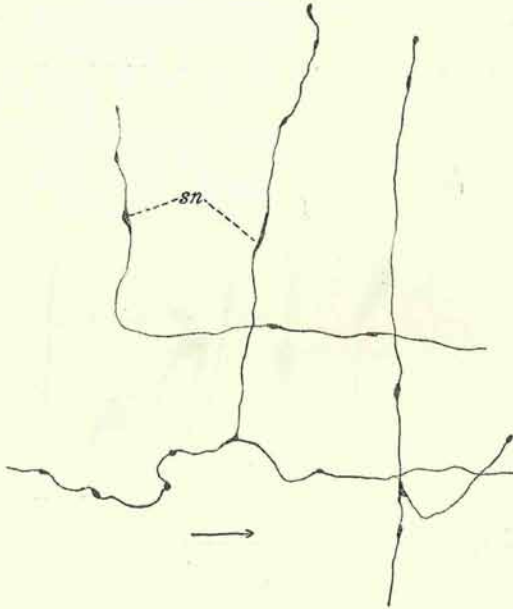
Aus verschiedenen Präparaten zusammengestellte Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Cerianthus membranaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. *ep* Grenze des Epithels, *nc* Nukleolen, *se* subepithelial gelegene Körper von Sinneszellen. Die Pfeile geben die Längsrichtung des Tentakels gegen die Basis hin an.

Die Lage des Zellkernes ist eine höchst verschiedene, man findet alle Übergänge von einer hochepithelialen über die medio- in eine basiepitheliale Lage.

Die Verbindung der Sinnesnervenzellen mit dem Körperepithel ist für sie, als Reize auffangende Neurone, nur insofern von Belang, als sie an seiner Oberfläche mit der Außenwelt in Kontakt gelangen können; in ihrer niedersten Ausbildung nehmen sie an der Bildung des Körperepithels noch vollen Anteil, in ihrer höheren Entwicklung suchen sie jedoch, nur den Kontakt mit der Reize vermittelnden Außenwelt aufrecht zu erhalten, im übrigen haben sie jedoch die Tendenz, sich von der Mitbildung des Körperepithels möglichst

zu emanzipieren. Diese, die Epithelbildung flüchtende, Tendenz der Sinnesnervenzellen zeigen uns die in Textfig. 1 zusammengestellten Zellen aus dem Tentakel von *Cerianthus* auch bei den Aktinien in Entstehung begriffen; in *se* und *s<sub>1</sub>e<sub>1</sub>* sieht man den kompakten Zelleib einer Sinnesnervenzelle schon ganz subepithelial gerückt in einer ähnlichen Lage, in welcher sich die Ganglienzellen befinden, ja noch mehr, der Zellkörper beginnt bereits eine horizontale Wanderung von seiner epithelialen Endigung gegen die Basis des

Fig. 2.



Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{125}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. *sn* Sinnesnervenzelle. Der Pfeil gibt die Längsrichtung des Tentakels gegen die Basis hin an.

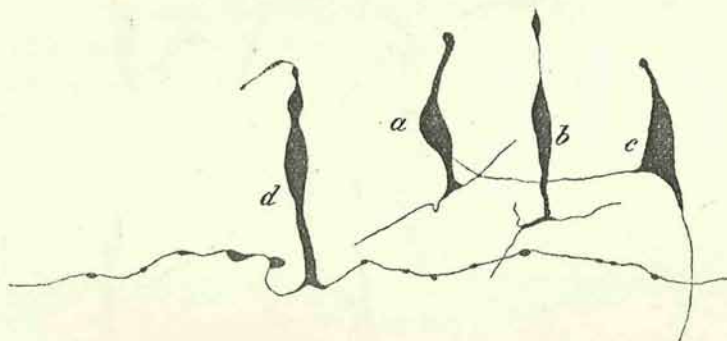
Tentakels hin. Dies epithelofugale und zugleich zentripetale Tendenz der sensiblen Nervenzellen ist übrigens eine in der Tierreihe allgemein anzutreffende Erscheinung; auf einer ziemlich hohen Stufe tritt sie uns z. B. schon bei den Würmern entgegen (RETZIUS 20).

An ihrem proximalen Ende zieht sich die unipolare Sinnesnervenzelle in einen feinen Fortsatz aus, die bi- und multipolaren schnüren sich in der Regel zuerst ein, um sich wieder auszubreiten und in der Richtung der auslaufenden Nervenfasern in spitze Zipfel auszuziehen; ähnliche Zipfel findet man auch bei denjenigen bi- und multipolaren Sinnesnervenzellen, die sich schon höher oben zu einer

dünnen Faser ausgezogen haben. Die unipolaren Sinnesnervenzellen finden sich außer an den Tentakeln (*Cerianthus* und vielleicht auch *Bunodes*) in der Minderzahl, jedoch überall ziemlich reich vertreten, die bipolaren wiegen sonst vor, auch multipolare sind, besonders im Schlundrohre, keine Seltenheiten. Hie und da zeigt ein Nervenfortsatz nahe an seinem Ursprunge eine weitere Anschwellung, die zu einem neuen Ausgangspunkte von Nervenfasern wird (Textfig. 15, *vc*).

Mit den verschiedenen Körperpartieen, teilweise auch mit den verschiedenen Aktinienspezies ändert sich der Habitus der Sinnesnervenzellen. Während dieselben in allen übrigen Körperpartieen von *Bunodes* einen ziemlich gleichartigen, relativ voluminösen Habitus

Fig. 3.



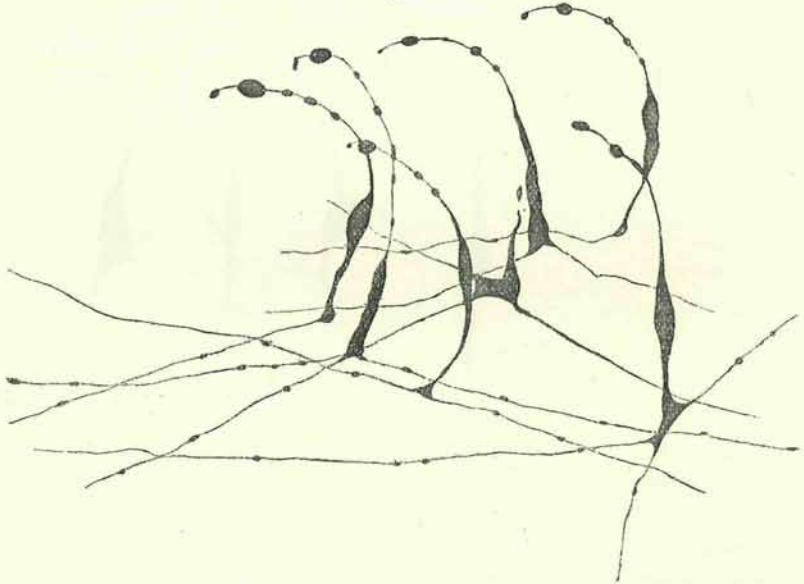
Entodermale Sinnesnervenzelle, *a, b, c* aus dem Tentakel, *d* aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

aufweisen, erscheinen sie im Epithel der Fußscheibe als langausgezogene, schwächliche, stark variköse Fäden (Textfig. 13, *sn*). Solche fadenförmige Sinnesnervenzellen fand ich übrigens auch im Tentakel desselben Tieres (Textfig. 2, *sn*), sie sind jedoch relativ seltene Erscheinungen und beeinflussen nicht das typische Aussehen eines gut gefärbten Tentakels, wie das bei der Fußscheibe der Fall ist. Im Entoderm sind die Sinnesnervenzellen der geringeren Mächtigkeit des Epithels entsprechend viel niedriger und gedrungener gebaut (Textfig. 3). Anastomosen zwischen den Nervenfasern der Sinnesnervenzellen beobachtete ich nicht, ausgenommen höchst seltene, einzeln stehende Fälle. Auch war von einem Zusammenhange derselben mit einem subepithelialen Nervennetz, wie ihn WOLFF (23) als allgemeinen Typus annimmt, nichts zu bemerken; jedes noch so dichte Gewirr von Nervenfasern konnte ich in seine Komponenten

einzelnen auflösen und letztere auf weite Strecken als vollständig individualisierte Fasern verlaufen sehen (vgl. Textfig. 19). Eigentümliche, abnormale Anastomosen zwischen den Zellkörpern multipolarer, birnförmiger Sinnesnervenzellen zeigt uns die Textfig. 22. Es scheint mir von Interesse, zu erwähnen, daß oft ganze Parteien aneinanderliegender Sinnesnervenzellen dieselbe Art und Weise der Endigung aufweisen (Textfig. 17), ja daß sogar der ganze distale Teil der Zellen ähnlich gebaut erscheint (Textfig. 4 u. 16).

Was die vielen Anschwellungen des Zellkörpers und speziell der nervösen Fortsätze anbetrifft, so dürften sie auf einer durch

Fig. 4.



Sinnesnervenzellen aus der unmittelbaren Umgebung der Schlundrinne von *Aotinia equina*.  
Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert.

das Methylenblau verursachten Quellung des Plasmas beruhen, welche ich übrigens auch an den Muskelfasern beobachten konnte (Textfig. 8, *vc*), die sonst ein ziemlich glattes und steifes Aussehen darbieten; jedenfalls aber sind für das Zustandekommen der Anschwellungen, speziell der größeren, Anhäufungen von Perifibrillärsubstanz oder Plasma maßgebend.

Über Neurofibrillen und ihre Gitter in den Sinnesnervenzellen werde ich weiter unten einige Mitteilungen machen.

Die Ganglienzelle. Eine gelungene, sehr vollständige Färbung der Ganglienzellen erhielt ich nur in einigen seltenen

Fällen, und zwar allein am Schlundrohre von *Bunodes*, sonst färbte sich nur da und dort sporadisch eine Ganglienzelle. Ihr Zellkörper liegt der Nervenfaserschichte auf, oft sogar ein wenig zwischen das Epithel hinaufgehoben, so daß seine Fortsätze in vertikaler Richtung ziemlich scharf in den horizontalen Verlauf der Nervenfaserschichte einbiegen (Textfig. 20, *gz*). Er hat eine spindelförmige, dreieckige oder ovoide Gestalt, je nachdem er zwei, drei oder mehreren Nervenfasern den Ursprung gibt; in der Richtung dieser letzteren zieht er sich in spitze Zipfel aus. In seinem Innern birgt er einen runden Kern mit je einem Nukleolus. Die auslaufenden Nervenfortsätze sind einander vollständig äquivalent; wohl bemerkt man hie und da, daß auf der einen Seite ein dicker Zellkörperfortsatz allmählich sich gabelt, während auf der entgegengesetzten Seite die Nervenfasern mehr direkt einem spitzen Zipfel entspringt (Textfig. 18, *gz*); oder es präsentiert sich der Ganglienzellenkörper in Form einer Zwiebel, aus welcher der eine Fortsatz allmählich sich auszieht, die anderen jedoch dem abgerundeten Teile mit einem kleinen Kegel ziemlich unvermittelt entspringen (Textfig. 18, *y<sub>1</sub> z<sub>1</sub>*); allein alle diese Verhältnisse sind ohne weitere Bedeutung und treten uns ganz ähnlich bei den Nervenfasern der Sinnesnervenzellen entgegen. Ziemlich nahe an ihrer Ursprungsstelle gabeln sich einige von den Nervenfasern, indem sie sich an dieser Stelle zu einem Dreiecke verdicken (Textfig. 20, *vc*). In bezug auf die Anzahl der Ausläufer überwiegen die tripolaren Ganglienzellen.

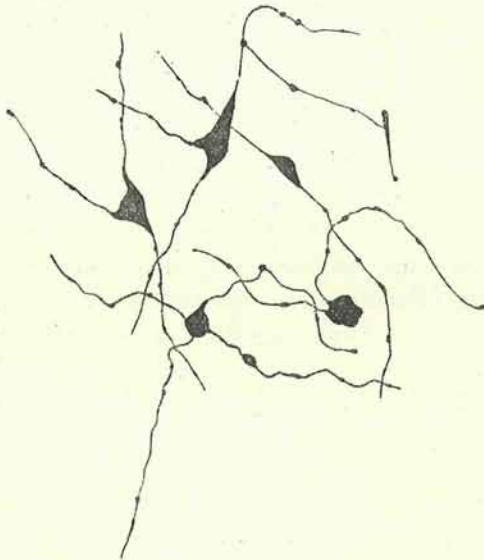
Es scheinen mir übrigens zwei topographisch gesondert auftretende Typen von Ganglienzellen vorhanden zu sein: einerseits findet man solche, deren Fortsätze eine möglichst große Fläche zu beherrschen suchen, letztere besitzen keine bestimmte, ausgesprochene Richtung und sind vielfach geschlängelt, unter diesen findet man begreiflicherweise selten bipolare Ganglienzellen (Textfig. 5 und 18); — andererseits beobachtet man Ganglienzellen, deren Fortsätze eine ganz bestimmte Bahn verfolgen, von welcher sie durch viele Gesichtsfelder, ja soweit man sie überhaupt verfolgen kann, nicht abweichen, diese Ganglienzellen sind, wie leicht einzusehen, meist bipolar und ihre Fortsätze verlaufen parallel zueinander (Textfig. 20). Erstere fand ich im nervösen Zentrum des Schlundrohres, letztere in der am meisten ausgesprochenen Bahn von Nervenfasern, nämlich längs der Schlundrinnen von *Bunodes*.

Die Nesselzelle. Schon die Gebrüder HERTWIG haben an Mazerationspräparaten die Beobachtung gemacht, daß das perikapsuläre Plasma der Nesselzelle sich in eine feine sich verästelnde Nerven-

faser auszieht. Diese Beobachtung konnte ich an Methylenblaupräparaten bestätigen und teilweise ergänzen.

Auf den Tentakeln und im Schlundrohre von *Bunodes* stellte ich nämlich Zellen dar, die in ihrem Äußeren einer Sinnesnervenzelle vollständig gleichen. Der Zellkörper zieht sich distal in eine feine, mit Varikositäten besetzte Faser aus, um knapp an der Oberfläche des Epithels mit einem Knöpfchen zu endigen, der proximale Teil verjüngt sich zu einer Nervenfasern, die sich, wenn sie die Nervenfaserschichte erreicht hat, meist gabelt; neben dem Kerne

Fig. 5.

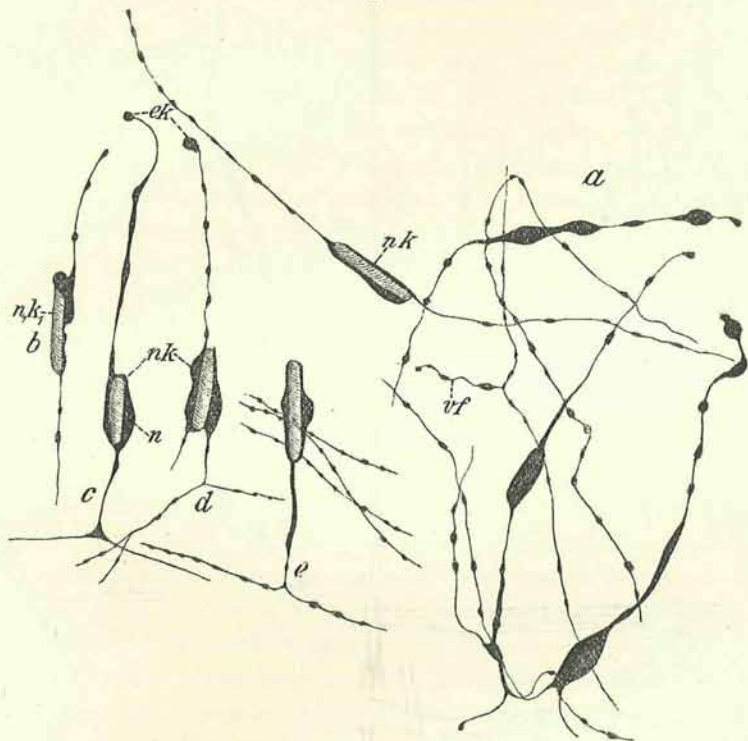


Ganglienzellen aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

dieser Zellen findet man nun in ihrem Zellplasma eine Nesselkapsel eingelagert, welche je nach ihrer Entwicklungsstufe entweder ganz klein ist und von einem dicken Plasmamantel ringsherum umgeben wird, so daß sie im Vergleiche zur ganzen Zelle nur als ein kleiner Nebenbestandteil derselben erscheint (Taf. Fig. 5, *nk*), oder sich schon mehr in die Breite und Länge ausgezogen hat, so daß sie nur von einem dünnen Plasmahütchen überzogen wird, welches bloß um den seitlich gelegenen Kern anschwillt oder am distalen Ende eine dickere Kappe aufweist (Textfig. 6, *n<sub>1</sub> k<sub>1</sub>*). Vor der Bildung der Nesselkapsel wäre also eine solche Zelle von einer Sinnesnervenzelle nicht zu unterscheiden und sie dürfte auch die Funktion einer

solchen verrichten; ihr sensibler Fortsatz wird zum Nervenaufläuter der ausgebildeten Nesselkapsel. Einen Zusammenhang zwischen den Sinnesnervenzellen und den embryonalen Nesselkapseln vermutete schon FAUROT (9), indem er angibt, daß er letztere sehr oft an der Basis von Zellen vorfand, die den HERTWIGSchen Sinneszellen ähnlich sind.

Fig. 6.

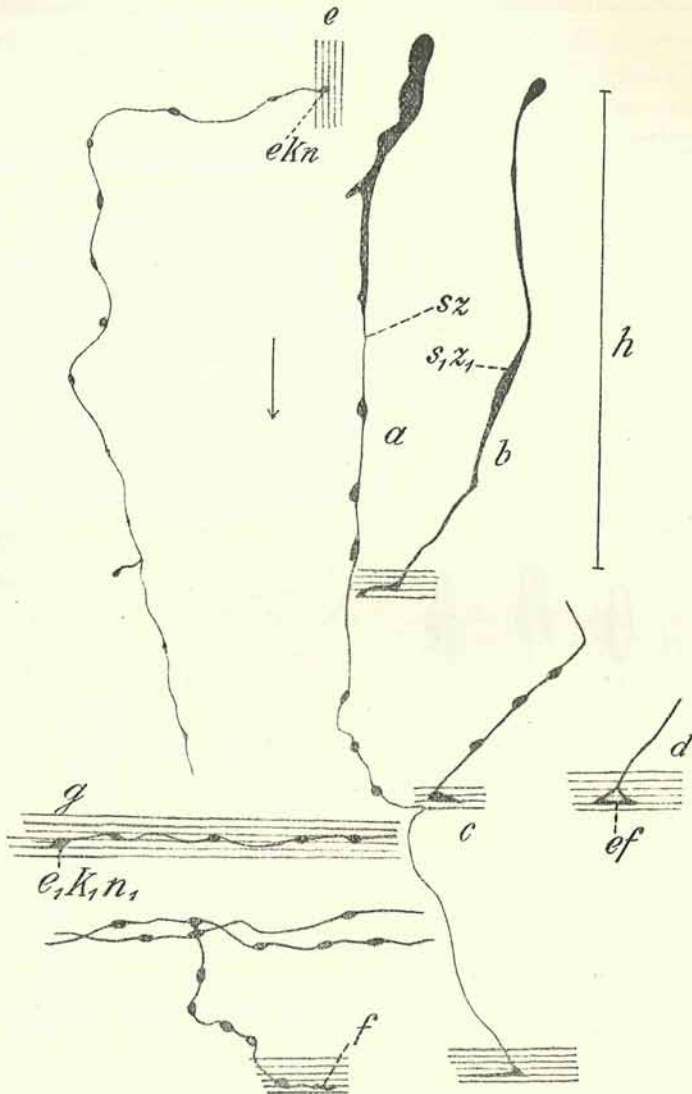


a Sinnesnervenzellen aus der Mitte des Schlundrohres, b, c, d, e, f Nesselkapselbildungszellen aus dem Schlundrohre, b von *Actinia equina*, a, c, d, e, f von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. n Kern, nk Nesselkapsel, vf vertikaler Fortsatz.

Den Zusammenhang des Nervensystems mit den Drüsenzellen, wie ihn die Gebrüder HERTWIG beschreiben, konnte ich nicht bestätigen, ebenso führten zu keinem Resultate die Versuche, den sekretorischen Endapparat, wie ihn WOLFF annimmt, darzustellen.

Die Muskelzelle. Im Ektoderm des Tentakels und des obersten Teiles des Schlundrohres von *Bunodes* fand ich einige lange, die Höhe des Epithels (Textfig. 7, h) weit übersteigende euepithelial gelegene Zellen von feinfadenförmiger Gestalt, die in

Fig. 7.



*a, b* Stützzellen, *c, d* Endigungen derselben, aus dem Ektoderm des Tentakels von *Bunodes gemmaceus*; *e, f, g* Endigungen der Nervenfasern an der Muskulatur, *e, f* aus dem Ektoderm des Tentakels und Schlundrohrs von *Bunodes gemmaceus*, *g* aus dem Ektoderm des Tentakels von *Cerianthus membranaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4. *ef* Endfüßchen, *ekn* Endknöpfchen, *h* Höhe des Epithels, *sz* Stützzelle. Der Pfeil gibt für *e* die Längsrichtung des Tentakels gegen die Basis hin an.

ihrem Verlaufe zahlreiche Varikositäten aufwiesen. Ihre proximalen Ausläufer waren so lang, daß sie auf eine längere Strecke ent-



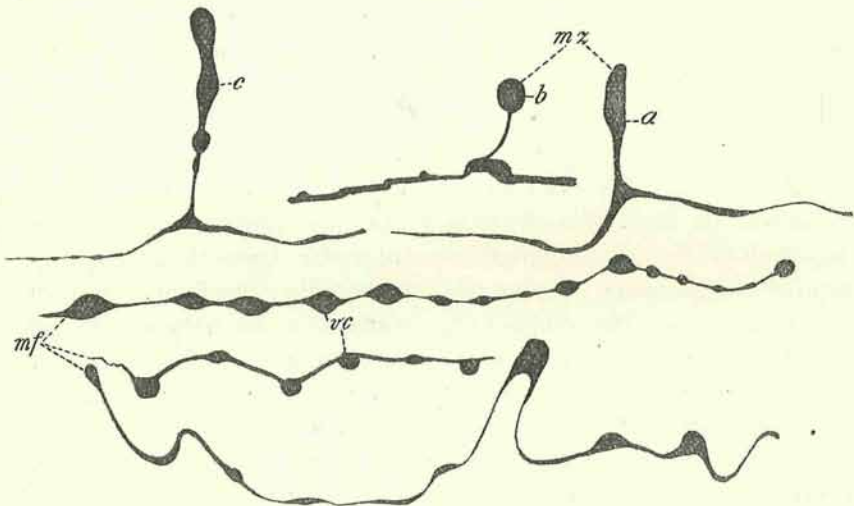
weder stark gegen die vertikale Richtung der Epithelelemente geneigt oder geradezu horizontal verlaufen mußten (Textfig. 7, *sz*). Genau im Niveau der Muskulatur endigten sie an den Muskelfasern mit einem langgestreckten Füßchen, dessen Richtung mit dem Verlaufe der Muskelfasern übereinstimmte. Die beschriebenen Zellen weisen demnach eine große Ähnlichkeit mit Nervenzellen auf, so daß es anfangs allen Anschein hatte, als läge hier ein sehr primärer Reflexbogen vor — wenn man diesen Namen im gegebenen Falle anwenden dürfte — bestehend aus einer noch vollkommen euepithelial gelegenen Ganglienzelle und einer basiepithelialen Muskelzelle. Einen großen Zweifel an der nervösen Natur dieser ziemlich seltenen langgestreckten, varikösen Zellen erweckte eine stattliche Anzahl im gleichen Präparate gefärbter Zellen, welche die Höhe des Epithels nicht überstiegen, eine ziemlich steife Gestalt zur Schau trugen und im Niveau der Muskelschicht ebenfalls mit einem parallel zu den Muskelfasern gestellten Füßchen endigten (Textfig. 7, *s<sub>1</sub>z<sub>1</sub>*), welches auch die Form einer Triangel annehmen kann (Textfig. 7, *ef*). Ganz ähnliche Zellen stellte HAVET im Ekto- und Entoderm von *Methridium dianthus* ELLIS als Muskelzellen dar. Da ich jedoch in der mir zugänglichen Literatur keine Angaben über euepithelial gelegene ektodermale Muskelzellen vorfand, bin ich eher geneigt, sie für schwächliche Stützzellen zu halten, die an der Muskellamelle befestigt sind, ähnlich wie es die Gebrüder HERTWIG dargestellt haben. Die oben beschriebenen seltenen varikösen Zellen dürften nur auf eine abnormale Weise so lang und fadenförmig geworden sein, ihre Varikositäten sind künstlich hervorgerufene Plasmaschwellungen.

Ektodermale Muskelzellen stellt übrigens die Methylenblau- methode auch dar, besonders schön am Tentakel von *Cerianthus*. Man beobachtet sie daselbst nach ziemlich langer Färbungszeit und bei intensivem Drücken des Präparates als durch das ganze Gesichtsfeld parallel verlaufende vielfach gekrümmte, anschwellende und sich wieder verjüngende Streifen (Textfig. 8, *mf*), die in ihrer außergewöhnlichen Länge eine große Anzahl von Gesichtsfeldern (Obj. 5, Ok. 4) durchlaufen. Diese varikösen Muskelfasern sind stellenweise so dünn, daß man sie von einer Nervenfasern nur schwer unterscheiden kann. Die vielen spindelförmigen Auftreibungen sind Schwellungen von Protoplasmazipfeln, die der Muskelfaser anliegen; in fixierten Präparaten kann man durch ihre Mitte einen dunkleren, kompakteren Zug verlaufen sehen, welcher das Bündel der Muskelfibrillen darstellt. Von einer größeren Anschwellung der

Muskelfaser erhebt sich zwischen das Epithel ein feiner Fortsatz, welcher zu einer birn-, kugel- oder keulenförmigen Muskelzelle anschwillt (Textfig. 8, *a*, *b*, *c*). An Mazerationspräparaten sind die erwähnten Plasmazipfel gut zu beobachten, wie sie ja schon die Gebrüder HERTWIG im Ektoderm von *Cerianthus membranaceus* (T. VIII, Fig. 7) und besonders schön auch CARLGRÉN (5) an *Prothantea simplex* CARLGRÉN (T. IV, Fig. 9 *b*) dargestellt haben.

In einer ziemlich geringen, jedoch mit dem Heben und Senken des Tubus noch immer sehr gut zu messenden Distanz breitet sich über der Muskelschichte die Schichte des nervösen Filzwerkes aus,

Fig. 8.



Muskelzellen und Muskelfasern aus dem Ektoderm des Tentakels von *Cerianthus membranaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ . Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. *mf* Muskelfaser, *mc* Muskelzelle, *vc* Varikosität.

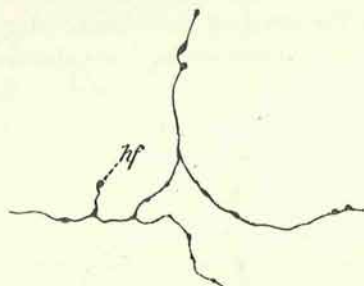
von welchem ich in einigen Fällen an den Tentakeln von *Bunodes* und *Cerianthus* einzelne Nervenfasern in die Tiefe biegen und in der Schichte der Muskulatur mit einem Knötchen oder Stiftchen (Textfig. 7, *ekn*) endigen sah; bei der Einstellung auf dieses Knötchen war von den zahlreichen darüberliegenden Nervenfasern keine mehr zu sehen. Von einem solchen Knötchen sah ich bei *Cerianthus* zwei haarfeine Fädchen auslaufen, die sich zwischen den Muskelfasern verloren (Textfig. 7, *e<sub>1</sub>k<sub>1</sub>n<sub>1</sub>*). Die erwähnten Nervenfasern kamen von der Basis des Tentakels und stiegen gegen seine Spitze hin in die Tiefe. ¶ In den obersten Partien des Schlundrohres von *Bunodes* sah ich gelegentlich die Nervenfasern nicht direkt zur

Muskulatur hinabsteigen, sondern es entsprang von ihnen eine laterale Abzweigung, welche zur Muskulatur hinabließ und in ihrem Niveau auf eine kurze Strecke verstärkt endigte (Textfig. 7, *f*).

Die beschriebenen Endigungen zur Muskulatur verlaufender Nervenfasern stellen uns höchst primitive Endknötchen von motorischen Fasern dar, welche, wie erwähnt, der Methylenblaumethode sehr schwer zugänglich sind.

Die Nervenfasern der Aktinien sind äußerst feine, in ihrer mittleren Dicke wenig variierende Fäden, die nur auf kurze Strecken anschwellen, um wieder zu ihrer normalen Dicke sich zu verjüngen, und die von zahlreichen Varikositäten besetzt sind. Letztere können zu so großen Spindeln anschwellen (Textfig. 12 u. 11, *vc*), daß man geneigt wäre, sie für besondere Zellen zu halten, wie sie ja

Fig. 9.



Nervenfasern einer Sinnesnervenzelle aus dem Ektoderm des Tentakels von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. *hf* vertikaler Fortsatz.

auch HAVET (10) für besondere, Reize transportierende Zellelemente ansah, obwohl in seinen Bildern alle Übergänge von den kleinsten bis zu den größten Varikositäten vorzufinden sind. Die Verzweigungen der Nervenfasern sind nicht besonders zahlreich und vielästig; falls sie auftreten, gewahrt man sie meist in unmittelbarer Nähe der zugehörigen Nervenzelle. Neben den eigentlichen Verzweigungen entspringen von den Nervenfasern sehr oft vertikale kurze Fäden (Textfig. 13, 9 u. 6, *vf*, *hf*), die mit einem Knöpfchen endigen und von einer echten Verzweigung ganz wohl zu unterscheiden sind.

Die Neurofibrillen. In Präparaten, welche mit Ammoniummolybdat fixiert worden sind, gewahrt man gelegentlich Sinnesnervenzellen, welche sehr gut differenziert sind und deren Plasma sehr blaß geraten ist; besonders bevorzugt sind in dieser Hinsicht die Sinnesnervenzellen an der Peripherie des roten Fleckes oberhalb der Schlundrinnen bei *Bunodes*, wo das rote Pigment eine allzu schnelle Überfärbung

derselben hintanhält. In solchen Zellen gewahrt man einen deutlich individualisierten, glatten, dunklen Faden (Taf. Fig. 4, *nfr*), welcher sich spiralgig windend und streckenweise der Zellwand sich anschmiegend von der Basis der Zelle dem Kern zustrebt, wo er meist in der dunkleren Umgebung des letztern unsichtbar wird; ebenso findet man ihn gelegentlich in einer distalen Anschwellung der Sinnesnervenzelle wieder, wo er sich ganz unvermittelt in den zur Oberfläche des Epithels hinziehenden letzten Fortsatz zu verlängern scheint (Taf. Fig. 4 *b*). Da dieser Faden die Dicke der Nervenfasers, welche von seiner Mutterzelle entspringt, übersteigen kann, so ist es wahrscheinlich, daß er ein ganzes Bündel oder Netz von Neurofibrillen repräsentiert, die unter der Einwirkung der Reagentien zu einem glatten Faden zusammengeschnürt sind. Und wirklich gewahrt man sehr oft um den Kern von Sinnesnervenzellen Andeutungen eines dunkleren Gitterwerkes; nur selten gewahrt man in Zellen, deren Plasma fast vollständig abgeblaßt ist, ein vollständiges, äußerst scharf begrenztes, individualisiertes und um den Kern der Zellperipherie anliegendes, relativ dickbalkiges Neurofibrillennetz (Taf. Fig. 3, *nfg*), dessen Gitterwerk intensiv dunkelblau erscheint; seine Maschen erstrecken sich in unserem Bilde auf den basalen Teil *b* der Sinnesnervenzelle.

Bruchstücke von pericellulären Netzen beschrieb WOLFF (23) an Nesselkapselzellen von *Heliactis bellis*, was ja sehr plausibel erscheint, wenn man an der oben begründeten Homologie zwischen Sinnesnerven- und Nesselkapselbildungszelle festhält; sie würden demnach den oben beschriebenen intrazellulären Gittern der Sinnesnervenzellen entsprechen.

#### IV. Zur Topographie des Nervensystems.

Verteilung und gegenseitige Anordnung der Nerven-elemente. Sowohl das Ekto- als auch das Entoderm der Aktinien weisen bekanntlich auf Schnitten in der Regel drei deutlich unterscheidbare Schichten auf: zu äußerst die Schichte der Epithelzellen, nahe an der Basis derselben die Nervenfaserschichte und unter dieser, in unmittelbarer Nähe der Stützlammelle oder in verschiedenartigem Zusammenhange mit derselben, die Muskelfaserschichte. Die Höhe der Nervenfaserschichte über der Muskulatur variiert bei einzelnen Arten in engen Grenzen und auch ihre Mächtigkeit ändert sich je mit den einzelnen Spezies als auch mit den verschiedenen Organen derselben. Auffallend in dieser Hinsicht ist nur die besondere Bevorzugung der prostomalen Ektoderm-partieen, nämlich

die außergewöhnliche Mächtigkeit der Nervenfaserschichte auf der Mundscheibe und im Schlundrohre. Die Nervenfaserschichten in diesen beiden Körperpartien halten einander so ziemlich das Gleichgewicht. Wenn man jedoch in Erwägung zieht, daß in dem an und für sich mächtigeren Epithel der Mundscheibe alle seine Bestandteile relativ stärker ausgebildet sind und daß auf die Reizung mit Reagentien hin die muskelreiche Mundscheibe viel stärker sich kontrahiert als das an Muskeln arme oder von denselben ganz freie Schlundrohr, so ersieht man, daß auf diese Weise durch die starke Kontraktion des Mundscheibenepithels eine künstliche Mächtigkeitszunahme der Nervenschichte zugunsten der Mundscheibe zustande kommt. Wir wären also schon auf diesen einfachen Vergleich hin geneigt, das Schlundrohr als das nervenreichste Organ der Aktinien zu betrachten, eine Ansicht, die weiter unten eingehender begründet werden soll.

Einen ziemlich vollkommenen Einblick in die Verteilung der Nervenlemente gewähren uns erst mit der vitalen Methylenblaufärbung dargestellte Präparate, weil diese Methode die Nervenlemente sehr gleichmäßig und vollzählig zur Darstellung bringt.

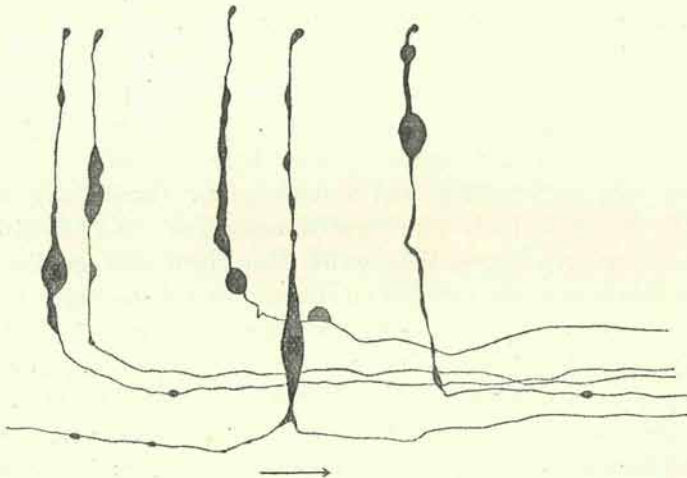
Die Tentakel als „Universalsinnesorgane“ [NAGEL (16)] der Aktinien verfügen begreiflicherweise über einen sehr großen Reichtum an Sinnesnervenzellen; bei einer ziemlich vollständigen Färbung erscheinen sie bei *Bunodes* etwas weniger dicht gesät, als auf der Textfig. 16 aus dem Schlundrohre von *Ilyanthus*. Tafelfig. 2 gibt uns in den Endigungen derselben ein beiläufiges Bild ihrer Dichtigkeit bei einer ziemlich vollständigen Färbung. Die Sinnesnervenzellen sind fast gleichmäßig über den ganzen Tentakel verstreut; die Vermutung HERTWIGS, daß an der Spitze der Tentakel eine Anhäufung derselben sich vorfinde, konnte ich nicht bestätigen, eher ist eine Zunahme ihrer Dichtigkeit gegen die Basis hin zu verfolgen; außergewöhnlich dicht fand ich die Sinnesnervenzellen außer auf den Tentakeln von *Bunodes* auch auf denen der kleinen *Adamsia palliata* und von *Cerianthus*. Übrigens schwankt aber die Dichte der Nervenzellen und Nervenfasern an ein und derselben Körperpartie als auch die relative Dichtigkeit derselben an verschiedenen Organen im Vergleiche zu einander in nicht engen Grenzen von Spezies zu Spezies [DANIELSSEN (6, 7, 8), APPELLÖF (2, 3), CARLGREN (5)]. Besonders wichtig für uns sind jedoch vor allem die konstanten Verhältnisse in der Verteilung der Nervenlemente.

Das Ektoderm der Tentakel erwies sich bei allen auf diesen Punkt von mir untersuchten Arten als eine sehr augenfällige

Prädilektionsstelle für Sinnesnervenzellen, so daß sie in dieser Hinsicht von keiner anderen Körperpartie, mit Ausnahme des Schlundrohres, übertroffen oder überhaupt erreicht werden.

Was die Anzahl und Anordnung der von den Sinnesnervenzellen ausgehenden Nervenfasern betrifft, so sind in dieser Hinsicht zwei von mir auf diesen Punkt besonders sorgfältig untersuchte Aktinienpezies zu unterscheiden, nämlich *Cerianthus* und *Bunodes*, und einander gegenüberzustellen. Die Sinnesnervenzellen der *Cerianthus*-Tentakel sind in erdrückender Majorität unipolar und alle senden ihre Ausläufer entweder direkt oder nach einem kurzen queren Verlaufe gegen die Basis des Tentakels hinab (Textfig. 10, 9 u. 11). Der

Fig. 10.



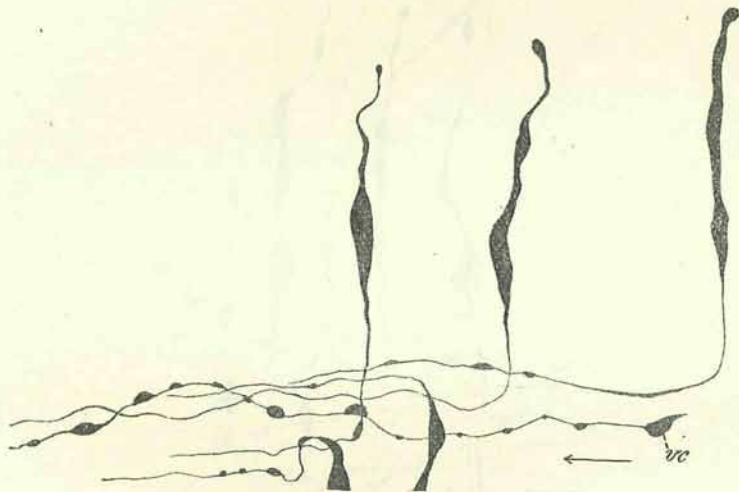
Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Cerianthus membranaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. Der Pfeil gibt die Längsrichtung gegen die Basis des Tentakels an.

proximale Teil der Sinnesnervenzelle weist schon auf diesen regelmäßigen Verlauf hin, indem er in leichtem Bogen gegen die Basis des Tentakels abbiegt (Textfig. 10). Stellt man bei einem gut und frisch gefärbten Tentakel auf die Nervenschichte ein, so sieht man das Gesichtsfeld durch bogenförmig gegen die Basis des Tentakels hin einschwenkende Nervenfasern schraffiert; die ziemlich seltenen bipolaren Sinnesnervenzellen entsenden von ihren Fortsätzen den einen gegen die Basis, den anderen gegen die Spitze des Tentakels hin; die drei, vier gegen die Spitze des Tentakels auslaufenden unipolaren Sinnesnervenzellen, die ich beobachtet zu haben glaube, ändern am ganzen deutlich zutage tretenden Typus nichts, wenn

es nicht etwa bipolare Zellen waren, von denen sich zufällig nur der eine Fortsatz gefärbt hatte.

Bei *Bunodes* hingegen kompliziert sich das Bild insofern, als hier sowohl uni- als auch bipolare Sinnesnervenzellen in großer Anzahl anzutreffen sind und ihre Ausläufer nicht so genau zur Längsachse des Tentakels orientiert sind, so daß man auf den ersten Blick ein unregelmäßiges Gewirr von Nervenfasern vor sich zu haben glaubt. Bei näherem Auflösen gewahrt man jedoch auch hier, daß bei weitem die meisten und vor allem die stärkeren Nervenfasern parallel zur Längsachse des Tentakels verlaufen und

Fig. 11.



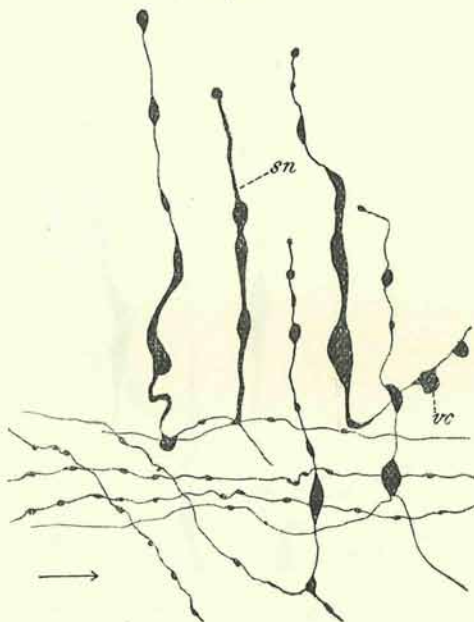
Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Cerianthus membranaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. vc Varikosität. Der Pfeil gibt die Längsrichtung gegen die Basis des Tentakels an.

auch die Mehrzahl der übrigen gegen diese Richtung nur schwach geneigt hinzieht; und wiederum sind es die unipolaren Sinnesnervenzellen, die auch hier in der Regel ihren Fortsatz gegen die Basis des Tentakels hin abgeben (Textfig. 12).

Von den Tentakeln auf das Mauerblatt übergehend, sieht man bei *Bunodes* die Sinnesnervenzellen weniger dicht werden, sie sind dessenungeachtet noch ziemlich häufige Erscheinungen; die Fortsätze derselben zeigen im allgemeinen eine parallel zur Längsachse des Körpers verlaufende Anordnung, welche besonders schön an der Übergangsstelle des Mauerblattes in die Fußscheibe zu beobachten ist, wo die Nervenfasern radienartig zu und von der

Fußscheibe verlaufen, auf welcher letzterer sie sich dann in allen möglichen Richtungen kreuzen (Textfig. 13) und von sehr schwächtigen, fadenförmigen Sinnesnervenzellen ausstrahlen. Im Gegensatze zu den meisten älteren Autoren, welche die Fußscheibe als eine sehr nervenarme und fast aller Sinnesnervenzellen entbehrende Körperpartie hinstellen, repräsentiert sich dieselbe bei *Bunodes* als sehr nervöse und mit zahlreichen Sinnesnervenzellen versehene Stelle, wie ja auch DANIELSSEN den aboralen Pol von *Andvackia mirabilis*

Fig. 12.



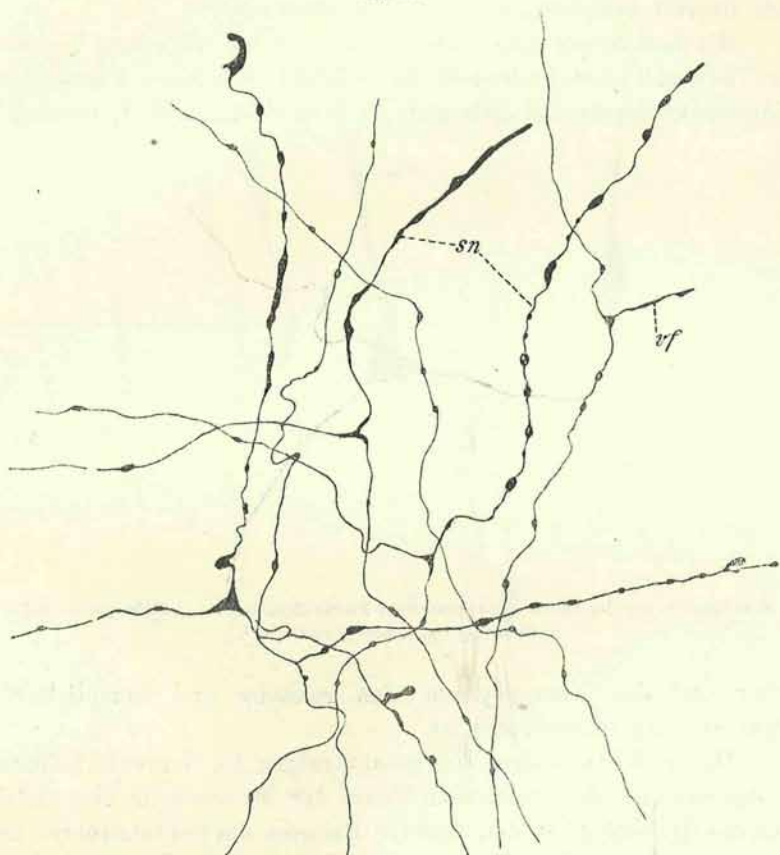
Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. *sn* Sinnesnervenzelle, *vc* Varikosität. Der Pfeil gibt die Längsrichtung des Tentakels gegen die Basis hin an.

mit einem gut entwickelten Nervensystem versehen vorfand. Dieses Resultat ist eigentlich gar nicht befremdend, wenn man die wichtige, oft auch vielseitige Funktion der Fußscheibe in Betracht zieht, die sich den jeweiligen Bodenunebenheiten anzuschmiegen und anzuheften hat und die überdies bei vielen Aktinien als kriechende Sohle verwendet wird; ich selbst konnte in den Aquarien Wanderungen von *Bunodes*, *Actinia equina* und *Actinia Cari* beobachten, welche an der Glaswand oder am Luftrohre hinaufgleitend der Luft zustrebten, bis sie an der Wasseroberfläche oder über dem Luftstrahle sitzen geblieben waren.



Der Abnahme des Nervenreichtums nach außen vom Tentakelkranze entspricht oralwärts eine Zunahme desselben. Leider ist gerade in bezug auf die Mundscheibe die Methylenblaumethode sehr schwer zu handhaben, sie stellt nur reichlich vorhandene Sinnesnervenzellen und sporadische Ganglienzellen (Textfig. 14) bei *Bunodes* und *Actinia equina* dar, ohne eine genaue Einsicht in die

Fig. 13.



Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm der Fußscheibe von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. *sn* Sinnesnervenzellen, *vf* vertikaler Fortsatz.

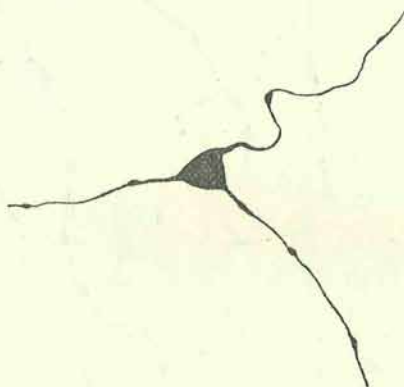
Anordnung ihrer Fortsätze zu gewähren. Doch wissen wir bereits von den Gebrüdern HERTWIG, daß das Feld der Mundscheibe von vorwiegend bipolaren radiär orientierten Ganglienzellen besät ist, so daß wir diese Anordnung ohne weiteres auch für die Nervenfasern der Sinnesnervenzellen als gesichert annehmen dürfen, speziell weil ihr radiärer Verlauf in dem an den Mund grenzenden, einer

gelungenen Färbung noch zugänglichen Gürtel der Mundscheibe von *Bunodes* wohl ausgeprägt zutage tritt.

Mit Ausnahme der Mundscheibe fand ich in keiner bis jetzt besprochenen ektodermalen Partie des Aktinienkörpers an einigen Tausend Präparaten eine einzige unzweideutige Ganglienzelle, obwohl es an und für sich und in Hinsicht auf die höher stehenden Tiergruppen wahrscheinlich ist, daß einzelne Ganglienzellen auch überall peripher sich vorfinden müssen.

Mit dem Mundrande verlassen wir die bei normalem Verhalten der Tiere mit der Außenwelt in Kontakt stehenden Parteen des Aktinienektoderms und gelangen zu dem Schlundrohre, welches in

Fig. 14.



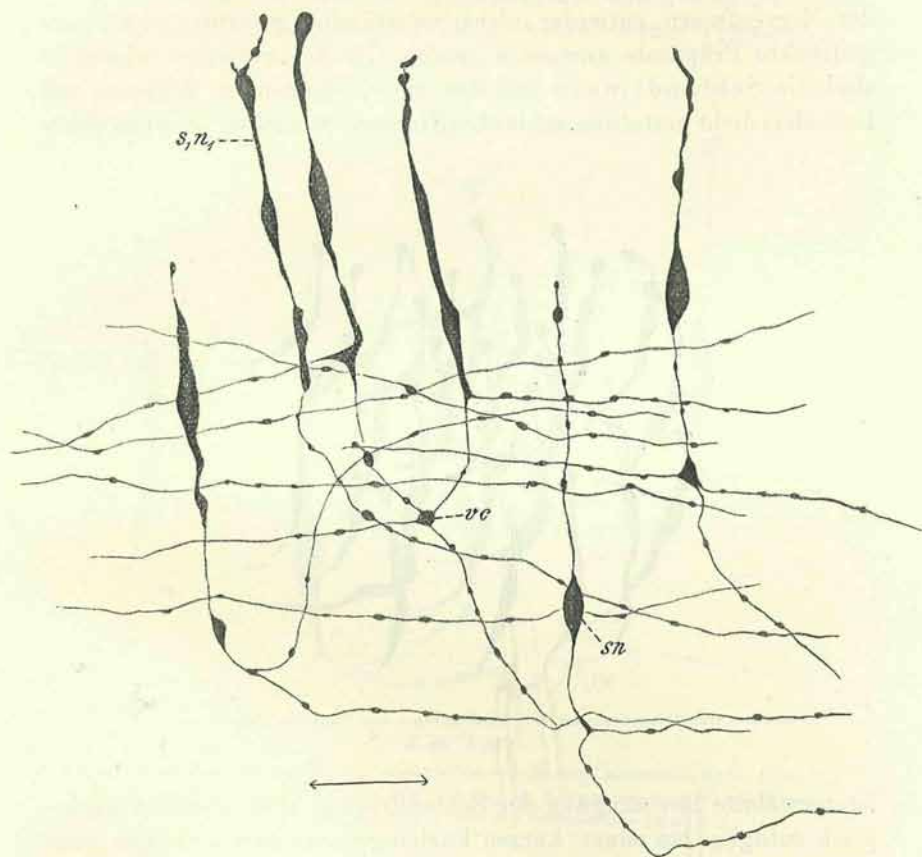
Ganglienzelle aus der Mundscheibe, unter dem Tentakelkranze, von *Actinia equina*. Leitz,  
Ölm.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

bezug auf das Nervensystem das reichste und komplizierteste Organ des Aktinienkörpers ist.

Das Schlundrohr. Wie gesagt, zeigen die Nervenfortsätze des an das Schlundrohr grenzenden Teiles der Mundscheibe eine radiäre Anordnung, welche an den obersten Parteen des Schlundrohres noch ganz klar zutage tritt (Textfig. 15). Was uns beim Übertritte in das Schlundrohr vor allem ins Auge fällt, ist sein außergewöhnlicher Reichtum an Sinnesnervenzellen. Die große Mächtigkeit der Nervenfaserschichte im Schlundrohre ist bereits den älteren Autoren aufgefallen. Die Gebrüder HERTWIG brachten diesen Nervenreichtum mit der außergewöhnlichen Menge hier anzutreffender Drüsenzellen in Zusammenhang und hielten ihn für eine Nervenschichte, die meist aus sekretorischen Nerven besteht, weil sie mit ihren Untersuchungsmethoden in diesem Gebiete „einen fast vollständigen

Mangel“ an Nervenzellen konstatieren mußten. Die Zugehörigkeit der erwähnten Nervenfasern zu ganz normal gebauten Sinnesnerven-, Nesselkapselbildungs- und Ganglienzellen bewies mir nun die Methylenblaumethode vollständig. In seinem Reichtume an Sinnesnervenzellen übertrifft das Ektoderm des Schlundrohres alle anderen

Fig. 15.

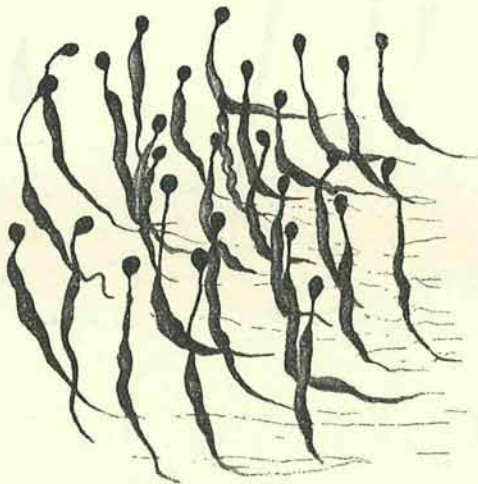


Sinnesnervenzellen aus dem obersten Teile des Schlundrohres von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. sn Sinnesnervenzelle, vc Varikosität.

Körperpartien um ein Ziemliches. Nun wäre man vielleicht geneigt zu glauben, daß dieser Reichtum an Sinnesnervenzellen zwar eine interessante, aber bei der einen oder anderen Aktinienspezies nur zufällig auftretende, bedeutungslose Erscheinung sei, wie ja der relative Reichtum der Nervenlemente an den einzelnen Organen bei den Aktinien großen Schwankungen unterworfen ist. Demgegen-

über fiel jedoch die große Mächtigkeit der Nervenfaserschichte im Schlundrohre den meisten älteren Autoren auf und mir gelang es, den außerordentlichen Reichtum der dazugehörigen Sinnesnervenzellen an *Bunodes*, *Actinia equina*, *Ilyanthus* und *Cerianthus* übereinstimmend vorzufinden. Die beigegebenen Bilder geben mit Ausnahme von Textfig. 16 keine richtige Vorstellung von der Dichtigkeit der Sinnesnervenzellen, weil ich zur gleichzeitigen Darstellung der Nervenfasern entweder nicht vollständig gefärbte oder stark gedrückte Präparate anwenden mußte. Im Schlundrohre wiederum sind die Schlundrinnen mit den sie einsäumenden Wülsten mit besonders dicht gestellten, schlanken Sinnesnervenzellen versehen. Diese

Fig. 16.

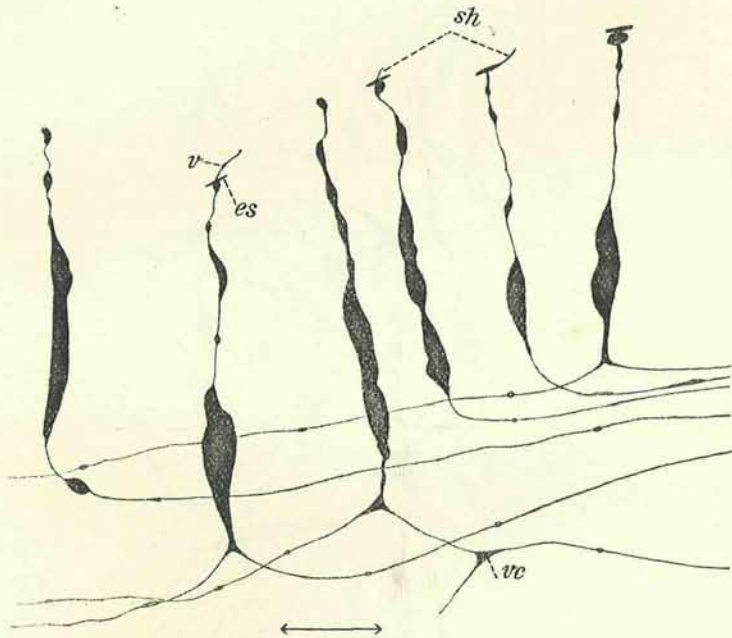


Sinnesnervenzellengruppe aus dem Schlundrohre von *Ilyanthus partenopeus*. Leitz,  
Obj. 5, Ok. 2.

letzterwähnte Bevorzugung der Schlundrinnen tritt schon makroskopisch zutage; bei einer kurzen Färbungsdauer gewahrt man nämlich die Schlundrinne mit ihren Wülsten deutlich blau gefärbt zu einer Zeit, wenn das übrige Schlundrohr noch vollständig weiß erscheint. Unter dem Mikroskope gewahrt man am Präparate den Sinnesnervenzellenreichtum des erwähnten Streifens wie mit einer Linie abgeschnitten, indem außerhalb derselben nur spärliche Sinnesnervenzellen dargestellt erscheinen; es ist übrigens möglich, daß in diesem Verhalten eine besondere Prädisposition der Schlundrinnen für die Methylenblautinktion eine Rolle mitspielt. In den zur Seite der Schlundrinne liegenden zwei Höckerchen, die an

der Grenze zwischen Schlundrinne und Mundscheibe liegen, gewahrt man bei *Bunodes* oft eine so große Anzahl von Sinnesnervenzellen, daß die darunterliegende auch mitgefärbte außerordentlich mächtige Nervenfaserschichte wie eine blaue Körnelung kaum noch durchschiimmert. Textfig. 19 ist einem solchen Höckerchen, das die Schlundrinne oben abgrenzt, entnommen; sie entstammt zur gleichzeitigen Darstellung der Nervenfaserschichte einem absichtlich sehr schwach gefärbten, stark gedrückten, konservierten Präparate.

Fig. 17.

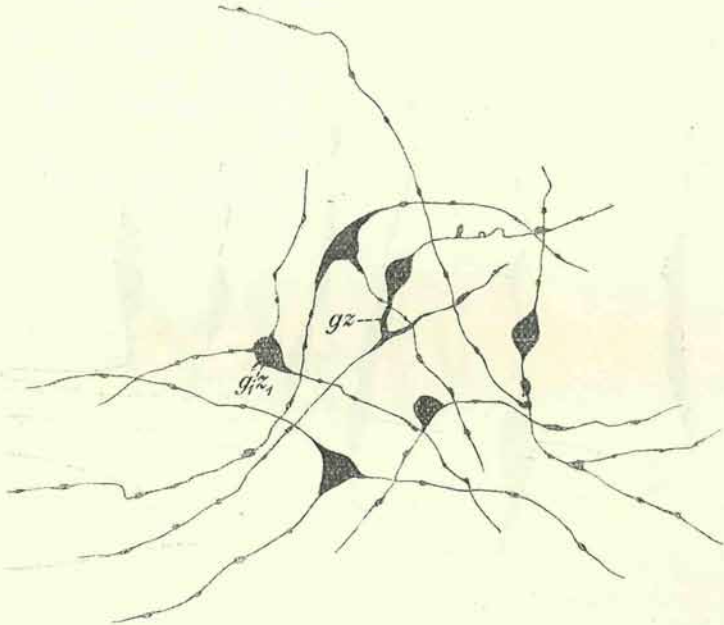


Sinnesnervenzellen aus dem Schlundrohre, Mitte, von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. *es* Endstiftchen, *sh* Sinneshaar, *v* Verdickung, *vc* Varikosität. Der Pfeil läuft der Schlundrinne parallel.

Was die Richtung der von den Sinnesnervenzellen auslaufenden Nervenfasern anbetrifft, so zeigen dieselben bei *Bunodes*, wie erwähnt, in den obersten Partien des Schlundrohres eine deutliche, parallel zur Schlundrinne verlaufende Anordnung, welche in schwächer gefärbten Präparaten auch im übrigen Schlundrohre angedeutet ist (Textfig. 17); an stärker gefärbten Stücken bekommt man jedoch in den mittleren Partien des Schlundrohres ein wirres Geflecht nach allen Richtungen sich durchkreuzender, keine bestimmte Orientierung aufweisender, sehr zahlreicher Nervenfasern

zu Gesicht (vgl. Textfig. 6a). Bemerkenswert erscheint es, daß ich an eben dieser Stelle bei *Bunodes* sehr ansehnliche Gruppen von Ganglienzellen vorfand. Sie waren in schmalen Streifen, die parallel zur Schlundrinne zogen, angeordnet und bestanden aus sehr zahlreichen, nach allen Richtungen ihre Fasern abgebenden, meist tri- und multipolaren Ganglienzellen; diese Ganglienzellenbänder waren durch engere ganglienzellenfreie Felder, welche nur Nervenfasern durchquerten, voneinander getrennt. Die Textfiguren 5 und 18

Fig. 18.



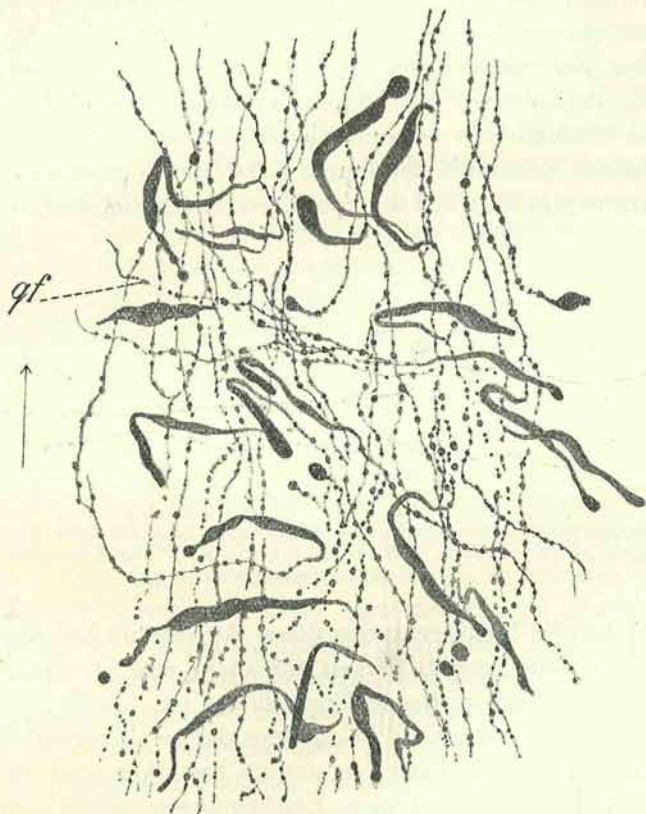
Ganglienzellen aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. *gz* Ganglienzelle.

entstammen je einem solchen Bande, und zwar entsprechen sie seinem mittelsten Teile.

Nur ein deutlich abgegrenztes Gebiet behält im Schlundrohre in seiner ganzen Ausdehnung eine deutliche, parallel zur Längsachse des Tieres orientierte Anordnung seiner Nervenfasern, nämlich die Schlundrinne. Man sieht bei *Bunodes* in derselben, besonders schön darstellbar in den obersten Partien, eine erstaunliche Menge von Nervenfasern, die in weitaus überwiegender Anzahl die Schlundrinne entlang verlaufen und von nur wenigen Querfasern *qf* durchkreuzt werden, die gegen das Gebiet der Ganglienzellen hinziehen

(Textfig. 19).<sup>1)</sup> Die in der Schlundrinne anzutreffenden Nervenfasern sind so dicht und so wohl orientiert, daß wir hier eine deutliche Nervenbahn vor uns haben, die man direkt mit einem Nerven zu vergleichen berechtigt ist. Ja sogar die hierorts vorkommenden Ganglienzellen fügen sich dieser Bahn, es sind nämlich bipolare, in ihren Nervenfasern zum Verlaufe der Schlundrinne parallel orientierte

Fig. 19.



Sinnesnervenzellen und Nervenfaserbahn im obersten Teile der Schlundrinne von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Obj. 7, Ok. 4 (fixiertes Präparat). *gf* Querfaser. Der Pfeil zeigt die Richtung der Schlundrinne gegen den Gastralraum hin an.

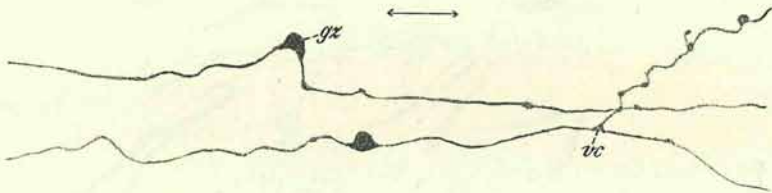
Ganglienzellen (Textfig. 20). Wenn man bedenkt, daß die Schlundrinnen mit langen Zipfeln ziemlich tief in den Gastralraum der Aktinien hineinragen, daß sie also die Stellen sind, an denen die

<sup>1)</sup> Dieses Bild entstammt dem obersten Teile der Schlundrinne, den oben erwähnten Höckerchen, und ist der Deutlichkeit wegen einem schwach gefärbten Präparate entnommen.

Septen, in der Regel sind es die Richtungssepten, in den innigsten Kontakt mit dem Schlundrohre gelangen können, und wenn man weiters in Erwägung zieht, daß die unter dem Drüsenstreifen an den Mesenterialfilamenten vorhandene Nervenfaserschichte speziell an den Septen, die sich an das Schlundrohr ansetzen, mächtiger entwickelt ist (HERTWIG), so wird man nicht irre gehen, wenn man annimmt, daß die beschriebene deutlich ausgeprägte Nervenbahn der Schlundrinne die vorwiegende Verbindung zwischen dem ekto- und entodermalen Nervensystem herzustellen hat.

Über der Schlundrinne sitzt bei *Bunodes gemmaceus* an der Kreuzungsstelle des nervenreichsten Triviums: Mundscheibe, Schlundrohr und Schlundrinne bekanntlich ein intensiv roter Fleck, zu dessen beiden Seiten die erwähnten parallelen Nervenbahnen in die Schlundrinne einziehen und der, aus dieser seiner Stellung zu urteilen,

Fig. 20.



Ganglienzellen aus der Schlundrinne von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Obj. 7, Ok. 4, auf  $\frac{1}{2}$  verkleinert. *g* Ganglienzelle, *vc* Varikosität. Der Pfeil zeigt die Richtung der Schlundrinne an.

vielleicht mit der Lichtperzeption dieser Aktinie im Zusammenhange steht, da ja die Empfindlichkeit für Licht eine in der Aktinien-Gruppe sehr oft anzutreffende Erscheinung ist.

Von der ektodermalen Bekleidung des Schlundrohres auf das Entoderm übergehend, hätte ich nur zu bemerken, daß ich Sinnesnervenzellen als viel seltenere Erscheinungen antraf, und zwar konnte ich sie in den Tentakeln (Textfig. 3, *abc*), an dem Schlundrohre (Textfig. 3, *d*), den Septen, Akontien und Mesenterialfilamenten zur Darstellung bringen, an welchen letzteren ich auch einige bipolare Ganglienzellen beobachtete.

## V. Bemerkungen über die Zentralisation des Aktiniennervensystems.

Die Gebrüder HERTWIG bezeichneten die Mundscheibe der Aktinien in bezug auf das Nervensystem als „eine Art Zentralorgan“ und beschrieben auf derselben dicht unter dem Tentakel-



kranze einen Ring von Ganglienzellen, deren Nervenfortsätze sich ganz unregelmäßig durchkreuzen und von dem radiäre Streifen, bestehend aus Ganglienzellen, deren Ausläufer radiär orientiert sind, gegen den Mund hinziehen; eine Ansicht, welche von den späteren Autoren angenommen und des öfteren wiederholt worden ist.

Bevor ich daran gehe, meine eigenen Befunde mit der eben zitierten Ansicht zu vergleichen und zu verbinden, will ich mir die Entwicklung der Zentralisation vor Augen führen.

Wenn wir von einem vollständig diffusen, oder wie es BETHÉ (4) als den phylogenetischen Urzustand annimmt, von einem diffus-netzartigen Nervensystem ausgehen, so ist es klar, daß durch die Symmetrieverhältnisse des Tieres, als auch durch seine Lage im Raume (in unserem Falle sitzt der radiärsymmetrisch gebaute Polyp an dem apikalen Pole fest) den von der Außenwelt kommenden Reizen gewisse Prädilektionsstellen geboten werden, so daß schließlich auf diesen letzteren eine Zunahme, auf gewissen anderen Parteien wiederum eine Abnahme der Nerven-elemente zustande kommt; das Nervensystem kommassiert sich zu einzelnen, anfangs wenig scharf begrenzten Verdichtungspunkten. Mit diesem Vorgange der Kommassierung geht Hand in Hand die Zentralisation des Nervensystems, deren Kennzeichen die Art und Weise der Verbindung und gegenseitigen Abhängigkeit der Nervenzellen und verschiedener Körperparteien ist und die histologisch in deutlich ausgeprägten, aus parallelen Nervenfasern bestehenden Bahnen sich kundgibt. Es ist nämlich offenbar, daß ein kommassiertes, aber in seinem Nervenfaserverlaufe noch unzentralisiertes Nervensystem wohl dazu geeignet ist, ein Maximum von Reizen aufzufangen, daß es aber nur ganz diffuse Reflexe vermitteln kann. Ein gemeinsames, koordiniertes Mitarbeiten entfernter Körperparteien kann erst dann erfolgen, wenn diese letzteren nicht durch diffuse Plexus, sondern durch Nervenbahnen zueinander in eine nähere Beziehung gebracht worden sind (BETHÉ [4]). Es ist nun bei den Aktinien im vorhinein zu erwarten, daß die parallel zu den durch den Körper gelegten Radialflächen verlaufenden Nervenfasern von allem Anfange an stärker in Anspruch genommen und bevorzugt werden, weil ja bei diesen Tieren der gesamte Körper nach dem radiären Plane gebaut ist und weil sie die kürzesten Verbindungslinien zwischen den einem Radius zugehörigen Organen darstellen, so daß also aus den diffus verlaufenden Nervenfasern gewisse Bahnen herausgewählt und gebildet werden. Eine einheitliche Zentralisation beginnt natürlich erst dann, wenn von den vielleicht vielzählig ent-

standenen Verdichtungszentren eines, das gegen die Außenwelt eine besonders bevorzugte Lage und eine zwischen den verschiedenen Körperpartien vermittelnde Stellung einnimmt, die absolute Oberhand gewinnt. Der prostomale Pol ist bei den Aktinien diese Prädilektionsstelle und auf ihm wiederum ist das Schlundrohr als die der Mitbeteiligung an der äußeren Körperbedeckung entzogene und das Entoderm mit dem Ektoderm verbindende Körperpartie besonders bevorzugt.

Mit den hier dargelegten Gesichtspunkten stimmen nun meine Resultate aufs schönste überein. Am ganzen prostomalen Pole: auf den Tentakeln, teilweise auch auf der Mundscheibe und besonders im Schlundrohre ist eine Kommassierung von Sinnesnervenzellen zu beobachten. Die von den Sinnesnervenzellen ausziehenden Nervenfasern zeigen eine deutlich zutage tretende Anordnung, welche die größte Mehrzahl der Nervenfasern befolgt, nur eine kleine Minderzahl verläuft quer oder schräg zu derselben. Diese Anordnung entspricht in den Tentakeln der Längsachse derselben, im Mauerblatt der Achse des Körpers, auf der Fußscheibe schneiden sich die in ihrem ganzen Umfange radienartig zu und von ihr ziehenden Nervenfasern, auf der Mundscheibe laufen sie den Radien parallel und diese ihre Anordnung bleibt auch im ganz obersten und untersten Teile des Schlundrohres erhalten, während sie in seinen mittleren Partien verwischt wird. Ein besonders schönes Bild von der Bahnung der sensiblen Nervenfasern geben die Tentakel von *Cerianthus* mit ihren unipolaren, einseitig auslaufenden Sinnesnervenzellen (Textfig. 1, 10, 11).

Alle eben dargestellten topographischen Details beweisen uns, daß wir bei den Aktinien noch ein sehr primitives, aber schon deutlich zentralisiertes Nervensystem vor uns haben; für diese Ansicht spricht auch die Tatsache, daß die meisten älteren Autoren die Seltenheit peripher — d. h. apostomal — anzutreffender Ganglienzellen betonen; mir gelang ihr Nachweis ausgenommen im Entoderm überhaupt nicht. Den Sitz dieser Zentralisation glaube ich nun im Ektoderm des Schlundrohres gefunden zu haben. Die große Mächtigkeit der Nervenfaserschichte in diesem Gebiete, der größte Reichtum an Sinnesnervenzellen, welche hier eine reichere Verzweigung aufweisen und deren Fortsätze sich nach allen Richtungen durchkreuzen, und schließlich der außergewöhnliche Reichtum tri- und multipolarer Ganglienzellen, welche in radiär verlaufenden Streifen gelagert sind und deren Fortsätze sich ordnungslos durchflechten, sprechen deutlich genug für das Schlundrohr als

nervöses Zentralorgan, wie es ja durch seine Lage nach dem Gesagten dazu schon prädestiniert erscheint. Durch die Rinnen dieses Zentralorgans verlaufen deutliche, dichte Bahnen von Nervenfasern, welche die vorwiegende Vermittlung zwischen ekto- und entodermalem Nervensystem übernommen haben; so nimmt das Nervensystem des Schlundrohres an dem zweistrahlig- (bei *Cerianthus* bilateral-) symmetrischen Baue des inneren Aktinienkörpers mit Anteil.

Wenn ich nach dieser Darstellung die Angaben der Gebrüder HERTWIG wieder ins Auge fasse, so wäre vor allem hervorzuheben, daß der größte Teil des von ihnen als nervöses Zentralorgan beschriebenen Mundscheibennervensystems diesen Namen nicht verdient, es besteht ja nach ihren eigenen Angaben aus deutlichen radiären Bahnen, die aus bipolaren Ganglienzellen bestehen und gegen den Mund hin zusammenstrahlen, wie ich ebensolche bipolare Ganglienzellen in der ausgeprägtesten Bahn der Schlundrinnen wiederfand. Anspruch auf ein nervöses Zentralorgan könnte höchstens der unter den Tentakeln verlaufende, aus multipolaren, nicht orientierten Ganglienzellen bestehende Nervenring erheben, dessen Vorhandensein ich durch die Methylenblaumethode wegen ihrer Launenhaftigkeit in bezug auf die Darstellung von Ganglienzellen weder bestätigen, noch absprechen kann. Wir hätten demnach im Schlundrohre ein radiär gebautes Haupt-, unter den Tentakeln ein ringförmiges Unterzentrum, beide durch radiäre Ganglienzellenbahnen miteinander verbunden.

Das wenige, das ich über motorische Fasern oben mitgeteilt habe, reicht natürlich bei weitem nicht aus, uns wenigstens einen beiläufigen Einblick in die Anordnung der motorischen Bahnen zu verschaffen.

Zum Schlusse erwähne ich, daß die physiologischen Befunde mit den oben dargelegten Verhältnissen sich sehr befriedigend in Einklang bringen lassen.

Wenn wir das Nervensystem der Aktinien mit dem der nächstverwandten Formen, des Hydropolypen, der Hydromeduse und Scyphomeduse vergleichen, so taucht vor allem die Frage auf: Bei welchen Formen das Nervensystem höher entwickelt ist? Um dieser Frage gerecht zu werden, müssen wir zunächst nach den Charakteren fragen, auf die sich eine Beurteilung der Organisationsstufe des Nervensystems zu stützen hat. Zwei Charaktere sind in dieser Hinsicht scharf voneinander zu trennen: erstens die Menge und Differenzierung der sensiblen Elemente (sensorischer Bau-

plan), zweitens Zentralisation des Nervensystems (Organisationsstufe). Wir sehen nämlich, daß die jeweilige Differenzierung der sensiblen Bestandteile eine in der Tierreihe höchst variable Größe ist; bei den nächstverwandten Tierformen können sehr verschiedene Sinnesorgane ausgebildet sein oder können auch vollständig fehlen und bei sehr entfernten Tiergruppen kann es in bezug auf die Sinnesorgane zur Bildung von Parallelerscheinungen kommen. Die Art und Weise der Zentralisation hingegen ist ein in der gesamten Tierreihe sehr konstantes Merkmal, welches bei verwandten Tierformen keinen großen Schwankungen unterworfen ist. Wenn wir einen Ausdruck NÄGELIS (17) anwenden wollten, könnten wir die Ausbildung der Sinnesorgane zur jeweiligen „Anpassungsvollkommenheit“ des Tieres, die Höhe der Zentralisation des Nervensystems zu seiner „Organisationsvollkommenheit“ rechnen, ohne damit sagen zu wollen, daß letztere nicht auch ein langsam erreichtes Produkt der Anpassung sei; die Art und Weise der Ausbildung der Zentralisation ist also für uns das maßgebende Kriterium bei der Vergleichung oben erwähnter Tierformen. Denn eine höhere sensorische Ausbildung ist noch nicht gleichwertig mit einer höheren Organisationsstufe, in ersterer kommt nur eine vollkommene Zuordnung der Organismen zur Umgebung zum Ausdruck, eine höhere Organisation aber wird repräsentiert durch eine größere Abhängigkeit der Nerven-elemente und entfernter Körperpartien voneinander, die sich eben in der Zentralisation ausdrückt.

Von diesen Gesichtspunkten aus haben die zu vergleichenden Tiergruppen folgende gemeinsame Merkmale: das Nervensystem weist bei ihnen am prostomalen Pole eine Kommissur und eine mit ihr einhergehende Zentralisation der Nerven-elemente auf, diese Zentralisation entwickelt sich in unmittelbarem Anschlusse an die Ausbildung der sensiblen Elemente; das Nervensystem ist überall noch vollständig epithelial ausgebildet; im übrigen müssen wir jedoch zwischen den Hydrozoen und Scyphozoen eine Trennungslinie ziehen.

Die Ausbildung des Nervensystems bei den ersteren haben wir als eine niedrigere zu betrachten. Wenn wir als Beispiel eines Hydroidpolypen die Hydra, deren Nervensystem uns die Untersuchungen K. C. SCHNEIDERS (22) erschlossen haben, ins Auge fassen, so repräsentiert sich an ihr das Nervensystem als ein über den ganzen Körper zerstreuter, ziemlich diffuser Plexus netzartig verbundener Ganglienzellen, welche eine Kommissurierung auf der Mundscheibe aufweisen; im Entoderm verraten uns dieselben noch

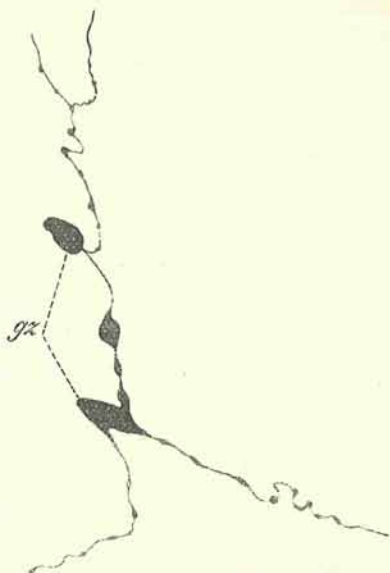
einen sehr primitiven Charakter, indem daselbst Übergangsformen von Epithelzellen (Sinneszellen) zu den Ganglienzellen vorhanden sind (SCHNEIDER), ein sehr ursprünglicher Zustand, der auch bei den *craspedoten* Medusen erhalten bleibt. Sinneszellen finden sich nur im Entoderm und werden im Ektoderm (der oben dargestellten Homologie zwischen Sinnesnerven- und Nesselkapselbildungszellen zufolge) wahrscheinlich durch die Nesselzellen vertreten, eine Ansicht, zu welcher auch SCHNEIDER neigt.<sup>1)</sup> Von einer deutlichen Zentralisation oder von distinkten Nervenbahnen ist nichts zu bemerken.

Dem niedrigeren Zustande des Hydroidpolypen-Nervensystems schließt sich jener der *craspedoten* Medusen an. Das Vorhandensein zweier wenig individualisierter Nervenringe, von denen der höher ausgebildete *exumbrellare* als das eigentliche Zentralorgan aufzufassen ist, im innigsten Anschlusse an die Ausbildung der Sinnesorgane, spricht von einer sehr primären Kommissation der Nerven-elemente auf dem zur Aufnahme von Reizen besonders bevorzugten Scheibenrande, und auch der noch epitheliale Charakter der Ganglienzellen [HERTWIG (14)] beweist einen sehr niederen Ausbildungsgrad dieser Nervenzellen. Im Gegensatze zur Ansicht HERTWIGS betrachten wir mit HESSE (15) das Nervensystem der *Acraspeden* als einer höheren Organisationsstufe angehörend; denn sowohl die Verdichtung des Nervensystems zu meist acht unter den Randkörpern in den inneren Sinnesgruben befindlichen, wohlbegrenzten Zentren im Gegensatze zu dem flachen, nicht deutlich begrenzten Zentralnervenringe der *Craspedoten* (HESSE vergleicht den Nervenring der *Craspedoten* mit den inneren Sinnesgruben der *Acraspeden*), als auch der subepitheliale Charakter der Ganglienzellen zeugen von einer höheren Differenzierung des Nervensystems, überdies ziehen von diesen Zentren radiäre, Nerven vergleichbare, von bipolaren Ganglienzellen ausgehende Nerven-faserstraßen in die Ringnervenstraße. Zu den eben beschriebenen Zentren gesellt sich bei beiden Formen der Medusen noch ein peripherer Nervenplexus auf der Subumbrella, der wahrscheinlich aus diffus-netzartig verbundenen Ganglienzellen besteht.

Das Nervensystem der Aktinien schließt sich in seiner höheren Ausbildung den *Acraspeden* an. Die unter dem topogra-

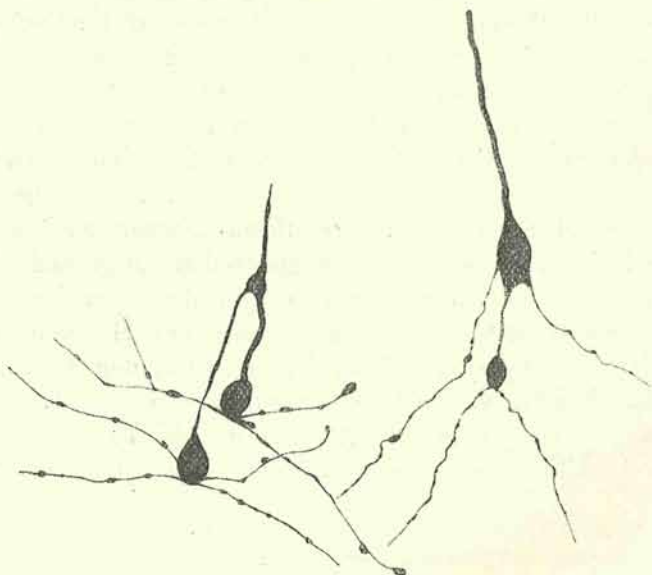
<sup>1)</sup> Anmerkung bei der Revision: Die hier über das Nervensystem von *Hydra* gemachten Angaben erfahren durch die gleichzeitig in diesem Hefte erscheinende Arbeit von HADŽI: Über das Nervensystem von *Hydra*, die ich aber leider aus äußeren Gründen nicht mehr berücksichtigen konnte, vielfach eine Modifikation.

Fig. 21.



Anastomosierende Ganglienzellen aus der Mitte des Schlundrohres von *Bunodes gemmaceus*.  
Leitz, Ölim., Ok.  $\frac{1}{11}$  4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert. gz Ganglienzellen.

Fig. 22.



Anastomosierende Nervenzellen von der Grenze zwischen Mundscheibe und Schlundrohr von  
*Actinia equina*. Leitz, Ölim.  $\frac{1}{12}$ , Ok. 4, auf  $\frac{2}{3}$  verkleinert.

phischen Teile dargestellte Verdichtung des Zentrums in radiären Streifen von Ganglienzellen, die zu diesem Zentralorgan nach den Angaben HERTWIGS verlaufenden radiären Bahnen bipolarer Ganglienzellen, der subepitheliale Charakter der Ganglienzellen, die deutlich ausgeprägte Anordnung der sensiblen Nervenfasern sprechen dafür. Von einer netzartigen Verbindung der Ganglienzellen ist nichts zu bemerken, obwohl man hie und da einige Anastomosen zwischen denselben vorfindet (Textfig. 21 u. 22). Auch bei den Aktinien befindet sich das nervöse Zentrum, obschon nicht so deutlich, im unmittelbaren Anschlusse an den größten Reichtum der Sinnesnervenzellen im Schlundrohre und an den Tentakeln; peripher gelegene Nervenzellen gehören zu den Seltenheiten, ich fand sie nur im Entoderm, welches ja auch bei den höheren Tiergruppen in dem mit ihm im Zusammenhang stehenden Nervensystem einen primären Charakter bewahrt. Die Verlagerung des Aktiniennervensystems in die Tiefe des Schlundrohres und die Orientierung seiner Nervenfasern ergeben, daß die Aktinien organisatorisch höher stehen, als die anderen Formen, von denen dagegen die Medusen sensorisch höher differenziert sind, indem sie als freischwimmende Formen dem sessilen Polypen gegenüber in neue Lebens- und Anpassungsverhältnisse gebracht, ihre sensiblen Nervenlemente zu mannigfaltigen Sinnesorganen entwickelten.

Abschließend spreche ich die Vermutung aus, daß die Behandlung zahlreicher dazu geeigneter Aktinienspezies mit der vitalen Methylenblaumethode voraussichtlich manche in meiner Arbeit vorhandene Lücken ausfüllen und die hier vorgebrachten Befunde vervollständigen oder rektifizieren dürfte.

#### Literaturverzeichnis.

1. 1884. A. ANDRES, *Le Attinie. Fauna und Flora des Golfes von Neapel.* Leipzig.
2. 1892. A. APPELLÖF, *Zur Kenntnis der Edwardsien.* Bergens Mus. Aarsber. f. 1891.
3. 1894. — *Ptychodactis patula* n. g. n. sp., der Repräsentant einer neuen Hexaktinienfamilie. Bergens Mus. Aarsber. f. 1893.
4. 1903. A. BETHE, *Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems.*
5. 1894. O. CARLGRÉN, *Studien über nordische Aktinien; konigla svenska Vetenskap. Akad. Handl., Bd. 25.*
6. 1888. D. C. DANIELSSEN, *Actinidae of the Norwegian North-Atlantic expedition.* Bergens Mus. Aarsber. f. 1887.
7. 1889. — *Cerianthus borealis.* Bergens Mus. Aarsber. f. 1888.
8. 1890. — *Actinida. Norske Nordhavs-Exped. 1876—1878.*
9. 1895. L. FAUROT, *Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des Actinies.* Archives de Zoologie expérimentale et générale. 3. Série, tome III.
10. 1901. J. HAVET, *Contribution à l'étude du système nerveux des Actinies.* La Cellule, tome 18.

11. 1877. A. v. HEIDER, *Sagartia troglodytes* Gosse, ein Beitrag zur Anatomie der Aktinien. Sitzungsber. der k. Akad. d. Wissensch., 1. Abt., Bd. 75.
12. 1879. — *Cerianthus membranaceus* Haime. Ein Beitrag zur Anatomie der Aktinien. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch., 1. Abt., Bd. 79.
13. 1879. O. u. R. HERTWIG, Die Aktinien, anatomisch und histologisch, mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems untersucht. Jen. Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. 13.
14. 1878. — Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig.
15. 1895. R. HESSE, Über das Nervensystem und die Sinnesorgane von *Rhizostoma Cuvieri*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 60.
16. 1894. W. NÄGEL, Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten. Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 57.
17. 1884. C. v. NÄGELI, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München.
18. 1842. A. de QUATREFAGES, Mémoire sur les Edwardsies, nouveau genre de la famille des Actinies. Annales des Sciences nat., Zool., 2. Série, tome 18.
19. 1892. G. RETZJUS, Über die neuen Prinzipien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems. Biolog. Untersuch., neue Folge, Bd. IV.
20. 1892. — Das sensible Nervensystem der Polychaeten. Ibid.
21. 1898. — Weiteres zur Kenntnis der Sinneszellen der Evertibraten. Biolog. Untersuchungen, Neue Folge, Bd. X.
22. 1890. K. C. SCHNEIDER, Histologie von *Hydra fusca* mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolypen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 35.
23. 1904. M. WOLFF, Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Zeitschr. f. allgem. Physiologie, Bd. 3.

### Zeichen- und Tafelerklärung.

#### Tafel.

<i>b</i> = Basis der Sinnesnervenzelle, <i>ek</i> = Endkugelchen, <i>ekn</i> = Endknöpfchen, <i>ep</i> = Grenze des Epithels, <i>es</i> = Endstiftchen, <i>n</i> = Kern,	<div style="display: inline-block; vertical-align: middle;"> <div style="display: inline-block; vertical-align: middle; border-left: 1px solid black; padding-left: 5px;"> <i>nfg</i> = Neurofibrillengitter,  <i>nfr</i> = Neurofibrillen,  <i>nk</i> = Nesselkapsel,  <i>sh</i> = Sinneshaar,  <i>v</i> = Verdickung.           </div> </div>
---	---

Fig. 1. Endigungen von Sinnesnervenzellen aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. Ok. 4.

Fig. 2. Endigungen von Sinnesnervenzellen aus dem Ektoderm des Tentakels von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. Ok. 4.

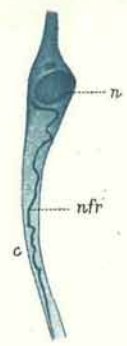
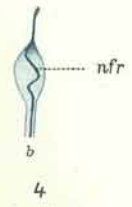
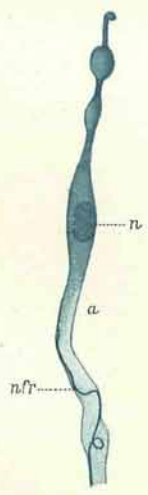
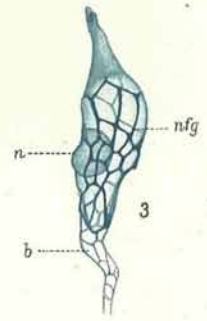
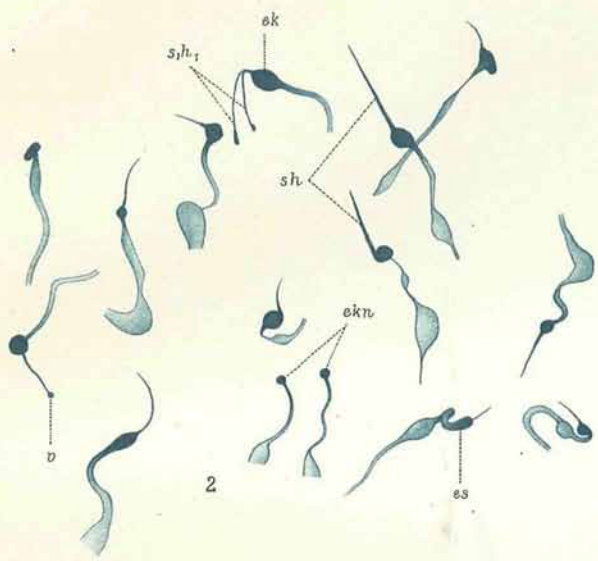
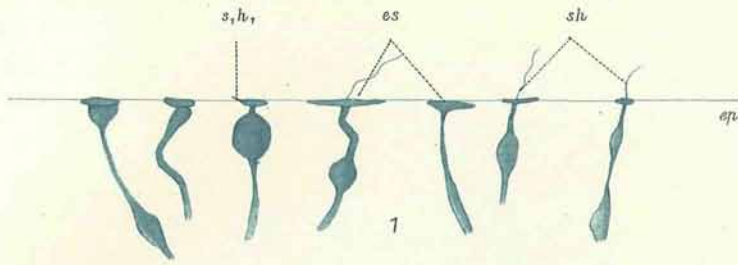
Fig. 3. Neurofibrillengitter in einer Sinnesnervenzelle aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. Komp. Ok. 8 (fixiertes Präparat).

Fig. 4. Neurofibrillen in Sinnesnervenzellen aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. Ok. 4 (fixiertes Präparat).

Fig. 5. Nesselkapselbildungszelle aus dem Schlundrohre von *Bunodes gemmaceus*. Leitz, Ölim. Ok. 4.

Fig. 6. Sinnesnervenzelle von *Ilyanthus parthenopeus*, Schlundrohr. Leitz, Obj. 7, Ok. 4.





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

Artikel/Article: [Untersuchungen über das Nervensystem der Aktinien. 269-308](#)