

# Über den Bau, die Entladung und die Entwicklung der Nesselkapseln von *Hydra* und *Porpita mediterranea* nebst einigen histologischen Bemerkungen über die letztere Form.

Von August Ewald.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit 2 Tafeln und 7 Textfiguren.

Die Literatur über die Nesselkapseln der Coelenteraten ist recht umfangreich; trotzdem stehen sich die Ansichten der verschiedenen Forscher über den Entladungsprozeß und besonders die Entwicklung noch schroff gegenüber. Es sei mir verstattet, in den folgenden Zeilen einige Beiträge zur Klärung dieser Fragen niederzulegen. Ich bin mir wohl bewußt, daß ich noch viele Fragen offen lassen mußte, ja sogar die Klärung mancher, die schon gesichert schien, wieder in weitere Ferne gerückt ist. Trotzdem glaube ich einiges Neue beitragen zu können.

Ein Referat über die älteren Arbeiten auf diesem Gebiet unterlasse ich, da R. v. LENDENFELD 1897 einen zusammenfassenden Literaturbericht veröffentlicht hat. Von neueren Arbeiten sind die von K. C. SCHNEIDER, HADŽI, WILL und TOPPE die wichtigsten. Unter diesen stehen, bezüglich der Entwicklungsfrage, K. C. SCHNEIDER und WILL in schroffem Gegensatz. K. C. SCHNEIDER nimmt eine extrakapsuläre, WILL eine intrakapsuläre Entwicklung des Fadens an. Da ich nur *Hydra* und *Porpita* untersuchte, so steht mir eine Kritik der SCHNEIDERSchen Hauptarbeit (1900), die sich auf die großen Kapseln von *Physophora*, *Halistemma* und anderer Siphonophoren erstreckt, nicht zu. Denn, wie schon v. KRASINSKA (1914) ausspricht, ist es bei der großen Mannigfaltigkeit der Kapselarten, sehr wahrscheinlich, daß auch ihre Entwicklung verschieden verläuft. Trotzdem scheinen mir die Figuren in SCHNEIDERS Arbeit eine Auslegung, wie sie WILL in seiner Arbeit gibt, sehr gut zu vertragen. WILL hat außer den Kapseln von *Physalia* auch nur solche untersucht, die jenen von *Hydra* ähneln. Doch besitzt auch *Physalia* nicht die riesengroßen Kapseln wie *Physophora* oder *Halistemma* usw. WILL fand bei allen von ihm untersuchten Kapseln eine intrakapsuläre Anlage des Fadens. Den äußeren Anhang erklärt er für eine Sekretbahn (einen zuleitenden Kanal), der nur das ungeformte Sekret in die Kapsel führt, um dann zu verschwinden. Eine eigene Wand soll der Kanal nicht besitzen. Dieser Kanal, sowie die erste Anlage der Kapsel soll durch Zusammen-treten von Flüssigkeitsvacuolen entstehen. In die helle Substanz des kleinen

Kapselkeims wächst eine sich stark färbende Masse hinein, indem sie durch den Kanal in die Kapsel einströmt. Diese zwei Substanzen bilden nach WILLs Ansicht das ganze Material, aus dem sich die spätere Kapsel differenziert. Die eine helle, von mehr flüssigem Charakter nennt er *Cnidochylema*; die sich stark färbende, zähere Substanz dagegen *Cnidoplastin*. Das Cnidochylema soll aus dem Plasma, das Cnidoplastin aus dem Kern seinen Ursprung nehmen. Am Kapselkeim unterscheidet WILL zwei Zonen. Eine äußere, die aus Waben bestehen soll, deren Inhalt sich nicht färbt, während die Wabenwände den Ton des Plasmas annehmen, nennt er Außenkeim; die innere, die mit dem dunklen Zapfen identisch ist, der in den Keim hineinwächst, den Binnenkeim. Letzterer besitzt besondere Affinität zu Kernfarbstoffen. Der Außenkeim läßt den Teil der Kapsel frei, wo der zuführende Kanal eintritt. WILL nennt dies den Öffnungspol. Der zuführende Kanal nimmt, während die Kapsel heranwächst, bedeutend an Länge zu und legt sich in der Zelle in mehrere Windungen. Diese Windungen sollen durch spiralige Anordnung der Plasmawaben entstehen, indem der zuführende Kanal immer zwischen den Wabenreihen des Plasmas weiterwächst. Der Kanal kann aber in frühen Stadien der Entwicklung auch fehlen; dann kann das Sekret in Form mehrerer kurzer Kanäle in die Kapsel eintreten, oder auch dem Öffnungspol des Kapselkeimes als Kappe aufsitzen. In älteren Stadien soll der zuführende Kanal oft sehr lang werden (5—6 Windungen). Im einströmenden Sekret seien die zwei typischen Bestandteile, Cnidochylema und Cnidoplastin, in Form kleiner Tröpfchen getrennt vorhanden. Bei langen Kanälen wechsele ein Tröpfchen der einen mit einem der anderen Substanz ab. Bei der weiteren Entwicklung löst sich das Cnidoplastin im Cnidochylema auf, wodurch letzteres eine dunklere Färbung annimmt. Tritt die Lösung schon im Kanal auf, so strömt das Sekret in Form einer kontinuierlichen Spirale ein; wenn nicht, so sieht man einzelne dunkle Ballen in der Kapsel liegen, die aus Cnidoplastin bestehen. Diese Ballen können oftmals in der Kapsel bedeutende Größe erreichen, auch nimmt die Spirale an ihrem unteren, freien Ende an Dicke ständig zu. WILL erklärt dies dadurch, daß der eigentlichen Lösung des Cnidoplastins eine Verquellung vorangehe. Aus der Schraubenform des einströmenden Sekretes schließt er auf dessen weiche Beschaffenheit. Mit dem Aufhören der Sekretion und dem Einströmen des letzten Restes des Sekretes verschwindet der zuführende Kanal vollständig. Gleichzeitig damit verschwindet auch die Wabenstruktur des Außenkeimes. Dies erklärt WILL durch den Zusammenfluß der Wabenflüssigkeit, worauf der Außenkeim eine homogene, helle, gleichmäßig dicke Zone darstellt, die den Kapselkeim allseitig umgibt.

Nachdem die Sekretionsphase, wie WILL diesen ersten Teil der Entwicklung nennt, beendet ist, beginnt die Differenzierungsphase. Bei ihrem Beginn ist der Kapselkeim ein Bläschen mit homogener heller Wand und homogenem, sich stark färbendem Inhalt. Die Form ist im wesentlichen die der definitiven Kapsel. Das erste, was nun auftritt, ist die Stiletanlage, d. h. die Anlage der Basaldornen und der Stacheln. Erst etwas später tritt auch der Faden auf. Beide sollen sich aus spiraligen Wabenreihen entwickeln. Durch Torsion der Wabenwände des Fadens sollen dann die Schraubenlinien des definitiven Fadens entstehen. Die Verbindung

der Stiletanlage mit dem Außenkeim, das wäre also der äußere glatte Teil des Halsstücks (WILL nennt dies die Halsanlage) soll folgendermaßen entstehen. Er soll sich vom Außenkeim her, unterhalb der Deckelanlage (also am Öffnungspol) bilden und nach innen als zylindrisches Rohr um die Stiletanlage herum wachsen. Die Halsanlage soll so die Stiletanlage vom Kapselinhalt trennen und sich unterhalb von ihr mit dem Faden verbinden. — Aus dem Außenkeim geht die Kapselmembran hervor, die dreischichtig sein soll. WILL entdeckte in ihr eine mittlere Schicht (Media), die sich stark mit Osmiumsäure, Fuchsin S und Methylenblau färbt. Alle drei Schichten sollen sich vom Außenkeim herleiten. Im Deckel liegt die Sache anders; seine innerste Schicht soll sich aus einem Protoplasmazapfen bilden, der von außen in die Kapsel unter den Deckel wächst. — Ebenso gibt auch v. KRASINSKA (1914) kurz an, daß sie bei *Pelagia noctiluca* intrakapsuläre Fadenentwicklung festgestellt habe.

Die Explosion schreiben die verschiedenen Forscher ganz verschiedenen Kraftquellen zu. Muskelwirkung nehmen CHUN und JIKELI an; NUSSBAUM, IWANZOFF und K. C. SCHNEIDER hingegen ein quellbares Sekret. GRENACHER erklärt die Explosion aus der Elastizität der Kapselwand. WILL und TOPPE endlich verbinden diese drei Ansichten und stellen sich die Explosion folgendermaßen vor. Zuerst wirkten Muskeldruck und die Elastizität der Kapselwand bis zu dem Stadium, wo sich der Dolch auseinanderfaltet; dann aber trete die Quellungsfähigkeit des Sekretes in Aktion. WILL beschreibt neuerdings ein zweites Sekret, das seinen Sitz als spiralisches Band auf der (in der ruhenden Kapsel) Innenseite des Fadens haben soll. Dies vornehmlich soll die Umstülpung des Fadens durch seine starke Quellbarkeit hervorgerufen.

Auch über die Differenzierungen der fertigen Kapsel und der Nesselzelle sind die Ansichten geteilt. Die Stiele werden als Stützfasern (HAMANN, IWANZOFF, HADŽI), als muskulös (CHUN, JIKELI, SCHNEIDER, MURBACH), als muskulös und elastisch (WILL, TOPPE, v. KRASINSKA) gedeutet. JIKELI und die Gebr. HERTWIG glauben, daß neben einer Stützfaser auch ein Nervenfortsatz an die Zelle herantrete. LIPIN erklärt die Stiele bei *Polypodium* hydriforme für kein besonderes morphologisches Element, sondern nur für eine Verlängerung der Zelle, die bei Aufhören des Druckes der umgebenden Zellen eingezogen werde; dasselbe behauptet JAKOBSON für *Hydra*. — Das sogenannte „Lasso“ wird allgemein (BEDOT, IWANZOFF, SCHNEIDER, WILL, TOPPE) als eine elastische Muskelbildung angesehen. — Das *Cnidocil* wurde zuerst von F. E. SCHULZE als Sinneshaar beschrieben. GRENACHER gibt ferner eine Röhre an, die in Falten gelegt sei, in der das *Cnidocil* emporsteige; TOPPE ein ähnliches Gebilde aus einzelnen Stäbchen zusammengesetzt. Eine feine Streifung um den Öffnungspol der Kapsel beschreiben GRENACHER und besonders SCHNEIDER; letzterer nennt sie „gefältelte Membran“, und glaubt bei der Entladung dem Druck dieser Membran die Abhebung des Deckels zuschreiben zu müssen. TOPPE nimmt, ebenso wie für das *Cnidocil*, eine Einlagerung von Stäbchen ins Protoplasma der Nesselzelle an. Eine Muskulatur um die Kapsel glaubt SCHNEIDER gefunden zu haben. IWANZOFF hält diese Bildung für eine häutige Abgrenzung des Protoplasmas gegen die

Kapsel. WILL und TOPPE beschreiben eine besondere Muskulatur im Wabenwerk des Protoplasmas, das die Kapsel umgibt. — Aus dieser Zusammenfassung erkennt man, daß die Ansichten über die Entwicklung, den Bau und die Explosion der Nesselkapseln ziemlich auseinandergehen. Ich glaube aber, daß dies besonders darauf beruht, daß der eine Forscher die Ansicht der andern, die an einem besonderen Objekt gewonnen war, durch Untersuchungen eines anderen widerlegen wollte.

Was die Technik betrifft, die ich anwandte, so habe ich sowohl Schnitte, als Mazerationspräparate angefertigt, sowie lebendes Material von Hydra untersucht. Das Material von *Porpita mediterranea*, das ich aus Neapel erhielt, war mit Sublimat oder Sublimateisessig fixiert; *Verella spirans* mit Chrompikrinsäure. Hydra fixierte ich verschieden; für Mazerationen am besten mit der APATHYSchen Sublimat-Osmiumsäure, wie WILL angibt. Es ist dies, wenn man mit rohem Holzessig nachbehandelt, den man konzentriert oder auch etwas verdünnt anwenden kann, und dann etwa 14 Tage in 1% NaCl+1% Formol in H<sub>2</sub>O mazeriert, für Entwicklungsstadien die beste Methode. Auch andere Methoden gelingen relativ gut. So mazeriert  $\frac{1}{80}$ % Chromsäure, gleichgültig, welche Fixation voranging, in 14—21 Tagen recht gut. Auch das HERTWIGSche Gemisch liefert gute Resultate. Negativ verliefen Versuche mit  $\frac{1}{3}$  Alkohol, 5% Salzsäure, 3% Salpetersäure, Jodalkohol und Kochen. Wenigstens gaben sie bei der fixierten Porpita gar kein Resultat. Ebenso war der Erfolg mit starker (35%) Natron- oder Kalilauge mit sofortigem Übertragen in alkohol absolutus nicht befriedigend. Ich kehrte deshalb bei Hydra immer wieder zu der Methode WILLS, HERTWIGS oder  $\frac{1}{80}$ % Chromsäure zurück. Das Mazerieren der fixierten Porpita hatte erst nach mehrwöchentlichem Aufenthalt in Chromsäure Erfolg; und dann waren nicht mehr alle histologischen Einzelheiten zu erkennen. — Als Fixierungsflüssigkeiten für Schnitte von Hydra benutzte ich Sublimateisessig, FLEMMINGS Gemisch, Pikrinschwefelsäure, Pikrinessigsäure, 6—10% Formol, ZENKERSche Flüssigkeit und APATHYS Osmium-Sublimat-Gemisch; alle mit wesentlich gleich gutem Erfolg. Als nicht so gut erwiesen sich Chromsäure und Chromessigsäure. Gefärbt wurde bei Mazerationen, neben dem Bräunen mit Osmiumsäure und Holzessig, mit Methylenblau, Säurefuchsin und Pikrinsäure. Für die Schnitte habe ich möglichst verschiedene Methoden ausprobiert. Am geeignetsten färbte ich mit HEIDENHAINschem Eisenhaematoxylin. Sodann ist für Kerne Borax- und Alaunkarmin, für Nerven WEIGERTsches Haematoxylin recht gut. Die Entwicklungsstadien allein werden durch Fuchsin-S Pikrinsäure gefärbt, wobei aber vieles schrumpft. DELAFIELDS Haematoxylin, Haemalaun und APATHYS Haematein I<sup>A</sup> färben zu gleichmäßig. Für manche Einzelheiten sind die Anilinfarbstoffe: Gentianaviolett, Dahliaviolett und Resorcinfuchsin recht gut; Methylgrün und Orcëin weniger. Als Nachfärbung nach HEIDENHAINs Eisenhaematoxylin benutzte ich mit gutem Erfolg Eosin, Erythrosin, sowie diese beiden zu 1:1 gemischt, ebenso BLOCHMANNsche Färbung. Weiter wurde MALLORY, sowie Chrom- und Kupferhaematoxylin mit guten Resultaten angewandt; ebenso BÜTSCHLIS Eisenhaematoxylin. Für muskulöse Teile ist 1% Haematoxylin und Übertragen in chromsaurer Kali recht gut. Für Lebendfärbungen wurde Methylenblau und Neutralrot angewandt.

## I. Untersuchungen an Hydra.

### Beschreibung der Kapseln.

Die 4 Arten von *Hydra* (*grisea*, *fusca*, *attenuata* und *viridis*) waren die einzigen Objekte, die mir lebend zur Verfügung standen. *Hydra viridis* untersuchte ich nicht näher, da deren Kapseln zu klein sind, und daher zur Beobachtung ungünstig. Was TOPPE über die Bestimmung der drei grauen Hydraspecies sagt, kann ich völlig bestätigen. Am häufigsten stand mir *Hydra grisea* zur Verfügung, viel seltener *fusca*, *attenuata* nur in einigen Exemplaren. Am leichtesten sind die drei Arten an der Form ihrer großen zylindrischen Kapseln zu unterscheiden, wie TOPPE sehr richtig angibt. Denn bei *grisea* sieht man im vorderen Ende dieser Kapseln immer 4 glänzende Fadenschlingen, die senkrecht oder in einem spitzen Winkel zur Längsachse ziehen (Taf. I, Fig. 3a); bei *fusca* ist der Faden parallel zur Längsachse unregelmäßig aufgerollt und nicht glänzend (Taf. I, Fig. 3b). Die Gestalt der Kapseln beider Arten ist ziemlich dieselbe, nämlich die eines Zylinders mit abgerundeten Enden. Bei *attenuata* (Taf. I, Fig. 3c) fällt von vornherein die Form der Kapsel auf; sie ist nämlich viel breiter im Verhältnis zur Länge (Taf. I, Fig. 3c). Aber auch sie ist den zylindrischen Kapseln der zwei anderen Arten gleichzusetzen, wegen der vier glänzenden Fadenschlingen am vorderen Ende. — Auch die großen birnförmigen Kapseln unterscheiden die drei Arten. Sie sind am zierlichsten und in der Größe sehr konstant bei *Hydra fusca*; am derbsten und größten bei *Hydra attenuata*; *Hydra grisea* hält in der Größe die Mitte zwischen beiden; jedoch ist die Größe der Kapseln bei den beiden letzteren Arten starken Schwankungen unterworfen. Die anderen beiden Kapselarten der drei Species unterscheiden sich nicht.

Wenden wir uns erst zu den großen birnförmigen Kapseln (Taf. I, Fig. 2). Ihre Gestalt ist etwa die eines Eies, dem die Spitze abgeschlagen wurde. An diesem distalen Ende ist die Kapsel durch den Deckel geschlossen. Am proximalen Gegenpol ist die Wand dünner und läuft bei *fusca* und *grisea* in eine ganz flache Spitze aus, während sie bei *attenuata* abgerundet ist. — Das Material aus dem die Kapsel besteht, halte ich für eine eiweißartige Substanz, ein sogenanntes Albuminoid, nicht für Chitin, denn die typischen Chitinreaktionen erhält man nicht. Die Kapseln werden durch Kochen mit Kalilauge aufgelöst. Dagegen

vertragen die Kapseln Verdauen mit Trypsin oder Behandeln mit 35% kalter Natronlauge recht gut. Auch konz. Schwefelsäure greift sie nur langsam an. — WILL behauptet, daß die Kapselwand aus drei Schichten bestehe, während K. C. SCHNEIDER und die früheren Forscher sie für zweischichtig erklären. Ich werde weiter unten, bei der Besprechung der Kapselentwicklung, die Gründe angeben, warum ich die Annahme einer dreischichtigen Wand für irrtümlich halte. Ich glaube auch vorerst nicht an eine Zweischichtigkeit, da ich keine sicheren Anhaltspunkte dafür finde.

Am distalen Kapselpol (Öffnungspol) liegt der Deckel. Er hat etwa die Gestalt zweier mit ihren Basen aneinandergfügter niederer Tetraeder. In die Kapselwand ist er mit einer Verschlußrinne eingefügt. An explodierten Kapseln sieht man diese Rinne deutlich in der Höhe des Deckels, um die ganze Kapselöffnung herumziehen (Taf. I, Fig. 1 Verschlr.). Im optischen Durchschnitt zeigt daher die Kapselwand beiderseits eine deutliche Einkerbung. Bei Einstellung auf die Fläche sieht man die beiden Ränder der Verschlußrinne als scharfe parallele Linien um die Explosionsöffnung herumziehen. An explodierten Kapseln ist der Deckel fast immer noch mit der Kapsel verbunden (Taf. I, Fig. 1 Dck). Er hängt dann, meist zerfetzt, an einer Stelle des Explosionspols.

Die Verhältnisse des Fadens sind am besten an der explodierten Kapsel zu beobachten. Man kann an ihm zwei Abschnitte unterscheiden: das Halsstück und den eigentlichen Faden. Das Halsstück besteht wieder aus drei Abschnitten: Dem basalen, glatten Teil, einem bedornen, mittleren und dem distalen, konischen Zwischenstück, das sich in den eigentlichen Faden fortsetzt (Taf. I, Fig. 1). Der basale glatte Teil beginnt an der Verschlußrinne und besitzt distal von dieser noch etwa die gleiche Wandstärke wie die Kapsel, sehr bald aber wird seine Wand ganz dünn. Er trägt keine Dornen oder Haare. Ist das Sekret nach der Explosion ausgeflossen und hat dadurch der Überdruck in der Kapsel nachgelassen, so fällt dieser Teil meist etwas zusammen, so daß die Wand einige Längsfalten zeigt (s. Fig. 1). Der mittlere bedornte Teil trägt den ganzen Stachelapparat. Basal sitzen die drei großen Dornen. An sie schließen sich drei schraubige Reihen kleinerer Stacheln an. Die Basaldornen haben einen runden Querschnitt. Ihre Basis läuft in zwei Spitzen aus, wodurch sie am Halsstück befestigt sind (Taf. I, Fig. 1 und

Textfig. 1); sie sind hohl. An der normal explodierten Kapsel ist ihre Spitze immer etwas nach hinten gerichtet. — Von jedem Basaldorn geht eine Reihe von 7—10 Stacheln aus. Diese drei Reihen Stacheln verlaufen, wenn man von dem Distalende auf die Kapsel sieht, entgegen dem Sinne des Uhrzeigers schraubig um das Halsstück. Die Stacheln sind stark abgeplattet (Textfig. 1). Ihre Basen erscheinen daher wie horizontale Striche. — Die Übergangsstelle in das konische Zwischenstück ist durch eine ringförmige Wandverdickung charakterisiert (Taf. I, Fig. 1 und Textfig. 1).

Im optischen Querschnitt ist sie als zwei dunkle Punkte zu erkennen, die der Fadenwand innen ansitzen. Aber auch in der Flächenansicht sieht man sie als dunkleren Querstreifen. Das konische Zwischenstück setzt sich kontinuierlich in den Faden fort. — Letzterer ist bei den großen birnförmigen Kapseln sehr fein, weshalb Einzelheiten schwer zu erkennen sind. Meinen Befunden zufolge ist er glatt und ohne weitere Differenzierungen. TOPPE (09) gibt (S. 44) Mutmaßungen über die Anordnung der Stacheln in der geschlossenen Kapsel. Ich kann diese auf Grund meiner Beobachtungen bestätigen. In günstigen Mazerationspräparaten, die in Wasser oder verdünntem Glycerin eingebettet sind, erkennt man deutlich folgendes Bild. Man denke sich (Fig. 2), den glatten

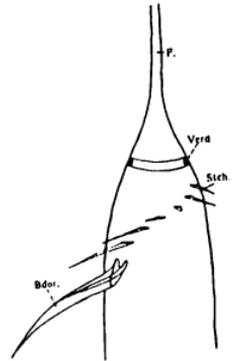


Fig. 1.

Halsstück einer großen birnförmigen Kapsel von *Hydra grisea*. Verd. = Verdickung; Stch. = Stacheln mit strichförmiger Basis; Bdor. = Basaldorn; F. = Faden. Diese aufeinanderfolgenden Stilete kann man deutlich in der Kapsel feststellen. Auch TOPPE glaubt, ohne es gesehen zu haben, daß dies die einzig mögliche Art ist, wie die Stacheln in der Kapsel liegen können. Der Faden ist ganz umgestülpt und legt sich in horizontalen Schraubenwindungen um den Halsteil.

Der glatte, proximale Teil des Halsstücks soll sich nach TOPPE'S Ansicht fest an den dreikantigen Dolch von außen anlegen, so daß kein Lumen zwischen Halsstück und Dolch bleibe. An Aufsichtsbildern des Distalpol's sieht man (Taf. I, Fig. 4) von dem Dolchquerschnitt drei feine Linien nach den drei Ecken des Deckels ziehen. Dies sind die Querschnitte durch die Wand des Halsstücks. Dieses bildet also unterhalb des Deckels drei längsgerichtete Einfaltungen, die den Dolch berühren und umfassen. Die seitliche Ansicht des Halsstücks, wie sie sich in Taf. I Fig. 2 Hst. darstellt, kommt dadurch zustande, daß die äußersten Ränder dieser Falten des Halsstücks in gerader Linie, von den Ecken des Deckels, oder vielmehr des Entladungspols, zu den äußersten Spitzen der Basis der drei Dolchdornen ziehen und dadurch sich etwas von den distal konvergierenden Dolchkanten entfernt halten. Das Halsstück muß also wahrscheinlich ganz sekretleer sein, und durch das es umgebende Sekret gegen den Dolch gepreßt werden.

Nach Schilderung der Kapsel, gehe ich zur Besprechung der Nesselzelle über (Fig. 2). Der große linsenförmige Kern mit Nucleolus liegt proximal von der Kapsel, oft auch etwas seitlich verschoben. Das Plasma bildet nur eine dünne Haut um die Kapsel, am Entladungspol und um den Kern jedoch eine dickere Lage und dort finden sich gewisse Einrichtungen, die bei der Entladung der Kapsel eine Rolle spielen. Schon bei oberflächlicher Betrachtung erkennt man am distalen Pol der lebenden Zelle ein feines Stiftchen, das über das Ektoderm hervorragt, das *Cnidocil*. Es sitzt seitwärts vom Deckel und nicht über ihm, wie JAKOBSONH angibt (Taf. I, Fig. 2 Cn.). Ich füge hier die Beschreibung des *Cnidocils* bei, wie TOPPE sie liefert, da ich ihr nichts beizufügen habe: „Es (das *Cnidocil*) hat im ganzen dieselben Strukturverhältnisse aufzuweisen, die es uns bei den vorhin besprochenen Coelenteraten zeigen konnte. Ich füge hier einige Bemerkungen GRENACHER'S (1895) ein: „Sieht man vom Entladungspol her auf günstig gelegene Nesselkapseln in der Richtung ihrer Achse, so kommen, unter der Voraussetzung zureichender optischer Hilfsmittel, die erwähnten Strukturverhältnisse zu Gesicht. Nämlich da, wo sich das *Cnidocil* aus der Schlotwand erhebt, zeigt sich rechts und links von demselben eine äußerst zierliche radiär gestellte Streifung, die in einiger Entfernung von ihm kürzer und undeutlicher wird, und schließlich ganz verschwindet; sie nimmt etwa  $\frac{1}{4}$  und  $\frac{1}{3}$  des runden oder abgerundet dreieckigen Schlotumfanges ein. Diese

Streifung sieht so prägnant aus, als ob sie durch einen winzigen Stäbchenkranz hervorgerufen würde; ich glaube aber, sie ist das nicht, sondern der optische Ausdruck für eine äußerst feine Fältelung, deren Sitz die Schlotwand ist, freilich ist völlige Gewißheit darüber zur Zeit unmöglich. Auch an Profilansichten kann man sie sehen, aber mit etwas mehr Schwierigkeit; wendet man hier senkrecht zur Achse einfallendes schiefes Licht an, so kann man die feinen Linien eine Strecke weit nach hinten verfolgen bis etwas über das Deckelchen hinaus, wo sie dann spurlos verschwinden'. GRENACHER gibt hier eine durchaus zutreffende Schilderung des Cnidocilapparates selbst. Zwar die vermeintliche Fältelung in der Schlotwand existiert nicht; sie wird vorgetäuscht einerseits durch eine Anzahl stärkerer Stäbchen, die in ihrer Gesamtheit das Cnidocil zusammensetzen, andererseits durch die streifenförmigen Verdickungen des Cnidoblastenrandes. Sieht man vom Entladungspol her auf den Fuß des Cnidocils, so erblickt man meistens 4 halbmondförmig nebeneinander liegende feine Stäbchen. Stellt man etwas höher ein, ungefähr in Höhe des Kapseldeckels, so findet man ihre Anzahl um 3 oder 4 vermehrt. Ob sich die Stäbchen teilen, oder ob neue kürzere zu den ersten 4 hinzukommen, kann ich nicht mit Gewißheit sagen, glaube aber, daß die zweite Annahme mehr für sich hat. Inzwischen haben sich die Stäbchen immer mehr um ein mittleres zusammengedrängt; . . . . Die seitlichen Fasern, die ich als Begleitstäbchen bezeichnen möchte, hören an einer bestimmten Stelle auf und werden dann von der mittleren besonders bei den kleineren Nesselorganen stark verlängerten und spitz zulaufenden Faser, der Achsenfaser überragt. Aus dem Vorstehenden geht hervor, daß von einer wirklichen Cnidocilröhre im Sinne JIKELIS keine Rede sein kann und auch die Vorstellung, wie sie SCHNEIDER vom Aufbau des Cnidocils hatte, nicht der Wirklichkeit entspricht.“ Man vergleiche hierzu auch meine Abbildungen (Taf. I, Fig. 2 u. 4).

Weiterhin bemerkt man in der Höhe des Deckels um den ganzen Entladungspol herum eine feine radiäre Streifung, ähnlich der am Cnidocil (Taf. I, Fig. 2 u. 4). SCHNEIDER und GRENACHER hielten sie für den Ausdruck einer Fältelung. TOPPE hat schon dagegen angeführt, daß man mit HEIDENHAIN'schem Eisenhaematoxylin eine distinkte Blaufärbung der einzelnen Fasern bekommt, ähnlich wie am Cnidocil. Er schließt daher auf einen Stäbchenkranz; auch ich bin dieser Meinung.

Eine abweichende Ansicht spricht neuerdings JAKOBSON (1912) aus. Er sieht nur 3 Cnidocilfasern. Diese drei Fasern sollen sich als dreiseitige Pyramide über den Deckel erheben, so daß die Basis der Pyramide der dreiseitige Deckel, die Kanten die 3 Cnidocilfasern bilden. Mit ihren Spitzen sollen sich letztere verbinden und so einen festen Verschuß der Kapsel bilden. Die streifenförmigen Strukturen (im Umkreise des Deckels) sollen öfters eine größere Anzahl Stäbchen vortäuschen, namentlich auf Schnitten. Was zu dem Cnidocil und was zu den Streifen zu zählen ist, darüber kann man wohl verschiedener Ansicht sein, da die Cnidocilbegleitstäbchen allmählich in die Streifung übergehen, wobei sowohl ihre größere Länge, wie auch ihre stärkere Dicke, allmählich abnehmen. Sicher aber liegen die Cnidocilfasern an der einen Seite des Deckels und nicht über dem Deckel. Auch verlöten sich ihre Spitzen nicht; sie können also keineswegs als Verschuß der Kapsel dienen, wie JAKOBSON das annimmt. Die Ansicht, daß das Cnidocil ein reizleitender Apparat sei, besteht also zu Recht.

In dem dünnen Protoplasmahäutchen, das die Kapsel umgibt, haben WILL und TOPPE feine Längsmuskelfibrillen gefunden. Ich habe lange danach gesucht, aber ein einwandfreies Bild nie finden können. Es konnten die außerordentlich feinen Längsstreifen, wie ich sie an Osmiumsäure- und Methylenblaupräparaten sah, ebensogut Falten oder Granula sein. Auch auf Heidenhain-Haematoxylin-Schnitten bekam ich nie ein sicheres Bild. Ich halte es zwar für möglich, daß bei *Hydra* ganz feine, schwache Muskelfibrillen vorhanden sind; sie stehen aber auf jeden Fall in keinem Vergleich zu jenen bei *Tubularia* oder gar *Physalia*.

Am proximalen Kapselpol liegt, wie gesagt, der Kern. Um ihn bildet das Plasma eine dickere Lage. Nach der Stützlamelle zu streckt sich das Plasma in einen Stiel, der von einem Muskelfaden durchzogen ist, welcher bis an die Stützlamelle reicht, an der er sich befestigt, wobei er sich manchmal in 2—3 Fasern zerteilt (Taf. I, Fig. 2). Man kann dies nicht so deutlich erkennen, wie etwa bei *Porpita*, aber an günstigen Präparaten ist es doch sicher festzustellen. Der Stiel der Hydrakapseln ist sehr fein und schwer zu sehen. Am leichtesten ist er am niedrigen Tentakel-epithel zu beobachten. Am Mauerblatt gelang es mir nie einen Stiel bis zur Stützlamelle zu verfolgen. Er war immer nur ein

Stück weit sichtbar, um dann zu verschwinden. Ich glaube trotzdem, daß er auch hier bis zur Stützlamelle reicht.

Bei *Velella* wurde von BEDOT, MURBACH und IWANZOFF zum erstenmal ein knäueelförmiges Gebilde am unteren Kapselpol in der Nähe des Kernes gefunden. TOPPE beschrieb es dann genau. Ich werde bei *Porpita* darauf näher eingehen. WILL beschrieb zuerst bei *Hydra* etwas ähnliches und spricht sich darüber folgendermaßen aus: „Bei entladener Kapsel liegt die Hauptmasse des Lassos (so nennt WILL das Gebilde) in lockeren Windungen unterhalb der Kapsel neben dem Kern an einer Stelle, die sich durch ihre größere Helle von ihrer leicht gebräunten Umgebung abhebt und häufig wie eine scharf umgrenzte Vacuole erscheint. Von hier aus erstreckt sich das basale Ende des Fadens in mehr gestrecktem Verlauf in den längeren oder kürzeren Stiel des Cnidoblasten, doch habe ich nie beobachten können, daß es sich etwa an die Stützlamelle anheftete.“ „Nach oben zu zieht das vordere Ende des Lassos in einigen eleganten Windungen an der einen Seite der Kapsel entlang — es schien in allen Fällen die dem Cnidocil gegenüberliegende Seite des Cnidoblasten zu sein — um von der Cnidocilbasis wiederum in ziemlich gestrecktem Verlauf äußerlich am Halsteil des Nesselfadens zu verlaufen. Obwohl die Färbungsintensität hier allmählich abnimmt, konnte ich es doch bis über die Ansatzstelle der großen Sperrhaken hinaus verfolgen, sodaß ich annehmen muß, daß es sich in der Gegend dieses an der Wand des Halsteils anheftet.“ — An Osmiumsäurepräparaten habe ich zwar verschiedentlich eine stärker gebräunte runde Scheibe am hinteren Kapselpol wahrgenommen, die einzelne Spirallinien zeigte (Taf. I, Fig. 16); aber, wie WILL, bekam auch ich erst klare Bilder auf mit Heid.-Haem. gefärbten Schnitten. Man sieht auf diesen (Fig. 2) das Lasso proximal von der Kapsel in einigen Windungen aufgerollt liegen. Eine besondere Deutlichkeit der Windungen, wie sie bei *Porpita* manchmal zu beobachten ist, fand ich selten. — JACOBSONH bestreitet die Anwesenheit des Lassos. Er glaubt, daß derartige Fadenstrukturen über und unter der Kapsel durch Schrumpfung der Zelle oder auch durch das eine Ende des nicht ausgestülpten Fadens vorgetäuscht würden. Ich kann dem nur entgegen, daß ich auch an lebensfrischen Kapseln, die mit schwacher wässriger Methylenblaulösung vital gefärbt waren, die Windungen des Lassos mit großer Deutlichkeit sehen konnte. Hier waren sogar die Windungen besonders regelmäßig. Eine Schrumpfung war,

da die Kapseln noch lebensfrisch waren, ausgeschlossen, und da der Faden vollständig ausgestülpt war, konnte auch eine Verwechslung mit diesem nicht stattfinden. Nach meinen Befunden liegt das Band in 5—6 horizontalen Schlingen unter der Kapsel. Es setzt sich (wie bei *Porpita*) in den Stielmuskel fort. Entgegen den Beobachtungen von WILL sah ich an allen gut gefärbten Exemplaren den Stielmuskel an die Stützlamelle sich anheften (mit Ausnahme der Kapseln im Mauerblatt, siehe oben). WILL behauptet ferner, daß sich das Lasso an explodierten Kapseln bis über die Ansatzstelle der großen Basaldornen verfolgen lasse, was ich nie bemerkte. Ich halte dies auch für unwahrscheinlich. Denn wenn es so wäre, so müßte ja das Lasso durch den Deckel in die Kapsel eindringen, um sich am Halsteil anheften zu können. Abgesehen davon, daß dies meinen Beobachtungen zufolge nicht der Fall ist, meine ich auch, daß dann der hermetische Abschluß der Kapsel gegen Wasser mindestens fraglich, wenn nicht unmöglich wäre. Ich konnte das eine Lassoende einige Male distalwärts verfolgen; es reichte dann bis an die vordere Grenze des hinteren proximalen Kapselviertels (Taf. I, Fig. 5, L). Daß das Lasso an dieser Stelle an die Kapsel tritt, ist ja immerhin möglich; nach dem, was ich an *Porpita*, die ein viel besseres Objekt dafür ist, beobachtete, halte ich es aber nicht für wahrscheinlich.

Eine genaue Beschreibung der drei anderen Kapselarten findet man bei TOPPE. Ich verweise auf meine Figuren Taf. I, Fig. 3 u. 7. Fig. 7 zeigt die kleinen birnförmigen Kapseln in ihrer typischen Funktion. Wie TOPPE schon näher ausgeführt hat, dienen sie nämlich dazu, die Borsten von Krustazeen zu umklammern und so die Tiere bewegungsunfähig zu machen.

In seiner neuesten Arbeit (1914) beschreibt WILL ein zweites Sekret, das sogenannte Fadensekret. Es sollen die Schraubenlinien, die man an frisch explodierten Kapseläden sieht, der Ausdruck eines kontinuierlich in Schraubenlinien um den Schlauch sitzenden Sekretes sein. Dies Sekret soll im Wasser stark quellen, sich aber darin viel langsamer lösen, als das Kapselsekret. Wenn die Kapsel zu explodieren beginnt und der erste Schraubenumgang des Fadensekretes mit dem Wasser in Berührung kommt, quillt das Sekret stark auf, weitet dadurch diesen Teil des Fadens stark auf und reißt gleichzeitig den nächsten Teil mit sich. Mit Methylenblau und Fuchsin S soll sich das Fadensekret besonders gut färben. WILL stellt also hier

ein Analogon auf zu seiner Theorie über die Klebkapseln der Aktinien. Meine Untersuchungen haben mich zu keinem ganz sicheren Ergebnis kommen lassen. Mit Methylenblau-, besser aber noch mit Fuchsin S-Färbung sieht man an den Schläuchen der zylindrischen und der kleinen birnförmigen Kapseln sehr deutliche Schraubenwindungen (Taf. I, Fig. 6a—c). An den kleinen birnförmigen Kapseln sieht man auch öfters, wie von einzelnen Punkten der Schraubenlinie lange Fäden ausgehen, die nicht wie Haare aussehen, sondern, wie WILL ganz richtig sagt, als wenn man einen Tintenkleks verwischt. An den großen birnförmigen Kapseln konnte ich die Quelleisten, wie WILL diese Schraubenlinie nennt, nur am Halsstück verfolgen. Am Faden habe ich sie nicht deutlich wahrgenommen. Meine Beobachtungen darüber waren nicht sehr zahlreich, daher kann ich nicht endgültig zu WILLS Theorie Stellung nehmen; doch scheint sie mir viel für sich zu haben.

Um eine Übersicht über die Größenverhältnisse der Kapseln zu geben und zugleich zu zeigen, daß sich die Kapseln im allgemeinen durch die Explosion nicht verkleinern, lasse ich einige Tabellen folgen.

Tabelle I. Durchschnittswerte der großen birnförmigen Kapselart bei *Hydra fusca* (aus 20 Messungen), bei *Hydra grisea* (aus 16 Messungen), bei *Hydra attenuata* (aus 10 Messungen).

Art	Kapsel	Halsstück	Faden	Gesamtlänge
fusca	10,5	11,0	320	etwa 340
grisea	16,88	16,9	250	„ 290
attenuata	18,2	18,8	?	?

Tabelle II. Maße der großen zylindrischen Kapseln von *Hydra grisea*.

Kapsel nach Explosion			vor Explosion	
Länge	Breite	Faden	Länge	Breite
10,5	5	120	11	5,3
12	5,3	90	11,5	5,3
11,8	4,9	220	11	5,3
11	4,8	200	11	5,3
10,5	5,3	150	11	5,3
11,06	5,05	156	11,1	5,3

Durchschnittswerte.

Tabelle III. Maße der kleinen birnförmigen Kapsel von *Hydra grisea*.

Kapsel vor Explosion			nach Explosion	
	Länge	Breite	Länge	Breite
	5	5	5,3	4
	7	5,3	5,3	5
	7	5,3	5,3	4
	7	5,3	5,3	5,3
	6,6	5,2	5,3	4,6

Durchschnittswerte.

Tabelle IV. Maße der großen birnförmigen Kapsel von *Hydra grisea*.

Kapsel nach der Explosion				vor Explosion	
Kapsel		Schlauch		Kapsel	
Länge	Breite	Halsstück	Faden	Länge	Breite
17,5	14	19,25	260	19,25	15,75
15,75	14	16,5	195	17,5	15,75
16,5	14	16,5	195	17,5	15,0
17,5	14	19,3	250	17,5	15,5
17,5	14	17,5	200	17,5	14
15,75	14	15,75	200	17,5	15,75
17,5	14	15	160	17,5	14
17,5	14	15,75	230	17,5	14
15,75	14	14,5	195	19,25	15,75
17,5	14	17,5	280	18	15,75
17,5	14	15,75	210	17,5	14
17,0	15	17,5	300	17,5	14
17,0	17	17,5	310	17,5	14
17,5	14	15,75	250	18	15,75
15,75	14	17,5	330	17	14
16,5	14	17	330	18	14
16,88	14	16,9	250	16,96	14,8

Durchschnittswerte.

Tabelle V. Maße der großen birnförmigen Kapsel von *Hydra fusca*.

Kapsel in Ruhe		Kapsel nach der Explosion			
Kapsel		Kapsel		Schlauch	
Länge	Breite	Länge	Breite	Halsstück	Faden
10,5	7	10,5	7	12,3	350
10,5	7	10,5	7	10,5	350
10,5	7	10,5	7	12,5	320
10,5	7	10,5	7	11,0	310
10,5	7	10,5	7	12,3	
10,5	7	10,5	7	10,5	
10,5	7,5	10,5	7	10,5	
10,5	7,5	10,5	7	12,3	
10,5	7	10,5	7	12,3	
10,5	7	10,5	7	10,5	300
10,5	7	10,5	7	10,5	
10,5	7	10,0	7	10,5	
10,5	7	10,5	7	10,5	300
11,0	8,8	10,5	7	10,5	
10,5	7	10,5	7	10,5	
10,5	7	10,5	7	10,5	
10,5	10,5	10,5	7	10,5	
10,5	7	10,5	7	10,5	
10,5	7	10,5	7	10,5	
10,5	7	10,5	7	10,5	
10,0	6	10,5	7	10,5	
10,5	7,09	10,5	7	11,0	322 Durchschnittswerte.

Die Werte sämtlicher Tabellen bedeuten  $\mu$ .

Für Tabelle IV wurden nur ganz große Kapseln benutzt, um ein möglichst genaues Durchschnittsmaß für ein und dieselbe Kapsel vor und nach der Explosion zu bekommen. Die Größe der Kapseln ist nämlich beträchtlichen Schwankungen unterworfen; wenn man daher nicht ganz gleichmäßig so und so viele große entladene Kapseln und ebensoviele große ruhende Kapseln und so und so viele kleine entladene und ebensoviele kleine ruhende Kapseln mißt und den Durchschnittswert ausrechnet, dann kann man mit Leichtigkeit feststellen, daß die Kapseln nach der Explosion kleiner werden (es wäre auf diesem Wege ebenso leicht zu beweisen, daß die Kapseln nach der Explosion größer werden). Diese Tabelle kann daher nur bedingte Beweiskraft

besitzen. — Ganz klar ist dafür die Tabelle V. Denn bei *Hydra fusca* sind die großen birnförmigen Kapseln zwar etwas kleiner als bei *grisea*, dafür aber ist ihre Größe außerordentlich konstant, wie aus der Tabelle hervorgeht. Aus Tabelle V geht aber mit Bestimmtheit hervor, daß sich die großen birnförmigen Kapseln bei der Explosion nicht verkleinern. Ich kann der gegenteiligen Behauptung WILLS keinen Wert beilegen, bis er nicht seine Maßtabellen veröffentlicht. Dagegen sind seine Beobachtungen an der kleinen birnförmigen Kapsel vor und nach Explosion richtig. Das Volum dieser Kapseln geht durch die Explosion wirklich zurück! Man vergleiche meine Tabelle III. Die Kapselgröße ist ziemlich konstant, so daß keine wesentliche Fehlergröße daraus entspringt. Die Größe der Kapseln muß ja auch offenbar zurückgehen, da das Sekret den Faden, der keine Öffnungen besitzt ausfüllt und wohl auch von einer Quellung nicht die Rede ist, sondern die Kapselwand sich einfach zusammenzieht und das Sekret in den Faden preßt.

### Explosion der Kapseln.

Explodiert eine Kapsel, so wird zuerst der Deckel abgehoben (ob durch Druck einer etwa vorhandenen Kapselmuskulatur?). Durch den Austritt des Dolches wird er vollends abgeworfen und meist zerfetzt. Die drei Basaldornen treten zuerst zusammengelegt hervor und schlagen in das Beutetier eine Wunde. Sobald sich nun der Halsteil, an dem die Basaldornen sitzen umstülpt, müssen die drei Dornen sich auseinanderbreiten, in der Wunde haften und diese zugleich erweitern. Sie schaffen so den kleineren Stiletten, die sich, wie oben beschrieben, aus den Stacheln zusammensetzen, Platz zum Nachdrängen. Diese vertiefen und erweitern nun die Wunde und durch entsprechendes Auseinanderbreiten verankern sie die Kapseln fest in der Beute. Nun folgt der Faden soweit nach, als es die Reibung in dem Schußkanal erlaubt und das Sekret kann sich in die Wunde ergießen, indem es durch den Schlauch hindurch diffundiert. — JACOBSONH glaubt die Explosion folgendermaßen erklären zu können. Er sieht, wie schon oben bemerkt, nur drei Cnidocilfasern; diese sollen von je einer Ecke des dreiseitigen Deckels entspringen und an ihrer Spitze verlötet sein; die eine Faser sei länger und rage als eigentliches Cnidocil in spitzem Winkel über das Ektoderm empor. Ich habe schon oben erörtert, daß JACOBSONH'S Beschreibung keineswegs

der Wirklichkeit entspricht. Er glaubt nun, daß diese drei Fasern einem Druck, der in der Kapsel vorhanden sei, das Gleichgewicht hielten. Der Druck soll in der Kapsel durch allmähliches Eindringen von flüssigem Sekret aus dem Plasma (durch Osmose) entstehen. JACOBSONH denkt also etwa an einen umgekehrten Vorgang, wie SCHNEIDER ihn bei der Entwicklung der von ihm als Sklera bezeichneten äußeren Wand beschreibt. Bei SCHNEIDER ist es ein Austreten von Flüssigkeit aus der Kapsel und bei JACOBSONH ein Eindringen. Nur daß bei der JACOBSONHschen Theorie die Verhältnisse noch unmöglicher liegen als bei der SCHNEIDERSchen. Denn wie sollte man es sich erklären, daß die Kapselwand zwar für das flüssige Sekret durchlässig sei, für Wasser aber nicht? Die Explosion wird nun nach JACOBSONH folgendermaßen eingeleitet: Wenn ein Beutetier den Tentakel berührt, reißt es die drei Cnidocilfasern an der Lötstelle auseinander. Dann kann der Deckel allein dem Druck der elastischen Kapselwand nicht widerstehen und die Kapsel explodiert. Warum aber, wenn die Explosion auf solch rein mechanischen Bedingungen beruht, explodieren dann die Kapseln nicht auch, wenn ein Tentakel an irgend einen anderen festen Körper stößt; besonders aber, wie bringt es Hydra fertig, bei einem bestimmten Reiz nur ganz bestimmte Kapselarten explodieren zu lassen? Es ist doch eine bekannte Tatsache, daß bei Berührung von stacheligen und borstenbesetzten Flächen nur die kleinen birnförmigen Kapseln explodieren, bei glatten Flächen nur die großen birnförmigen und zylindrischen Kapseln, obwohl die Cnidocile der kleinen birnförmigen Kapseln sehr viel länger sind als die der großen, so daß also eine glatte Fläche unbedingt zuerst die Cnidocile der kleinen birnförmigen Kapseln berühren muß, und trotzdem explodieren sie nicht! Wie will JACOBSONH dies mit seiner Theorie in Einklang bringen? Er streitet auch den Kapseln jede Muskulatur ab, auch Stielmuskel und Lasso findet er nicht. Wenn auch ich eine Kapselmuskulatur nicht sicher auffinden konnte, so muß ich doch den Beweis JACOBSONHs für ihr Fehlen und eine Entladung nur durch Elastizität der Kapselwand entschieden zurückweisen. Er hat eine Hydra mit absolutem Alkohol fixiert und dann auf dem Objektträger eintrocknen lassen. Sobald nun das Ektoderm einzutrocknen begann, explodierten eine Unmenge Kapseln. Das ist ganz richtig. Aber, er folgert nun daraus, daß auch ohne Muskeldruck die Kapseln sich allein durch den Druck ihrer elastischen, gedehnten Membran

entluden. Es ist aber doch offenbar, daß durch Verdunsten des Alkohols aus dem Gewebe dieses sich stark kontrahieren muß, was man übrigens auch sehr gut unter dem Mikroskop verfolgen kann. Sobald dies eintritt, explodieren die Kapseln. Natürlich, denn jetzt wirkt ja ein außerordentlich vermehrter Druck auf sie, so daß die hemmenden Kräfte überwunden werden können. Da nun auch das Cnidocil keineswegs den Bau zeigt, den JACOBSON angibt, so wird dadurch seine Explosionstheorie hinfällig. Wir müssen also andere Kräfte für die Entladung verantwortlich machen.

WILL und TOPPE bemerken ganz richtig, daß der erste glatte Teil des Halsstücks sowohl für Wasser als auch das Sekret undurchlässig sein müssen. Denn in den Fällen, wo die Basaldornen nicht auseinanderweichen (WILL nennt dies „Versager“) ist das Halsstück dick bauchig aufgetrieben und weist keinerlei Falten auf. Die Kraft des quellbaren Kapsel- und des etwa vorhandenen Fadensekretes kann also erst in Wirksamkeit treten, sobald die Basaldornen sich auseinandergebreitet haben. Vorher müssen andere Kräfte tätig sein. Von den früheren Forschern wurde eine Spannung des Kapselmembran und Muskelwirkung dafür verantwortlich gemacht. Wäre die Kapselmembran elastisch gedehnt, so müßte sie nach dem Aufhören dieses Druckes, also einige Zeit nach der Explosion ihr Volum verkleinern. Da aber die oben angeführten Tabellen eine konstante Größe vor und nach der Explosion beweisen, so kann auch eine Spannung nicht vorhanden sein — ausgenommen sind hierbei die kleinen birnförmigen Kapseln. Wie es sich bei den Hydrakapseln mit den Muskeln verhält, diese Frage möchte ich noch offen lassen. Aber könnte nicht das Sekret eine Substanz von labiler Zusammensetzung sein, die dann durch den Reiz, den das Cnidocil (sowie noch gewisse Reagentien, wie Essig- oder Schwefelsäure) auf sie ausüben, ihre Konstitution verändert und dadurch einen größeren Raum einnimmt, so daß der Beginn der Explosion auch ohne Wasseraufnahme, Muskeldruck oder Spannung in der Kapsel gesichert erschiene? Ich kam zu diesem Gedanken durch die Überlegung, daß erstens die Kapsel offenbar nach der Explosion gerade so groß ist, wie vorher, daß also eine elastische Dehnung der Kapselwand vor der Explosion nicht statt haben kann, zweitens aber, daß man durch Reagentien eine aus ihrer Zelle isolierte Kapsel, die also ganz sicher der Muskeln entbehrt, zur Explosion bringen kann (was auch

HADŽI beschreibt). Es ist natürlich auch möglich, daß durch die Essig- oder Schwefelsäure die Permeabilität der Kapselwand für Wasser vergrößert wird und so Wasser in die Kapsel dringt, wie HADŽI den Vorgang auslegt. Eine Tatsache, die für diese meine Anschauung, der Volumzunahme ohne Wasseraufnahme, sprechen könnte, ist die, daß das Sekret der unreifen, der reifen ruhenden und der explodierten Kapseln auf Farben verschieden reagiert. Also muß sich das Sekret in der reifen ruhenden Kapsel in einem besonderen Zustande befinden (oder aber die Kapselwand ist eben nur bei den reifen Kapseln für Wasser vollkommen undurchdringlich, so daß sich das Sekret deshalb nicht färbt. Bei allen unreifen Stadien aber besitzt die Kapselwand noch eine gewisse Permeabilität für Wasser). Warum explodieren diese dann aber so viel schwerer, wie die reifen Kapseln? Sicher muß das Sekret eine andere Beschaffenheit haben.

#### Entwicklung der Nesselkapseln von *Hydra*.

Nachdem ich die reifen Kapseln und ihre Explosion beschrieben, wende ich mich zur Frage nach ihrer Entwicklung. Da die großen birnförmigen Kapseln am kompliziertesten gebaut sind, ist auch ihre Entwicklung am interessantesten. Ich will sie daher meinen Ausführungen zugrunde legen, und nur da, wo bei der Entwicklung der großen zylindrischen Kapseln sich Abweichungen darbieten, auf letztere eingehen. Die kleinen zylindrischen und die kleinen birnförmigen Kapseln wurden nur wenig untersucht, da bei ihnen die Verhältnisse, ihrer geringen Größe wegen, sehr ungünstig liegen.

Die Kapseln bilden sich, wie schon lange bekannt, in den sogen. interstitiellen Zellen. Die erste Anlage ist ein kleines helles Bläschen von 1—2  $\mu$  Länge, das im Protoplasma der Zelle liegt (Taf. I, Fig. 9a). Sein Entstehen aus dem Kern, wie MURBACH es annimmt und wie neuerdings wieder MOROFF behauptet, halte ich für nicht wahrscheinlich, da es sich gegen Kernfarbstoffe vollkommen indifferent verhält. MOROFF hat über die Entwicklung der Aktinienkapseln und zwar sowohl Nessel- als Klebkapseln gearbeitet. Er findet bei beiden eine intrakapsuläre Anlage des Fadens. Er erklärt alle Strukturentwicklungen durch Chromidienbildung, leitet also die ganze Kapsel aus dem Kern her. Da besonders die Klebkapseln der Aktinien anders gebaut sind, als die

Kapseln, die mir zur Untersuchung vorlagen, so kann ich seine Befunde keiner Kritik unterziehen.

Bei Hydra tritt, wie gesagt, zuerst ein ganz kleines helles Bläschen, als erste Anlage der Kapsel auf (Fig. 9a Est). Dies homogene Gebilde streckt sich bald in die Länge (Taf. I, Fig. 9b, Est), worauf an seinem einen Ende eine schmälere Verlängerung auftritt, ein Kanal, wie WILL erklärt, der äußere Faden der früheren Forscher (Taf. I, Fig. 9c, zK). Auf dem nächsten Stadium sieht man eine mit Kernfarbstoffen stark färbbare Masse durch diesen Kanal sich in das Bläschen erstrecken (Taf. I, Fig. 9d). WILL führte für die helle homogene Substanz des Bläschens den Namen *Cnidochylema*, für die dunkle Masse den Namen *Cnidoplastin* ein. Das Cnidochylema soll aus dem Plasma, das Cnidoplastin aus dem Kern hervorgehen. Er gibt darüber folgendes an: „Zur Bildung der Kapselanlage vereinigen sich zwei Substanzen von verschiedener Beschaffenheit, die eine von mehr flüssigem Charakter, ich nenne sie Cnidochylema, erscheint unter allen Umständen dem gefärbten Plasma gegenüber ganz hell und verhält sich den gewöhnlichen Kernfarbstoffen gegenüber gänzlich indifferent. Sie wird zuerst innerhalb von Wabenträumen des Protoplasmas bemerkt und entsteht ohne Zweifel in diesen. Jedenfalls weist nichts auf genetische Beziehungen zum Kern hin. Die andere Substanz, welche ich vorläufig als Cnidoplastin bezeichnen will, hat eine zähere Konsistenz etwa von der Beschaffenheit des Chromatins und teilt mit diesem das gleiche Tinktionsvermögen. Ihre Entstehung weist auf den Kern als Bildungsstätte hin. Schon bevor überhaupt ein Kapselkeim im Cnidoblasten entstanden ist, deutet das Auftreten von Ballen cnidoplastischer Substanz, die unter den GOLDSCHMIDTSchen Begriff der Chromidien fallen, auf den beginnenden Sekretionsprozeß hin. Sie entstehen in unmittelbarer Nähe des großen Kernes, häufig Nischen desselben eingelagert und gleichen in bezug auf Aussehen und Größe durchaus ähnlichen Chromatinballen, die im Kern immer der Kernmembran angelagert sind. In vielen Fällen ist es sogar unmöglich zu sagen, ob man sie noch dem Kern oder bereits dem Protoplasma zurechnen soll.“ Das Cnidoplastin entspräche also den Chromidien, aus denen nach MOROFF die ganze Kapsel entsteht. Dagegen beteiligt sich nach der MOROFFSchen Theorie nichts an der Bildung der Kapsel, was dem Cnidochylema gleichzusetzen wäre. — Nach meinen Beobachtungen scheint es mir möglich, daß sich auch der Kern durch

Sekretion, d. h. durch Abgeben von Chromatinsubstanz an dem Aufbau beteiligt. Denn die dunkeln Schlieren im Plasma, das Cnidoplastin und das Chromatingerüst des Kernes färben sich recht ähnlich.

Schon bei dem ersten Erscheinen des sogenannten zuführenden Kanals sieht WILL Waben. Er leitet überhaupt alle Differenzierungen der Nesselkapsel aus der Wabenstruktur des Plasmas her. Es ist mir trotz großer Mühe nicht gelungen auch nur einmal in interstitiellen Zellen oder irgendwelchen Entwicklungsstadien eine wabige Struktur des Protoplasmas wahrzunehmen. Dagegen war die Struktur der Zelle immer die einer homogenen Masse, welche von außerordentlich vielen punkt- oder strichförmigen Granula durchsetzt war. Ich trete dadurch scheinbar in strikten Gegensatz zu WILL. Aber im Grunde ist es ja wohl gleichgültig, ob der Aufbau der Kapsel sich ursprünglich aus Waben oder aus Körnern herleitet. In den Grundfragen teile ich die Anschauung WILLS vollkommen, daß sich nämlich der Faden intrakapsulär anlegt und daß der äußere Anhang der jungen Kapsel ein Sekretstrang ist, der mit dem späteren Faden nichts zu tun hat, sondern nur das Rohmaterial dazu liefert.

Das obengenannte Stadium, das aus Bläschen mit Anhang (= zuführendem Kanal WILLS) besteht, enthält also schon die zwei spezifisch unterschiedenen Bausteine, das helle Cnidochylema und den dunklen Zapfen (Taf. I, Fig. 9d), der vielleicht durch Sekretion des Kernes entsteht. Der dunkle Zapfen oder Sekretstrang hat bei Hydra eine körnige Beschaffenheit und löst sich in der Kapsel in mehr oder weniger große Ballen auf (Taf. I, Fig. 9e u. f); oder aber er tritt noch geschlossen in die Kapsel ein in langen Schraubenwindungen und zerfällt erst in ihrer Mitte oder ihrem Grunde in einzelne Ballen (Taf. I, Fig. 9f u. h). Wie WILL es beschreibt, kommt es auch vor, daß diese Ballen in der Kapsel so groß werden, daß sie unmöglich durch den zuführenden Kanal durchgehen könnten. Er schreibt dies dem Umstand zu, daß das Cnidoplastin, bevor es sich im Cnidochylema löst, stark aufquillt, wodurch der Ballen vergrößert würde. Es könnte auch sein, daß ein längeres Stück des Sekretes, wie es aus dem zuführenden Kanal austritt, sich zu einem kugligen Ballen abrundete. In dem kurzen Stück des zuführenden Kanals sieht man häufig, daß in der Mitte ein Strang dunklen Cnidoplastins verläuft, während außen herum eine Schicht Cnidochylemas zieht. Es könnte dies aber

auch eine Schrumpfungerscheinung sein, obwohl ich diese Beobachtung auch an Material machen konnte, das nicht mit Alkohol in Berührung gekommen war. — Durch stete Zufuhr dieser beiden Baustoffe wächst die Kapsel allmählich heran. Es sind dies die Stadien Taf. I, Fig. 9f—i. Die entsprechenden Stadien bildet WILL in seinen Figuren 3g—n ab. Im großen ganzen decken sich unsere Figuren. Niemals aber habe ich einen derartig langen äußeren zuführenden Kanal beobachten können, wie ihn die Figuren von WILL (besonders Fig. 3 k und i) zeigen; ausgenommen ein einzigesmal bei *Hydra attenuata*. Aber auch hier waren die Verhältnisse nicht so klar, daß man mit Sicherheit von einem kontinuierlichen Faden oder Sekretstrang reden konnte. In allen anderen Fällen entpuppte sich der scheinbare lange Sekretstrang als Schlieren oder Fäden im Zellplasma, die unter sich keinerlei Zusammenhang hatten. Es sah an vielen Präparaten auf den ersten Blick aus, als sei ein langer Anhang vorhanden. Es zogen eine Menge mehr oder weniger scharf konturierte Doppelfäden durch die Zelle (Taf. I, Fig. 8). Versuchte man aber einen Zusammenhang mit in der Nähe liegenden anderen Fäden zu finden, so ließ sich ein solcher nicht nachweisen. Die „Fadenstücke“ waren auch immer ziemlich kurz. Sie ließen sich nie über die ganze Zelle verfolgen, sondern nahmen höchstens  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$  der Zellenlänge ein. Ein weiterer Umstand, der mir die Deutung dieser Konturen als Stücke eines langen kontinuierlichen Sekretstranges für unzulässig erscheinen läßt, ist folgender: Stellt man den Tubus scharf auf die Mitte eines solchen Fadenstücks ein, so daß also die Linien a und b (s. Taf. I, Fig. 8) scharf erscheinen, und geht dann höher oder tiefer, so werden die beiden Grenzkonturen a und b unscharf und verschwinden völlig, ohne sich zu nähern, oder gar in eine zusammen zu fließen. Wären die zwei Konturen wirklich der Längsschnitt durch einen Schlauch, so müßten sie sich, je mehr man sich bei Heben oder Senken des Tubus der Tangentialebene dieses vermeintlichen Schlauches nähert, gleichfalls nähern und in der Tangentialebene zusammenfließen. Da sie dies aber nicht tun, so kann das Gebilde eben kein zusammenhängender Sekretstrang sein. Es sind diese Fäden sicherlich Material für die Kapsel, aber sie verbinden sich nicht zu langen Strängen sondern bleiben, bei *Hydra* wenigstens, immer kurz. Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß bei den großen Siphonophorenkapseln, die überhaupt in vielem anders konstruiert sind, so lange Sekretstränge

vorkommen, wie sie etwa SCHNEIDER (1900) in seiner Arbeit abbildet. Bei Hydra aber bin ich überzeugt, daß der kontinuierliche Sekretstrang i. d. R. nicht länger als etwa  $\frac{3}{2}$  der Kapsellänge wird. Dagegen sieht man häufig Körnerreihen durch das Zellplasma verlaufen, die auch zum Teil nach dem vorderen Kapselende hinziehen (Taf. I, Fig. 9 f—h und k). Also etwa so wie es WILL in seiner Fig. 3g zeichnet.

Eine Kapselmembran, entsprechend dem Außenkeim WILLS, scheint sich schon ziemlich früh anzulegen. Deutlich erscheint eine gesonderte Wand etwa auf dem Stadium 9 f, wo also die Kapsel schon eine ziemliche Größe erlangt hat. Sie legt sich aber schon viel früher an (Taf. I, Fig. 9d), ist aber dann noch äußerst zart und dünn und daher schwer zu sehen. Die Kapselmembran zeichnet sich während der Entwicklung vor dem Inhalt durch stärkeres Färbevermögen aus. Ihre starke Lichtbrechung bildet sich erst ganz zuletzt aus, wenn die Kapsel der Reife nahe ist. Noch die Wanderstadien besitzen keine so stark lichtbrechende Wand, wie die explosionsfähige reife Kapsel. Eine wabige Struktur, wie sie WILL vom Außenkeim in frühen Stadien beschreibt, konnte ich nie beobachten. Auch ist meinen Erfahrungen gemäß der Außenkeim nicht heller, sondern im Gegenteil dunkler als der Binnenkeim (s. darüber weiter unten).

Die Kapsel wächst inzwischen mehr und mehr heran. Zugleich bemerkt man, daß sich, während des Einströmens des Sekretes, die vorher helle Grundsubstanz des Binnenkeims immer stärker färbt. Ich vertrete dieselbe Anschauung wie WILL, daß dies durch das allmähliche Gelöstwerden des Cnidoplastins im Cnidochylema bedingt ist. Denn Hand in Hand mit der Zunahme der Tingierbarkeit des Cnidochylemas nimmt die Menge der Cnidoplastinballen ab und schließlich zeigt der Binnenkeim eine völlig homogene Beschaffenheit (Taf. I, Fig. 9k). Gleichzeitig damit hat die Sekretion der Zelle aufgehört und der zuführende Kanal verschwindet, entsprechend dem Einströmen des letzten Sekretrestes.

Die Kapsel hat, wenn der Sekretstrang eingeströmt ist, ihre definitive Form ziemlich erreicht. Die weiteren Differenzierungen bilden sich nun im homogenen Inhalt der Kapsel. WILL nennt diesen Abschnitt der Entwicklung die Differenzierungsphase. Das erste, was sich bildet, ist in den weitaus meisten Fällen der Dolch (d. h. die Basaldornen und die Stacheln). In der Regel beginnt die Dolchbildung schon etwas, bevor der Sekretstrang

vollständig verschwunden ist. Es kommt aber auch vor, daß sich der Faden vor dem Dolch anlegt: In einigen Fällen habe ich einen schon ziemlich weit ausgebildeten Faden gesehen, bevor der Dolch angelegt war (Taf. I, Fig. 9m), dies aber war selten. Das erste Stadium der Dolchbildung, das ich als solches eindeutig feststellen konnte, war wie ein aus zwei Fäden zusammengedrehter Zopf gebildet (Taf. I, Fig. 9n, Do und 10c). Ich glaube aber annehmen zu dürfen, daß ein noch früheres Stadium der ein kleiner, dunkler, scharf umgrenzter Punkt ist, den man mit großer Regelmäßigkeit am distalen Kapselende findet, und zwar auf dem Stadium, wo sich das Sekret gerade in die Kapsel zurückziehen beginnt (Taf. I, Fig. 9g—i und 10a, D). Bestärkt wurde ich in dieser Meinung durch einen einmaligen Befund. Die Kapsel war auf demselben Stadium, aber der Punkt hatte proximal einen rechtwinklig umgebogenen Fortsatz (Taf. I, Fig. 10b). Wenn man sich vorstellt, daß noch ein zweiter derartiger Fortsatz auftritt und beide beim Wachstum Winkel miteinander bilden, so ist das Bild der Schraube leicht zu bekommen. Die einzelnen Windungen der Schraube werden nun flacher und so entsteht ein stabförmiges Gebilde. Auf seiner Oberfläche sieht man noch deutlich die Schraubenlinien verlaufen (Taf. I, Fig. 9o und 10d). Hierauf verbreitert sich die distale Spitze an ihrer Basis, ebenso wird auch das proximale Ende breiter, wobei jedoch die Schraubenlinien immer noch deutlich zu sehen sind. Der Dolch erhält so die Form einer Lanzenspitze (Taf. I, Fig. 9p und 10e). Der Lanzenschaft, um bei dem Bilde zu bleiben, verlängert sich bedeutend, unter Zunahme der Zahl der Schraubenumgänge (Taf. I, Fig. 9g und 10f), so daß der Dolch in diesem Stadium  $\frac{3}{4}$  der Kapsellänge einnehmen kann. — Nun wächst er zu seiner definitiven Gestalt aus. Die dreikantige Spitze verlängert und verbreitert sich bedeutend und bildet so die endgültigen Basaldornen; der Stiel wächst in die Breite und bildet nach seiner Innenseite zu die Stacheln aus, wobei man jedoch noch fast bis zuletzt der Ursprung aus den Schraubenlinien erkennen kann (Taf. I, Fig. 9r und 10g). Ist der Dolch ganz fertig, so verschwindet auch die letzte Spur des schraubigen Baues. An günstigen Präparaten sieht man aber den Aufbau der aufeinanderfolgenden Teile (Basaldornen und Stacheln) sehr deutlich (Taf. I, Fig. 2). Da WILL alle Strukturen der Kapsel auf Waben zurückführt, so tut er dies auch für den Dolch. Und zwar sollen sich die Waben

um eine dunklere Achsenlinie schraubig anordnen. Wie sonst konnte ich auch hier niemals Waben feststellen. Im Gegenteil war die Dolchanlage auf allen Stadien hyalin; auch war niemals ein Achsenstrang wahrzunehmen.

Ebenso muß ich auch die Bildung des Fadens aus Waben bestreiten. Es werde von den ersten Anfängen bis zur fast völligen Ausbildung, wo er gleichmäßig dick und hyalin wird, eine Entstehung aus Körnerreihen verfolgt. Im homogenen Inhalt der Kapsel treten kleine Körnchen auf, die in Schraubenlinien der Kapselmembran anliegen (Taf. I, Fig. 9m, n, p, q, r). Diese Körnchen verbinden sich nach und nach miteinander und verschmelzen so zu einem einheitlichen Faden. Man kann diese Verhältnisse besonders gut bei den großen zylindrischen Kapseln von *Hydra attenuata* studieren. Hier färbt sich das Sekret nur wenig, weshalb die Körnerreihen sehr deutlich hervortreten (Taf. I, Fig. 11). Was WILL über die Fadenbildung bei *Physalia* sagt, kann ich nicht nachprüfen und lasse es daher dahingestellt, ob sich der Faden hier nicht vielleicht doch aus Waben bildet.

Sehr merkwürdige Ansichten vertritt WILL in Betreff der Bildung des Halsstücks. Es soll am distalen Kapselpol vom Außenkeime her ein zylindrisches Rohr in das Kapsellumen um den Dolchapparat einwachsen und sich unterhalb des Dolchapparates mit dem Faden verbinden. Und zwar soll diese Mantelzone oder Halsanlage, wie WILL das Gebilde nennt, den Dolchapparat als heller Saum umgeben. Was WILL da gesehen hat, ist meiner Ansicht nach eine optische Erscheinung. Dieser helle Saum ist tatsächlich da. Schon auf ganz frühen Stadien der Dolchbildung sieht man ihn. Geht man aber mit dem Tubus etwas in die Höhe, so wird der helle Saum auf einmal ganz dunkel und umgrenzt als scharfe Linie die Dolchanlage (Taf. I, Fig. 12a und b). Es ist somit dieser helle Saum wohl nur eine Beugungerscheinung, die dadurch auftritt, daß der Dolch das Licht stärker bricht, als das Sekret. Ebenso zeigt sich die Abgrenzung des ganzen Entwicklungsstadiums gegen das Zellplasma und der Zelle gegen das umgebende Medium, bei tiefer Einstellung als ein heller Saum, bei höherer als eine scharfe dunkle Linie. Auch der „helle Hof“ (wie MURBACH ihn nennt) ist nur eine Beugungerscheinung, wie der Saum um die Dolchanlage und gibt kein richtiges Bild der etwa vorhandenen Differenzierungen. Daß der Dolch und die ganze Kapsel sich scharf gegen die Außenwelt abgrenzt ist ja natürlich und zwar ist das

rechte Bild dieser Abgrenzung die dunkle scharfe Umrandung (Taf. I, Fig. 12b). Wir dürfen nach diesem Bild wohl sagen, daß das Entwicklungsstadium eine distinkte dünne Wand besitzt, und ebenso, daß sich die Dolchanlage scharf gegen das Sekret abgrenzt. Aber keineswegs darf man behaupten, daß diese dunkle, scharfe Grenzlinie um den Dolch die Anlage des Halsstücks sei! WILL behauptet ferner, daß auf Schnitten, die mit Alaunkarmin und Orange G gefärbt wurden, die sogenannte Mantelzone als gelber Saum besonders scharf hervortrete, und daß Mantelzone und Außenkeim sich in gleicher Weise gelb färbten, während das übrige Entwicklungsstadium rot gefärbt sei. Ich finde auf so behandelten Schnitten genau dasselbe Bild, wie sonst auch. Wie sich in seinen Einzelheiten das Halsstück nun wirklich bildet, ist auch mir nicht klar geworden. Man sieht nur auf Stadien (wie Taf. I, Fig. 9r), daß die zwei Randkonturen des Halsstücks schon da sind. Ebenso kann man sie in dieser Zeit oft auf der einen Seite sehen, während sie auf der anderen fehlen. Am wahrscheinlichsten dünkt mir das Hervorgehen des Halsstücks aus schraubigen körnigen Bändern, die denen des Fadens ähnlich sind (Taf. I, Fig. 17). Man sieht nämlich bei ganz reifen Kapseln, die mit Methylenblau gefärbt sind, 4—6 Schraubenlinien um das Halsstück verlaufen. Bestimmter wage ich mich darüber nicht auszusprechen, da man gute Flächenbilder des Halsstücks nur selten zu sehen bekommt.

Ebenso kann ich WILLS Ansicht über die Entstehung des Deckels und der Dreischichtigkeit der Kapselwand nicht teilen. Die angebliche Dreischichtigkeit halte ich ebenso für eine optische Erscheinung. WILL unterscheidet in der Wand der Außenschicht, Media und Innenschicht. Die Media soll sich besonders intensiv mit Osmiumsäure, Fuchsin S und Methylenblau färben, also tiefbraun, tiefrot und tiefblau auf je braunem, rotem und blauem Grunde erscheinen. Es entsteht in jedem Falle also das Bild der Textfig. 2b: Eine dicke dunkle Mittellinie (c) begrenzt von zwei hellen gleichmäßig dicken Zonen (a und a), die nach außen und innen wieder eine feine dunkle Grenzlinie (b, b) zeigen. Dasselbe Bild bekommt man, wenn man sich eine Emulsion von Öltröpfchen in Sodalösung herstellt. Auch hier (Textfig. 2a) ist jeder der kleinen Öltröpfchen mit einer dunklen Mittelkontur umgeben, die auf jeder Seite einen hellen, scharf und dunkel begrenzten Saum trägt. (Näheres über diese sogenannten Beugungsercheinungen findet man in BÜTSCHLIS Untersuchun-

gen über Strukturen.) Wie man auf Textfig. 2 sieht, decken sich die beiden Figuren vollständig. Ja, noch weitere Analogien lassen sich finden. Bei größeren Öltröpfchen sieht man bei gewisser Einstellung folgendes Bild. Der scharfe dunkle Mittelkontur hat dann nach innen keinen hellen Saum; dagegen wechseln nach außen mehrere helle Bänder mit dunklen scharfen Linien ab und es erscheinen so mehrere parallele Beugungslinien, die, nach außen zu immer schwächer werdend, allmählich verschwinden. Man kann bei größeren Tropfen 4—5 solcher Linien leicht unterscheiden. Ganz dieselbe Erscheinung sieht man an den Entwicklungsstadien bei einer gewissen Einstellung. Man findet ebensolche konzentrische Beugungslinien (2—3) um den Dolch, um das Entwicklungsstadium und endlich um die ganze Zelle (Taf. I, Fig. 13 a und b). Daß diese Beugungserscheinungen, sowohl an frischem Material, als auch an gefärbten Präparaten auftreten, ist ja selbstverständlich. Denn die Eigenschaft der Kapsel das Licht stärker zu brechen wie Wasser, wird

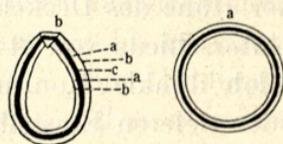


Fig. 2.

a Öltröpfchen, b große birn-  
förm. Kapsel von Hydra.

doch durch Färben und Fixieren nicht verändert. Ich glaube demnach, daß WILL keineswegs einen genügenden Beweis für die Dreischichtigkeit der Kapsel erbracht hat. Die früheren Forscher nahmen einstimmig eine doppelschichtige Kapsel an. Ich möchte hierzu folgendes bemerken. In den Fällen, wo die ruhende Kapsel und ihr Inhalt stark geschrumpft waren, die also den Figuren von SCHNEIDER entsprachen, wo die sogen. Propria sich von der Sklera abgehoben haben soll, sah es vielmehr so aus, als habe sich das Sekret von der Wand zurückgezogen und liege durch die Reagentienwirkung nunmehr als feste Substanz frei in der Kapsel. Natürlich zeigt dann das Sekret einen dunkleren Randkontur, den man wohl als eine zweite Schicht der Kapselwand deuten könnte. An explodierten Kapseln aber, die kein Sekret mehr enthalten, das zu solchen Täuschungen Anlaß geben könnte, bemerkt man nie eine solche abgehobene Innenschicht, auch wenn die Kapsel vollkommen deformiert ist. Ich halte es daher für unwahrscheinlich, daß bei *Hydra*, und dasselbe gilt für *Porpita*, die Kapselwand mehrschichtig sei. Da sich das Halsstück in ähnlicher Weise bildet, wie der Faden, so ist seine Impermeabilität für Wasser und das Sekret allerdings merkwürdig. Aber meines Erachtens bietet dies doch keinen direkten Widerspruch zu meiner Ansicht. Denn wenn

auch das Halsstück und der Faden sich aus demselben Sekret bilden, so können sie doch in diesem Punkte verschiedene Endprodukte sein.

Die innerste Schicht des Deckels soll nach WILLS Ansicht nicht mit der innersten Schicht der übrigen Kapselwand die gleiche Entstehung haben; sondern diese soll als ein Zapfen vom Zellplasma aus einwandern. Ich kann dazu nur bemerken, daß die Verhältnisse zu klein sind, um feststellen zu können, was unter, in oder über dem Deckel liegt. Man sieht gewiß öfter einen dunklen Streifen in der Deckelgegend, etwa wie WILL es in seiner Fig. 7 zeichnet, aber ich konnte nie sicher entscheiden, ob er gerade in der Höhe des Deckels lag oder nicht. Es handelt sich ja hier um Unterschiede von etwa  $1 \mu$  und dabei muß man bedenken, daß solch dunkle Konturen auch schon bei einer etwas höheren oder tieferen Einstellung scharf erscheinen, so daß hierdurch ihre ganz genaue Lage um so schwerer zu bestimmen ist. Soweit ich klar werden konnte, bildet sich der Deckel folgendermaßen. Beginnen kann die Bildung des Deckels erst, nachdem das Sekret vollständig in die Kapsel aufgenommen wurde. Man sieht nun, besonders gut auf Schnitten, die mit BÜTSCHLIS oder HEIDENHAIN'S Eisenhaematoxylin gefärbt sind, daß der Deckel auf diesem ersten Stadium noch in innigem Zusammenhang mit der Kapselwand steht. Bald jedoch, Hand in Hand mit der Ausbildung seiner definitiven Form, treten fast an seinem Rande zwei helle Bläschen auf (Taf. I, Fig. 15a, Deckbl.); diese vereinigen sich hierauf zu einem Ring, und dieser trennt durch Wachsen, nach der distalen wie auch proximalen Seite hin, den Deckel von der übrigen Wand (Taf. I, Fig. 15b und c). Von einer Mehrschichtigkeit oder einer wabigen Anlage des Außenkeims konnte ich auch mit dieser Färbung (BÜTSCHLI, Eisenhaematoxylin) nichts erkennen, während die Entodermzellen z. B. sehr schönen Wabenbau zeigten.

Die Kapsel hat sich nun soweit ausgebildet, daß Wand, Faden, Dolch und Stacheln fertig sind. Ebenso hat sich während dieser Zeit das Lasso schon angelegt und fast fertig ausgebildet. Über seine Entwicklung bin ich bei *Hydra* nicht genügend ins klare gekommen; bei *Porpita* dagegen, wo die Verhältnisse viel klarer liegen, konnte ich die verschiedenen Stadien der Lassoentwicklung gut verfolgen, und verweise daher hierauf. In dem nun erreichten Stadium beginnt die Zelle von dem Platz, wo sie sich

entwickelte, wegzuwandern. MURBACH und SCHNEIDER haben dies schon angenommen; HADŽI (an *Tabularia mesembryanthemum*) und LIPIN (bei *Polypodium hydriforme*) verfolgten die Wanderung zum ersten Male auf größere Strecken. Ich konnte sie nur durch Kombination feststellen, da bei *Hydra* die direkte Beobachtung ausgeschlossen ist und die fixierte *Porpita* gar nicht in Betracht kam. Daß die Hydrakapseln wandern müssen, folgt bestimmt daraus, daß neue Kapseln nur auf dem Mauerblatt gebildet, aber zum größten Teil an den Tentakeln verbraucht werden. Man sieht die typischen Wanderstadien (Taf. I, Fig. 9t) am Grunde des Ektoderms im Tentakel und Mauerblatt längs liegen, mit dem Proximalende vorauswandernd. An Hand dieser Wanderstadien ist leicht der Weg zu verfolgen, den die Kapseln bis zu ihrem endgültigen Ort zurücklegen. Sie wandern von ihrer Bildungsstätte im Mauerblatt bis hinauf auf die Tentakel und zwar immer im Ektoderm. Sie liegen stets im Grunde des Ektoderms, in der Nähe der Stützlamelle. Dies ist ja auch deshalb einleuchtend, da hier am meisten Platz ist. Die Ektodermzellen breiten sich bekanntlich auf der Außenfläche des Ektoderms zu einer flachen Scheibe aus. Gegen die Stützlamelle zu senden sie mehrere dünne, zum Teil verzweigte Ausläufer und lassen so große Lücken zwischen sich. In diesen Lückenräumen liegen die Nervenzellen, die Nesselkapselbildungszellen und die interstitiellen Zellen überhaupt. In dieser Zone bewegen sich auch die Wanderstadien. Besonders gut kann man sie an dem dünnen Tentakelektoderm beobachten. JAKOBSON behauptet neuerdings, daß die Wanderstadien durch die Stützlamelle sowie das Entoderm in das Lumen der Gastralhöhle eindringen, und vom Flüssigkeitsstrom bis in die Tentakel geführt würden, um dort auf dem umgekehrten Wege wieder ins Ektoderm zu gelangen. Es soll also derselbe Wanderungsweg vorliegen wie bei *Tubularia mesembryanthemum*, nach Angabe HADŽIS. Ich glaube nicht, daß dies richtig ist. Denn ich habe im Entoderm oder gar im Gastralumen, weder des Mauerblatts noch der Tentakel, nie eine intakte nicht explodierte Nesselkapsel mit Zelle sehen können. Man findet natürlich immer Nesselkapseln im Gastralraum und auch in den Entodermzellen. Aber sie stammen meiner Ansicht nach von gefressenen Tieren, und kommen so in den Gastralraum und auch in die Entodermzellen.

Über das Festheften des Nesselzellstieles an der Stützlamelle kann ich bei *Hydra* nichts bestimmtes aussagen, während ich

dies bei *Porpita* genauer studieren konnte. Erst, nachdem die Kapsel ihren endgültigen Platz erreicht hat, bilden sich Stiel und Cnidocil aus. Auch das Sekret scheint noch eine letzte Reifeperiode durchzumachen; denn bei den Wanderstadien färbt sich das Sekret (Kapselinhalt) noch sehr stark, während es dies bei den aufgerichteten reifen Kapseln nicht mehr tut. Schon KRASINSKA hat darauf hingewiesen. Sofort nach der Explosion färbt sich dann das Sekret mit Methylenblau, Neutralrot und Fuchsin S wieder sehr stark. Es ist dies natürlich kein Beweis meiner oben geäußerten Ansicht, daß das reife Sekret sich in einem labilen Zustand befinde, der durch den Cnidocilreiz gestört, eine Volumvergrößerung hervorrufe, aber es lassen sich diese Vorstellungen gut mit meinen Beobachtungen vereinigen.

Die erste Entwicklung der großen zylindrischen Kapseln verläuft wie bei den großen birnförmigen. Taf. I Fig. 14 zeigt die letzten Entwicklungsstadien der großen zylindrischen Kapseln von *Hydra grisea*. Besonders interessant sind die Stadien a und b; sie sind die jüngsten der Reihe. Am proximalen Kapselende sieht man immer solch merkwürdige, schraubenförmige Einbuchtungen, die auf den ersten Blick wie eine Fadenanlage aussehen. Ich halte sie nicht dafür, da man spätere Stadien (c und d) findet, wo sich der eigentliche Faden erst neu bildet. Er legt sich auch hier offenbar durch Vereinigen von Körnerreihen an, wie man das am besten bei *Hydra attenuata* (Taf. I, Fig. 11) beobachten kann. Ähnliche Stadien, wenn auch nicht so deutlich, findet man auch bei den anderen Hydraarten. Auf Taf. I Fig. 14d ist der Faden schon fast fertig, nur haben die Schlingen noch nicht ihren späteren Glanz bekommen, sondern sind noch dunkel. Taf. I Fig. 14c ist das Stadium, wo gerade die schraubigen Einbuchtungen verschwinden, aber vom Faden noch nichts zu sehen ist. Was nun diese Schraubenlinien der Fig. 14a und b bedeuten, ob sie der Ausdruck eines unregelmäßigen Wachstums des Außenkeimes sind oder was sonst, kann ich nicht entscheiden. Auf jeden Fall kann man meiner Ansicht nach aus diesen Strukturen keinen wabigen Bau des Außenkeims herauslesen.

## II. Untersuchungen an *Porpita mediterranea* und *Velella spirans*.

Außer den Hydraarten kamen *Porpita mediterranea* und *Velella spirans* zur Untersuchung. Beide in fixiertem Zustande; *Porpita* mit Sublimat oder Sublimateisessig; *Velella* mit Chrom-

pikrinsäure. Da sie ähnliche Kapseln besitzen wie Hydra, so eignen sie sich gut zum Vergleich.

Bei beiden Siphonophoren sitzen die Kapseln zu größeren Gruppen vereinigt im Tentakelektoderm. Bei *Porpita* finden sich außerdem in der Mundregion des großen Siphos eine ziemlich Zahl von Kapseln. Die Nesselzellanhäufungen auf den Tentakeln sind bei *Verella* noch schwach. Sie wölben das Ektoderm nur wenig empor. Die Stützlamelle wird von ihnen in keiner Weise

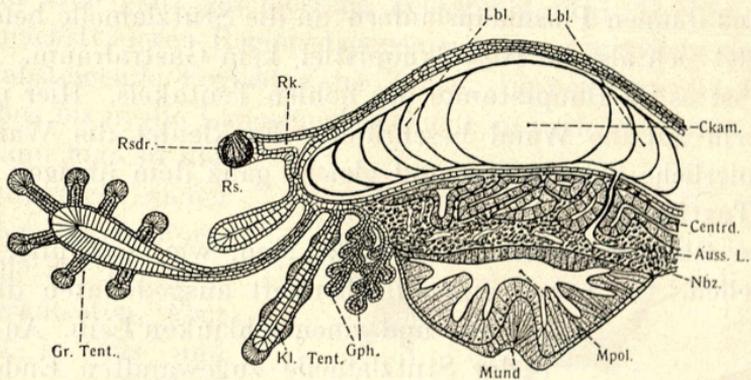


Fig. 3.

Schematischer Querschnitt durch *Porpita mediterranea*. Lbl. = Pneumatocyste; Ckam. = Centralkammer; Centrd. = Centrodienia; Auss. L. = sog. Tracheen; Nbz. = Nesselkapselbildungszellen; Mpol. = Hauptsiphon; Mund. = Mundregion (an dieser eine Batterie aufgestellter Nesselkapseln); Gph. = kleine Siphonen mit Gonophoren; kl. Tent. = kleine Tentakel ohne Nesselknöpfe; gr. Tent. = große Tentakel mit Nesselknöpfen; Rsd. = Randsaumdrüse; Rk. = Ringkanal.

beeinflusst. Ebenso verhalten sich diejenigen Tentakel der *Porpita*, welche keine Nesselknöpfe tragen. *Porpita* besitzt neben diesen aber noch große Tentakel mit Nesselknöpfen, auf deren Spitze sich die Nesselkapseln anhäufen. Ein Längsschnitt durch einen solchen Nesselknopf ergibt folgendes Bild (Taf. II, Fig. 1). Im Ektoderm jedes Knopfes sitzen peripherisch die Körper der Nesselzellen und senden ihren Stiel zum Zentrum des Knopfes. Der Stiel setzt sich mit den Ausläufern seines Muskels fest an die Stützlamelle an, welche an dieser Stelle durch ein Gebilde repräsentiert wird, das ich im folgenden Zentralkapsel nennen will (Taf. II, Fig. 1 Zentralk.). Die Zentralkapsel liegt stets an der Übergangsstelle des Knopfes in den Stiel und entsteht in folgender Weise. Die schlauchförmige Stützlamelle des Nesselknopfstieles

schnürt sich kurz vor Beginn des Knopfes stark zusammen, sodaß nur noch ein kleines Lumen bleibt. Distal davon breitet sie sich von neuem aus und bildet eine geschlossene hohle Halbkugel, deren Rundung distal gerichtet ist. Diese Halbkugel ist die erwähnte Zentralkapsel, an deren ebenen proximalen Wand die Stützlamelle stark verdickt ist. In ihrem Hohlraum liegen einige Entodermzellenkerne (Taf. II, Fig. 1). Im Nesselknopfstiel ist das Entoderm charakteristisch angeordnet. Die Kerne mit der Hauptmasse des Plasmas liegen alle in der Stielachse und sind nur mit ganz dünnen Plasmaausläufern an die Stützlamelle befestigt. Es findet sich also im Nesselknopfstiel kein Gastralraum. Ganz anders ist es im Hauptstamm des hohlen Tentakels. Hier ist das Entoderm auf die Wand beschränkt. Es kleidet die Wand als kontinuierliche Schicht aus und gleicht ganz dem übrigen Entoderm (Textfig. 3).

Die Ektodermzellen der Tentakel sind, wie so häufig, Pallisadenzellen. Sie haben einen flächenhaft ausgedehnten distalen Kopf und einen schlanken Leib. An ihrem der Stützlamelle zugewandten Ende entspringen die Muskelfasern. Auch bei *Porpita* scheinen mehrere Muskelfasern von einer Zelle auszugehen, wie es v. KRASINSKA bei *Carmarina hastata* beschrieb. Auf diesen Gedanken kam ich zuerst durch folgende Beobachtung. Über der Stützlamelle liegt eine solche Menge von Muskelfasern (Textfig. 4), daß es nicht zu begreifen ist, daß die relativ wenigen Ektodermzellen, die Mutterzellen von je nur einer Muskelfaser sein sollten; zumal die Muskelfasern höchstens fünfmal so lang als der Durchmesser des flächenhaften Zellkopfs werden, meist aber kürzer bleiben (Taf. II, Fig. 2, Mfs.). Ich kann daher nicht annehmen, daß in jedem Falle eine

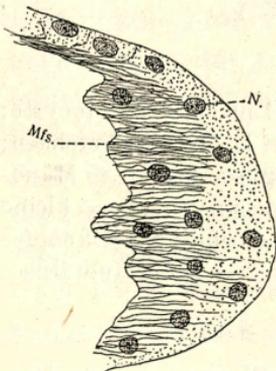


Fig. 4.

Flachgeschnittenes Ektoderm eines Tentakelstieles von *Porpita mediterranea*. Mfs. = Muskelfasern; N. = Kerne. Heid. Haem.-Eosin.

Zelle nur eine Muskelfaser aussende. Da ich nur fixiertes Material besitze, erreichte ich es nicht, das *Porpita*ektoderm so vollkommen zu mazerieren, daß ich befriedigende Bilder der isolierten Ektodermzellen bekommen hätte; an Schnitten aber konnte ich einiges feststellen, das vielleicht ein wenig Licht

auf die Frage wirft. Zuerst fand ich in drei Fällen mit ziemlicher Sicherheit an einer Ektodermzelle mehrere Fortsätze an der proximalen Fläche (Textfigur 5a—c). Dazu gesellen sich noch folgende Bilder: Auf Schnitten quer durch die Muskelfasern erschienen die Zellen manchmal wie in Taf. II, Fig. 19a. D. h. es zweigten von einer Zelle mehrere Fortsätze ab, die sich mit je einer Muskelfaser zu verbinden schienen. Flächenansichten ergaben etwas undeutlicher folgendes Bild: Wenn man die Ektodermzellenschicht von innen betrachtet und auf die äußerste Region einstellt, erscheint eine ganz geschlossene Zellschicht (Taf. II, Fig. 19b). In der nächsttieferen Region dagegen sieht man nur mehr einzelne dünne absteigende Fortsätze der Zellen, die bei weiterem Heben des Tubus bis in die Längsmuskelschicht zu verfolgen sind. Allerdings kann man in diesem Falle nicht sicher feststellen, ob die Fortsätze alle an die Muskeln herantreten, aber es sieht so aus und die Wahrscheinlichkeit spricht auch sehr dafür (Taf. II, Fig. 19b). Es wäre dies also eine entsprechende Beobachtung, wie sie v. KRASINSKA an Medusen gemacht hat.

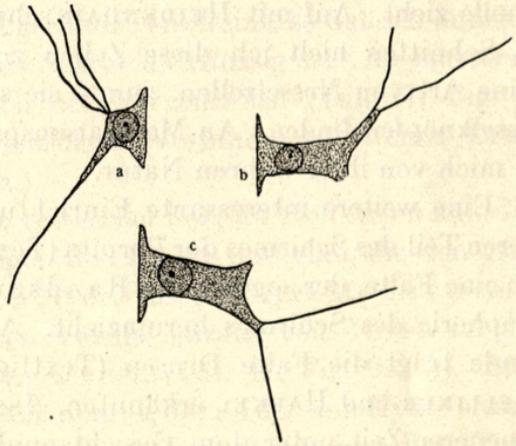


Fig. 5.

Die Ektodermzellen, die in den Nesselknöpfen sitzen, haben sich entsprechend der bedeutenden Höhe des Epithels differenziert. Sie besitzen keine Muskeln, aber, wie auch die anderen Ektodermzellen einen flächenhaften Kopf und einen langen dünnen Stiel. In ihrer halben Höhe liegt der große Kern, mit deutlichem Nucleolus; dann wird die Zelle wieder ganz dünn und geht in einen faserigen Teil über, der an die Zentralkapsel herantritt (Taf. II Fig. 1 und 15).

Sehr häufig trifft man im Tentakektoderm Nervenzellen (Taf. II, Fig. 2, Gz.). Sie liegen etwa in der Mitte zwischen Stütz-

3 Epithelmuskelzellen von *Porpita mediterranea* mit mehreren Muskelfasern. Bei b und c ist nur der eine Ausläufer der Zelle mit den Muskeln getroffen. Heid. Haem.-Erythrosin.

lamelle und Oberfläche zwischen den Pallisaden der Ektodermzellen. Ebenso wie v. KRASINSKA bei Medusen konnte ich auch hier zweierlei Nervenfortsätze feststellen. Erstens derbe, breite und zweitens ganz feine. Nur war eine Unterscheidung der Nervenzellen danach nicht durchzuführen, da es vorkommt, daß sowohl breite, wie auch ganz feine Fortsätze von einer Zelle ausgehen. Es macht öfters den Eindruck, als ob von den Nervenzellen feine Ausläufer direkt an die Oberfläche träten (Taf. II, Fig. 2, Forts. n. d. Oberfl.); v. KRASINSKA gibt auf Abbildung 10 ähnliches an.

Von Sinneszellen konnte ich nur eine Art beobachten (Taf. II, Fig. 16). Es handelt sich um eine schmale hohe Zelle, die ein dickes Sinneshaar trägt, das auf einer haubenförmigen Emporwölbung der Zelle sitzt und sich bis zu dem ziemlich tiefsitzenden Kern verfolgen läßt. Die Zelle besitzt einen Stiel, der bis zur Stützlamelle zieht. Auf mit HEIDENHAIN'schem Haematoxylin gefärbten Schnitten hielt ich diese Zellen zuerst für eine dritte ganz kleine Art von Nesselzellen, zumal sie sich hauptsächlich auf den Nesselknöpfen finden. An Mazerationspräparaten aber überzeugte ich mich von ihrer wahren Natur.

Eine weitere interessante Einrichtung befindet sich am peripheren Teil des Schirmes der Porpita (Textfig. 3 p. 333). Hier findet sich eine Falte, der sogenannte Randsaum (Rs), der um die ganze Peripherie des Schirmes herumzieht. An ihrem verdickten freien Rande trägt die Falte Drüsen (Textfig. 3 Rsdr.), welche schon KOELLIKER und HAEKEL erkannten. ISSAKÓWITSCH (1910) hat sie in neuerer Zeit unter dem Gesichtspunkte der Chromidientheorie näher behandelt. Ich hatte Gelegenheit sie etwas genauer zu untersuchen. Die Stützlamelle bildet in der Endverdickung der Falte einzelne Scheidewände, zwischen denen die Drüsenzellen sitzen; ISSAKÓWITSCH sagt ganz richtig, wie in Flaschen mit verengtem Halse. Die Öffnungen der Drüsen sind aboralwärts gerichtet. Die Drüsenzellen sitzen an diesen Aussackungen der Stützlamelle mit ihren Basen fest und ergießen in diese Hohlräume ihr Sekret, das durch die Öffnung austritt. Sie gehen bei der Sekretion zu Grunde. Der Nachschub der Zellen geschieht vom Ektoderm des Schirmes her, wie ISSAKÓWITSCH feststellte. Welches die Funktion der Drüsen ist, wird von keinem der früheren Forscher erörtert. Da mir kein lebendes Material zur Verfügung stand, kann ich darüber auch keine Auskunft geben. Am wahrscheinlichsten aber scheint mir eine Abwehrfunktion. Auf den ersten Blick fällt an den

Drüsenzellen ihre faserige Struktur auf (Taf. II, Fig. 3b, Drz.). ISSAKÓWITSCH schreibt sie der Zerstäubung des Chromatins in feine Fäserchen zu. Dies, sowie die auffallende Größe des Kernes und des Nucleolus, will er durch Überernährung der Zelle erklären. Die geradezu riesenhafte Größe des Nucleolus ist auch wirklich überraschend (Taf. II, Fig. 3b). Der Kern erreicht einen Durchmesser von  $10,5 \mu$  und der Nucleolus  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  desselben. Dicht über dem Kern fängt die Bildung der Sekretballen an. Je weiter vom Kern entfernt, desto größer werden diese und wenn sie schließlich aus der Zelle austreten, bilden sie eine homogene Masse von größeren und kleineren, stark lichtbrechenden Bläschen, die in einem schwächer lichtbrechenden Medium eingebettet sind (Taf. II, Fig. 3c). Auf Mazerationspräparaten löst sich das Sekret meist in toto von der Zelle ab und bildet einen unregelmäßigen Ballen, der aber immer kugelig abgerundet erscheint, so daß ich annehmen möchte, daß im Leben das Sekret dickflüssig sei. An mazerierten Randsaumdrüsen fand ich oft Nervenzellen (Taf. II, Fig. 3a), ebenso einmal eine Nervenzelle in Verbindung mit einer Drüsenzelle (Taf. II, Fig. 3b, Gz.).

Von Nesselkapseln treten bei *Porpita* zwei Arten auf. Eine, die den großen birnförmigen der *Hydra* und eine, die den großen zylindrischen Kapseln von *Hydra fusca* entspricht. Die erste Art ist bei der nahverwandten *Verella spirans* von TOPPE im allgemeinen richtig beschrieben worden (Taf. II, Fig. 9a, b). Sie ist eiförmig und hat einen Dolchapparat, der an den von *Hydra* erinnert. Nur die großen Basaldornen sind etwas anders gestaltet (Taf. II, Fig. 10 und 9a, Bdorn). Sie bestehen aus einem basalen zylindrischen Stück, das in einen stark bauchig erweiterten Teil übergeht, der sich in eine feine Spitze auszieht. In der ruhenden Kapsel (II, 9b) ist dieselbe Anordnung des Stachelapparates zu beobachten, wie in den Kapseln von *Hydra*; d. h. auch hier legen sich die Stacheln zu einzelnen Stiletten zusammen, die hintereinander in der Kapsel liegen. Dagegen sind die akzessorischen Einrichtungen wesentlich anders. — Vor allem fällt das *Lasso* auf (Taf. II, Fig. 9a und b). Es liegt als dichter Fadenknäuel an der einen Kapselseite. An seinem basalen Ende geht es mittels einiger Schraubentouren in den Stielmuskel über, der sich an der Stützelamelle befestigt. Ebenso wie TOPPE konnte ich bei *Porpita* in einigen Fällen mit großer Sicherheit den Verlauf des Lassos verfolgen (Taf. II, Fig. 4a und b, L). In dem Fall Taf. II Fig. 4a

war die Kapsel deformiert, aber das Lasso vollständig erhalten. Ich konnte 12 Schraubentouren des Lassos einwandfrei verfolgen. Das eine Ende ging in den von TOPPE so genannten „absteigenden Ast“ über, das andere in den Stielmuskel. Der absteigende Ast war bei fast jeder Kapsel zu beobachten. Es schien manchmal, als ob dieser schwarze Kontur nur der untere Rand der Kapsel sei, aber in vielen anderen Fällen war klar zu sehen, daß er das eine Lassoende darstellt. Auch daß der absteigende Ast, da wo er an die Oberfläche des Ektoderms tritt, sich öfter teilt, habe ich mehrmals beobachten können (Taf. II, Fig. 9a und b und 5). Eine direkte Verbindung mit der Kapsel war nie festzustellen. Durch Bilder (Taf. II, Fig. 6), die man an explodierten Kapseln bekommt, die schon etwas aus ihrer Zelle herausgetreten sind, halte ich ein Anheften des Lassos an die Kapsel nicht für bewiesen. Da aber die Bilder (Taf. II, Fig. 4a und b) einenvöllig geschlossenen Verlauf des Lassos zeigen, so ist dadurch meines Erachtens wenigstens für Porpita erwiesen, daß sich das Lasso nicht an die Kapsel anheftet; denn der absteigende Ast bleibt ja immer, bis zu seinem Ende von der Kapsel entfernt, und eine weitere Abzweigung von ihm ist nicht vorhanden. Die Figur 6 spricht nicht dagegen, da nur ein solches Bild für das Anheften des Lassos an die Kapsel beweisend wäre, das wie Fig. 5 das Lasso und besonders seinen absteigenden Ast seitlich von der Kapsel zeigte. Auf solchen Ansichten sieht man aber deutlich, wie das eine Ende des Lassos in den Stiel, das andere als absteigender Ast um die Kapsel herum an die Zelloberfläche tritt, ohne die Kapsel zu berühren (Taf. II, Fig. 5 und 9a, b). Ein netzförmiges Umspinnen der Kapsel durch das Lasso, wie TOPPE es anzunehmen scheint, konnte ich nie feststellen, auch sprechen selbst TOPPEs Figuren dagegen. Da somit das Lasso weder an die Kapsel sich anheftet, noch diese umspinnt, so ist, nach meiner Ansicht, sein Mitwirken bei der Explosion durch Druck auf die Kapsel, oder ein Festhalten der Kapsel nach der Explosion durch das Lasso ausgeschlossen. Welche Funktion es eigentlich ausübt, scheint nach diesem Befunde wieder unklar.

Wie schon gesagt, geht das Lasso proximal in den Stielmuskel über. Der Stiel ist entweder gleichmäßig dick oder zeigt an seinem Basalende eine blasige Auftreibung. In diesem Falle, den auch TOPPE bei *Verella* beschrieben, teilt sich der Stielmuskel in meist 3—4 Fasern. TOPPE gibt an, daß sich die Fasern, bevor sie zur

Stützlamelle treten, wieder vereinigen. Ich fand neben diesem Falle ebenso oft, daß sie sich direkt an der Stützlamelle ansetzen. Über den Ursprung der blasigen Auftreibung glaube ich folgendes festgestellt zu haben. Wenn die Nesselzelle an dem Orte ihres Verbrauches angekommen ist, heftet sie sich an die Stützlamelle an. Man kann dies häufig sehen. Es sind Nesselzellen ohne Cnidocil und noch ohne Stiel, aber sonst fertig, welche in der Art, wie Taf. II Fig. 11a zeigt, an der Stützlamelle ansitzen. Ein Stiel fehlt. Die Anordnung der Teile ist so, daß basal das Lasso mit dem Hauptteil des Plasmas, dann der Kern und am nächsten der Oberfläche zu die Kapsel, mit ihrem Entladungspol distal gerichtet, folgen. Hierauf streckt sich die Zelle langsam in die Länge, wodurch die Kapsel zur Oberfläche emporsteigt und sich der Stiel bildet. Dabei wird der Stielmuskel von der Lassoanlage hervorgebracht, wie Fig. 11b und c Taf. II beweist, die eine fast an die Oberfläche gelangte Kapsel zeigt. Wenn nun auch bei vollständig fertigen Kapseln noch eine Verdickung des Stieles zurückbleibt, so glaube ich das einfach dadurch erklären zu können, daß eben mehr Material vorhanden war, als bei der gegebenen Höhe des Ektoderms nötig war. Diese Behauptung wird dadurch gestützt, daß die Verdickungen an sehr hohem Epithel viel seltener beobachtet wurden, als an niederem. — Das Anheften des Stielmuskels an die Stützlamelle ist sehr charakteristisch. Auch TOPPE gibt dies in seiner Fig. 11 sehr richtig an. Der Stielmuskel teilt sich nämlich, kurz bevor er an die Stützlamelle herantritt in mehrere, 3—8, Fasern, die zur Stützlamelle treten. Wie schon gesagt, heften sich oft an den Stielen mit Verdickungen die schon geteilten Muskelfasern, ohne sich wieder zu einem einheitlichen Muskel zu vereinigen an die Stützlamelle an. Am besten konnte ich dieses Verhalten an Flächenschnitten direkt über der Stützlamelle wahrnehmen. Man beobachtete dann Bilder, wie sie Taf. II Fig. 7 zeigt. — Über die Natur des Lassos und Stielmuskels bin ich zu folgender Ansicht gelangt. Wie TOPPE halte ich den Stielmuskel und das Lasso für muskulös; denn ich konnte auch die eigentümlichen Kontraktionsbilder beobachten, die TOPPE bei *Verella* beschreibt (Taf. II, Fig. 8). Mit den stärksten Vergrößerungen war festzustellen, daß es sich nicht um einen quergestreiften Muskel handelt, sondern eben um ganz feine Schraubenwindungen. Infolgedessen möchte ich, wie auch TOPPE die ganze Einrichtung für muskulös ansehen. Ebenso wird dem Stielmuskel eine gewisse Elastizität zu-

kommen, um ein Zerreißen des Stieles nach der Explosion zu verhindern.

Eine ganz eigentümliche Struktur beobachtete ich mehrere Male (besonders gut an Mazerationspräparaten). Der Stiel erschien hier wie quergestreift. Er ist es aber nicht, es sind auch nicht die oben erwähnten Kontraktionsbilder, sondern die Schraubenlinien, die man beobachtet, liegen im Protoplasma des Stieles und berühren den Muskel selbst nicht (Taf. II, Fig. 12). Es sieht aus, als ob dem Plasma von außen ein schraubiges Band aufliege. Für muskulös halte ich diese Struktur nicht; was es aber ist, wurde mir nicht klar.

Der Entladungspol der Kapseln zeigt eine ähnliche Beschaffenheit wie bei Hydra und gleicht dem der Vellelakapseln vollkommen.

Auch davon findet man bei TOPPE eine richtige Beschreibung. Vor allem fällt sowohl bei den fertigen Kapseln als auch bei den Wanderstadien der schon von TOPPE beschriebene Aufsatz (Aufs.) auf. Auch ich konnte an ihm die feinen Streifen erkennen, den Stäbchenbesatz (Taf. II, Fig. 13b). Er reicht etwa bis zur Höhe des Deckels herab und verschwindet dann. Wenn TOPPE behauptet, daß der Aufsatz nur den reifen Kapseln zukomme, so muß ich dem widersprechen. Bei Porpita und Vellella habe ich den Aufsatz an den Wanderstadien immer gefunden. Das Cnidocil mit den Cnidocilbegleitstäbchen liegt immer auf der Lassoseite. Sein Bau ist genau so, wie ihn TOPPE für Vellella beschrieben hat und gleicht auch dem Cnidocilapparat der Hydrakapsel vollkommen. Auch ich glaubte

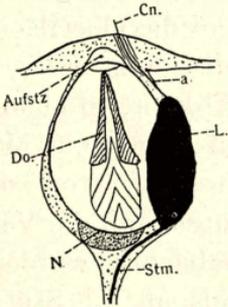


Fig. 6.

Große birnförmige Kapsel von *Porpita mediterranea*. Wegen der Bezeichnungen siehe Verzeichnis der Abkürzungen. Bei a ist der scheinbare Übergang vom Cnidocil in das Lasso.

zuerst, daß das Lasso mit dem Cnidocil zusammenhinge (Textfigur 6 bei a). Später aber überzeugte ich mich, daß TOPPE recht hat. Es ist keine Verbindung der Cnidocilstäbchen mit dem Lasso vorhanden. Man kann dies besonders deutlich dann sehen, wenn das Cnidocil auf der Seite der Kapsel liegt, die dem Beschauer zugewandt ist (Taf. II, Fig. 13a). Bei seitlicher Ansicht wird man sehr leicht durch die dunklen Begrenzungslinien der Kapsel oder der Zelle getäuscht (Textfigur 6 bei a); es sieht dann aus, als ob das Cnidocil mit seinen Fasern bis zum Lasso hinabreiche. Bei

scharfer Beobachtung findet man aber, daß dies nicht der Fall ist. Manchmal kann man allerdings, wie es auch TOPPE angibt, sehen, wie die Cnidocilstäbchen wirklich bis zum Lasso hinabziehen. Eine Verbindung mit dem Lasso ist jedoch keineswegs vorhanden.

Eine interessante Tatsache ist noch zu vermerken. Die Köpfe der Ektodermzellen sind in den Nesselknöpfen immer sehr dick. Der Aufsatz, der den Stäbchenkranz trägt, ist schon an allen Wanderstadien vorhanden (Taf. II, Fig. 11 a—c). Wenn die Nesselzelle an ihrem Verbrauchsort, von der Stützlamelle bis zur Ektodermoberfläche emporwächst, durchdringt dieser Aufsatz das Ektoderm zum größten Teil, so daß nur eine dünne Ektodermsschicht über ihm bleibt (Taf. II, Fig. 14a). Dieser verdünnte Teil des Ektoderms ist die präformierte Stelle, durch welche der Faden ausgeschleudert wird. Explodierte Kapseln bestätigen diese Ansicht (Taf. II, Fig. 14b). Man sieht an ihnen, wie das Ektoderm das Halsstück ringförmig umschließt; und zwar ist dieser Ring so eng, daß er das Halsstück, nicht aber die Kapsel durchläßt, ohne zu zerreißen. Ich halte dies für eine weitere Einrichtung, um zu verhindern, daß die Kapsel aus der Zelle herausgerissen werde. Wenn man bedenkt, daß die Nesselzelle von der Stützlamelle aus emporwächst und daß ihr Wanderstadium am distalen Pol fast gar kein Plasma besitzt, während das Ektoderm als kontinuierliche Schicht auf der Oberfläche des Nesselknopfes liegt, so ist es klar, daß diese Schicht, in welche der Aufsatz der Nesselzelle eindringt, zu den Ektodermzellen gehört und nicht zur Nesselzelle selbst.

Außer den beschriebenen, birnförmigen Kapseln ist noch eine zweite, zylindrische Form vorhanden (Taf. II, Fig. 17a, b). Sie hat keinen Dolch und ihr Faden ist in unregelmäßigen Windungen längs aufgerollt. Ein Lasso fehlt; dagegen findet sich ein Stiel mit Stielmuskel, der sich wie jener der birnförmigen Kapseln an die Stützlamelle heftet. Eine Verdickung habe ich am Stiel nie gesehen; auch waren am Stielmuskel keine Kontraktionserscheinungen zu beobachten. Ich meine jedoch, daß es trotzdem erlaubt ist, die muskulöse Natur des Stieles anzunehmen. — Der Faden der ausgeschnellten Kapsel ist dick und etwa fünfmal so lang als die Kapsel. Er trägt zwei dicke Schraubenlinien, die wie aufgesetzt aussehen und vielleicht als Fadensekret im Sinne WILLS aufzufassen sind (Taf. II, Fig. 17b). Das Cnidocil verhält sich wie bei den großen Kapseln. Ein Kapselaufsatz fehlt. Dagegen sitzt das Cnidocil selbst in einer Aufwölbung der Nesselzelle. Der rundliche

Kern liegt proximal von der Kapsel. Ein Nucleolus ist in dem chromatinreichen Kern öfters nicht zu erkennen. Die Kapsellänge beträgt durchschnittlich  $14\ \mu$ , die Breite  $6\ \mu$ ; der Faden wird etwa  $60\text{--}90\ \mu$  lang. — Die Maße der birnförmigen Kapseln sind: Länge  $14\ \mu$ , Breite  $10\ \mu$ .

Bei *Velella* unterscheidet TOPPE 3 Kapselarten; zwei mit Dolch und eine kleinere ohne solchen. Die letztere Form ist den zylindrischen von *Porpita* ganz ähnlich, nur viel kleiner; ihr Faden ist auch unregelmäßig längs aufgerollt. Wie er ausgestülpt aussieht, konnte ich nicht beobachten. Auch im übrigen gleichen diese Kapseln ganz jenen von *Porpita*. Das Lasso fehlt, ein Stiel ist vorhanden, doch konnte ich keinen Stielmuskel beobachten. Das Cnidocil ist ein einfaches Stäbchen; ein Aufsatz oder Stäbchenkranz fehlt. Der rundliche Kern liegt am basalen Kapselende.

Dagegen vermag ich die beiden Arten großer Kapseln nicht zu unterscheiden! Ich finde zwar, daß die Länge und Breite dieser Kapselart ziemlich schwankt, aber weder konnte ich in der Form scharfe Unterschiede bemerken — TOPPE schreibt, die eine Kapsel sei ovaler, die andere kugelig — noch auch im Aufbau der Kapsel oder der Nesselzelle. TOPPE läßt die ovale Kapsel ohne Aufsatz sein. Ich konnte zwar beträchtliche Schwankungen von kugelig bis ovaler Form sehen, doch waren auch alle Übergänge vorhanden; und daß der Aufsatz an keiner der großen Kapseln fehlt, kann man am besten daraus entnehmen, daß er bei den Wanderstadien stets vorkommt. Sonst finde ich den Bau der Kapseln ganz so wie bei *Porpita*. Bei *Velella* sieht man den Stäbchenbesatz des Aufsatzes ganz besonders schön. Auch Kontraktionsformen des Stielmuskels konnte ich bei *Velella* öfters sehen.

### Entwicklung der Kapseln von *Velella* und *Porpita*.

Da ich bei beiden Siphonophoren in der Entwicklung der großen Kapseln keine Unterschiede auffinden konnte, was ja auch wegen ihrer Gleichartigkeit von vornherein anzunehmen war, so werde ich beide zusammen beschreiben.

Die Hauptherde der Entwicklungsstadien sind, wie auch schon K. C. SCHNEIDER fand, das Ektoderm der Gonophoren, sodann aber, und das ist ein viel ausgedehnteres Gebiet, die Ektoderm-

einstülpungen in die sogen. *Centrodenia* oder Leber (Textfigur 3, Centrod.).

Die Kapsel tritt zuerst als kleines Bläschen auf, das sich mit Kernfarbstoffen nicht, dagegen mit Plasmafarbstoffen gut färbt (Taf. II, Fig. 18a, Est.). Es vergrößert sich und wird bald länglich, wobei gleichzeitig Substanzballen in ihm auftreten, die typische Kernfarbstoffaffinität aufweisen, offenbar ganz entsprechend dem Cnidoplastin der Hydrakapseln (Taf. II, Fig. 18b). Die Kapselanlage wächst darauf etwas in die Länge, worauf ein kurzer zuführender Kanal auftritt. Dieser führt das Sekret in die Kapsel, wodurch diese allmählich an Größe zunimmt. Das Sekret färbt sich sehr stark und zeigt fast immer eine Schraubenform (Taf. II, Fig. 18c — f). Bei Malloryfärbung ist das Sekret immer tiefblau gefärbt. Man findet nun öfters, daß da, wo der zuführende Kanal frei in der Zelle endet, das Protoplasma bei Malloryfärbung sich genau so färbt, wie der Kern, nur daß kein Nucleolus vorhanden ist. Ich glaube, daß diese Stelle der von SCHNEIDER beschriebenen Bildungszone entspricht, d. h. der Stelle, an der das Sekret vom Plasma ausgeschieden wird (Taf. II, Fig. 18h, Bz). Die hellere Färbung dieser Stelle würde also eine durch das Ausscheiden des Sekretes hervorgerufene Veränderung des Plasmas anzeigen. An den jüngeren Entwicklungsstadien sieht man regelmäßig das Sekret in engeren oder weiteren Schraubenwindungen in die Kapsel eintreten, während die älteren Stadien, bei denen die Sekretion schon ihrem Ende zuneigt, von dunklen Sekreten ganz erfüllt sind. Dies entspräche also den Stadien bei Hydra (Taf. I, Fig. 9k und c), bei denen das Cnidoplastin sich im Cnidochylema gelöst hat, und dadurch das letztere sich stärker färbt. Auf dem Stadium Taf. II Fig. 18g war zweierlei interessant: erstens waren im zuführenden Kanal einzelne dunkle Kügelchen zu unterscheiden und zweitens im vorderen Ende der Kapsel ein gelbroter Fleck zu sehen. Die dunklen Ballen lassen sich auf analoge Vorgänge bei Hydra zurückführen, daß nämlich, um mit WILL zu reden, Cnidochylema- und Cnidoplastintröpfchen abwechseln; ein Verhalten, das ich ja bei Hydra nicht in der Weise beobachten konnte, da dort in dem eigentlichen Sekretstrang das Cnidoplastin einen kontinuierlichen Strang bildete, hier aber ein Abwechseln von Cnidoplastin- und Cnidochylematröpfchen vorhanden ist. Den gelbroten Punkt halte ich für ein erstes Stadium des Dolches; und zwar aus folgenden Gründen. Der Dolch färbt

sich mit Mallory gelbrot, das Lasso rot und das Sekret blau. Und zwar ist dies trotz der sonstigen Unzuverlässigkeit der Malloryfärbung außerordentlich konstant. Nun hat dieser Fleck erstens die Farbe des zukünftigen Dolchs, zweitens liegt er immer an seiner späteren Stelle und drittens hätten wir das Analogon bei Hydra, wo sich der Dolch auch mit vieler Wahrscheinlichkeit aus einem dunklen Fleck entwickelt.

Der zuführende Kanal verschwindet nun allmählich und die Kapsel nimmt ihre definitive Gestalt an. Der Dolch entwickelt sich offenbar ebenso wie bei Hydra. Da das Mazerieren an dem fixierten Material nicht leicht auszuführen war, konnte ich Einzelheiten nur wenig beobachten, da sie an Schnittpräparaten nur

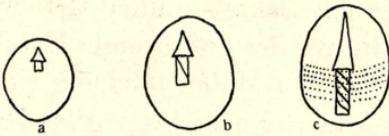


Fig. 7.

3 Entwicklungsstadien des Dolches; a und c von *Porpita mediterranea*; b von *Verella spirans*; in c Bildung des Fadens.

durch Färbung sichtbar zu machen sind und diese oft versagt. Aber an günstigen Objekten ließ sich feststellen, daß der Dolch auch hier aus einer schraubigen Anlage heraus hervorgeht. Bilder wie Textfigur 7a—c mögen das belegen. Der Faden legt sich später als der

Dolch an. Man kann erst bei ziemlich entwickeltem Dolch etwas von ihm beobachten. Wie bei Hydra, konnte ich nie Wabenstruktur, nur Körnerreihen beobachten (Textfig. 7c). Dagegen erscheint das Sekret in der Kapsel meist sehr homogen.

Eine merkwürdige Tatsache, auf die auch schon die früheren Forscher aufmerksam machten, und welche ich bei Hydra und *Porpita* immer beobachten konnte, ist die ungeheure Größe gewisser Entwicklungsstadien. Von dem Stadium, wo die Sekretion sich ihrem Ende zuneigt, bis zu dem, wo die Dolchbildung gerade beginnt, findet man in der Regel, daß die Stadien das 3-4fache Volum der fertigen Kapseln besitzen. Die durchschnittliche Länge der großen Kapseln von *Porpita* beträgt 14  $\mu$ , die Breite 10  $\mu$ . Man findet aber sehr häufig Bildungsstadien von folgenden Maßen:

Länge	Breite
17,5	15,8
24,5	17,5
18,5	15,5

Ähnliches auch bei Stadien, entsprechend der Taf. II, Fig. 21 e.

Länge	Breite
21	5,5
21	5,5
28	7,5
20	6

Sehr interessant verhält sich das Lasso der birnförmigen Kapseln bei seiner Entwicklung. Auf Stadien, die es eben zeigen, sieht man nämlich nicht etwa einen Faden, der irgend wie in der Zelle aufgerollt liegt, sondern einige schwarze Linien, die durch häufige Querverbindungen zu einem förmlichen Netz vereinigt sind. Fig. 20a—m Taf. II zeigen das Lasso in verschiedenen Stadien seiner Entwicklung. Fig. 20a halte ich für das jüngste Stadium. Das Lasso ist noch ganz kurz und bildet nur eine einfache Schlinge. Hieran reiht sich das Stadium Fig. 20b: das Lasso besteht aus einer Längs- und drei Querlinien. Mit Fig. 20c beginnt das Lasso seine typische Gestalt anzunehmen, die man an späteren Entwicklungsstadien immer beobachtet. Es erscheint im allgemeinen als ein zusammenhängender Faden, der sich aber an verschiedenen Stellen teilt und in einzelne Fädchen auflöst. Die nächsten Stadien (Fig. 20d bis i) zeigen, daß mit der fortschreitenden Größe des Lassos auch seine Längsteilung in einzelne Teilfäden zunimmt. Fig. 20k ist das letzte Stadium, das schon der Vollendung nahe ist, aber in der Nähe der Kapsel sieht man immer noch, wie das Lasso in einzelne lose Fäden zerfällt. Wenn wir zusammenfassen, was wir bis jetzt über das Lasso wissen: Einmal nämlich in der fertigen Zelle, das Zerfallen in Fasern an drei verschiedenen Stellen; an beiden Enden des Lassos, 1. am Ende des absteigenden Astes (nach der Oberfläche zu) und 2. am Ansatzpunkt des Stielmuskels an der Stützlamelle und schließlich 3. in der Stielverdickung; wenn wir ferner berücksichtigen, wie sich das Lasso entwickelt, so muß ich mich ganz den Ansichten von IWANZOFF und TOPPE anschließen. Auch ich bin überzeugt, daß sich das Lasso aus mehreren Fibrillen zusammensetzt. Ob sich diese allerdings längs oder schraubig aneinanderlegen, wage ich nicht zu entscheiden. Immerhin ist zu bemerken, daß man oft Figuren findet (wie Taf. II, Fig. 20l und m), wo das Lasso einige Schraubenschlingen bildet, so daß mir ein schraubiges Verflechten der einzelnen Lassofasern wahrscheinlicher dünkt.

Während sich das Lasso entwickelt, schreitet das Wachstum der Kapsel fort. Dolch und Faden bilden sich während dessen vollständig aus. Ebenso erhält die Kapsel ihre endgültige Membran und den Deckel. Außerdem ist bei allen Kapseln dieses Alters der Aufsatz zu bemerken, sowohl bei *Porpita* als bei *Velella*; **TOPPE** bestreitet das zwar, aber ich habe kein Wanderstadium ohne Aufsatz gesehen. Auf diesem Stadium beginnt nun die Kapsel zu wandern. Die Anordnung solcher Wanderstadien ist sehr typisch. Zu vorderst kommt der Kern, der vor sich noch ein Protoplasmapolster hat. Dann folgt das Lasso und endlich die Kapsel, deren basaler Pol vorangeht. Der Kern kann jedoch auch mit dem Lasso den Platz tauschen, oder Kern und Lasso liegen, statt hintereinander, nebeneinander (Taf. II, Fig. 11 a). So schieben sich die Wanderstadien, sowohl aktiv durch amöboide Bewegung des Plasmas als auch vielleicht passiv durch Druck, der beim Zusammenziehen der Tentakel oder des Schirmes entsteht, fort. Daß die Nesselzellen sich amöboid fortbewegen, ist sehr wahrscheinlich, weil man an ihnen verschieden gestaltete Ausläufer beobachten kann. Man hat deutlich den Eindruck, daß die Zellen auf den verschiedensten Stadien der Bewegung fixiert wurden. Der Weg, welchen die Zellen zurücklegen, scheint genau reguliert und ist gut zu verfolgen. Sie wandern von der *Centrodedia* oder den *Gonophoren* gradeswegs in das Ektoderm des unteren Schirmrandes. Von da radiär nach außen in das Tentakelektoderm, von wo sie dann in die Nesselknöpfe treten und sich an deren Stützlamelle festsetzen, wie oben beschrieben. Hier bildet sich schließlich noch das *Cnidocil*, der Stiel samt Stielmuskel aus und die Nesselzelle erhebt sich bis zur Oberfläche des Ektoderms. Hiermit ist die Entwicklung beendet und die Kapsel funktionsfähig geworden.

Die Entwicklung der zylindrischen Kapseln verläuft im großen und ganzen ebenso, wie jene der birnförmigen. Nur bleibt die Anlage stets länglich. Der Faden bildet sich, wie bei der birnförmigen Kapsel, aus Körnerreihen (Taf. II, Fig. 21 h). Sehr merkwürdige Bilder bieten die Figuren Taf. II, Fig. 21 e, f, g. Nach der langgestreckten Form gehören sie zur zylindrischen Kapselart. Fig. 21 g entspricht den gleichen Figuren von *Hydra* (Taf. I, Fig. 14 a und b). Wie dort, ist eine Schraubenlinie zu sehen, die sich um das Sekret herum legt. Die Figuren 21 e und f finden kein Analogon bei *Hydra*. Die Figuren 21 a—g und i zeigen eine starke

Schrumpfung durch das Fixieren. Der Binnenkeim hat sich vom Außenkeim abgelöst (Fig. 21 c und i), oder auch das ganze Entwicklungsstadium vom umgebenden Protoplasma (Fig. 21 a, b, d). Fig. 21 c und i sind gleich alte Stadien; nur stammt i aus einem Mazerationspräparat, c aus einem Schnitt. Bei i sah ich deutlich, daß auch der dick gezeichnete Contur noch zu dem Entwicklungsstadium gehört, da er gleichmäßig und glatt das Innere umschließt und offenbar den Außenkeim darstellt. Fig. 21 h ist ein ganz spätes Stadium, wo sich der Faden schon zu bilden beginnt. Wenn man die Stadien e und f unbefangen betrachtet, so sollte man auf die Vermutung kommen, daß sich der Faden hier außerhalb der Kapsel anlege. Ich halte dies nicht für wahrscheinlich, sondern vermute, daß dieser Anhang (Taf. II, Fig. 21 c [bei c]) ein zuführender Kanal sei. Eine endgültige Entscheidung kann ich jedoch nicht geben, da das Bild sicherlich durch die Fixierung gestört wurde. Ich vermute nämlich, daß der Hohlraum a (Taf. II, Fig. 21 e) ein Kunstprodukt ist und nur b die Kapselanlage darstellt. Auffallend ist nur, daß der zuführende Kanal c immer frei in diesem Hohlraum liegt, ohne Verbindung mit dem Plasma; das entgegengesetzte Ende der Kapselanlage dagegen fest im Plasma sitzt. Wie das Stadium Fig. 21 g zu erklären ist, weiß ich nicht. Sicher kann es nicht dasselbe sein, das WILL bei *Syncoryne* fand, denn eine Wabenstruktur des Außenkeims kann man doch wohl kaum aus dieser Figur herauslesen.

#### Schlußzusammenfassung.

Wenn ich meine Beobachtungen an *Hydra* und *Porpita* zusammenfasse, so ergibt sich etwa folgendes:

Die Entwicklung verläuft bei allen Arten Nesselkapseln von *Hydra* und *Porpita* gleichartig. Der Faden legt sich *intracapsulär* an. Aber er bildet sich nicht aus *Wabenstrukturen*, wie es WILL beschreibt, sondern aus in Schraubenlinien verlaufenden Fäden (Dolchapparat), oder aus Körnerreihen (Faden). Die Kapselwand ist einschichtig. Die Dreischichtigkeit, der helle Außenkeim und die Mantelzone (= Halsanlage), wie WILL sie beschreibt, sind nur Beugungserscheinungen. Das Lasso ist bei den großen birnförmigen Kapseln von *Hydra* und den entsprechenden von *Porpita* vorhanden. Es ist ein kontraktiles Band; möglicherweise hat es auch eine gewisse Elastizität. Es ist nicht wahrscheinlich, daß sich das Lasso an der

Kapselexplosion beteiligt. Ein Anheften des Lassos an die Kapsel wurde nicht beobachtet. Das Lasso scheint sich aus schraubig zusammengedrehten Fäden zusammzusetzen. Der Deckel der großen birnförmigen Kapseln von Hydra ist mit einer Verschlußrinne in die Kapsel eingefügt. Das *Cnidocil* sitzt an der einen Seite des Zellendes, nicht, wie JACOBSON behauptet, über dem Deckel; es kann also keinen Verschluß der Kapsel bilden, sondern ist ein reizleitender Apparat. Bei allen ovalen Kapseln von *Porpita* und *Veleva* ist ein Aufsatz vorhanden. Es ist dies eine am Distalende der Kapsel befindliche Erhebung über dem Deckel, die den Stäbchenkranz trägt. Dieser Aufsatz dringt bei *Porpita* in das Ektoderm ein, über sich nur eine ganz dünne Ektodermis-schicht lassend, und schafft so eine präformierte Explosionsöffnung. Das in ihrer Umgebung befindliche Ektoderm bildet um das Halsstück der explodierten Kapsel einen engen Ring, der die Kapsel in der Zelle zurückhält. Bei allen untersuchten Kapseln ist ein Stielmuskel vorhanden (ausgenommen bei den kleinen zylindrischen von *Veleva*). Eine Muskelfibrille um die Kapsel habe ich nicht feststellen können. Die Kapselwand und das Halsstück sind für Wasser nicht durchlässig. Es scheint mir aber sehr möglich, daß bei der Explosion anfangs eine Volumvergrößerung des Sekretes ohne Wasseraufnahme stattfindet, event. durch chemische Veränderung, welche vom *Cnidocil*reiz ausgelöst wird, bis zu der Zeit, wo sich die drei Basaldornen auseinanderspreizen und so dem Wasser Zutritt verschaffen. Eine Verkleinerung der Kapseln nach der Explosion findet sich nur bei den kleinen birnförmigen Kapseln von Hydra, bei den großen birnförmigen dagegen nicht.

Ich möchte an dieser Stelle nicht verfehlen, Herrn Prof. Dr. BÜTSCHLI meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen für die Anregung zu dieser Arbeit und das Interesse, das er ihr andauernd entgegengebracht hat.

Heidelberg, im Juli 1914.

## Literaturverzeichnis.

- 1881 BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntnis der Fischpsorospermien. Ztschr. für wiss. Zool. Bd. 35.
- 1898 — —, Untersuchungen über Strukturen usw.
- 1878 CHUN, C., Die Greifzellen der Rippenquallen, Zool. Anz. Jahrg. 1.
- 1881 — —, Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Ibid. Jahrg. 4.
- 1887 — —, Zur Morphologie der Siphonophoren. Ibid. Jahrg. 10.
- 1891 — —, Die Canarischen Siphonophoren. I Stephanophyes superba. Abhdl. d. Senckenberg. Naturf. Ges. Bd. 16.
- 1892 — —, II. Die Monophyiden usw. Ibid. Bd. 18.
- 1897 — —, Über den Bau der Siphonophoren. Verhdl. d. deutsch. Zool. Gesellschaft.
- 1902 — —, Coelenterata, in Bronns Klassen und Ordnungen. Bd. II. Abt. 2.
- 1895 GRENACHER, H., Über die Nesselkapseln von Hydra. Zool. Anz. Jahrg. 8.
- 1888 HAECKEL, E., Report of the Voyage of H. M. Sh. Challenger. Bd. 28.
- 1906 HADŽI, J., Vorversuche zur Biologie von Hydra. Arch. f. Entwgesch. Bd. 22.
- 1909a — —, Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen. Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 17.
- 1909b — —, Über das Nervensystem von Hydra. Ibid.
- 1913 — —, Über die Nesselzellverhältnisse bei den Hydromedusen. Zool. Anz. Bd. 37.
- 1882 HAMANN, O., Der Organismus der Hydroidpolypen. Jenaische Ztschr. für Naturw. Bd. 15.
- 1878 HERTWIG, O. u. R., Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen.
- 1912 JACOBSON, Die Nesselzellen. Arch. f. Naturgesch. Bd. 78. Abt. A.
- 1882 JIKELI, C. F., Der Bau der Hydroidpolypen I u. II. Morph. Jahrb. Bd. 8.
- 1910 ISSAKOWITSCH, A., Die Randdrüsen der Porpita mediterranea. Festschrift für R. Hertwig. Bd. I.
- 1896 IWANZOFF, N., Über den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln usw. Bull. d. l. soc. d'hist. nat. d. Moscou. T. X.
- 1853 KOELLIKER, A., Die Schwimmpolypen von Messina.
- 1880 KOROTNEFF, A., Über anatom., biolog. und embryolog. Beobachtungen an Hydra. Zool. Anz. 3. p. 165.
- 1884 — —, Zur Histologie der Siphonophoren. Mitt. der zool. St. Neapel Bd. 5.

- 1909 — —, Histolog. Betrachtungen über Mitochondrien. Arch. für Zellf. Bd. 5.
- 1914 v. KRASINSKA, S., Beiträge zur Histologie der Medusen. Ztschr. wiss. Zool. Bd. 109.
- 1887 v. LENDENFELD, R., Die Nesselzellen. Biol. Zentralbl. Bd. 7.
- 1897 — —, Die Nesselzellen der Cnidaria. Ibid. Bd. 17.
- 1911 LIPIN, A., Morph. und Biol. v. Polypodium hydriforme. Zool. Jahrb. Abt. Morph. Bd. 31.
- 1866 MOEBIUS, K., Über den Bau, Mechan. und Entwicklung d. Nesselkapseln usw. Abhdl. Naturw. Ver. Hamburg.
- 1910 MOROFF, TH., Entwicklung der Nesselzellen bei Anemonia. Arch. für Zellf. Bd. 4.
- 1894 MURBACH, L., Beiträge zur Kenntn. d. Anat. u. Entw. d. Nesselorg. usw. Arch. f. Naturgesch. Jahrg. 60. Bd. 1.
- 1887 NUSSBAUM, M., Über die Teilbarkeit der Materie II. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29.
- 1890 SCHNEIDER, K. C., Histologie v. Hydra fusca etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35.
- 1891 — —, Einige histologische Befunde an Coelenteraten I. Zool. Anz. Bd. 14.
- 1892 — —, II. Jen. Ztschr. f. Naturw. Bd. 27.
- 1894 — —, Mitteil. über Siphon. I. Nesselzellen. Zool. Anz. Jahrg. 17.
- 1896 — —, II. Grundr. d. Organ. Zool. Jahrb. Bd. 9. Anat.
- 1898 — —, III. System. u. andr. Bem. Ibid. Bd. 11.
- 1899 — —, IV. Nesselknöpfe. Arb. zool. Inst. Wien Bd. 11.
- 1900 — —, V. Nesselzellen. Ibid. Bd. 12.
- 1909 TOPPE, O., Über die Wirkungsweise der Nesselk. v. Hydra. Zool. Anz. Jahrg. 33.
- 1910 — —, Untersuchungen über den feineren Bau der Cnidarier usw. Zool. Jahrb. Anat. Bd. 29.
- 1909 WILL, L., Die Klebkapseln der Aktinien usw. Sitzungsber. d. Naturf. Ges. Rostock. (2) Bd. I.
- 1909a — —, Über das Vorkommen kontraktiler Elemente. Ibid.
- 1910 — —, Die sekretorischen Vorgänge b. d. Nesselkapselbild d. Coelent. Ibid. Bd. 2.
- 1914 — —, Kolloidale Substanz als Energiequelle f. mikr. Schußwaffen der Coelent. Abhdl. Königl. preuß. Akad. d. Wiss. Phys.-math. Kl.

### Abkürzungen auf den Figuren.

absta	= Absteigender Ast des Lassos.
Aufstz.	= Aufsatz der Nesselkapsel.
Auss. L.	= Aussackungen der Pneumatocyste (Tracheen).
bas. gl. Hst.	= basaler glatter Teil des Halsstücks d. Nessel-K.
Bdor.	= Basaldornen.
birnf. Kaps.	= birnförmige Kapsel.

B. Z.	= Bildungszone von Ness.-K.
Centralk.	= Centralkapsel im Tentakel der Porpita.
Centrd.	= Centrodenia von Porpita und Veella.
C. Kam.	= Centralkammer im Tentakel von Porpita.
Cn.	= Cnidocil.
Cnbgf.	= Cnidocilbegleitfasern.
D.	= Punktförmiges erstes Entwicklungsstadium des Dolches.
Dck.	= Deckel der Ness.-K.
Dckbl.	= helle Bläschen in der Deckelregion.
dist. bed. Hst.	= distaler, bedornter Teil des Halsstücks.
Do.	= Dolch.
Dp.	= Bildungspunkt des Dolches.
Drz.	= Drüsenzelle.
Ect.	= Ectoderm.
Entd.	= Entoderm.
Entodz.	= Entodermzelle.
Epmuskz.	= Epithelmuskelzelle.
Est.	= Entwicklungsstadium der Nessel-K.
F.	= Faden d. Ness.-K.
Falt.	= Falten des Halsstücks.
Fas. d. absta.	= Fasern des absteigenden Astes des Lasso.
Fas. st.	= faseriger Stiel.
Fortstz. z. Musk.	= Fortsätze von Epithelzellen zu den Muskelfasern.
Fst.	= Fadenstücke.
G. ph.	= Gonophoren.
gr. Tent.	= großer Tentakel mit Nesselknöpfen von Porpita.
G. z.	= Ganglienzelle.
Hst.	= Halsstück.
Kaps.	= Kapsel.
Kapsw.	= Kapselwand.
kl. Tent.	= kleiner Tentakel ohne Nesselknöpfe von Porpita.
kon. Zwst.	= konisches Zwischenstück.
L.	= Lasso.
Lbl.	= Pneumatocyste.
Mfs.	= Muskelfaser.
Mpol.	= Hauptsipho von Porpita.
Mqu.	= Muskelfaserquerschnitte.
Mundr.	= Mundregion des Hauptsipho von Porpita mit Nesselkapseln.
N.	= Nucleus.
N. b. z.	= Nesselkapselbildungszellen.
opt. Querschn. Verschr.	= optischer Querschnitt durch die Verschlüßrinne.
Pr.	= Punktreihen.
Pr. Hst.	= Punktreihen am Halsstück.
Rf. Dbst.	= Ringförmige Durchbruchsstelle.
R. K.	= Ringkanal von Porpita.
Rs.	= Randsaum von Porpita.
Rsdr.	= Randsaumdrüse von Porpita.

Sinhr.	= Sinneshaar.
St.	= Stiel der Nesselzelle.
Stch.	= Stacheln des Nesselfadens.
Stl.	= Stützlamele.
Stm.	= Stielmuskel der Nesselzelle.
Str. Explp.	= Streifung am Explosionspol.
Verb.	= Verbindungsplatte.
Verd.	= Verdickung.
Verd. St. d. Kapsw.	= Verdünnte Stelle der Kapselwand.
Verschlr.	= Verschlußrinne.
Wandst.	= Wanderstadium.
Zyl. Kaps.	= zylindrische Nesselkapsel.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I. *Hydra*.

- Fig. 1. Explodierte große birnförmige Kapsel. Nach zahlreichen Einzeluntersuchungen zusammengestellt.
- Fig. 2. Ruhende große birnförmige Kapsel. Man sieht im Innern der Kapsel den großen Dolch, aus den Basaldornen gebildet, und darunter die kleineren aus den Stacheln gebildeten. Osmiums.-Holzessig. (Das Lasso ist aus Heid.-Haem. praep. hineingezeichnet.)
- Fig. 3. Die großen zylindrischen Kapseln der 3 grauen Hydraarten. a von grisea, b von fusca und c von attenuata. Osmiums.-Holzessig.
- Fig. 4. Zeigt den Entladungspol einer birnf. Kapsel von oben gesehen. Osmiums.-Holzessig.
- Fig. 5. Zeigt das Lassoende etwas über die Kapsel geschoben Heid.-Haem.
- Fig. 6 a—d. a und b sind kleine birnförmige Kapseln von *Hydra grisea*. Man sieht das Fadensekret in lange Fäden ausgezogen. c die Fadensekretschraubenlinien am Faden einer großen zylindrischen Kapsel von *Hydra grisea*. d. Halsstück einer großen birnförmigen Kapsel von *Hydra grisea* kurz nach der Entladung. Die Schraubenlinien des Fadensekretes ziehen deutlich von der Basis der Basaldornen empor. a, b und d Vitale Methylenblaufärbung. c Säurefuchsinfärbung.
- Fig. 7. 3 kleine birnförmige Kapseln von *Hydra grisea* an einer Cyklopsborste sitzend. Aus dem Gastralraum. Osmiums.-Holzessig.
- Fig. 8. Zeigt ein älteres Entwicklungsstadium von *Hydra grisea*. Im Plasma sieht man die vermeintlichen Fadenstücke (Fst.) verlaufen.
- Fig. 9 a—t. Gibt eine Entwicklungsreihe der großen birnförmigen Kapseln von *Hydra grisea*. t aus Heid. Haem. praep., alle anderen Figuren Mazerationspräp. mit Osmiums.-Holzessig. Näheres s. Text.
- Fig. 10 a—g. Entwicklungsreihe des Dolchapparates der großen birnförmigen Kapseln von *Hydra grisea*. Osmiums.-Holzessig. Maz. praep. Osmiums.-Holzessig.

- Fig. 11. Spätes Entwicklungsstadium der großen zylindrischen Kapsel von *Hydra attenuata*. Maz. Praep. Osmiums.-Holzessig.
- Fig. 12a—b. Figur zur Erläuterung der Beugungserscheinungen. a Tiefe und b hohe Einstellung.
- Fig. 13a—b. Figur zur Erläuterung der Beugungserscheinungen. Näheres über Fig. 12 und 13 s. Text.
- Fig. 14 a—d. Spätere Entwicklungsstadien der großen zylindrischen Kapseln von *Hydra grisea*. Osmiums.-Holzessig.
- Fig. 15 a—c. Entwicklungsreihe des Deckels der großen birnförmigen Kapseln. Bütschli Eisenhaem.-Eosin.
- Fig. 16. Nesselzelle aus einem Mazerationspräparat (Osmiums.-Holzessig), um das Lasso zu zeigen.
- Fig. 17. Entladungspol einer großen birnförmigen Kapsel. Der Dolch ist der größeren Deutlichkeit halber weggelassen worden. Körnerstruktur des Halsstücks. Mazerationspräp. mit Methylenblau gefärbt.

Tafel II. *Porpita mediterranea*.

- Fig. 1. Querschnitt durch einen Nesselknopf. Heid. Haem.-Erythrosin.
- Fig. 2. Ektoderm aus einem Nesselknopfstiel. Heid. Haem.-Erythrosin.
- Fig. 3a—c. Drüsen- und Ganglienzellen aus mazerierten Randdrüsen. Osmiums.-Holzessig. Methylenblau.
- Fig. 4a—b. Zwei große birnförmige Kapseln mit deutlichen Lassowindungen. Heid. Haem.-Eosin.
- Fig. 5. Nesselzelle mit großer birnförmiger Kapsel. Man sieht deutlich, wie der absteigende Ast (absta) des Lassos sich in mehrere Fasern zerteilt (Fas. d. absta.). Heid. Haem.-Eosin.
- Fig. 6. Explodierte große birnförmige Kapsel, die etwas aus ihrer Lage gebracht ist. Das Lassoende liegt über der Kapsel. Heid. Haem.-Erythrosin.
- Fig. 7. Zeigt das Anfassen der Fasern des Stielmuskels an der Zentralkapsel. Heid. Haem.-Eosin.
- Fig. 8. Kontrahierter Stielmuskel. Maz. praep. Osmiums.-Holzessig.
- Fig. 9. a explodierte, b ruhende große birnförmige Kapsel. Aus Einzelbeobachtungen schematisiert.
- Fig. 10. Basaldorn der großen birnförmigen Kapsel. Maz. praep.
- Fig. 11 a—c. Zeigt das Wanderstadium (a) und dessen Festsetzen (b) und Emporwachsen zur Oberfläche unter Stielbildung (c). Heid. Haem.-Erythrosin.
- Fig. 12. Differenzierung der plasmatischen Oberfläche des Stieles. Heid. Haem.-Eosin.
- Fig. 13a—b. Cnidocilapparat. a von der Seite; b von oben. Heid. Haem.-Eosin.
- Fig. 14 a—b. a ruhende, b explodierte birnf. Kapsel; um das Eindringen des Aufsatzes ins Ektoderm (a) und (b) das ringförmige Umfassen des Ektoderms um das Halsstück zu zeigen. Heid. Haem.-Eosin.
- Fig. 15. Ektodermzelle aus einem Nesselknopf. Maz. praep. Osms.-Holzessig.
- Fig. 16. Sinneszelle aus einem Nesselknopf. Maz. praep. Osms.-Holzessig.

- Fig. 17 a — b. a ruhende, b explodierte zylindrische Kapsel. Mazer. praep. Osmiums.-Holzessig.
- Fig. 18 a — h. Entwicklungsreihe der birnförmigen Kapsel. a—f Heid. Haem., Erythrosin, g und h Mallory.
- Fig. 19 a — b. a Ektodermzelle mit mehreren Fasern zu den Muskelfasern (Mqu); b Verschiedene Epithelmuskelzellen von der Fläche gesehen. In der Mitte die aufsteigenden Fortsätze zu den Muskelfasern (Forts. z. Musk.). Heid. Haem.-Eosin.
- Fig. 20 a — m. Entwicklungsreihe des Lassos. Heid. Haem.-Erythrosin.
- Fig. 21 a — i. Entwicklungsreihe der zylindrischen Kapsel. a—e Heid. Haem. Eosin; f und g Mallory; h und i Mazer. praep. Osmiums.-Holzessig.



