

Über Coelenteraten der Südsee.

Von

Dr. R. v. Lendenfeld in Melbourne.

III. Mittheilung.

Über Wehrpolypen und Nesselzellen.

Mit Tafel XVIII.

I. Die Wehrthiere der Plumularidae.

Vor allen anderen Hydroiden zeichnen sich die Plumulariden dadurch aus, dass ein großer Theil, bis zu fünf Sechstel, aller Thiere einer Kolonie in Wehrpolypen ohne Magen umgewandelt sind. BUSK¹ war der Erste, der die Chitinkelche, in welchen die Wehrthiere sitzen, genauer beschrieb, und die Aufmerksamkeit auf diese von ihm Nematophores genannte Bildungen lenkte. Später veröffentlichte ALLMAN² einige Beobachtungen über den Inhalt dieser Nematophoren, in welchen er zuweilen Nesselkapseln fand, zuweilen nicht. Er giebt an, dass abgesehen von den Nesselkapseln, der ganze Inhalt aus strukturlosem Protoplasma bestehe, welches lange Pseudopodien aussendet und wieder einzieht. HINCKS³ bestätigt die Angaben von ALLMAN und führt die Analogie des Inhaltes der Nematophoren mit Rhizopoden noch weiter aus, indem er für das ganze Ektoderm der Hydroiden, wie REICHERT, eine Bathybiusartige Grundmasse annimmt, in welcher Nesselkapseln liegen. Während F. E. SCHULZE⁴ schon 1872 die zellige Struktur des Ektoderms der Hydroiden nachgewiesen hat, erlangten wir erst in neuester Zeit durch die

¹ BUSK, »Hunterian lectures«, 1857.

² ALLMAN, On the Occurrence of Amoebiform Protoplasma etc. Annals and Magazine of Natural History. Bd. XIII. p. 203. 1864.

³ HINCKS, British Hydroid Zoophytes. Bd. I. p. XVII. Anmerkung.

⁴ F. E. SCHULZE, Cordylophora. p. 15.

Untersuchungen von HAMANN¹ einen genaueren Einblick in die feineren Bauverhältnisse der Wehrthiere. HAMANN erklärt den Inhalt des Nematophor für einen modificirten Polypen, für welchen er die Bezeichnung Machopolyp aufstellt. Ich schließe mich dieser Anschauung an und glaube, dass der Ausdruck Nematophor für die Chitinhülle des Wehrpolypen reservirt werden soll. HAMANN hat in den weit vorstülpbaren Wehrpolypen Muskelzellen nachgewiesen und es unterliegt keinem Zweifel, dass die Bewegungen des Wehrpolypen zum Theil durch diese Muskeln bewirkt werden. Ich sage zum Theil, weil die parallelen Fasern, die in einem Bündel liegen, nur das Zurückziehen des Wehrpolypen bewirken können, während das Hervorstülpfen durch andere Gebilde verursacht wird.

Der Reichthum der südaustralischen Küstenfauna an Plumulariden ist ein außerordentlicher. Ich habe gegen vierzig verschiedene Formen gesehen, deren Skelette zum Theil schon beschrieben sind. Ich habe die meisten derselben lebend untersucht und möchte hier einige Beobachtungen mittheilen, welche ich an ihren Wehrpolypen gemacht habe.

Trotz der außerordentlichen Verschiedenheit, welche uns in der Zahl und Anordnung, in der Gestalt und Größe derselben entgegentritt, lassen sich doch alle auf drei Grundformen zurückführen, die oft zugleich an demselben Stocke vorkommen :

- 1) Wehrthiere mit Nesselkapseln,
- 2) Wehrthiere mit Klebzellen,
- 3) Wehrthiere mit Nesselkapseln und Klebzellen.

1) Wehrthiere mit Nesselkapseln.

Die Wehrthiere mit Nesselkapseln finden sich hauptsächlich an den Plumularia-ähnlichen Hydroiden. Sie entsprechen der von HAMANN² gegebenen Abbildung.

Die solide Entodermachse (Fig. 4 *Ent*) besteht aus ähnlichen Elementen wie die Tentakelachse und reicht bis zur Mitte des Wehrthieres. Das Entoderm des Zweiges, dem der Wehrpolyp aufsitzt, geht direkt in das Entoderm des letzteren über. Die Zellen, welche die innere Auskleidung des Coenosarkrohres des Zweiges bilden, sind trüb und mit Körnchen ganz angefüllt. Die nächsten Entodermzellen der Wehrthierachse sind ebenfalls trübe und ganz von Plasma erfüllt. Erst in einiger Entfernung vom Zweige beginnen die Achsenzellen mehr die Gestalt von Chordazellen anzunehmen, wie sie die Zellen der Tentakelachse aus-

¹ O. HAMANN, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XV. p. 47.

² O. HAMANN, Der Organismus der Hydroidpolypen. Taf. XXV.

zeichnet; jedoch sind die Entodermzellen der Machopolyphen auch im distalen Theile der Achse viel trüber und plasmareicher als die entsprechenden Gebilde in den Tentakeln. Im kontrahirten Zustande sind sie völlig undurchsichtig.

Das Ektoderm ist hoch entwickelt und besteht aus zwei Schichten, einer epithelialen und einer subepithelialen. Die Deckzellen erscheinen cylindrisch, wenn der Machopolyp zusammengezogen ist, hingegen niedrig und flach, wenn das Wehrthier sich streckt. Diese Deckzellen sind zu meist ganz von Plasma erfüllt, sie finden sich auf dem ganzen basalen Theile des Wehrthieres. Zwischen denselben und der dünnen Stützlamelle, welche den Entodermzellen dicht anliegt, findet sich eine Schicht von glatten Muskelfasern, die nicht den Deckzellen angehören, sondern entschieden subepithelial sind. An Isolationspräparaten gelingt es leicht, an den isolirten Fibrillen die Muskelkörperchen nachzuweisen (Fig. 2, 3), welche zwischen die centripetalen Enden der Deckzellen zu liegen kommen und somit interstitielle Zellen genannt werden können.

Die Muskelfasern bilden ein cylindrisches Rohr, indem sie in paralleler Lage der Stützlamelle aufliegen. Sie laufen, wenn der Wehrpolyp zusammengezogen ist, geradlinig und longitudinal. An dem Ende der Entodermachse endet auch der Muskelcylinder und es finden sich hier in der subepithelialen Schicht zwei bis vier schöne große multipolare Ganglienzellen (Fig. 4, 3 G). In der oberflächlichen Schicht des ganzen Endtheiles des Machopolyphen begegnen wir großen länglichen Nesselkapseln (Fig. 4, 3 N). Jede Nesselkapsel ist von einer dünnen Plasmahülle umschlossen, nur das centrifugale Ende scheint frei zu liegen. In dieser Plasmahülle findet sich ein platter Kern. Der Cnidocil ist kurz und bildet mit der Oberfläche einen Winkel von 60° . Er liegt stets dem Kern gegenüber. Zuweilen ist derselbe schwach gekrümmt und dann stets die konkave Seite der Nesselkapsel zugekehrt.

Das centripetale Ende der Plasmahülle zieht sich in einen Fortsatz aus, der radial liegt und stets gerade erscheint. Alle diese Fortsätze vereinigen sich an dem centrifugalen Ende der Entodermachse. Also an demselben Orte, wo die Ganglienzellen liegen. Außerdem finden sich in dem Endköpfchen des Wehrthieres auch radiale Muskelfasern, die zuweilen den Stielen der Cnidoblasten dicht anliegen (Fig. 3 M). Überdies kommen indifferente Stützzellen mit breiter centrifugaler Endplatte (Fig. 3 St) vor. Einige der oberflächlichen Zellen zeichnen sich durch ihre Schmächtigkeit aus und dürften als Sinneszellen zu deuten sein (Fig. 3 Si). Es ist mir jedoch nicht gelungen, einen Zusammenhang dieser Zellen mit den subepithelialen Ganglienzellen nachzuweisen, so

dass ich nicht sicher bin, ob diese Elemente einer Tastfunktion vorstehen oder nicht.

Die Wehrpolyphen sind einer außerordentlichen Ausdehnung in die Länge fähig, welche aber langsam, so wie die Ausbreitung der Tentakeln von Hydra, erfolgt, und niemals jene Präcision und Raschheit der Bewegung erkennen lässt, welche die soliden Tentakeln auszeichnen. Viel strammer erfolgt das Einziehen des Wehrthieres, welches in einer halben Sekunde bewerkstelligt werden kann. Die Bewegungen des ausgestreckten Wehrthieres sind unbedeutend und in der That amöboid.

Sowohl die Ausdehnung und Zusammenziehung, als auch die Bewegungen, welche im ausgestreckten Zustande ausgeführt werden, lassen sich leicht als Wirkungen zweier Antagonisten erkennen. Ganz so wie bei den Tentakeln haben wir es auch hier mit einem elastischen Stabe zu thun, an dem allseitig longitudinale Muskeln anliegen. Dass die Ausdehnung nicht so rasch wie am Tentakel erfolgt, wird leicht dadurch erklärt, dass die Achsenzellen des Wehrpolyphen noch nicht jenen Grad der Differenzirung erreicht haben, wie die Chordazellen der Tentakelachse. Dies ist jedenfalls darauf zurückzuführen, dass die Tentakeln phylogenetisch weit ältere Bildungen sind als die Machopolyphen, und demnach ihre Achsenzellen viel länger Zeit hatten sich ihrer neuen Bestimmung anzupassen, als die Entodermzellen jener Polyphen, welche sich in Wehrthiere umbildeten.

Wenn wir von einer Protohydra mit hohlen Tentakeln ausgehen, und ihre Umwandlung in einen Wehrpolyphen einer Plumularide betrachten, so tritt uns ein allmähliches Zurückdrängen des Gastralraumes entgegen. Zuerst werden die Tentakeln solid, hierauf verwachsen die Magenwände. Zuerst Centralisation des Gastralraumes in der Person, hierauf Centralisation im Stock.

Jedenfalls werden die Machopolyphen als Defensivwaffen benutzt, da sie sich nicht zurückziehen, wenn man den Polyphenstock berührt; im Gegentheil aus ihren Chitinbechern hervortreten, wenn man den Zweig, auf welchem sie sitzen, vom Stocke trennt.

In wie weit die Wehrthiere mit Nesselkapseln in den Nematophoren vieler Plumularia-Arten auch offensiv thätig sind, konnte ich nicht feststellen, es dürften jedoch diese eben so wie die unten zu besprechenden Machopolyphen mit Klebzellen zum Fangen der Beute verwendet werden. Bei allen Plumularia-Arten, welche ich untersucht habe, blieben die Nesselkapseln am centrifugalen Ende des Wehrpolyphen stets an der Spitze des Wehrthieres und machten somit alle Bewegungen desselben mit. Ich muss dies der ALLMAN'schen¹ Angabe gegenüber besonders

¹ ALLMAN, A Monograph of the Gymnoblasic Hydroids. Bd. I. p. 416.

hervorheben. ALLMAN schließt nämlich aus seinen Beobachtungen an einzelnen Plumulariden, dass »the clusters of thread-cells, when they exist, remain quite stationary, being never carried out with the sarcode in its pseudopodial processes«. Ich glaube nachweisen zu können, dass diese Beobachtung auf eine andere Thatsache zu beziehen ist, wie ALLMAN glaubt und bin sicher, dass in allen Fällen, die ich beobachtet habe, wenn Nesselkapseln und keine Klebzellen an dem Machopolyphen vorkamen, die Nesselkapseln bei der Bewegung des Wehrthieres nie zurückgelassen wurden.

2) Wehrthiere mit Klebzellen.

Die Wehrthiere (Fig. 6), welche in diese Kategorie gehören, finden sich vornehmlich in jenen Nematophoren von Aglaophenia-Arten, welche vor den Nährthieren liegen. Außerdem dürften sie der Gattung Antennularia zum Theil zukommen. An anderen Plumulariden, die wegen ihrer eigenthümlichen Gonophoren die Aufstellung einer neuen Gattung erfordern werden, habe ich solche Machopolyphen zusammen mit Nesselkapseln tragenden Wehrthieren beobachtet. Sie sind in ihrem Baue nicht wesentlich von den oben besprochenen verschieden. Der größte Unterschied besteht darin, dass sie statt der Nesselkapseln Klebekörnchen besitzen, welche den entsprechenden Elementen der Fangfäden der Ctenophoren vollkommen gleich gestaltet sind.

Die Klebethiere, wie ich diese Machopolyphen kurzweg nennen werde, zeichnen sich durch ihre außerordentliche Beweglichkeit aus. Wenn schon den Nesselkapsel-haltigen Wehrthieren eine seltene Gestaltveränderung möglich ist, so können die Klebethiere sich vollends zu langen feinen Fäden ausziehen, an deren Ende dann eine bulböse Anschwellung liegt, welche selbst wieder bedeutender Formveränderung fähig ist.

In diesen Wehrthieren lassen sich Deckzellen, subepitheliale Muskeln und Ganglien, die Stützlamelle und die Entodermachse nachweisen. Der verdickte Endtheil besteht aus pyramidalen Zellen in radialer Anordnung, die alle, oder doch zum größten Theil Klebekörnchen erzeugen. Man findet nämlich in ihnen je einen rundlichen Tropfen einer stark lichtbrechenden Substanz (Fig. 5 K). Hierdurch gewinnen diese Zellen ganz das Aussehen von Drüsenzellen. Der Tropfen entsteht am verjüngten centripetalen Ende als kleine Vacuole und wandert während seines Wachstums gegen das verbreiterte centrifugale Ende der Zelle hin. Das fertige Klebekorn erreicht nahezu den Durchmesser der freien Oberfläche seiner Bildungszelle und ist kugelförmig. Es ragt über die

Oberfläche der terminalen Verdickung des Wehrthieres ziemlich weit vor (Fig. 5 *K* und 6): Solche fertige Klebekörner finden sich zwar meist in beträchtlicher Anzahl, sie stehen jedoch nicht so dicht gedrängt, wie auf der Oberfläche der Greifapparate der Ctenophoren und zeigen auch niemals jene regelmäßige Anordnung, die CHUN¹ von Euplokamis Stationis abbildet. Die große Ähnlichkeit unserer Wehrpolypen mit den Greiffäden der Rippenquallen fällt sofort in die Augen. Der Unterschied liegt eigentlich nur darin, dass der Faden selbst bei den Plumulariden nicht spiralg aufgerollt wird. Wir kommen auf die Analogie dieser Waffen unten zurück. ALLMAN² bildet eine Antennularia ab, deren Wehrthiere verzweigt sind. Ich habe an den australischen Arten dieser Gattung, welche bloß Machopolypen mit Klebzellen enthalten, Verzweigungen nur dann gesehen, wenn einzelne Klebekörnchen an irgend einem Gegenstande, der nicht herangezogen werden konnte, haften blieben und sich dann bei der Zusammenziehung des Wehrthieres der verdickte Endtheil lang auszog. Klebte nun eine andere Partie desselben an irgend einem Gegenstand an, und kontrahirte sich der Machopolyp noch weiter, so erlangte er zuweilen eine in gewissem Sinne ramificirte Gestalt.

Diesen Wehrpolypen kommt eine ausschließlich offensive Thätigkeit zu. Wird der Polypenstock beunruhigt, so ziehen sich dieselben in ihre Chitinbecher zurück. Ich kann die Angaben von ALLMAN³, dass die »Pseudopodien-artigen Fortsätze« nur an ganz frischen Stöcken sichtbar sind, für die Klebepolypen vollkommen bestätigen, und glaube, dass die Angaben von ALLMAN und HINCKS sich auch in erster Linie auf diese Klebepolypen beziehen. Auf die Funktion derselben kommen wir unten nochmals zurück.

3) Wehrthiere mit Nesselkapseln und Klebzellen.

Diese Machopolypen (Fig. 4 *B*) finden sich ausschließlich bei der Gattung Aglaophenia und zwar kommen sie hier in jenen Nematophoren vor, welche hinter den Nährthieren liegen und über diese vorragen. Ich nenne sie die paarigen oberständigen Wehrthiere.

Für unsere Untersuchung eignen sich einige hier sehr häufige Aglaophenia-Arten mit mächtigen oberständigen Wehrthieren vortrefflich. Die Nematophoren, welche diese Machopolypen enthalten, haben außer der kreisförmigen Öffnung am Ende auch noch ein ovales Loch an der Seite; dieses liegt dem Nährthiere zunächst, an jener Stelle, wo der

¹ C. CHUN, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. Taf. XVIII, Fig. 44.

² ALLMAN, A Monograph of the Gymnoblasic Hydroids. Bd. I. p. 116.

³ ALLMAN, A monograph of the Gymnoblasic Hydroids. Bd. I. p. 115.

Chitinbecher des Nährthieres endet, an der konkaven vorderen Seite des Nematophors, welche dem Nährpolypen zugekehrt ist. In diesen Nematophoren nun sitzen Wehrpolypen, die aus zwei Theilen zusammengesetzt sind. Im distalen Ende liegen Nesselkapseln (Fig. 4) dicht unter der terminalen Öffnung, während aus der proximalen Öffnung ein Faden ausgestoßen werden kann, an dessen Ende ein Klebeköpfchen sitzt. Der distale Theil gleicht einem Wehrthiere mit Nesselkapseln, während der proximale Theil einem Klebethiere zu vergleichen ist.

Von dem ersteren ist jedoch nur jener Theil entwickelt, welcher dem distalen Theile eines Wehrthieres mit Nesselkapseln, wie ich es oben beschrieben habe, entspricht. Es findet sich keine Entodermzellenachse und daher auch keine Stützlamelle. Wohl aber kommen Ganglienzellen in der subepithelialen Schicht vor und es finden sich zwischen den Cnidoblasten radiale Muskeln und Stützzellen, vielleicht auch Sinneszellen vor. Dieser Theil des Wehrthieres ist, da ihm der muskulöse Stiel fehlt, nur wenig beweglich und wird nur eine kurze Strecke weit aus der terminalen Öffnung des Nematophors hervorgestülpt. In dem basalen Theile des Nematophors findet sich nun ein zweites Köpfchen, welches durchaus einem Klebepolypkopf gleicht. Sein verdicktes Ende kann aus der unteren Öffnung des Nematophors weit vorgestülpt werden und besitzt eine Entodermachse.

Obgleich nun das Ganze beim ersten Anblick eher den Eindruck macht, als ob wir es hier mit zwei modificirten Polypen zu thun hätten, so weist doch die einfache, ungetheilte Entodermachse darauf hin, dass das Ganze einem Polypen homolog ist. Wenn wir die Entwicklung dieser Wehrthiere verfolgen, so sehen wir deutlich, dass beide Stücke Theile eines Anfangs einfachen Wehrpolypen sind.

Das Ende der Zweige bildet nämlich stets ein Paar von Wehrpolypen, indem, lange bevor die Nährthiere vor denselben sich entwickelt haben, das nächste Paar von Machopolypen sprosst. An den Zweigenden junger Stöcke kann man alle Stadien finden und so ist es leicht die Entwicklung zu verfolgen.

Junge Wehrpolypen dieser Art stecken in einem Chitinbecher, dessen Hinterrand etwas höher ist als der Vorderrand. Sie sind ganz von Nesselkapseln erfüllt und ziemlich beweglich, so dass sie ihre Mitrailleusen-ähnlichen Köpfchen beträchtlich weit hervorstrecken können. Während nun an der Vorderseite kein Chitin abgeschieden wird, wächst der Hinterrand sehr rasch. Auf diese Art gewinnt der Nematophor die Gestalt eines sehr schief abgestutzten, geraden Kreiscylinders. Nun hört die Chitinabscheidung an dem tieferen Theile des elliptischen Randes auf, während der höchste Theil rasch nach allen Seiten wächst

und seine Ränder sich schließlich wieder zu einer Röhre schließen. Diese Röhre verlängert sich nun und biegt sich bei einigen Aglaophenien hakenförmig nach außen.

In einigen Fällen wird die Bildung von zwei Öffnungen nicht erreicht und es besitzen dann die Nematophoren eine mehr oder minder breite Spalte, welche die beiden Öffnungen verbindet. Dieser Fall gilt ausnahmslos (?) für jene Nematophoren, welche dem Nährthiere auf seiner Oberseite in der Symmetralebene des Zweiges dicht anliegen, den unpaaren, oberständigen Machopolypen.

Selbst dann, wenn bereits die beiden Öffnungen getrennt sind, wenn sich vor dem Nematophor ein Nährpolyp anlegt und schon die Knospen des nächsten Paares von Wehrthieren angedeutet sind, finden sich noch immer keine Klebzellen. Es steckt vielmehr hinter jeder Öffnung eine Nesselbatterie. Erst später beginnen in den Stützzellen zwischen den Cnidoblasten der unteren Batterie kleine Tropfen aufzutreten, welche in älteren Wehrthieren bereits die Form und Größe von Kleb- körnern erreichen. Inzwischen vermindert sich die Zahl der Cnido- blasten, indem die Nesselkapseln ausfallen und die Plasmahüllen rück- gebildet werden. Oft finden sich jedoch auch noch später einzelne Nesselkapseln auf dem Kopfe des Greiffadens, welche erst spät aus- gestoßen werden. An älteren Theilen der Stöcke kommen sie nie vor.

ALLMAN¹ giebt an, dass bei einigen Plumulariden und besonders bei Antennularia der Nematophor durch ein Diaphragma in zwei Stockwerke getrennt wird. Ich kann diese Angabe auch für die australischen Antennularien bestätigen und hinzufügen, dass auch bei vielen (viel- leicht allen?) Aglaophenia-Arten ein solches Diaphragma in den paarigen oberständigen Nematophoren mehr oder weniger entwickelt ist.

Die Theilung des Leibes der Nährthiere der Plumulariden in eine orale und eine aborale Hälfte, welche durch eine beträchtliche cirkuläre Einschnürung in der Längsmittle verursacht wird, ist bereits von HAMANN² beschrieben worden. Seine Angaben sind auch für die australischen Arten zutreffend. Die Theilung der großen Wehrpolypen in eine distale defensive und eine proximale offensive Hälfte scheint mir darauf hinzudeuten, dass in diesem Falle der centripetale Theil dem aboralen, der centrifugale aber dem oralen Theile des Nährthieres homolog sein dürfte.

Ich habe die Wirkungsweise der Wehrthiere am lebenden Thiere zu verfolgen öfters Gelegenheit gehabt und will hier das Wichtigste

¹ ALLMAN, A Monograph of the Gymnoblasic Hydroids. Bd. I. p. 28.

² O. HAMANN, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. XV. p. 57.

darüber mittheilen. Die Aglaophenien leben zumeist von Zoëen und anderen Larven. Kommt eine Zoëa mit einem Tentakel in Berührung, so wird sie von einigen Nesselfäden getroffen und macht vehemente Bewegungen um zu entkommen. Diese Bewegungen fallen aber erfolglos aus, was ich einer betäubenden Wirkung der Nesselfäden zuschreiben möchte. So wie die Zoëa den Tentakel berührt hat, neigen und strecken sich alle Greiffäden, die zu dem betreffenden Polypen gehören, es sind deren fünf, nach der Stelle hin. Gewöhnlich berührt die Zoëa sogleich das klebrige Köpfchen des einen oder des anderen Greiffadens (Fig. 4) und klebt daran fest. Während nun der Beute-beladene Faden sich rasch verkürzt, verklebt sich die Zoëa, welche sehr kräftige Bewegungen ausführt, bald mit mehreren Greiffäden, die sich verkürzen, sobald sie berührt werden. Die Zoëa ist bald so umringt, dass sie keine Bewegungen mehr machen kann. In diesem Zustande gelangt sie abermals in den Bereich der Tentakeln. Die Ablösung von dem Köpfchen des Greiffadens erfolgt auf die Weise, dass die Klebekörnchen ausgestoßen werden. Ob den Klebekörnchen auch eine giftige Wirkung zuzuschreiben ist, lässt sich nicht bestimmen. Ich habe den Fall nie beobachtet, dass eine Zoëa, die einmal auf den Leim gegangen war, sich wieder befreit hätte.

Ganz ein anderes Bild bietet es, wenn ein größeres Thier, etwa ein Annelid, zufällig einen Tentakel berührt. Sofort werden alle Greiffäden eingezogen, es treten hingegen die Nesselbatterien an den terminalen Enden der großen Nematophoren weit vor. Auch die Tentakeln werden geborgen, so dass der Vergleich mit einer Karrébildung bei einer Kavallerieattacke, gewiss am Platze ist.

Ich habe oben hervorgehoben, dass ALLMAN'S Angabe, es würden die Nesselkapseln nicht mit dem übrigen Theile des Wehrthieres hervorgestoßen, auf ein besonderes Verhältniß zu beziehen ist. Ich glaube nämlich, dass er solche zusammengesetzte Wehrthiere beobachtet haben dürfte, bei welchen die Nesselkapseln freilich nicht mit dem Greiffaden, wohl aber für sich vorgestülpt werden können.

Ich bin selbstverständlich weit entfernt davon, einen genetischen Zusammenhang zwischen jenen Ctenophoren, welche Greiffäden besitzen, und den Plumulariden anzunehmen; dennoch aber glaube ich, dass durch die Entdeckung von Klebekörnchen an Hydroiden einiges Licht auf die entsprechenden, bisher vereinzelt dastehenden Gebilde bei den Ctenophoren geworfen wird. Da wir an den Plumulariden sehen, dass bei der Entwicklung der zusammengesetzten Wehrpolypen zuerst Nesselkapseln auftreten und diese dann successive durch Klebekörnchen ersetzt werden, so können wir wohl annehmen, dass die

Klebekörnchen die phylogenetisch jüngere Bildung repräsentiren. Dieselben Ursachen müssen dieselben Wirkungen hervorbringen, und so kann gar wohl die Zuchtwahl bei den Plumulariden wie bei den Ctenophoren die Nesselkapseln in Klebekörnchen zum Theil umgewandelt haben — wir haben eben analoge Bildungen vor uns.

CHUN¹ und später CLAUS² haben die Homologie von Klebekörnchen und Nesselkapseln ausgesprochen, und ich glaube, dass durch die oben geschilderten Beobachtungen diese Deutung völlig als richtig festgestellt wird.

Wenn wir weiter fragen, welchem Gewebe die Zellen, in welchen die Klebekörnchen entstehen, zuzuzählen sind, so muss sofort die große Ähnlichkeit mit Hautdrüsen, wie wir sie von verschiedenen Coelenteraten kennen, auffallen. Ich stehe auch nicht an, sie den einzelligen Hautdrüsen zuzurechnen, und betrachte das Klebekörnchen, welches eben so wie die Nesselkapsel nur einmal wirkt und dann verloren geht, als Sekret derselben.

II. Über Nesselzellen in der Schirmgallerte von *Crambessa mosaika* (Fig. 7).

Bei der histologischen Untersuchung dieser prächtigen, zuweilen in ungeheueren Schwärmen auftretenden rhizostomen Meduse bin ich auf eigenthümliche Gebilde (Fig. 7) gestoßen, welche sich in der Schirmgallerte finden.

Die Schirmgallerte ist ziemlich derb und gleicht im feineren Baue der von mir ausführlich beschriebenen Gallerte von *Cyanea Annaskala*³. Nur liegen hier, der derberen Konsistenz gemäß, die Fibrillen viel dichter als bei *Cyanea*. Die Vermehrung an Zahl betrifft hauptsächlich die glatten Fibrillen. Körnige Fasern finden sich in besonders guter Ausbildung unter der Riechgrube. Sie laufen hier hauptsächlich vertikal und durchsetzen somit die Schirmgallerte quer. Trotz der, durch ihre Lage bedingten Wahrscheinlichkeit, dass wir es hier mit Nervenfasern zu thun haben, welche die Sinnesepithelien der oralen und der aboralen Schirmfläche verbinden, bin ich doch nicht geneigt, sie mit irgend welcher Sicherheit als Nerven zu erklären, da es mir trotz aller Mühe nicht gelungen ist, einen direkten Zusammenhang der Nervenfasern, welche sich unter den Sinnesepithelien ausbreiten, mit denselben nachzuweisen.

Einige der körnigen Fasern der Gallerte unter der Riechgrube ver-

¹ CHUN, Die Greifzellen der Rippenquallen. Zoolog. Anzeiger. Bd. I. p. 50.

² CLAUS, Grundzüge der Zoologie. p. 297 Anmerkung.

³ R. v. LENDENFELD, *Cyanea Annaskala*. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII. p. 472.

dicken sich an einzelnen Stellen und enthalten große, lange und schmale, schwach säbelförmig gekrümmte Nesselkapseln. In der Verdickung des körnigen Fadens, in welcher die Nesselkapsel liegt, lässt sich stets ein Kern nachweisen, und es ist somit wohl das Ganze als Cnidoblast zu deuten.

Ich fand einige der Kapseln entladen, und es war in diesen Fällen der Nesselfaden vielfach geknickt in dem körnigen Plasma eingebettet, welches die Kapsel umgiebt. Die Konsistenz der Gallerte gestattet es, dass man durch dieselbe Schnitte legt, ohne sie vorher zu härten. Ich war hierdurch in die Lage versetzt, diese Nesselkapseln im lebenden Zustande zu beobachten. Durch Zusatz von Essigsäure kann man sie sofort zur Entladung bringen, es bleibt jedoch der Faden stets innerhalb des Plasma und tritt nie in die Gallerte aus. Dies scheint darauf hinzuweisen, dass zwischen der Gallerte und dem Cnidoblast eine feste Grenzschicht liegt, welche freilich nicht optisch wahrnehmbar ist. Ich habe eben so wie an den Tentakeln von *Cyanea Annaskala* (l. c.) auch hier versucht, ob sich die Nesselkapseln auch dann entladen, wenn kein direkter Reiz sie trifft, um zu erkennen, ob eine Nerventhätigkeit bei der Entladung der Kapsel mit im Spiele ist. Es gelingt dieser Nachweis im gegebenen Falle sehr leicht. Wenn man einen Querschnitt durch den Schirmrand unter der Riechgrube derart unter das Deckglas bringt, dass die Riechgrube frei vorschaut und hierauf das Sinnesepithel derselben mit Essigsäure betupft, so gehen die Nesselkapseln nach einander los und zwar diejenigen zuerst, welche der gereizten Stelle zunächst liegen.

Wenn hierdurch einerseits die nervöse Natur der körnigen Fäden, mit denen die Cnidoblasten gewiss und das gereizte Sinnesepithel vielleicht in Kontinuität stehen, wahrscheinlich gemacht wird, so fordert diese Art der Nesselkapselentladung zu einer Betrachtung heraus, wie denn die Kapsel gesprengt wird. Wir haben hier keinen mechanisch wirkenden Cnidocil und können auch nicht einen von den Seiten auf den Cnidoblasten geübten Druck als die Ursache der Sprengung ansehen. Es scheint mir vielmehr aus dem geschilderten Thatbestande mit Nothwendigkeit zu folgern, dass der Reiz durch die Faser auf das Plasma des Cnidoblasten übertragen wird und dieses zur Kontraktion veranlasst. Denn es ist wohl eine Grundeigenschaft des noch nicht differenzierten Plasmas, sich auf Reize hin zu kontrahieren. Das Plasma des Cnidoblasten hat aber die Gestalt einer geschlossenen Röhre, und die gleichförmige Kontraktion einer solchen Röhre wird ein Überwiegen des Druckes an den Seiten der länglichen Kapsel zur Folge haben, wodurch dann der Nesselfaden hervorgepresst wird.

Diese Nesselkapseln kommen ausschließlich jenem Theile des Schirmes zu, welcher als sogenannte Deckplatte die Höhlung, in welcher der Randkörper liegt, von oben schließt. Jedenfalls dienen sie als Defensivwaffen zum Schutze der Randkörper und sind somit jenem Nesselwulste analog, welcher sich über dem Nervenring der Craspedoten hinzieht.

III. Über Nesselzellen.

Die werthvollen Untersuchungen von HAMANN¹ haben unsere Kenntnis über diese eigenthümlichen mikroskopischen Waffen wesentlich gefördert. Während WRIGHT², der Entdecker der Palpocils der Syncoryne, den Cnidocils ohne Weiteres die Funktion von Tastborsten zuschrieb, erhob schon SCHULZE³ Bedenken gegen eine solche Deutung, und HAMANN sucht nun den Nachweis zu erbringen, dass wir es bei den Nesselzellen nicht mit Sinneszellen zu thun haben. Ich glaube, dass sich wohl alle Zoologen dieser Anschauung anschließen werden. HAMANN sucht nachzuweisen, dass jener centripetale Fortsatz, den SCHULZE (l. c.) entdeckte und den alle späteren Forscher an den Cnidoblasten ebenfalls aufgefunden haben, nichts Anderes als ein Stiel ist, der mit der Stützlamelle im direkten Zusammenhange steht und ein Umwandlungsprodukt eines Theiles des Plasmas jener Zelle darstellt, welche auch die Nesselkapsel in sich erzeugte. Er giebt an, dass dieser Stiel die gleichen optischen und chemischen Eigenschaften besitzt wie die Stützlamelle. Aus seinen sorgfältigen und auf alle Gruppen der Coelenteraten ausgedehnten Beobachtungen zieht er nun den Schluss, dass bei allen Cnidarien dem Fortsatz nur eine Stützfunktion zukommt. Diesem Induktionsschlusse kann als solchem natürlich gar keine Gewissheit zugesprochen werden und er ist auch in der That nicht richtig.

Ich habe an Isolationspräparaten von *Cyanea Annaskala*⁴ öfters Cnidoblasten gesehen, deren centripetale Ausläufer mit Ganglienzellen der subepithelialen Schicht in Verbindung standen. Abgesehen hiervon sind diese Fortsätze nicht hyalin, sondern körnig und nicht von jenem Theile des Plasmas verschieden, welcher die Nesselkapsel umgiebt und in der Nähe des Kernes liegt. Außer diesen Nesselkapseln habe ich auch kleinere beschrieben, an denen ich keine Fortsätze nachweisen

¹ O. HAMANN, Über Nesselkapselzellen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XV.

² STRETHILL WRIGHT, On Palpocils etc. Proceedings of the R. Phys. Society of Edingburgh. Bd. I. p. 341.

³ F. E. SCHULZE, *Cordylophora*. p. 23.

⁴ R. v. LENDENFELD, *Cyanea Annaskala*. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII. p. 480.

konnte und deren Entladung nicht, wie jene der großen, vom Willen des Thieres abhängt. Ich halte es für wahrscheinlich, dass diesen in der That solche Stiele zukommen, wie sie HAMANN beschreibt, die mir aber wegen ihrer Feinheit entgangen sind. Ich habe nämlich (l. c.) gefunden, dass die Oberfläche der Gallerte unter den Nesselwarzen Rauigkeiten aufweist. Diese Rauigkeiten gleichen scharfkantigen Meereswellen, und es wäre wohl möglich, dass von den vorragenden Spitzen feine Fäden abgehen, die am distalen Ende die kleinen Nesselkapseln tragen.

Für die Stiele der Nesselkapseln einer Syncoryne, welche ich genauer untersucht habe, und die sich durch ihren vierstrahligen Bau auszeichnet, kann ich die Angaben HAMANN'S vollkommen bestätigen. Der Stiel ist gerade hyalin und am distalen Ende becherartig erweitert.

Anders verhält es sich mit den Nesselkapseln von Medusen und Actinien, ihre Fortsätze sind körnig und ihrer Substanz nach wesentlich von der Gallerte und der Stützlamelle verschieden. Sie sind stets weich, meist gekrümmt und gleichen durchaus Plasmasträngen. Es lässt sich leicht nachweisen, dass eben so wie an den Tentakeln von Cyanea auch bei den Actinien die Entladung der Nesselkapseln vom Willen des Thieres abhängt, so dass wir annehmen müssen, dass irgend ein Mechanismus bei diesen Thieren existirt, welcher mit dem Nervensystem des Thieres in Zusammenhang ist, und dessen Wirkung darin besteht, dass er unter Umständen einen Druck auf die Nesselkapselwände ausübt. Ein solcher Mechanismus könnte innerhalb des Cnidoblast oder außerhalb desselben vorhanden sein.

Ich glaube nun, dass das erstere der Fall ist und stütze meine Ansicht auf drei Thatsachen.

Erstens haben wir in dem Cnidocil eine Bildung vor uns, welche offenbar mit dem Mechanismus zur Entladung eben so in Zusammenhang steht, wie das Nervensystem des Thieres, weil eben so eine Berührung des Cnidocils unter Umständen hinreicht die Kapsel zu sprengen, wie ein Willensimpuls des Thieres. Nun aber ist es gerade die Plasmahülle der Nesselkapsel, in welche sowohl der Cnidocil wie auch der Stiel münden, und so wird wohl auch an jenem Orte allein der Mechanismus zu suchen sein, welcher von beiden Seiten her in Bewegung gesetzt werden kann.

Es ist freilich nicht unmöglich, dass die Reizung des Cnidocils in der That als Empfindung zur Kenntnis der subepithelialen Ganglienzellen gelangt und von hier aus dann erst irgend ein anderweitiger

Mechanismus zur Entladung der Nesselkapseln in Bewegung gesetzt wird. Dies scheint mir jedoch höchst unwahrscheinlich.

Zweitens entladen sich die Nesselkapseln in dem Schirm von *Crambessa mosaika* auf Nervenreize hin und es wird wohl kaum anzunehmen sein, dass diese Reize die Gallerte in der Umgebung der Cnidoblasten zur Kontraktion bringen, vielmehr dass sie das Plasma des Cnidoblasten selbst zu einer entladenden Aktion veranlassen.

Drittens ist hier die bemerkenswerthe Entdeckung von CHUN¹ anzuführen, welcher in der Plasmahülle der Nesselkapseln von *Physalia* ein Netzwerk von kontraktile Fasern nachgewiesen hat, durch deren Zusammenziehung leicht eine Sprengung der Kapsel bewirkt werden kann. Hier finden wir an einem, wegen seiner Nesselfähigkeit berühmten Thiere, das Plasma des Cnidoblasten auf einer höheren Stufe, es hat schon Muskelfasern ausgeschieden.

In Anbetracht dieser Erwägungen möchte ich die Kontraktion der Plasmahülle als Entladungsursache der Nesselkapsel annehmen, und nicht eine Kontraktion des Stieles.

Ich habe die Besprechung der centripetalen Enden der Stiele der Nesselzellen der unter I beschriebenen Wehrthiere bis jetzt verschoben, weil sie von allgemeinerer Wichtigkeit sein dürfte. Obwohl ich nicht sicher bin, so hat es mir doch den Eindruck gemacht, als ob die Stiele, wie HAMANN angiebt, sich mit der Stützlamelle verbinden und ihnen somit nur eine Stützfunktion zuzuerkennen ist, dass aber von den multipolaren Ganglienzellen feine Fäden an diesen Stielen emporziehen und sich mit dem Plasma des Cnidoblasten in Verbindung setzen (Fig. 3).

Wenn wir die morphologischen Verhältnisse der Nesselzellen mit der Beobachtung lebender Thiere im Aquarium zusammenhalten, so wird uns besonders eine Eigentümlichkeit der sandbewohnenden Actinien auffallen: obwohl hunderte von Kapseln sich entladen, wenn ein verdauungsfähiger Körper die Cnidocils berührt, so geht doch keine einzige los, wenn Sand auf dieselben fällt. Bringt man einen eben abgerissenen Tentakel unter das Mikroskop, und sind in dem Wasser viele kleine Thiere, so kann man leicht beobachten, wie jede Berührung eines Thieres mit der Tentakeloberfläche von einem Salvenfeuer von Nesselfäden begleitet ist, während man nicht einen einzigen hervorlocken kann, wenn man einen raschen Strom erzeugt und Sandkörnchen, Deckglasplitter und dergleichen unter das Deckglas bringt.

Es scheint somit bei den Actinien vom Willen des Thieres abzu-

¹ C. CHUN, Die Natur und Wirkungsweise der Nesselzellen bei Coelenteraten. Zoologischer Anzeiger. Bd. IV. p. 646.

hängen, ob die Berührung des Cnidocils eine Entladung zur Folge haben soll oder nicht. Wenn man diese Erscheinung mit der Thatsache zusammenhält, dass niemals Nesselkapseln entladen werden, wenn das Thier seine Tentakeln einzieht, wenn der Druck in der Umgebung der Cnidoblasten durch die Muskelkontraktion erhöht wird und die Cnidocils andere Körpertheile berühren, so glaube ich gerechtfertigt zu sein den folgenden Vorgang bei der Entladung der Nesselkapseln als den wahrscheinlichsten anzusehen: Es besteht ein kontinuierlicher Zusammenhang zwischen dem Nervensystem und dem Plasmamantel der Nesselkapsel. Die Nesselkapsel wird durch den Druck gesprengt, welchen der Plasmamantel auf dieselbe ausübt¹. Bei *Cyanea Annaskala* kommt hierzu noch ein Sternchen, welches die Haut des distalen Poles durchreißt. Bei *Physalia* hat das Plasma bereits Muskelfasern ausgeschieden. Die Kontraktion des Plasmamantels wird durch einen Reiz veranlasst, welcher vom Cnidocil, oder von einem solchen, der vom Nervensystem ausgeht. Außerdem kann aber vom Nervensystem aus ein Hemmungsreiz ausgehen, welcher den Cnidocilreiz, der unter gewöhnlichen Umständen die Kapsel sprengen würde, paralytirt. Es kann also das Nervensystem die Rolle eines »Hemmungscentrum« übernehmen, während die Entladung durch den Cnidocilreiz einer »Reflexbewegung« zu vergleichen ist. Wir sehen also schon hier den Anfang jenes Wechselspiels von Reflex und Hemmung, dem die neuere Psychologie eine so große Bedeutung zuschreibt.

Wenn wir nun die Nesselzellen betrachten, so werden wir finden, dass sie sowohl den Epithelmuskelzellen, als auch den Hautdrüsenzellen zu vergleichen sind. Jedenfalls tritt in allen Fällen mit Ausnahme von *Physalia* die Drüsennatur in den Vordergrund, denn wir haben ein Plasmaderivat, welches nach außen abgegeben wird und somit als Sekret betrachtet werden kann, während sich gewöhnlich kein kontraktiles Plasmaderivat findet und wir doch nicht von Muskel zu reden berechtigt sind, wenn wir ein Gebilde beschreiben, welches sich zwar auf Reize hin zusammenzieht, in welchem aber noch nicht zweierlei Substanzen erkennbar sind, wo also noch keine tiefgreifende Arbeitstheilung in einen kontraktilen und in einen plasmatischen Theil eingetreten ist.

Abgesehen hiervon aber spricht die doppelseitige Reizbarkeit der

¹ Ich befinde mich hierin im Einklange mit CHUN (l. c.).

Cnidoblasten dafür, dass es auch »Neuromuskelzellen« geben kann, die sich neben Sinnesorganen und Ganglienzellen finden, eine Anschauung, die von CLAUS, Gebr. HERTWIG und mir bekämpft wird. Die Cnidoblasten sind aber so eigenthümliche Gebilde, dass wohl kaum ein Schluss von diesen auf Epithelmuskelzellen gestattet sein dürfte, so dass die Neuromuskeltheorie dadurch kaum gestützt werden kann.

Besonders wird die Drüsennatur der Cnidoblasten wahrscheinlich, wenn wir eine Homologie zwischen Klebekörnchen und Nesselkapseln annehmen. Und ich möchte daher die Cnidoblasten als einzelne Hautdrüsen betrachten.

North Brighton bei Melbourne, im Oktober 1882.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVIII.

Die Buchstaben bedeuten ZEISS'sche Systeme.

Fig. 1. Wehrthier einer Plumularia im optischen Längsschnitt, halb entfaltet (F. Oc. 2). Nach dem Leben.

Ent, Entoderm des Zweiges;

Ent', Entodermachse des Wehrpolyphen;

M, subepitheliale Muskeln;

M', Muskeln, welche den centripetalen Ausläufern der Cnidoblasten anliegen;

G, Ganglienzellen;

N, Nesselkapseln.

Fig. 2. Muskeln von der Stützlamele eines Wehrthieres von einer Plumularia (L. Oc. 1). Osmium-Essigsäure-Isolationspräparat.

z, Muskelkörperchen.

Fig. 3. Theil des Köpfchens in Figur 1 stärker vergrößert (L. Oc. 1). Nach sanfter Quetschung.

M, Muskelfasern;

N, Nesselkapsel;

St, Stützzelle;

Si, Sinneszelle (?);

G, Ganglienzelle.

Fig. 4. Ein Nährthier mit den dazu gehörigen fünf Machopolyphen einer Aglaophenia (*A. parvula* Bale?) (A. Oc. 1). Im Begriffe eine Zoëa zu fangen, nach dem Leben.

A, unterständige paarige Wehrpolyphen (Klebethiere);

B, oberständige paarige Wehrpolyphen (zusammengesetzte Wehrthiere);

C, unpaarer oberständiger Machopolyp (Klebethier).

Fig. 5. Längsschnitt durch das Köpfchen eines Klebethieres derselben *Aglaophenia* (L. Oc. 4). Mikrotomschnitt durch ein Osmiumsäure-Alaunkarmin-Präparat.

Si, Sinneszellen;

K, Klebekörner.

Fig. 6. Wehrthiere derselben *Aglaophenia* (Klebethier) (D. 4). Nach dem Leben.

Ent, Entodermachse;

K, Klebekörnchen.

Fig. 7. Nesselkapsel aus der Deckplatte am Schirm von *Crambessa mosaika* (L. 4). Nach Einwirkung von Essigsäure.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [38](#)

Autor(en)/Author(s): Lendenfeld Robert Ingaz Lendlmayr

Artikel/Article: [Über Coelenteraten der Südsee. 355-371](#)