

# Studien über das Nervensystem der Lucernariden, nebst sonstigen histologischen Beobachtungen über diese Gruppe.

Von

N. Kassianow, Stud. rer. nat.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

---

Mit Tafel XXII—XXV und 11 Figuren im Text.

---

## Einleitung.

Während meiner Anwesenheit auf der biologischen Station zu Helgoland im Herbst 1898 sammelte ich die dort in großer Menge vorkommende *Craterolophus tethys* J. Clark. Es war zuerst meine Absicht, nach dem Vorschlag der Herren Prof. Dr. CHUN und Prof. Dr. O. ZUR STRASSEN die Regenerationserscheinungen dieser Scyphomeduse, welche, wie es schon MEYER (1865) angegeben hat, sehr leicht regenerirt, zu studiren.

Zu diesem Zwecke habe ich auch Experimente an *Craterolophus tethys* angestellt, die immer positive Resultate ergaben, so dass ich die Angaben MEYER's über die außerordentlich große Reproduktionskraft der Lucernariden vollkommen bestätigen kann.

Die großen Schwierigkeiten der Untersuchung aber, welche durch die außerordentliche Kleinheit der histologischen Elemente bedingt werden, und außerdem die Einfachheit des Vorganges, entsprechend der Einfachheit der gesammten Organisation, haben mir nicht erlaubt, einigermaßen wichtige Resultate über die histologischen Details der Regeneration zu gewinnen. Dagegen gelang es mir bei den histologischen Studien, welche ich an *Craterolophus tethys* vornahm, bevor ich an das Studium der Regenerationserscheinungen herantrat, Einiges zu beobachten, vor Allem über das Nervensystem, was ich in der vorliegenden Arbeit mittheilen will, nachdem es durch Untersuchung anderer Vertreter der Lucernariden vervollständigt wurde.

Die Resultate meiner Untersuchungen über die Regenerationsvorgänge selbst werde ich vielleicht bei späterer Gelegenheit beschreiben.

### A. Das Nervensystem der Lucernariden.

Das Nervensystem, welches auch bei den meisten Tesseronien unter den Scyphomedusen noch wenig erforscht ist, wurde bei den Lucernariden bis jetzt noch nicht nachgewiesen. Die Kenntnis des Nervensystems gerade dieser Medusen ist aber von großem Interesse, weil die Lucernariden selbst eine sehr interessante Stellung im System der Acraspedota einnehmen.

#### Litteratur.

Von den Forschern, welche sich besonders eingehend mit dem Studium der Lucernariden beschäftigten, glaubt A. KOROTNEW (1876) nervöse Zellen in den Tentakeln gefunden zu haben; aber das, was er für Nervenzellen hält, sind einestheils entschieden gar keine, anderentheils ist ihre nervöse Natur sehr fraglich.

O. TASCHENBERG (1877), welcher den Lucernariden eine große Arbeit gewidmet hat, hat von dem Nervensystem derselben nichts nachweisen können und ist sogar geneigt anzunehmen, dass die Muskeln der Lucernariden ohne Vermittelung eines Nervensystems auf äußere Reize reagiren.

J. CLARK (1881) fand bei *Halielystus auricula* J. Clark, welchen er außerordentlich eingehend untersuchte, keine Spuren des Nervensystems. Aus dem Vorhandensein eines Gebildes aber, das er für ein Auge hält, schließt er, dass ein Nervensystem vorhanden sein müsse und das sogar in centralisirter Form. Er meint, dass die Nervenfasern zwischen den Muskeln liegen und denselben so ähnlich sein könnten, dass es schwer fällt, sie von Muskelfasern zu unterscheiden. O. KLING (1879) bemerkt in seiner histologischen Arbeit über *Craterolophus tethys* J. Clark nichts über das Nervensystem.

Von den späteren Forschern widmete SCHLATER (1891) dem Nervensystem von *Halielystus auricula* J. Clark eine besondere Arbeit. Er glaubt es in den Randpapillen gefunden zu haben; dass seine Angaben jedoch nicht zutreffend sind, werde ich im Verlaufe meiner Arbeit zeigen.

Es ist durchaus nicht erstaunlich, dass das Nervensystem der

Lucernariden so vielen Forschern, die sich mit diesen Medusen eingehend beschäftigten, entging; denn auf Schnitten, selbst den dünnsten, ist es außerordentlich schwer, das Nervensystem zu entdecken. Auch meine Untersuchungen blieben deshalb lange ganz erfolglos. Erst auf einem Macerationspräparat von der exumbrellaren Gallerte von *Craterolophus tethys* gelang es mir einen Nervenplexus zu finden.

Als ich dann meine Untersuchungen während eines Aufenthaltes auf der biologischen Station der Insel Tatihou (St.-Vaast, Bretagne) auf zwei von den anderen Lucernaridengattungen, nämlich *Lucernaria campanulata* Lmx. und *Halielystus octoradiatus* J. Clark ausdehnte, bekam ich von dem Nervensystem noch mehr zu sehen.

Die Vertheilung des Nervengewebes ließ sich auf Schnitten von *Halielystus octoradiatus* und *Lucernaria campanulata*, welche sich als etwas günstiger — besonders die erstere — erwiesen, feststellen. Die histologischen Elemente des Nervensystems gelang es an macerirten *Lucernaria campanulata*, zum Theil aber auch an *Craterolophus tethys* genauer zu studiren.

#### Methoden.

Die Methoden, die ich bei der Untersuchung angewendet habe, bestanden aus Anfertigung von Schnittserien verschiedenartig konservirter Thiere und in Macerationspräparaten, welche nach der von O. und R. HERTWIG (1879) angegebenen Methode (Maceriren in dem Gemisch von 1 Theil 0,05%iger Osmiumsäure und 1 Theil 0,2%iger Essigsäure) hergestellt waren.

Zur Fixirung der Lucernariden für Schnitte diente Chromessigsäure, Pikrinschwefelsäure, Sublimat und 70%iger Alkohol (zu gleichen Theilen) und Sublimat allein, wobei alle diese Flüssigkeiten sich als günstig erwiesen haben, Pikrinschwefelsäure (allein oder mit Zusatz von Osmiumsäure) noch besser als die übrigen. Dagegen ergab Platinchlorid, das ANTIPA (1891) in seiner Arbeit empfiehlt, sehr unbefriedigende Resultate.

Zur Färbung benutzte ich meist DELAFIELD's Hämatoxylin in Kombination mit Eosin. Diese Färbung gab für das Studium der Muskulatur und besonders des Nervensystems, welche beide durch Eosin von den übrigen Theilen different gefärbt werden, sehr günstige Bilder.

Außer diesen Methoden versuchte ich noch die Färbung der Thiere mit Methylenblau im vitalen Zustande anzuwenden. Zur

Fixirung der Farbe, so wie der Thiere selbst, verwendete ich concentrirte Sublimatlösung, in welcher 10% molybdänsaures Ammoniak gelöst waren, da beim alleinigen Fixiren mit molybdänsaurem Ammoniak, nach dem üblichen Verfahren, die Epithelien vollständig macerirt wurden. Diese Versuche ergaben jedoch keine günstigen Resultate, da alle histologischen Elemente von Methylenblau gleichmäßig gefärbt wurden. Aber vielleicht kann man doch zu Resultaten kommen, wenn man noch mehr Zeit und Geduld verwendet als ich, und vor Allem, wenn man dabei mehr auf die subumbrellare Seite der Armspitzen achtet, wo das Nervensystem concentrirt ist, wie ich zeigen werde.

Auf die Beschreibung des allgemeinen Körperbaues verzichte ich. Über diesen kann man sich eingehender unterrichten aus den zum Theil schon erwähnten Arbeiten von KOROTNEW (1876), TASCHENBERG (1877), KLING (1879), CLARK (1881), ANTIPA (1891) und HAECKEL (1879).

Nach diesen einleitenden Worten wende ich mich nunmehr zur Beschreibung des Nervensystems.

Dasselbe besteht der Hauptsache nach aus einem ektodermalen Nervenplexus, welcher sich über die ganze exumbrellare Wand ausbreitet und aus dem Nervenepithel des subumbrellaren Ektoderms, welches sich an gewissen Stellen vorfindet. Fernerhin enthalten auch die Nesselbatterien, Tentakel, Randpapillen, Muskeln und das Entoderm des Gastralraumes Nervelemente. Diese einzelnen Fundorte der Nerven im Lucernaridenkörper sollen der Reihe nach beschrieben werden.

### 1. Exumbrella.

Den exumbrellaren Nervenplexus studirte ich an *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys*, besonders an der ersteren.

#### Der exumbrellare Nervenplexus von *Lucernaria campanulata*.

Der exumbrellare Nervenplexus wird von bipolaren Ganglienzellen und von Fortsätzen der Sinneszellen gebildet. Die ganze linke Hälfte der Taf. XXII (Fig. 1) stellt denselben so dar, wie er auf meinen Präparaten in Flächenansicht erscheint. Solche Präparate wurden in der Weise angefertigt, dass einzelne Epithelstücke, welche in Folge der Maceration von der exumbrellaren Wand abgefallen waren, unter dem Deckgläschen zerklopft wurden.

Die Ganglienzellen (Fig. 1  $gz_1, gz_2, gz_3$ ; Fig. 5  $gz$ , Taf. XXII) haben einen spindelförmigen Protoplasmaleib mit Kern. An beiden Polen gehen sie in zwei sehr lange, feine Fasern über. Ganglienzellen mit mehr als zwei Fasern habe ich bei *Lucernaria campanulata* nicht beobachtet; somit sind alle Ganglienzellen derselben bipolar, im Gegensatz zu *Craterolophus tethys*, welche, wie wir sehen werden, auch tripolare besitzt. Bei einigen Ganglienzellen ist der Protoplasmaleib viel höher und der cylinderförmigen Gestalt gewöhnlicher Epithelzellen ähnlicher (Fig. 1  $gz_2$ , Taf. XXII). Solche Zellen müssen auch epithelial liegen und stellen wahrscheinlich Übergangsformen zwischen gewöhnlichen Epithelzellen, welche auch fadenförmige und zuweilen sehr lange Fortsätze besitzen (Taf. XXII, Fig. 1  $b, f, g, i$ ). und typischen Ganglienzellen vor.

Die fadenförmigen Fortsätze der Ganglienzellen erreichen eine sehr große Länge, sind sehr fein und besitzen stets sehr viele, ziemlich starke Anschwellungen (Varicositäten). Die Fortsätze sind gewöhnlich unverzweigt, nur einmal wurde eine Ganglienzelle mit verzweigten Fortsätzen beobachtet. Ein Fortsatz gabelte sich in zwei, von denen einer nach kurzem Verlauf sich wiederum gabelte.

Besonders charakteristisch für die Ganglienzellen ist der Umstand, dass sie in überwiegender Zahl der Fälle (vielleicht 80%) nicht einen, sondern zwei, neben oder ziemlich weit von einander liegende Kerne enthalten (Taf. XXII, Fig. 1  $gz_3, gz_4$ ). Die beiden Kerne besitzen je einen Nucleolus und sind meist von gleicher, seltener ungleicher Größe, rund oder oval. Zuweilen stehen die Längsachsen der ovalen, neben einander liegenden Kerne unter einem spitzen Winkel zu einander. Gelegentlich war nur ein Kern von biskuitförmiger Gestalt vorhanden, der vielleicht im Begriff war, sich in zwei Hälften durchzuschneiden (Taf. XXII, Fig. 5). Es liegt hier möglicherweise eine amitotische Kerntheilung vor. Etwas, was auf Zelltheilung hindeuten könnte, habe ich dabei nicht finden können. Diese Eigenthümlichkeit der Ganglienzellen ist, wie aus der Litteratur hervorgeht, allen Cölenteraten gemeinsam. R. und O. HERTWIG (1878, 1879) haben das Gleiche bei den Actinien und den Medusen konstatiert, bei welchen »wohl die Hälfte aller Ganglienzellen zwei Kerne besitzt«. SCHAEPPPI (1898) beschreibt in der jüngst erschienenen Arbeit über das Nervensystem der Siphonophoren zwei Kerne in den Ganglienzellen. CLAUS (1878) erwähnt bei *Charybdea marsupialis* das Vorkommen zweier Kerne in einer Ganglienzelle. Endlich giebt

C. SCHNEIDER (1890) auch für Hydra an, dass ihre Ganglienzellen zwei Kerne, aber nur im Jugendzustand, besitzen.

Es ist mir gelungen, direkte Verbindungen der Ganglienzellen mit den Epithelzellen nachzuweisen. Die Art der Verbindung wird weiter unten genau beschrieben werden.

Die andere Form der Nervenzellen des exumbrellaren Ektoderms sind die Sinneszellen (Taf. XXII, Fig. 1 *sz*; Fig. 4 *sz*). Dieselben sind in das Epithel eingeschaltet. Man kann zwei Arten derselben unterscheiden. Die einen (Taf. XXII, Fig. 1 *sz*<sub>1</sub>) sind etwa dreieckig; der distale Theil ist dünn, der basale breit und in diesem liegt der ansehnliche Kern. Von der Basis entspringen zwei sehr feine nervöse Fasern. Die andere Art (Taf. XXII, Fig. 1 *sz*<sub>2</sub>, *sz*<sub>3</sub>) ist spindelförmig, indem der basale, unterhalb des Kernes liegende Theil ebenfalls dünn, faserartig ist und sich erst dann unter einem nahezu rechten oder spitzen Winkel in zwei Fasern theilt. Die letzteren sind sehr lang, geben oft Seitenzweige ab (Taf. XXII, Fig. 1 *sz*<sub>1</sub>, Fig. 4 *sz*) und besitzen stets sehr viele Varicositäten.

Bei den Sinneszellen fand ich, im Gegensatz zu den Ganglienzellen, nur einmal zwei Kerne. Der Kern ist ziemlich groß, oval. Abweichend von den Sinneszellen anderer Cölenteraten, z. B. der Actinien, besitzen die der Lucernariden keine Sinneshaare. Der Reiz wird durch den fadenförmigen, sehr langen, aus dem Epithel etwas herausragenden distalen Theil der Zellen selbst unmittelbar empfangen (Taf. XXII, Fig. 2). Einmal fand ich eine Sinneszelle, deren basaler Theil aus dem Epithel herausgerückt war. Der distale faserartige Theil stieg zwischen die Epithelzellen empor, der basale, mit der spindelförmigen Anschwellung dagegen lag horizontal zwischen den Basen der Epithelzellen. Solche Zellen könnte man als Übergangsformen zu Ganglienzellen betrachten. Sonst sind die Sinneszellen denen der übrigen Cölenteraten sehr ähnlich.

Bei *Lucernaria campanulata* ist diese nervöse Zellenart in größerer Zahl vorhanden, als die Ganglienzellen. Eine direkte Verbindung beider mit einander konnte ich nicht beobachten, was wahrscheinlich nur darauf zurückzuführen ist, dass so feine Nervenfasern im Fasergeflechte sehr schwer zu verfolgen sind; wenn dieselben aber mehr von einander isolirt sind, so sind sie stets zum Theil abgerissen. Verbindungen einzelner Nervenfasern unter einander konnte ich jedoch beobachten. Direkte Verbindung der Sinneszellen mit den gewöhnlichen Epithelzellen konnte ich dagegen sicher feststellen (Taf. XXII, Fig. 4).

Die nervösen Ausläufer der Ganglien- und Sinneszellen, welche man von diesen Zellen gewöhnlich abgerissen findet, besitzen, wie bemerkt, beständig Varicositäten und bilden auf den Präparaten ein manchmal sehr ansehnlich entwickeltes Geflecht, wie es Fig. 1 der Taf. XXII darstellt.

Ich habe mich besonders bemüht, die Art, in welcher die Nervenzellen mit den übrigen Epithelzellen sich verbinden, festzustellen und deshalb jede solche Verbindung, die ich auf den Präparaten fand, abgebildet. Es war dies um so wichtiger, als sich in der Litteratur nicht viel davon findet. Bei der Kleinheit der Zellen und der Feinheit der Nervenfasern ist dies keine leichte Aufgabe, welche ich deshalb nur unvollständig zu lösen vermochte. Dabei wurde beobachtet, dass die Nervenfasern an die Basis der Epithelzelle herantritt und hier mit einer punktartigen Anschwellung endigt. Eine solche Verbindung ist auf Fig. 5 (Taf. XXII) abgebildet. Dass die Nervenfasern nicht zufällig an der Zelle lag, habe ich durch starkes Klopfen an das Deckgläschen konstatiert, indem die Zelle dabei ihre Lage vielfach veränderte, aber immer in Verbindung mit der Nervenfasern blieb — ein Verfahren, welches ich bei solchen Prüfungen stets verwendete. Ein Zusammenhang durch einfache Verklebung würde bei so starkem Erschüttern, besonders da die Nervenfasern am Rande der Zelle lag und die Verklebungsfläche also sehr gering war, ohne Zweifel aufgehoben. In den meisten Fällen aber endet die Nervenfasern an der Epithelzelle nicht, sondern zieht nach der Verbindung mit derselben weiter (Taf. XXII, Fig. 1 *a, c, l*) und verbindet sich mit mehreren anderen Zellen, was ich zuweilen beobachten konnte. In diesem Falle findet die Verbindung der Nervenfasern mit der Zelle nicht nur an einer, sondern an mehreren Stellen statt. Auf Fig. 1, Taf. XXII ist eine solche Zelle (*c*) abgebildet. Dieselbe zeigt längsverlaufende Kanten, welche man sehr deutlich auch an anderen abgebildeten Zellen (Fig. 4, Taf. XXII) sehen kann, und über diese Kanten (vielleicht besser als Rippen zu bezeichnen) zieht die Nervenfasern, immer durch dunkle Punkte. Dass diese Punkte nicht nur optische Erscheinungen sind, wie sie durch Aneinanderlegen zweier Linien entstehen, beweisen die Zellen, welche keine Fasern haben und trotzdem die schwarzen Punkte an ihrer Basis tragen (Taf. XXII, Fig. 1 *b, a, f*; Fig. 4). Diese Punkte können in einer oder zwei Reihen am Basalrand der Zelle stehen (Taf. XXII, Fig. 1 *n*) oder seltener unregelmäßig vertheilt sein. Einmal konnte ich bemerken, dass zwei Nervenfasern durch zwei solche Punktreihen einer Epithel-

zelle durchgingen, somit eine Epithelzelle mit mehr als einer Nervenfasern verbunden sein kann. An einer anderen Zelle (Taf. XXII, Fig. 6) ging von jedem der am Basalrande sich befindenden Punkte eine Faser aus. In diesem Falle bin ich jedoch in Zweifel, ob es nicht basale Fortsätze der Zelle selbst sind. Wenn die Punkte an dem Rande der Zellbasis stehen, zieht die Nervenfasern gewöhnlich entlang dem Rande (Taf. XXII, Fig. 1 *a, n*). Manchmal schien mir, als ob die Nervenfasern sich auch am oberen Rande der Zelle mit derselben verbinden können (Taf. XXII, Fig. 1 *e*) oder auch nahe dem oberen Rande.

Verzweigungen der Nervenfasern an ihren Verbindungsstellen mit den Zellen habe ich niemals finden können.

Nur selten findet man indifferente Ektodermzellen ohne Fortsätze; es ist sogar wahrscheinlich, dass alle Zellen Fortsätze besitzen und dass das Fehlen derselben bei einigen Zellen nur ihrem schlechten Erhaltungszustand zuzuschreiben ist. Die Zellfortsätze sind ziemlich verschieden und können eine ansehnliche Länge erreichen. Unter den Epithelzellen des exumbrellaren Ektoderms kann man drei Formen unterscheiden. Einmal sind es lange, annähernd cylinderförmige Zellen, mit deutlich vorspringenden Rippen (Taf. XXII, Fig. 1 *a, b, c, f, n*; Fig. 4). Diese Zellen tragen nur an der Basis Fortsätze, welche sehr fein und lang sein können (*b, g*). Sie kommen nur an den Stellen des Ektoderms vor, an denen die Drüsenzellen angehäuft sind (Taf. XXII, Fig. 2), und an dem Stiel der Lucernariden, wo das Epithel auch etwas höher ist, als auf den übrigen Stellen des Körpers. Die Zellen der zweiten und dritten Form sind viel kleiner und im Ganzen von kubischer Gestalt. Bei einer derselben sind die Fortsätze nur auf die Basis der Zelle beschränkt (Taf. XXII, Fig. 1 *h, k, l*). Bei der anderen Zellform entspringen dieselben von verschiedenen Stellen des Zellenleibes, wodurch sie wie stachelig aussehen (Taf. XXII, Fig. 1 *m*). Solche Zellen greifen mit ihren Fortsätzen in einander; manchmal schien es mir sogar, dass die Fortsätze mit einander verbunden waren. Irgend welche Regelmäßigkeit in der Vertheilung dieser zwei letzten Zellformen konnte ich nicht konstatiren, vielmehr kommen sie zusammen vor und scheinen dieselben Beziehungen zu dem Nervenplexus zu haben. Die Nervenfasern treten auch bei allen solchen mit Fortsätzen versehenen Zellen an den Zellenleib selbst, häufig aber verbinden sie sich mit dessen Fortsätzen. Dabei legen sich in einigen Fällen die Zellfortsätze auf die Nervenfasern, wie Finger an, wie es auf der Fig. 1, Taf. XXII an der

Zelle *l* zu sehen ist. Manchmal hat die Zelle nur einen Fortsatz (Fig. 1 *v*), welcher unter Bildung einer Anschwellung an die Nervenfasern sich anlegt. Auch die Zelle *k* der Fig. 1 stellt eine solche Verbindung dar. Trotz der Kleinheit der Verbindungsfläche war die Verbindung so fest, dass bei starkem und andauerndem Klopfen auf das Deckgläschen die Nervenfasern von der Zelle nicht losgetrennt werden konnte. Fig. 7 der Taf. XXII zeigt gleichfalls eine solche Verbindung einer Nervenfasern mit dem Zellenfortsatze. Zwar konnte ich mich in diesem Falle nicht durch Klopfen von der Festigkeit der Verbindung überzeugen, doch beweisen die Krümmung und die Richtung des Fortsatzes und der Fasern, dass die Fasern angespannt ist, und die ganze Verbindung somit eine sehr feste ist.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass alle gewöhnlichen Epithelzellen mit Nervenfasern in Verbindung stehen oder stehen können. Die Verbindung aber der Nematocysten mit den Nervenfasern konnte ich bei *Lucernaria campanulata* nicht konstatieren. Das Vorkommen einer solchen halte ich jedoch deshalb nicht für ganz ausgeschlossen, da bei der Leichtigkeit, mit welcher die feinen Fasern abgerissen werden können, und bei der verhältnismäßigen Seltenheit der Nematocysten wenig Chancen bestehen, dass die Verbindung erhalten bleibt. Bei *Craterolophus tethys* konnte ich eine leider sehr unsichere Andeutung einer solchen finden. Die Nematocysten besitzen hier ebenfalls Fortsätze an ihrer Basis und diese waren Nervenfasern angelagert.

Außer den gewöhnlichen Epithel- und Nematocysten kommen noch Drüsenzellen vor (Fig. 2 *Dz*, Taf. XXII). Dieselben waren aber auf den Macerationspräparaten kaum zu finden wegen ihrer geringen Erhaltungsfähigkeit.

Meine weitere Aufgabe war es nun, festzustellen, welchen Nervenfasern die mit den Epithelzellen verbundenen Nervenfasern angehören. Diese Frage kann ich dahin beantworten, dass sowohl Ganglienzellen als auch Sinneszellen die übrigen Ektodermelemente innervieren können. Fig. 5, Taf. XXII stellt eine solche Verbindung einer gewöhnlichen Epithelzelle mit einer Ganglienzelle dar. Die Verbindung war eine direkte. Nur einmal beobachtete ich eine der schon erwähnten Ganglienzellen mit verzweigten Fortsätzen, von denen jeder mit einer Epithelzelle in Verbindung trat. Auf diese Weise schienen drei Epithelzellen von einer Ganglienzelle innerviert zu werden. Leider konnte ich mich in diesem Falle nicht durch Klopfen überzeugen, ob die Verbindung ganz zweifellos war.

Eben so innerviren auch Sinneszellen die Epithelzellen, und zwar geschieht hier die Verbindung auf dieselbe Weise wie bei den Ganglienzellen. Eine Sinneszelle kann mit mehreren Epithelzellen zugleich verbunden sein, wie es Fig. 4, Taf. XXII darstellt.

Um die Vertheilung der beschriebenen Nervelemente in dem exumbrellaren Ektoderm festzustellen, habe ich einzelne Partien aus der exumbrellaren Körperwand herausgeschnitten und für sich macerirt. Dabei wurde gefunden, dass nicht überall die Nervenzellen in gleicher Menge vorkommen. In einigen ektodermalen Epithelstücken konnte ich nur vereinzelt Sinnes- und Ganglienzellen finden, in anderen dagegen waren sie in größerer Menge vorhanden und bildeten einen reichen Nervenplexus. Von dieser Unregelmäßigkeit abgesehen sind aber die Nervenzellen über die ganze Exumbrella vertheilt. Wenigstens habe ich Theile der exumbrellaren Wand der Arme, der oberen, mittleren und unteren Theile der verschiedenen Oktanten der Becherwand und endlich des Stieles für sich macerirt und untersucht und überall Nervenzellen in größerer oder kleinerer Menge gefunden. Eben so enthält das Ektoderm der Haftscheibe des Fußes, welches, seiner Funktion entsprechend, eigenthümlich modificirt ist, Nervenzellen. Wenigstens habe ich eine Sinneszelle, noch mit den übrigen Epithelzellen der Fußscheibe verklebt, finden können. Die Nervenzellen haben vermuthlich hier den Zweck, die in großen Mengen vorkommenden Drüsenzellen zur Ausscheidung ihres klebrigen Sekretes, mittels dessen die Anheftung geschieht, zu veranlassen.

Das, was ich über Vertheilung der Nervenzellen auf Macerationspräparaten finden konnte, habe ich, nachdem die Form der Nervenzellen mir bekannt war, auch auf Schnitten bestätigt gefunden.

Das Ektoderm der exumbrellaren Wand des Bechers besteht aus niedrigen kubischen Zellen (auf Schnitten betrachtet), von  $3,6 \mu$  Höhe. Die Zellen, welche dieses Epithel zusammensetzen, sind die kubischen, mit zahlreichen Fortsätzen versehenen indifferenten Ektodermzellen, welche schon beschrieben und auf Fig. 1 (*h, k, m*), Taf. XXII abgebildet sind. Auf dem Stiel wird das Ektoderm etwas höher ( $5,1 \mu$ ).

Sowohl auf der Becherwand, als auch auf dem Stiel findet man kleine Drüsenflecke (Fig. 2, Taf. XXII), welche aus einer Anhäufung von Drüsenzellen bestehen. Diese Flecke sind schon mit dem unbewaffneten Auge als weißliche, längliche oder spindelförmige Stellen sichtbar. Ihr Epithel ist drei bis viermal höher, als das der übrigen Fläche, und besteht aus den Drüsenzellen (*Dz*), gewöhnlichen hohen Epithelzellen, wie sie auf der Taf. XXII, Fig. 1 (*a, b, c, f, g, n*) ab-

gebildet sind, und aus Sinneszellen, und zwar aus den hohen, spindelförmigen (Taf. XXII, Fig. 1  $Sz_2$ ,  $Sz_3$ , Fig. 2). Die Sinneszellen ragen mit ihrem oberen fadenförmigen Theil aus dem Epithel heraus. In der basalen Region des letzteren, zwischen den schon erwähnten Zellen, liegen einige Kerne, welche Ganglienzellen angehören. An besonders günstigen Stellen kann man diese Ganglienzellen recht gut erkennen und selbst ihre Fortsätze eine Strecke weit verfolgen (Taf. XXII, Fig. 2 *gz*). Die Drüsenzellen sind sehr groß und becherförmig. Ihr Inhalt färbt sich nicht, weder mit Hämatoxylin noch mit Eosin, ist hell und bildet ein Maschenwerk. Der Kern liegt im Grunde der Zelle und ist von unregelmäßiger, sogar verästelter Form, vermuthlich in Folge der Schrumpfung. Außer diesen Elementen kommen hier auch Nematocystenzellen vor (Fig. 2  $Nz$ , Taf. XXII). Das Vorkommen dieser Sinnes- und Ganglienzellen enthaltenden Drüsenflecke, welche man desshalb auch Drüsen sinnesflecke nennen muss, auf den Armen, dem Becher und dem Fuß erhärten meine durch Maceration gemachten Befunde, dass die Nervenzellen nirgends auf der äußeren Wand des *Lucernaria*-Körpers fehlen.

*Craterolophus tethys* besitzt die gleichen Drüsenzellen, nur liegen dieselben hier nicht zu Drüsenflecken vereinigt, sondern in der Einzahl, seltener in Zweizahl über die ganze äußere Körperwand vertheilt. Desshalb ist das Ektoderm bei *Craterolophus tethys* überall gleichmäßig hoch, womit auch die Seltenheit der schlanken, spindelförmigen Sinneszellen in demselben zusammenhängt, von welcher ich noch weiter unten sprechen werde. Nur auf den Armen und ganz besonders auf ihren Seitenflächen liegen viele Drüsenzellen neben einander und hier werden wohl auch zwischen den Drüsenzellen vorhanden sein, wie bei *Lucernaria campanulata* hohe Sinneszellen. Die Drüsenzellen selbst unterscheiden sich in gar nichts von denen der *Lucernaria campanulata*. Ihr Kern ist auch geschrumpft, von unregelmäßiger, oft verästelter Form, und färbt sich, ähnlich wie bei *Lucernaria campanulata* mit Vorliebe mit Eosin.

Dagegen fehlen bei *Haliclystus octoradiatus* die Drüsenzellen auf der Körperwand vollständig und kommen nur auf den Randpapillen vor. Hier sind sie in ziemlich geringer Zahl, besonders am Scheitel der Randpapille, zwischen den anderen, eigenthümlichen Drüsenzellen vertheilt (Fig. 8, Taf. XXIII).

Bei *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys* sind die Drüsenzellen besonders an den Armen angehäuft, obwohl sie auch auf den anderen Stellen in sehr großer Menge vorkommen. Das

übrige niedrig-kubische Ektoderm der *Lucernaria campanulata* enthält wahrscheinlich von den Nervenzellen hauptsächlich Ganglienzellen. Dieselben sind aber auf Schnitten nicht zu finden, weil sie vermuthlich dieselbe Lage einnehmen, wie die übrigen Ektodermzellen, was bei der geringen Höhe der letzteren möglich ist. Nur selten findet man tieferliegende oder selbst in die Gallerte eingedrückte Kerne, welche Ganglienzellen angehören dürften. Aber auch Sinneszellen fehlen hier nicht, wie ich mich auf den Macerationspräparaten überzeugen konnte, und zwar kommt hier vermuthlich die dreieckige Form derselben vor (Fig. 1 *Sz*<sub>1</sub>, Taf. XXII), denn die andere, schlanke und höhere (Fig. 1 *Sz*<sub>2</sub>, *Sz*<sub>3</sub>, Taf. XXII) könnte bei der geringen Höhe des Epithels keinen Platz finden. Daraus geht hervor, dass man die Drüsenflecke nicht als Stellen, wo die Sinneszellen besonders konzentriert sind, betrachten, und etwa als Sinnesorgane primitivster Form auffassen kann. Die Sekretausscheidung der Drüsenzellen dient vielleicht zum Theil als Schutz Einrichtung. Die Thiere sind in einen dicken von dem Sekret gebildeten Mantel eingehüllt, und in diesem Mantel werden zuweilen Diatomeen und ausgeworfene Nesselkapseln gefunden.

Über der Cuticula des niedrigen Epithels kann man zuweilen lange Fortsätze wahrnehmen (Fig. 2 rechts, Taf. XXII), welche vermuthlich den Sinneszellen angehören, ähnlich, wie in den Drüsenflecken, obwohl hier die Verwechslung mit den ausgeschleuderten Fäden der Nesselkapseln nicht ausgeschlossen ist. Man findet über der Cuticula auch kleinere Fortsätze in großer Zahl. Die letzteren gehören aber wahrscheinlich den gewöhnlichen Epithelzellen an, und zwar der Form, welche auch auf dem oberen Zellenrande Fortsätze trägt (Fig. 1 *m*, Taf. XXII).

Es schien mir manchmal, dass von Ektodermzellen der Drüsenflecke, wie auch von anderen Stellen Nervenfasern senkrecht in die Gallerte eintreten. So wahrscheinlich es auch erscheint, nachdem Nervenfasern in der Gallerte auch bei anderen Medusen beschrieben worden sind (EIMER, HESSE, SCHÄFER, v. LENDENFELD), kann ich es jedoch nicht mit Sicherheit behaupten, weil es schwer ist, die Nervenfasern von der feinen Faserung der Gallerte zu unterscheiden. Wenn es so wäre, so handelte es sich vermuthlich um eine nervöse Verbindung des Ektoderms mit dem Entoderm.

Aus dem, was über die Nerven der Exumbrella gesagt ist, geht hervor, dass eine Centralisirung des Nervensystems an bestimmten Stellen der Exumbrella, wie es bei *Craspedoten* und allen übrigen, auf das Nervensystem untersuchten *Acraspedota* der Fall ist, nicht

besteht, was auf eine niedrigere Stufe der Ausbildung des Nervensystems hinweist, und der einfachen sonstigen Organisation der Lucernariden durchaus entspricht.

### **Der exumbrellare Nervenplexus von *Craterolophus tethys*.**

Den exumbrellaren Nervenplexus konnte ich auch bei *Craterolophus tethys* finden. Man kann ihn hier so rein erhalten, wie es mir bei *Lucernaria campanulata* nie gelungen ist. Wenn bei andauernder Maceration das Ektoderm abgefallen ist, bleibt der Nervenplexus auf der Gallerte liegen. Wenn man dagegen das sich zuweilen stückweise ablösende Epithel untersucht, so findet man nur vereinzelt Ganglienzellen, hier und da auch Sinneszellen. Der Umstand, dass man bei *Craterolophus tethys* wesentlich nur auf das Studium solcher Präparate angewiesen ist, ist in so fern ungünstig, weil man durch die Gallerte hindurch nicht so gut die einzelnen Details feststellen kann. Auch wird die Färbung dadurch sehr erschwert, weil mit den meisten Färbungsmitteln die verhältnismäßig dicke Gallerte sich stark mitfärbt und in demselben Maße undurchsichtiger wird. Es ist mir gelungen diesem Übel dadurch abzuweichen, dass ich zur Färbung *Dahlia* anwandte, welches die Gallerte nicht so schnell färbt als die Zellen. Nur konnte man dabei keine dauerhaften Präparate erzielen, weil man dieselben bei der Überführung in Kanadabalsam ziemlich lange mit Alkohol behandeln musste, da die Gallerte sehr wasserreich ist, wobei die Farbe wieder ausgezogen wurde. Als ich anstatt der wässrigen Farblösung in absolutem Alkohol gelöstes *Dahlia* anwandte, gelang es Kanadabalsampräparate mit differenter Färbung zu erhalten, dabei war aber die Färbung nicht so gut, wie bei der Anwendung wässriger *Dahlialösung*. Mit Osmiumsäure und nachfolgender Reduktion derselben durch Holzessig oder KOLOSSOW'sche Flüssigkeit konnte man ebenfalls die Gallerte und die darauf liegenden Ganglienzellen mehr oder weniger different färben.

Eine interessante Thatsache ist, dass der bei dieser Lucernaride noch stärker als bei *Lucernaria campanulata* entwickelte Nervenplexus ausschließlich aus Ganglienzellen zu bestehen scheint. Das steht im Gegensatz zu *Lucernaria campanulata*, bei welcher umgekehrt die Zahl der Sinneszellen die der Ganglienzellen überwiegt. Fig. 3 auf Taf. XXII stellt einen solchen Nervenplexus von *Craterolophus tethys* dar. Wenn man diese Figur mit dem Nervenplexus von *Lucernaria campanulata* (Fig. 1, Taf. XXII) vergleicht, so fällt der Unterschied sofort in die Augen.

Die Ganglienzellen (Fig. 3, Taf. XXII) von *Craterolophus tethys* sind spindelförmig, gewöhnlicher aber mit hutförmigem Protoplasmaleib. Der Kern ist meistens schlecht zu unterscheiden, da bei *Craterolophus tethys* die HERTWIG'sche Macerationsflüssigkeit angewandt wurde, welche für nachfolgende Kernfärbung ungünstig wirkende Osmiumsäure enthält. (Bei *Lucernaria campanulata* habe ich diese Flüssigkeit, nach dem Vorschlage von O. und R. HERTWIG, nur zur Fixirung und sehr kurze Zeit angewandt, die Maceration wurde weiter nur mit 0,1%iger Essigsäure erzielt.) Manchmal war der Kern doch mehr oder weniger gut zu unterscheiden, zuweilen, eben so wie bei *Lucernaria campanulata* in Zweizahl vorhanden (Fig. 3, Taf. XXII). Die fadenförmigen Fortsätze der Ganglienzellen sind sehr lang, noch etwas länger, als ich es auf Fig. 3 an der linksseitig liegenden Ganglienzelle andeuten konnte, und besitzen zahlreiche Varicositäten. Außer bipolaren finden sich hier und da auch tripolare Ganglienzellen im Gegensatz zu *Lucernaria campanulata*, wo nur bipolare beobachtet wurden. Da der Nervenplexus hier nicht durch Zerklopfen der Epithelstücke (wie bei *Lucernaria campanulata*), sondern auf der Gallerte in mehr oder weniger natürlicher Lage bloßgelegt ist, indem die auf der Gallerte befestigten Epithelzellen bei der Maceration von selbst abfallen, so sind die Ganglienzellen sehr gut erhalten und abgerissene Fasern findet man kaum. Die Fortsätze der Ganglienzellen verlaufen bald gestreckt, bald geschlängelt und in allen möglichen Richtungen (Fig. 3).

Sinneszellen habe ich bei der Untersuchung der einzelnen Epithelstücke gefunden, welche in Folge der Maceration von der Gallerte abgefallen waren. Hierbei konnte ich stets auch Ganglienzellen beobachten, woraus hervorgeht, dass dieselben ebenfalls überall verbreitet sind. Die Sinneszellen sind ziemlich breit, basal und distal von dem Kern allmählich verschmälert. An der Basis geht die Zelle in zwei, auf meinen Präparaten immer sehr schlecht erhaltene, Fortsätze über. Fig. 8, Taf. XXII, stellt eine solche Zelle in ihrer natürlichen Lage zwischen den gewöhnlichen Stützzellen dar. Zwar unterscheiden sich diese Sinneszellen auf den ersten Blick von den typischen Sinneszellen der *Lucernaria camp.*, indem sie nicht so schlank und den gewöhnlichen Epithelzellen ähnlich sind, aber auch bei *Lucernaria campanulata* wurden hier und da ähnliche Sinneszellen beobachtet. Eben so konnte ich bei *Craterolophus tethys* einmal eine leider sehr schlecht erhaltene, doch deutlich erkennbare, den typischen, spindelförmigen Sinneszellen von *Lucernaria campanulata* ähnliche Sinneszelle finden.

Dieser Gegensatz hängt jedenfalls damit zusammen, dass das Epithel bei *Craterolophus tethys*, ausgenommen auf den Armen, überall eine gleichmäßige und verhältnismäßig geringe Höhe besitzt, wesshalb die Sinneszellen nicht so lang spindelförmig ausgezogen sein können. Nur auf den Armen, besonders an den Seiten derselben, wo das Epithel hoch ist und sehr viele Drüsenzellen enthält, wird auch die dünne, schlanke Sinneszellenform zwischen den Drüsenzellen eingeschoben sein.

Über die Cuticula erheben sich bei *Craterolophus tethys* wimperähnliche Fortsätze, welche wahrscheinlich die herausragenden, bei der Maceration immer sehr schlecht erhaltenen oberen Enden der Sinneszellen repräsentiren.

Was an den gewöhnlichen Epithelzellen auffällt, ist die Cuticula, welche bei andauernder Maceration wie aus Wimpern bestehend erscheint (Fig. 8, Taf. XXII). Das stimmt mit den Angaben KLING's überein, welcher fand, dass bei Behandlung der Thiere mit Chlorpalladium die Cuticula aus polyedrischen Plättchen, entsprechend den einzelnen Zellen, zu bestehen scheint, was ich ebenfalls bestätigen kann, und dass ferner die »Plättchen« aus Stäbchen zusammengesetzt sind.

Die Thatsache, dass der Nervenplexus von *Craterolophus tethys* bei der Maceration isolirt dargestellt werden kann, also vom Ektoderm mehr gesondert ist, und dass er in diesem Falle ausschließlich aus sehr zahlreichen Ganglienzellen besteht, lässt vermuthen, dass der exumbrellare Nervenplexus von *Craterolophus tethys* höher entwickelt ist, als der von *Lucernaria campanulata*. Man muss überhaupt *Craterolophus*, wie es verschiedene Forscher auch annehmen, als eine im Vergleich zur Gattung *Lucernaria* höher stehende Form betrachten, weil sie von dem Bau des *Scyphostoma*, mit welchem die Gattung *Lucernaria* vollkommen in ihrem Bau übereinstimmt, gewisse Abweichungen zeigt. Das spricht sich namentlich im viel complicirteren Bau des Gastrovascularapparates aus, indem hier außer den vier Radiärtaschen noch vier sogenannte Gastrogenitaltaschen (KING) entwickelt sind.

Nur auf sehr wenigen Gallertstücken, welche ich untersuchte, war ein so starker Nervenplexus zu finden. Auf den meisten kamen nur vereinzelte Ganglienzellen vor. Daraus muss man schließen, dass bei *Craterolophus tethys* eine Konzentrirung der Nerven an gewissen Partien der Exumbrella eingetreten ist, was für eine höhere Ausbildung spricht. Auf den Schnitten ist es mir allerdings nicht gelungen festzustellen, wo solche Stellen mit stärker entwickeltem

Nervenplexus sich befinden können. Auf den Schnitten ist überhaupt von den Ganglienzellen nur sehr wenig zu sehen. Auch interstitielles Gewebe, in welchem man Ganglienzellen suchen könnte, ist hier im Epithel nur sehr spärlich entwickelt. Man kann aber vermuthen, dass am Rande des Bechers und auf den Armen solche Anhäufungen der Ganglienzellen eingetreten sind.

Nachdem die Exumbrellarwand in Bezug auf das Nervensystem geprüft wurde (das Entoderm derselben werde ich gemeinsam mit dem Entoderm der Subumbrella besprechen), gehe ich zur Beschreibung des subumbrellaren Ektoderms, in welchem der Haupttheil des Nervensystems liegt, über.

## 2. Subumbrella.

Die Nerven im subumbrellaren Ektoderm kann man auf Schnitten eben so leicht übersehen, als die im exumbrellaren. Erst als ich meine Aufmerksamkeit auf die Arme lenkte, habe ich hier sehr gut ausgebildetes Nervenepithel gefunden, aber auch hier hing es mehr vom Zufall ab. Nur wenn man eine kontinuierliche Schnittserie von den Armen macht, kann man sicher sein, das Nervenepithel derselben aufzufinden. *Halielystus octoradiatus* ist etwas günstiger in dieser Beziehung als die beiden anderen Gattungen, wesshalb ich an ihm auch den subumbrellaren Theil des Nervensystems zuerst bemerkte. Nachdem die Maceration ferner einen Fingerzeig gegeben hatte, wo man nach Nervengewebe im subumbrellaren Ektoderm suchen muss, konnte ich an anderen Stellen das Vorkommen desselben nachweisen, besonders als ich *Lucernaria campanulata* zum Vergleiche heranzog. So gelang es mir, die Vertheilung des Nervengewebes in der Subumbrella zu ermitteln. Dabei stellte sich heraus, dass das Nervensystem der Lucernariden an einigen Stellen stärker centralisirt ist und zwar sind es die Spitzen der Arme, welche solche Nervencentren tragen. Zur Beschreibung dieser Nervencentren gehe ich jetzt über, mit der Bemerkung, dass die Beschreibung sich hauptsächlich auf *Halielystus octoradiatus* bezieht, wo nicht eine andere Lucernaride genannt ist.

### Nervenepithel an den Spitzen der Arme.

Auf den Armen, wie überall im Lucernaridenkörper, ist das Ektoderm der Subumbrella, welches den Genitalien gegenüberliegt, eigenthümlich modificirt und bildet ein verhältnismäßig sehr hohes (51  $\mu$ ) Epithel, zwischen dessen fadenförmigen Zellen eine große

Menge von Nematocystenzellen liegt (Fig. 7 *Nb*, Taf. XXIII). Dieses Nessel epithel begleitet die Gonaden am ganzen Körper und sendet sogar fingerförmige Auswüchse in die Gonaden selbst, wie es zuerst CLAUS (1883) gezeigt hat, welche Auswüchse zwischen die Genitalsinuse eindringen. CLAUS hat diesem Epithel, wohl mit Recht, eine schützende Funktion für die Gonaden zugeschrieben. Auf den übrigen Stellen der Subumbrella kommen entweder gar keine oder vereinzelte Nesselzellen vor und das Ektoderm besteht hier bald aus einfachen Zellen, bald aus Epithelmuskelzellen. Das Nessel epithel findet man bei *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys* an den entsprechenden Stellen ebenfalls.

Das Nessel epithel wird kurz vor der Spitze der Arme zum Nerven epithel. Diese Verhältnisse veranschaulicht Fig. 7, Taf. XXIII, die einen radialen Schnitt durch den Arm darstellt. Links ist die äußere, exumbrellare Wand (*Ex.um*), rechts ist die subumbrellare Wand (*Sub.um*) getroffen. Die Spitze des Armes ist mit den Tentakeln (*T*) besetzt, welche theils längs meist aber schief getroffen wurden. Der subumbrellaren Wand sitzt ein männliches Genitalsäckchen (*gs*) auf, welches in den Gastralraum des Armes hineinragt und einen von Spermatozoen erfüllten Genitalsinus enthält. Dem Genitalsäckchen gegenüber liegt das mit Nesselkapseln erfüllte Ektoderm der Subumbrella (*Nb*), welches in Form eines Bandes den ganzen Arm entlang verläuft und längs des ganzen Körpers bis zum Stiel sich fortsetzt. Etwas oberhalb von dem Genitalsäckchen verliert dieses Epithel plötzlich den größten Theil seiner Nesselzellen und wird zum Nerven epithel (*N.ep*). Die Nesselkapseln bilden jetzt nur noch eine dünne Lage an der Basis des Epithels; dagegen findet sich in der Mittelregion eine ziemlich dicke, auf der Figur blau gezeichnete Nervenfaserschicht. Nessel- und Nerven epithel sind von einander durch eine kleine Strecke niederen Epithels getrennt, welches von mehr indifferentem Charakter zu sein scheint. Ohne Zweifel treten auch in das Nessel epithel Nervenfasern ein, in welchem sie sich jedoch wegen der Unmasse von Nesselkapseln nicht verfolgen lassen. Nur bei *Lucernaria campanulata* konnte ich auf einem schiefen Schnitt durch das Nessel epithel einen Faserzug entdecken. Möglicherweise enthält dasselbe förmliche Nervenstraßen, welche mit ihm längs des ganzen Bechers hinziehen, die Genitalien begleitend. Auch Ganglienzellen dürften hier vorkommen, nur von den Nesselkapseln verdeckt. Dies ist um so wahrscheinlicher, als das übrige subumbrellare Ektoderm wenig von den Nervenzellen und -fasern zeigt.

Das Nervenepithel steigt bis zur Ansatzstelle der Tentakel empor und vertheilt sich hier zwischen den einzelnen Tentakeln (Fig. 7, 6, 3, Taf. XXIII). Seine vertikale Ausdehnung auf den verschiedenen Schnitten ist verschieden, je nachdem wie hoch einzelne Tentakel auf den Armen stehen und wie weit sie von dem Ende des Nessel-epithels entfernt sind. Als größte Länge habe ich  $183 \mu$  gefunden (Fig. 7); gewöhnlich aber beträgt sie viel weniger, etwa  $68 \mu$ . Die Dicke des Nervenepithels ist verhältnismäßig groß und beträgt bis  $55 \mu$ . Das Nervenepithel ist am stärksten entwickelt unmittelbar unterhalb der Ansatzstelle der inneren Tentakel (Fig. 6, Taf. XXIII), wo seine Dicke die angeführte Zahl beträgt. Gegen die Armbasis zu ist es etwas niedriger.

Noch klarer werden die Lageverhältnisse des Nervenepithels bei Betrachtung von Querschnitten der Arme. Fig. 6, Taf. XXIII zeigt einen solchen Querschnitt durch das Ende eines Armes an der Basis der Tentakel, welcher die direkt unter den inneren Tentakeln liegende Partie des Nervenepithels (*N.ep*) getroffen hat. Dasselbe ist hier besonders schön ausgebildet und nimmt die ganze subumbrellare Armwand ein, was möglich ist, weil hier sowohl der Längsmuskel, wie die beiden Randmuskeln, welche etwas tiefer endigen, nicht mehr getroffen werden. Es erstreckt sich hier über eine Breite von  $268 \mu$ . Seine horizontale Ausbreitung auf dem Arme ist also viel größer, als die vertikale. Auf demselben Schnitt (eben so auf Fig. 7, Taf. XXIII) bemerkt man auch die oben erwähnte Vertheilung des Nervenepithels zwischen den Tentakelbasen. Überall trennt es einzelne Tentakeldurchschnitte von einander und überall enthält es eine, die Mittelregion des Epithels durchziehende Nervenfaserschicht und an der Basis eine Lage von Nesselkapseln. Nur das Nervenepithel, welches unterhalb der äußeren, exumbrellar stehenden Tentakel liegt (Fig. 7, Taf. XXIII bei *x*), enthält keine Nesselkapseln. Vielleicht gehört dieses Nervenepithel schon dem exumbrellaren Ektoderm an, welchem diese Form der Nesselkapseln ebenfalls fehlt.

Noch schöner tritt das Nervenepithel zwischen den Tentakeln auf Querschnitten hervor, die etwas höher geführt sind als der auf der Fig. 6 abgebildete, welche nämlich nur die äußerste Spitze des Armes treffen. An einem solchen Schnitt (Fig. 3, Taf. XXIII), der nur die Ansatzstellen der höchst stehenden Tentakel trifft, und nur das die Armspitze überkleidende Ektoderm, dagegen keine Gallerte mehr zeigt, kann man sich überzeugen, das die ganze Armspitze von Nervenepithel überzogen ist. Auf ihr ist eine breite Nervenfaserschicht

schicht ausgebreitet zwischen den Querschnitten durch die Tentakelstiele (auf der Figur blau gezeichnet). Dieselbe grenzt unmittelbar an die Muskulatur der Tentakelstiele und hat dadurch die beste Möglichkeit dieselben zu innerviren. Natürlich trifft ein solcher Schnitt nicht überall die Nervenfaserschicht, welche die Mittelregion des Epithels einnimmt. So ist in der Mitte der Fig. 3, Taf. XXIII, die Nesselkapseln führende Basalregion des Epithels getroffen. Dass gerade in der Mitte der Fig. 3 die Nesselkapsellage getroffen wurde, erklärt sich aus der mehr oder weniger konischen Form der Armspitze, an welcher die Tentakel in der Mitte höher entspringen als an den Seiten.

Fig. 2 (Taf. XXIII) zeigt den Theil des Nervenepithels, welcher auf der subumbrellaren Wand des Armes bis zum Beginn des Nessel-epithels herabsteigt. Dieselbe ist ein Querschnitt durch die Region des Armes, welche zwischen den Tentakelursprüngen und dem Beginn des Nessel-epithels liegt (vgl. Fig. 7, Taf. XXIII) und zeigt auch die Lagebeziehungen des Nervenepithels (*N.ep*) zum Randmuskel (*Rm*) und zum Längsmuskel (*Lm*). Hier sehen wir zunächst die dicke, exumbrellare Wand (*Ex.um*). Ihr cylindrisches Epithel ist überall gleich hoch, etwas höher als auf den übrigen Stellen des Körpers. Eben so ist das Entoderm der Exumbrella viel höher als im übrigen Gastralraum. In der dünnen subumbrellaren Wand (*Sub.um*), welche, abgesehen von ihrer geringeren Dicke, auch durch Mangel der Fasern in der Gallerte unterschieden ist, liegen an der Grenze gegen die Exumbrella die beiden Randmuskeln (*Rm*) und etwas asymmetrisch, zwischen denselben die Querschnitte des Längsmuskels (*Lm*).

Im Lucernaridenkörper sind acht Längsmuskeln vorhanden, welche den ganzen Körper, in der Gallerte der subumbrellaren Wand unter dem Ektoderm gelagert, durchsetzen. Bei *Halielystus octoradiatus* kann man eigentlich nur von vier Muskeln sprechen, von welchen sich jeder erst im oralen Theil des Bechers in zwei theilt, von denen je einer auf die acht Arme sich fortsetzt. Bei *Halielystus octoradiatus* setzen sich die vier Längsmuskeln außerdem in den Stiel fort. Die Randmuskeln des Bechers sind ebenfalls in Achtzahl vorhanden. Sie umsäumen den Rand des Bechers zwischen je zwei Armen und gehen jederseits auf die beiden angrenzenden Arme über, wo sie an der Grenze zwischen Exumbrella und Subumbrella verlaufen und bis zur Spitze reichen. Deshalb werden die Randmuskeln auf den Querschnitten der Arme ebenfalls quer getroffen.

Nach dieser Orientirung über die Muskulatur wird auch deren

Lagebeziehung zu dem Nervenepithel klarer. Wie es der Armquerschnitt (Fig. 2, Taf. XXIII) zeigt, liegt das Nervenepithel (*N.ep.*) zwischen dem einen Randmuskel (*Rm*) und dem Längsmuskel (*Lm*), an welche beide es unmittelbar angrenzt, und erstreckt sich auf  $323 \mu$  (also mehr als in seinem oberen Theil). Durch dasselbe wird bei *Haliclystus octoradiatus* eine Asymmetrie hervorgerufen, der Längsmuskel nimmt nämlich nicht die Mitte der Armsubumbrella ein, wie bei *Craterolophus tethys* und *Lucernaria camp.*, sondern ist von dem Nervenepithel in die Nähe eines der Randmuskeln abgerückt, und zwar auf dem einen Arme gegen den einen, auf dem benachbarten gegen den anderen. Dem entsprechend liegt auch das Nervenepithel bald in der Nähe des einen, bald in der Nähe des anderen Randmuskels, d. h., wenn es auf einem Arme zwischen dem Längsmuskel und dem rechten (von der subumbrellaren Seite betrachtet) Randmuskel liegt, wie es z. B. auf der Fig. 2 (Taf. XXIII) der Fall ist, so wird dasselbe auf dem benachbarten Arme zwischen dem Längsmuskel und dem linken Randmuskel liegen.

Aus dem Umstand, dass das Nervenepithel unmittelbar an die Muskeln angrenzt, können wir vermuthen, dass es direkt Nerven in sie schiebt. Die Innervirung kann hier um so leichter geschehen, als nicht alle Muskelbündel in die Gallerte verlagert sind, sondern zum Theil noch mit dem subumbrellaren Ektoderm im Zusammenhang stehen. Man sieht auch auf der Fig. 2 bei *x*, dass die Nervenfaserschicht sich noch in den Bereich des Muskelepithels erstreckt. Was den anderen Randmuskel, welcher von dem Nervenepithel durch den Längsmuskel getrennt ist, angeht, so wird derselbe an seinem entgegengesetzten Ende, welches an das Nervenepithel des benachbarten Armes unmittelbar angrenzt, innervirt.

Die Höhe des Nervenepithels beträgt, wie erwähnt, in seinem obersten Theil, d. h. an der Armspitze  $55 \mu$ . Von dieser Gesamthöhe kommen auf die Nervenfaserschicht  $20 \mu$  und auf die Nesselzellenlage etwa  $17 \mu$ . Im unteren Theil wird es niedriger,  $40-44 \mu$ . Das Nervenepithel (Fig. 4, Taf. XXIII) besteht, so weit man nach den Schnitten urtheilen kann, aus zwei, im Ganzen sehr gleichartigen Zellformen. Alle Zellen sind, besonders basalwärts vom Kern, fadenförmig. Die eine Zellform durchsetzt die Nervenfaserschicht bis zur Gallerte, an welcher man ihre punktförmigen Enden zuweilen sehen kann (die Mitte der Figur). Diese Zellenart muss man als Stützzellen auffassen. Sie bilden Gruppen, indem ihre faserartigen Basalenden sich gewöhnlich gruppenweise nähern. Die Nesselkapseln (*NZ*)

besitzen eine leicht gebogene Gestalt und einen der konkaven Seite anliegenden Kern, wie man an Macerationspräparaten noch deutlicher sieht. Sie sind ebenfalls gruppenweise zusammengelagert. Die Stützzellen endigen an der Gallerte zwischen den Gruppen der Nesselkapselzellen. Letzterer Umstand bedingt wohl die beschriebene Annäherung der unteren Theile der Stützzellen. Die Zellen der anderen Art reichen nicht bis zur Gallerte, sondern biegen mit ihren fadenförmigen unteren Theilen in die Nervenfaserschicht um und tragen so zu deren Bildung bei. Ob diese Zellen einen, zwei oder mehrere Fortsätze besitzen, ist auf Schnitten nicht zu ermitteln. Aus den Macerationspräparaten kann man eher schließen, dass sie nur in einen Fortsatz übergehen, wovon Näheres weiter unten bei Beschreibung der Macerationsergebnisse mitgetheilt werden soll. Die Kerne aller Zellen sind von mittlerer Größe, ovaler Form und mit meist deutlichem Nucleolus. Das Epithel wird von einer ziemlich dicken Cuticula bedeckt, über welche keine Fortsätze hinausragen. Ob dies in Wirklichkeit so ist, oder ob bei der Konservirung die leicht abbrechenden Sinneshaare der Zellen verloren gehen, kann ich nicht bestimmt entscheiden. Ersteres scheint mir wahrscheinlicher, da ich vermuthete, dass dies Epithel nicht direkt Reize empfängt, sondern durch die Tentakel auf weiter unten zu beschreibende Weise. Dann wäre es kein eigentliches Sinnesepithel, sondern motorischer Natur. Ich schließe dies daraus, dass

1) das Nervenepithel keine Sinneszellen enthält, welche den exumbrellaren und den weiter unten zu beschreibenden subumbrellaren, um die Ausführgänge der Nesselbatterien gelagerten Sinneszellen ähnlich sind,

2) aus den Beziehungen des Nervenepithels zu den benachbarten Muskeln,

3) aus der, für Sinneswahrnehmungen sehr ungünstigen Lagerung des Nervenepithels (unterhalb der Tentakel) und endlich

4) aus seiner direkten Verbindung mit den zu Sinneswahrnehmungen durch Besitz von Sinneszellen und durch ihre Lagerung außerordentlich geeigneten Tentakeln, welche als Ergänzung zu den motorischen Nervencentren an ihrer Basis aufgefasst werden können.

Die Nervenfaserschicht färbt sich charakteristisch mit Eosin und besteht aus äußerst feinen, wellig verlaufenden Fasern, von welchen man auf den Armquerschnitten meist nur Querschnitte sieht, was der Nervenfaserschicht ein körniges Aussehen verleiht. Unter der Kernreihe des Epithels liegen manchmal noch vereinzelt Kerne, welche

vermuthlich Ganglienzellen zugehören; diese Vermuthung wird durch Macerationen und durch das ähnliche Nervenepithel der Randpapillen, wo die tiefer liegenden Kerne deutliche Beziehungen zur Nervenfaserschicht zeigen, bestätigt.

Leider konnte ich nach der Entdeckung des Nervenepithels der Armenden keine neuen Macerationen mehr unternehmen und vermag deshalb nicht genauere Auskunft über die dasselbe zusammensetzenden Elemente zu geben. Bei der Maceration des gesammten subumbrellaren Ektoderms von *Lucernaria campanulata* aber fand ich nervöse Zellen, von denen ich vermthe, dass sie von diesen Stellen herkommen (s. p. 316).

Bei *Craterolophus tethys* und *Lucernaria campanulata* konnte ich mich gleichfalls von der Existenz solcher Nervencentren überzeugen, welche im Großen und Ganzen dieselbe Lage und histologische Beschaffenheit zeigen wie die von *Haliclystus octoradiatus*. Das Nervenepithel bekleidet hier gleichfalls die Armspitzen, von wo es eine Strecke weit auf der subumbrellaren Seite der Arme herabsteigt. Auf der Armspitze trennt es die einzelnen Tentakel von einander. Unterhalb derselben ist es, wie bei *Haliclystus octoradiatus*, am stärksten ausgebildet.

Im Gegensatz zu *Haliclystus octoradiatus* (und in Übereinstimmung mit *Craterolophus tethys*) liegt das Nervenepithel von *Lucernaria campanulata* stets symmetrisch zwischen dem oberen Ende des Längsmuskels und den Tentakelansatzstellen. Da, wo der Längsmuskel beginnt, ist es sehr wenig ausgebildet, mit sehr undeutlicher Nervenfaserschicht und etwas tiefer unten wird es durch einfaches Ektoderm ersetzt.

Die asymmetrische Lage des Nervenepithels bei *Haliclystus octoradiatus* hängt offenbar damit zusammen, dass das Nervenepithel hier stärker entwickelt ist, sich weiter nach unten erstreckt, als bei *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys* und daher den Längsmuskel aus der Mitte der subumbrellaren Wand des Armes verschiebt. Über dem Längsmuskel kann das Nervenepithel bei *Haliclystus octoradiatus* schon deshalb keinen Platz finden, weil die Muskelbündel hier zum Theil mit dem Ektoderm noch im Zusammenhang stehen (Fig. 2, Taf. XXIII), im Gegensatz zu *Craterolophus tethys* und *Lucernaria campanulata*, deren Längsmuskel in die Gallerte verlagert ist. Warum das Nervenepithel bei *Haliclystus octoradiatus* stärker entwickelt ist als bei den zwei anderen Gattungen, ist nicht schwer zu erklären. Seine Muskulatur ist viel stärker, als bei letzteren, indem

die vier Muskeln bei *Halicystus octoradiatus* auch in den Stiel hinabsteigen, was bei den anderen beiden Lucernariden fehlt. Überhaupt ist *Halicystus octoradiatus* beweglicher als *Craterolophus tethys* und *Lucernaria campanulata*. *Lucernaria campanulata* hängt gewöhnlich mehr pflanzenähnlich an Zosterablättern, ohne auffallende Bewegungen zu zeigen. Dagegen kann *Halicystus octoradiatus* mit Hilfe der Tentakel und der stark ausgebildeten Randpapillen förmlich kriechen. Dabei verändert er beständig seine Form, wie man es auch aus den zahlreichen Abbildungen bei CLARK (1881) ersehen kann.

Die histologische Zusammensetzung des Nervenepithels bei *Lucernaria campanulata* ist dieselbe wie bei *Halicystus octoradiatus*. Auch hier durchsetzen einige Stützzellen die Nervenfaserschicht bis zur Gallerte. Die letztere ist dick und gut entwickelt und trägt die Hälfte der gesammten Höhe des Epithels. Eben so findet sich die basale Lage der Nesselzellen. Dieselben sind von wurstartiger, schmalerer Form, welche auch bei *Halicystus octoradiatus*, aber selten, angetroffen wird. Da die schmalen Nesselkapseln horizontal liegen, so bilden sie eine weniger breite Lage als bei *Halicystus octoradiatus*, wesshalb auch das Nervenepithel weniger auffällt. Ein weiterer Unterschied von *Halicystus octoradiatus* ist, dass die Nesselkapseln nicht auf die Basis des Epithels beschränkt sind, sondern auch zwischen den distalen Theilen der Zellen liegen. Dies erschwert den Einblick in die histologische Zusammensetzung des Epithels. Zwischen den Tentakeln ist das Nervenepithel eben so gut ausgebildet, als bei *Halicystus octoradiatus*, sehr hoch mit breiter Nervenfaserschicht und dünner Nesselkapsellage.

Das Nervenepithel von *Craterolophus tethys* ist eben so symmetrisch gelagert wie bei *Lucernaria campanulata*. Oben grenzt dasselbe an die Muskulatur der Tentakel, mit seinem unteren Ende an den Längsmuskel. Beide Muskelsysteme werden dadurch getrennt; dagegen stehen sie im nervösen Zusammenhang. Das Nervenepithel ist überall sehr hoch (ca.  $33 \mu$ ). Im Gegensatz zu *Lucernaria campanulata* und *Halicystus octoradiatus* bilden die Nesselkapseln keine gesonderte Lage an der Epithelbasis, sondern liegen hier zerstreut in demselben, auch über der Nervenfaserschicht. Dabei sind die Nesselkapseln parallel den Nervenfasern angeordnet; auf Längsschnitten werden sie daher längs, auf Querschnitten durch die Arme dagegen quer geschnitten, wobei ihre gruppenweise Anordnung auffällt. Das Nervenepithel fällt daher bei *Craterolophus tethys* noch weniger auf, als bei *Halicystus octoradiatus* und *Lucernaria campanulata*, wo man dasselbe gleich an

der charakteristischen Nesselkapselschicht erkennt. Die Nesselkapseln selbst, welche im Nervenepithel und im subumbrellaren Ektoderm überhaupt auftreten, sind schmal und wurstähnlich, wie bei *Lucernaria campanulata*.

#### Sinnesepithel der Nesselbatterien.

Außer auf den Armen ist es mir gelungen im subumbrellaren Ektoderm auch um die Ausführungsgänge der Nesselbatterien Nervenepithel zu finden und zwar bei allen drei Gattungen. Die feineren Details ließen sich besonders gut bei *Lucernaria campanulata* studiren, wesshalb ich sie der Beschreibung zu Grunde lege.

Die eigenartigen Nesselbatterien der Lucernariden, die bei anderen Cölenteraten meines Wissens nirgends vorkommen, sind kugelige in der Gallerte der Subumbrella liegende Blasen, Einstülpungen des subumbrellaren Ektoderms. Bei allen drei von mir untersuchten Lucernaridengattungen sind die Nesselbatterien von durchaus gleichem Baue. Mit dem Ektoderm bleiben sie durch einen kurzen Mündungskanal dauernd im Zusammenhang. KEFERSTEIN (1863) hat diesen Kanal zuerst beschrieben, dessen Existenz von späteren Forschern mit Unrecht bezweifelt oder nicht erwähnt wurde. Der Kanal ist ziemlich lang und seine Öffnung erscheint auf Flächenschnitten rund und von ansehnlichem Durchmesser (25—29  $\mu$ ). Die dem Ausführungsgang gegenüberliegende Wand der Nesselbatterien zeigt viel höheres Epithel und hier entstehen die Nematocystenzellen. Die letzteren fallen vermuthlich bei der Reizung des Thieres in den Hohlraum, und bei Kontraktion der mit Muskeln versehenen Wand der Nesselbatterien werden sie durch den Ausführungsgang ausgeworfen. In dem Hohlraum findet man immer zahlreiche Nematocystenzellen mit ausgeschleuderten Fäden. Eine solche Nematocystenzelle ist auf Fig. 9a, Taf. XXIII abgebildet. Die Zelle selbst ist durchsichtig, von etwa dreieckigem Umriss, mit ovalem Kern. Die Nesselkapsel ist oval, ebenfalls wasserhell und enthält ein rundes, mit Eosin sich homogen färbendes Gebilde, welches im ausgeschleuderten Zustande in einen, aus der Kapsel hinausragenden, zuerst ziemlich dicken, dann spindelförmig erweiterten Theil und endlich in einen langen, meist aber abgebrochenen Faden sich fortsetzt. Auf dem spindelförmig erweiterten Theil sitzen sehr feine haarähnliche Borsten.

Diese Nesselbatterien finden sich bei allen drei Gattungen zahlreich auf der Subumbrella des Bechers und der Arme. Mit bloßem Auge erscheinen sie als weißliche Flecke. In besonders großer Zahl

sind sie am Rande des Bechers und der Arme vorhanden. Bei *Lucernaria campanulata* sind die Nesselbatterien merkwürdiger Weise in den verschiedenen Oktanten verschieden vertheilt. In den Haupttradien stehen sie hier in einer Reihe, welche den Becherrand umsäumt und längs der Genitalien in vertikaler Richtung mehr oder weniger tief herabsteigt. Die Mitte des so gebildeten Dreieckes bleibt von ihnen frei. In den anderen Oktanten sind sie dagegen unregelmäßig vertheilt.

Das Ektoderm in der Umgebung der Mündung der Nesselbatterien ist ein Sinnesepithel. Es ist hier höher, als gewöhnlich (ca.  $26 \mu$ ) und enthält eine Nervenfaserschicht. Auf Längsschnitten durch den Ausführgang kann man letztere nur undeutlich unterscheiden, weil sie verhältnismäßig geringe Breite besitzt und weil die Nervenfasern nur im Querschnitt getroffen werden, also nur als feine Punktirung erscheinen und zwischen den Zellen schwer wahrzunehmen sind. An mit Hämatoxylin und Eosin gefärbten Präparaten kann man die Nervenfasern an ihrer Eosinfärbung erkennen. In der Flächenansicht fällt die Nervenfaserschicht viel leichter auf, was ich besonders bei *Craterolophus tethys* studiren konnte. Sie erscheint dann in Form eines mit Eosin gefärbten, feinkörnigen Ringes, in welchem man auch zarte Fasern unterscheiden kann. Der Nervenring hebt sich außer durch die Färbung noch dadurch ab, dass der Faserverlauf in ihm cirkulär ist, wogegen die Faserung in der Wand der Nesselbatterie, durch die Verlaufsrichtung der Muskelfasern derselben bedingt, eine meridionale und zum Nervenring folglich senkrechte ist. Außerdem erscheinen die Muskelfasern der Wand homogen und glatt; dagegen hat der Nervenfaserring, wie erwähnt, ein körniges Aussehen. Besser noch kann man das Sinnesepithel an tangentialen Längsschnitten des Ausführganges studiren. Einen solchen glücklich ausgefallenen Schnitt, auf welchem auch die feinere Beschaffenheit des Sinnesepithels sich studiren ließ, zeigt Fig. 9a und 9b (Taf. XXIII).

Das hohe Epithel dieser Figur ist das subumbrellare Ektoderm um die Ausmündungsöffnung. Die letztere ist durch die leichte Einsenkung des Ektoderms angedeutet. Die histologische Zusammensetzung des Epithels ist wesentlich verschieden von der des Nervenepithels der Arme. Wir können hauptsächlich zwei Arten von Zellen unterscheiden. Die einen gleichen vollkommen den Sinneszellen des exumbrellaren Ektoderms, so weit man nach den Schnitten urtheilen kann, was aber durch Maceration, wie wir es weiter sehen werden, bestätigt wird. Sie sind spindelförmig, im distalen Theile fadenförmig. Die spindelförmige Anschwellung mit dem Kerne liegt

meist sehr basal, zum Theil in die Nervenfaserschicht eingebettet. Einige dieser Zellen liegen sogar ganz in derselben und nur ihr fadenförmiger, distaler Theil steigt zwischen den anderen Zellen bis zur Oberfläche empor (links von der Mitte der Fig. 9a). Zwischen diesen, gruppenweise liegenden Sinneszellen finden sich andere, deren Kerne im oberen Drittel der Epithelhöhe liegen, und welche distal etwas breit, basal vom Kern dünn und fadenförmig sind. Letztere Zellen sind sicher gewöhnliche Stützzellen. Die Nervenfaserschicht ist im Verhältnis zur Höhe des Epithels ziemlich niedrig. In ihr kann man wellenförmig verlaufende Nervenfasern ganz deutlich unterscheiden, welche wenigstens zum Theil den Sinneszellen angehören müssen. Runde Kerne, welche in ziemlich großer Zahl der Nervenfaserschicht aufliegen, dürften, wenn nicht alle, so doch theilweise zu Ganglienzellen gehören.

Peripher um die Ausführöffnung wird die Nervenfaserschicht allmählich schmaler und ist schließlich weiter von derselben im Epithel nicht mehr zu unterscheiden. Aber auch das Sinnesepithel verliert an den Seiten der Ausführöffnung seinen nervösen Charakter und besteht aus zarten, nicht sehr gut erhaltenen Zellen, deren Grenzen schlecht zu unterscheiden sind. Unter dem subumbrellaren Ektoderm und dem Ausführgang (*A*) sieht man auf Fig. 9a das Epithel der Nesselbatterie (*Nbe*) selbst, welches hier aus blass gefärbten, zarten Zellen ohne deutliche Grenze besteht und in welchem auch feinste Fasern verlaufen. Manchmal schien mir, als ob im Epithel Ganglienzellen mit Fortsätzen wahrzunehmen wären.

Eine solche Beschaffenheit zeigt die Wand der Nesselbatterie nur in der Nähe des Ausführganges, wie Fig. 9a zeigt. Weiter von diesem entfernt sieht man im Epithel feine, von den Nervenfasern doch gut zu unterscheidende Muskelfasern (*m*), welche also im Epithel nur um den Ausführgang fehlen, wovon man sich auch auf Flächenschnitten desselben überzeugt. Zwischen den Muskelfasern, welche an das Sinnesepithel herantreten, sieht man einzelne große Kerne, welche Ganglienzellen zugeschrieben werden können. Ob auch in der Wand der Nesselbatterie überall Ganglienzellen vorkommen, kann ich nicht entscheiden. Nur bei *Craterolophus tethys* konnte ich einmal zwischen den Zellen des Epithels der Nesselbatterie eine spindelförmige, ausgezogene Zelle wahrnehmen, welche einer Ganglienzelle glich.

Fig. 9b stellt ebenfalls einen tangentialen Schnitt durch die Umbiegungsstelle des subumbrellaren Ektoderms in den Ausführgang einer Nesselbatterie dar. Auch hier sieht man, dass die Wand der

letzteren um den Ausführgang, welcher durch Ausbuchtung in dem Epithel angedeutet wird (*A*), keine Muskelfasern, dafür aber eine breite Nervenfaserschicht enthält. In letzterer liegende Kerne gehören aller Wahrscheinlichkeit nach zu Ganglienzellen. Im subumbrellaren Ektoderm bemerkt man auch auf dieser Figur eine Gruppe von Sinneszellen (bei *S.ep*).

Somit haben wir hier ein charakteristisches Sinnesepithel, welches sich durch den Besitz typischer Sinneszellen wesentlich von dem Nervenepithel der Arme unterscheidet. Da das Sinnesepithel der Nesselbatterien bei *Halielystus octoradiatus* und *Craterolophus tethys* dieselbe histologische Beschaffenheit zeigt, so weit man es nach den Schnitten beurtheilen kann, welche aber hier weniger günstig waren als die mehr dem Zufall zu verdankenden von *Lucernaria campanulata*, so besteht bei allen Gattungen der Unterschied zwischen dem Sinnesepithel der Nesselbatterien und dem Nervenepithel der Armspitzen. Es liegt nahe, diesen Unterschied mit der Verschiedenheit der Funktion in Verbindung zu bringen. Das Nervenepithel der Nesselbatterien scheint nämlich sensibler Natur zu sein, indem es die Reize unmittelbar von dem umgebenden Medium durch die hier vorhandenen Sinneszellen empfängt und auf die Muskelfasern der Nesselbatterien überträgt, wogegen das Nervencentrum jedes Armes, wie schon genauer erörtert wurde, motorischer Natur sein dürfte und die Reize von den Tentakeln zugeleitet bekommt. Demnach haben die Nesselbatterien mehr oder weniger selbständige Nervencentren.

#### Sinneszellen des subumbrellaren Ektoderms des Becherrandes.

Der Rand des Bechers wird von einem Wulst (Textfig. 9 *Rw*, s. w. u. p. 361) umsäumt, welcher die subumbrellare Gallerte *sg* (vgl. Beschreibung der Gallerte) und den darin eingebetteten Randmuskel enthält und von dem subumbrellaren Ektoderm überzogen wird. Wo die Arme von dem Becher entspringen, stoßen das subumbrellare Ektoderm und die subumbrellare Gallerte des Randwulstes an die exumbrellare Wand der Arme, welche die direkte Fortsetzung der exumbrellaren Wand des Bechers darstellt, an (Fig. 2, Taf. XXV, welche der Linie *ab* der Textfig. 9 entspricht), werden aber von dieser durch eine weiter zu beschreibende Zellplatte getrennt (*Zp*). Da die exumbrellare Wand der Armbasis viel dickere Gallerte besitzt, als der Randwulst, hebt sie sich von diesem wulstartig (*Aw*) ab, so dass auf einem Querschnitt durch den Becherrand ein Winkel gebildet wird. In diesem Winkel (Taf. XXV, Fig. 2 bei *x*), resp. an der Grenze des

exumbrellaren Ektoderms (*Ect.d.Aw*) der Armbasis und des subumbrellaren Ektoderms (*Ect.d.Rw*) des Randwulstes, sind einige, dem letzteren angehörende Zellen verlängert und ziehen auf meinen Präparaten zu dem sich hier befindenden Ende des Randmuskels hin, wie ich es bei *Craterolophus tethys* konstatiert habe. Auf günstigen Stellen sieht man, dass diese Zellen in Fortsätze auslaufen. Dadurch erweisen sie sich als Sinneszellen. Die Art der Verzweigung der Fortsätze (s. abgerissenes Ende einer solchen Zelle auf Fig. 2 bei *y*, Taf. XXV), eben so die ganze Gestalt der Zelle, ist ganz dieselbe, wie bei den spindelförmigen Sinneszellen des exumbrellaren Nervenplexus (vgl. Fig. 1 *Sz*<sub>2</sub>, *Sz*<sub>3</sub>, Taf. XXII). Die Fortsätze heften sich an die Muskelfasern an und dringen auch zwischen dieselben ein (Fig. 2, Taf. XXV). An dieser Stelle findet man zuweilen eine Ansammlung von Kernen, wie es die Figur (*y*) zeigt. Diese Kerne gehören möglicherweise zu Ganglienzellen, welche die Reize von den Sinneszellen auf die Muskelfasern übertragen.

Man könnte auch der Meinung sein, dass diese verlängerten Zellen junge Muskelzellen seien, welche den Zuwachs des Randmuskels bewirken; aber die Feinheit und die charakteristische Gabelung der Fortsätze der Zellen lässt mir keinen Zweifel, dass es Sinneszellen sind und dass wir hier eine Stelle vor uns haben, wo die Innervirung des Randmuskels, nämlich der unteren, in der Gallerte tiefer liegenden Partie desselben, stattfindet. Die obere, unter dem Ektoderm des Randwulstes liegende Partie des Randmuskels geht auf die Arme über und wird hier von dem Nervenepithel der Armspitzen innervirt, wie wir es schon gesehen haben.

Auf meinen Präparaten, nach welchen die Fig. 2 gezeichnet ist, war keine Gallertschicht zwischen der Zellplatte und den Sinneszellen einerseits und den Fasern des Randmuskels andererseits wahrzunehmen. Demnach liegt das Ende des Randmuskels der Zellplatte und dem, die Sinneszellen enthaltenden Theil des Ektoderms ganz dicht an, und nur durch die krampfhaft Kontrahirung des Thieres beim plötzlichen Abtöden ist es davon abgetrennt worden. Bei solcher naher Berührung der Muskelfasern mit den Sinneszellen kann die Innervirung noch leichter stattfinden.

#### Beschreibung der Macerationsergebnisse.

Aus der Beschreibung der Befunde, welche an den Schnittserien von dem subumbrellaren Ektoderm gegeben wurden, geht hervor, dass das Nervengewebe an gewissen Stellen lokalisiert erscheint.

Das wird auch durch die Macerationspräparate bestätigt, welche ich an *Lucernaria campanulata* ausgeführt habe.

Im Allgemeinen gelingt die Maceration des subumbrellaren Ektoderms viel schwieriger als die des exumbrellaren. Die subumbrellare Wand ist viel dünner und schwieriger zu isoliren, da sie mit vielen anderen Körpertheilen (Mundrohr, Muskeln und Genitalbänder) innig zusammenhängt. Dadurch wird es schwerer in den Präparaten sich zu orientiren und die Vertheilung der Zellen festzustellen. Aus dem Umstand aber, dass in den meisten Präparaten nur vereinzelte oder gar keine Nervenzellen sich finden, geht ebenfalls hervor, dass dieselben nicht überall vorkommen, sondern an gewissen Stellen localisirt sind. Man kann auch eine Andeutung davon finden, wo man diese Localisirung suchen muss. Wenn das subumbrellare Ektoderm noch sehr wenig, das außerordentlich leicht macerirende Entoderm dagegen vollständig abgefallen war, konnte man auf den Stücken der subumbrellaren Wand Nervenfasern und Ganglienzellen an der Basis der Tentakel finden. Auch an anderen Stellen, von welchen ich nicht bestimmen konnte, welcher Partie der subumbrellaren Wand sie angehörten, verliefen im Epithel auf ziemlich große Strecken zwischen den Kernen feine Nervenfasern. Mit Muskelfasern konnten sie wegen ihrer Feinheit nicht verwechselt werden. An einigen Stellen, wo das Ektoderm durch die Maceration mehr aufgelockert war, waren einzelne isolirte Ganglienzellen vielfach zu sehen. Zuweilen waren ganze Faserzüge, welche von den Fortsätzen der Ganglienzellen gebildet wurden, auf mehr oder weniger große Strecken bloßgelegt, wie es auf der Fig. 2, Taf. XXIV, dargestellt ist. Mehrere Ganglienzellen mit spindelförmigem bis lang ausgezogenem oder auch hutförmigem Protoplasmaleib liegen hier mit ihren langen Fortsätzen parallel neben einander. Die dazwischen liegenden Nesselkapseln (*nk*) beweisen, dass die Ganglienzellen dem subumbrellaren Ektoderm angehören, da solche Nesselkapselform dem exumbrellaren Ektoderm fehlt. Die Ganglienzellen und Nervenfasern sind denen der Exumbrella sonst vollkommen ähnlich. Ob sie auch meist zwei Kerne besitzen, ließ sich nicht entscheiden; zwar kamen solche mit zwei Kernen vor, doch blieb gerade in diesen Fällen ihre Zugehörigkeit zum subumbrellaren Ektoderm unsicher.

Auch um die Nesselbatterie konnte ich auf solchen wenig macerirten Stücken der subumbrellaren Wand einen ganzen Nervenplexus finden. In demselben lagen, wie es Fig. 1, Taf. XXIV, darstellt, Ganglienzellen mit langen Fortsätzen und zahlreiche abgerissene

Fasern. Außerdem konnte ich in dem sonst wenig aufgelockerten Gewirr von Zellen eine Sinneszelle finden (*b*), welche denen des exumbrellaren Ektoderms glich. Dass dieselbe dem subumbrellaren Ektoderm angehört und nicht zufällig aus dem exumbrellaren auf das Präparat gerathen ist, wie ich zuerst glaubte, beweist der Umstand, dass sie mit ihren Fortsätzen zwischen den subumbrellaren Ektodermzellen lag und mit diesen verflochten war. Nur der Übersichtlichkeit wegen ist die Sinneszelle (*b*) von mir freiliegend dargestellt worden. Außer dieser typischen Sinneszelle konnte ich leider nur Bruchstücke von solchen finden. Die Zelle *c* der Fig. 1 ist offenbar auch eine Sinneszelle, bei welcher aber die Nervenfasern abgerissen sind. Bei einer zweiten Zelle (*c*<sub>1</sub>) waren die Fasern verdeckt, der distale dünne Theil war aber sehr lang, was auch aus der Betrachtung der Schnitte hervorgeht (Fig. 9*a*, Taf. XXII). Die Seltenheit der Sinneszellen auf den Macerationspräparaten folgt daraus, dass sie nur im Epithel um den Ausführgang der Nesselbatterie vorkommen.

Außerdem fand ich hier, wie auch sonst im subumbrellaren Ektoderm zerstreut, Zellen, welche basalwärts fadenförmig waren (Fig. 1 *f*, Fig. 3 *c*, *d*, Taf. XXIV). Distal vom Kern sind sie mehr oder weniger breit, bald cylinderförmig (wie die Zelle *d* auf Fig. 3 und *f* auf Fig. 1), bald aber auch dünn. Im letzteren Falle liegt der ansehnliche Kern in einer Protoplasmaanschwellung. Wenn solche Zellen gut erhalten sind, so sieht man, dass ihr unterer Theil etwas verbreitert endet (Fig. 3 *c*). Diese Zellenart spielt im Nessel-epithel und Nervenepithel der Arme die Rolle der Stützzellen. Im Nessel-epithel liegen zwischen den fadenförmigen unteren Theilen solcher Stützzellen die ganze Masse der hier vorhandenen Nesselzellen. Um diesen letzteren Platz zu geben, sind die basalen Enden der eben beschriebenen Zellen fadenförmig. Im Nervenepithel durchsetzen diese Stützzellen die Nervenfaserschicht und befestigen sich an der Gallerte im Gegensatz zu den anderen Zellen desselben, welche in die Nervenfaserschicht umbiegen und den größten Theil des Epithels darstellen.

Diese letzteren habe ich auch auf Macerationspräparaten finden können. Im Ganzen sind sie den Stützzellen ähnlich. Ihr distaler Theil ist ebenfalls bald breit oder zugespitzt (Fig. 3 *b*, Taf. XXIV), bald sehr dünn, fadenförmig und nur oben plattenförmig verbreitert (Fig. 3 *a*, *e*). Das hängt mit der höheren oder tieferen Lage des Kernes zusammen. Der basal vom Kern folgende, faserförmige Theil

ist viel länger als der der Stützzellen, und auch viel länger, als die Höhe der höchsten Stellen des subumbrellaren Nervenepithels beträgt. Derselbe muss also im Epithel umbiegen, wie es auch die Schnitte gelehrt haben. Die nervöse Natur dieser Zellen und ihrer Ausläufer wird ferner dadurch bewiesen, dass die letzteren Varicositäten besitzen. Die Faser wird aber selbst in den Fällen, wo sie ziemlich lang war (Fig. 3 *b*), wohl kaum in ihrer ganzen Ausdehnung erhalten gewesen sein. Der Unterschied im Baue des Nervenepithels der Arme und des Sinnesepithels der Nesselbatterien wird somit auch durch die Untersuchung der isolirten Elemente bestätigt.

Die schwierigen Macerationsverhältnisse und die Unmöglichkeit dieselben zu wiederholen, erlaubten mir nicht die Verbindung zwischen den nervösen und nicht nervösen Zellen festzustellen.

Drüsenähnliche Zellen, von welchen ich auf Macerationspräparaten der subumbrellaren Wand nur zwei finden konnte, haben zwei oder mehrere Fortsätze, möglicherweise nervöser Natur (Fig. 4, Taf. XXIV). Zwar gehören diese Zellen aller Wahrscheinlichkeit nach dem Ektoderm der Subumbrella an, jedoch kann ich das nicht ganz sicher behaupten.

Weiter verdienen wohl Aufmerksamkeit auch eigenthümliche, nicht nervöse Zellen, welche auf den Macerationspräparaten der Subumbrella vorkommen. Dieselben enthalten im Inneren eine sich homogen färbende, muskelfibrillenähnliche, breite Faser, welche fast die ganze Zelle ausfüllt (Fig. 19, Taf. XXIV). Durch dieselbe ist der Kern ganz nach unten in die Zellbasis verdrängt. Im distalen Theile umkleidet nur ein schmaler, wie aus Alveolen bestehender Saum die Faser. In anderen Fällen war dieselbe kleiner und wahrscheinlich dem entsprechend auch die Zelle weniger hoch. Die eingelagerte, homogene Faser ähnelt den Fasern, welche in der Muskulatur vorkommen (Fig. 13, Taf. XXIV) und welche weiter unten bei der Beschreibung der Tentakelmuskulatur erwähnt werden. Möglicherweise sind auch diese Zellen die Jugendstadien der letzteren.

Macerationspräparate zeigten mir, dass auch in den Muskeln Nerven vorkommen. Im Randmuskel ließen sich nämlich typische, feine Nervenfasern mit Varicositäten nachweisen. Von den Längsmuskeln hatte ich keine guten Isolationspräparate, wesshalb die Prüfung auf Nerven hier mangelhaft blieb. Dafür gelang es mir in der Muskulatur der Tentakelstiele Nervenfasern und Ganglienzellen nachzuweisen, wovon Näheres bei der Beschreibung der Tentakel berichtet werden soll.

### 3. Tentakel und Randpapille.

Die naheliegende Vermuthung, dass Tentakel und Randpapillen Nervengewebe enthalten, ließ sich sowohl auf Schnitten, wie auch auf Macerationspräparaten sicher nachweisen. Da die Tentakel bis jetzt entweder nicht genau genug (TASCHENBERG 1877, KLING 1879, CLARK 1881, KEFERSTEIN 1863), oder nicht ganz zutreffend (KOROTNEW 1876) beschrieben worden sind, dabei aber die innigsten Beziehungen zu dem Nervensystem haben, werde ich die früheren Beschreibungen ergänzen durch die Beobachtungen, welche ich hauptsächlich an *Craterolophus tethys* anstellte.

#### a. Die Tentakel.

Die Tentakel der Lucernariden sind bekanntlich auf den Spitzen der acht Arme zu Gruppen vereinigt. Ihre äußere Form ist von KLING, KOROTNEW, CLARK eingehend beschrieben worden und aus meinen Übersichtsbildern von *Halicystus octoradiatus* (Fig. 7, Taf. XXIII) ersichtlich. Es sind stecknadelähnliche Gebilde, welche aus dem ziemlich langen cylinderförmigen Stiel und aus dem darauf sitzenden Nesselknopf bestehen. Sowohl der Stiel als auch der Nesselknopf sind hohl. Diese Tentakelform ist für die Familie der Lucernariden sehr charakteristisch und kommt sonst bei den Scyphomedusen nirgends mehr vor. Dafür ist sie den Randkörpern (Randwarzen) einiger Actinien sehr ähnlich, was bis jetzt nicht genug betont wurde.

#### Der Nesselknopf.

Der Nesselknopf der Tentakel besitzt ein außerordentlich hohes Ektoderm, welches aus vier Formen von Zellen gebildet wird, nämlich Nesselzellen, Stützzellen, Sinneszellen und Drüsenzellen. Nach außen ist das Ektoderm von einer ziemlich dicken Cuticula bedeckt. Die Maceration erlaubt eine genaue Vorstellung von dem Baue dieser einzelnen Elemente zu gewinnen.

Die Nesselzellen, welche von allen histologischen Elementen des Tentakelknopfes am zahlreichsten sind, sind lang und fadenförmig ausgezogen und enthalten in ihrem distalen Ende eine Nesselkapsel. In der Mitte besitzen sie eine größere Anschwellung und basalwärts, manchmal auch distalwärts von dieser treten eine oder mehrere kleinere Anschwellungen auf. Die Nesselkapseln stehen also in einer Lage unter der Oberfläche des Tentakelknopfes. Sie sind

länglicher Form, leicht gebogen und den Nesselkapseln des subumbrellaren Ektoderms ganz ähnlich.

Der basale fadenförmige Theil der Zelle endigt entweder mit einer knopfartigen Anschwellung (Fig. 7 *a*, Taf. XXIV) oder mit zwei, manchmal vielleicht drei kurzen Ausläufern (Fig. 7 *a*<sub>1</sub>, *a*<sub>2</sub>, Taf. XXIV). Die protoplasmatische Umhüllung der Nesselkapsel ist sehr dünn und schwer sichtbar. Man kann sie jedoch vorzüglich beobachten, wenn die Nesselkapsel zufällig herausgefallen ist. Dann sieht man, dass die Hülle um die Nesselkapsel (Fig. 7 *a*<sub>2</sub>, Taf. XXIV) sehr hell und durchsichtig ist und sich weder mit Hämatoxylin, noch mit Eosin färbt. Am distalen Ende trägt sie ein kleines stumpfes Cnidocil, neben dessen Basis man häufig zwei dunkle Punkte beobachtet. Das Cnidocil sieht man sonst gar nicht, da es nicht über die Cuticula hervorragt; dies entgegen den Angaben und Abbildungen KLING's. Das die Nesselkapsel umhüllende Plasma enthält niemals einen Kern, was besonders bei den Zellen, aus denen die Nesselkapsel herausgefallen ist (Fig. 7 *a*<sub>2</sub>, Taf. XXIV), sicher festgestellt werden kann.

Diese Zellform, welche schon TASCHENBERG richtig erkannt hat, wurde von KOROTNEW, und neuerdings für ähnliche Nesselkapselzellen der Randpapille von *Halielystus auricula* von SCHLATER (1891) anders gedeutet. KOROTNEW hält nämlich die mittlere größere Anschwellung der Nesselzellen für eine besondere Zelle, und zwar für eine spindelförmige Ganglienzelle, durch welche die Fibrille der Nesselzelle nur durchtrete. SCHLATER dagegen hält diese Anschwellung sammt der Fibrille für eine Ganglienzelle, welche die Nesselzelle innervire. Beide Ansichten beruhen auf der irrigen Beobachtung, dass auch in dem Plasma um die Nesselkapsel ein Kern vorkommen könne, was nie der Fall ist, wie ich mich auf zahlreichen Macerationspräparaten der Tentakel von *Craterolophus tethys* und *Lucernaria campanulata* überzeugen konnte. Niemals kommt es ferner vor, dass der fibrilläre Theil sich nach Art einer Ganglienzelle verzweigt, wie es SCHLATER beschreibt; eben so wenig treten Fibrillen von zwei vermeintlichen Ganglienzellen an eine Nesselzelle heran. Überdies kann man sich aus dem Auftreten von den Übergangsformen gut überzeugen, dass die gesammte Fibrille mit der Kernanschwellung und Nesselkapsel eine einheitliche Zelle darstellt. Im Ektoderm der Exumbrella findet man nämlich da, wo das Epithel hoch ist, Nesselzellen mit den ovalen großen Nesselkapseln, wie sie auch in den Tentakeln vorkommen, welche ebenfalls in einen Fuß aus-

gezogen sind, wobei dieser Fuß alle Abstufungen in Dicke und Länge zeigt, und bei einigen Zellen so fadenförmig fein wird, als bei den Nesselzellen aus den Tentakeln.

Außer den beschriebenen Nesselzellen kommen bei *Craterolophus tethys* noch andere vor, welche große ovale Nesselkapseln besitzen, aber nur vereinzelt getroffen werden (Fig. 7 *d*, Taf. XXIV). In ihrem Habitus sind sie der ersten Form ganz ähnlich und haben ebenfalls eine größere, den Kern enthaltende und kleinere Anschwellungen. Die Faser ist an der Basis etwas verdickt und endigt beliebig. Im Gegensatz zu der ersten Form haben diese Nesselzellen ein ziemlich langes, seitlich aufsitzendes, gewöhnlich gekrümmtes Cnidocil. Von dem vorderen Pol hängt in die Nesselkapsel ein keilförmiger, nach unten dickerer Stab, um welchen der Faden in einer Spirale gewunden ist. Die Wand dieser Nesselkapseln ist nicht glatt und homogen, wie die der länglichen Form, sondern wie runzelig und färbt sich besonders stark mit Eosin.

Einmal kam eine Missbildung der ersten Nesselzellenform mit zwei Nesselkapseln vor, welche auf der Fig. 10, Taf. XXIV, abgebildet ist.

Die Stützzellen (Fig. 7 *b*, *b*, Taf. XXIV), welche zwischen den Nesselzellen und anderen Elementen des Tentakelknopfes vorkommen, scheinen von indifferentem Charakter zu sein und stellen gewöhnliche nur sehr lang ausgezogene Ektodermzellen dar. Sie waren meist sehr schlecht erhalten und wurden gewöhnlich nur in Bruchstücken gefunden. Ihre Gestalt ist ziemlich wechselnd. Sie sind stets schmal, besonders in der basalen Hälfte. Der distale Theil ist bald dick, bald dünn und endigt mit ziemlich breiter, von Cuticula bedeckter Fläche. Basal von der Nesselkapsellage sind die Zellen immer mehr oder weniger angeschwollen, zuweilen auch mit zwei Anschwellungen versehen; in einer derselben liegt der Kern (Fig. 7 *e*, Taf. XXIV).

Drüsenzellen müssen auch im Tentakelknopf vorkommen, weil man auf Schnitten desselben (Fig. 6, Taf. XXIV) zwischen den Zellen unregelmäßige Körnchen findet, welche Drüsensekret sein dürften. Mit Hilfe dieses Sekretes geschieht wohl auch die Anheftung der Tentakel an fremde Gegenstände. KLING hat auch solche Drüsenzellen abgebildet. Ich konnte sie jedoch nicht finden, vermuthlich weil sie sich beim Maceriren schlecht erhalten.

Außer den Funktionen der Vertheidigungs-, Angriffs- und Bewegungsorgane, welche durch die eben beschriebenen Elemente bedingt

werden, kommt den Tentakeln auch eine Sinnesfunktion zu. Dieselbe ergibt sich aus dem Vorkommen besonderer Sinneszellen von sehr charakteristischer Form, wie sie nur den Tentakeln zukommt und sonst nirgends getroffen wird.

Diese Sinneszellen (Fig. 7 c, Taf. XXIV), welche bis jetzt übersehen wurden, die aber allen drei von mir untersuchten Lucernaridengattungen zukommen, sind weniger zahlreich, als die Nesselzellen; auf vier bis fünf der letzteren kommt vielleicht eine solche Sinneszelle. Sie sind lang, spindelförmig ausgezogen und den gewöhnlichen Ganglienzellen etwas ähnlich. Nur der distale, über der Kernanschwellung liegende Theil ist etwas dicker, ziemlich kurz und endigt mit einem Sinneskegel von der Form einer Pfeilspitze. Der letztere ist für diese Zellen sehr charakteristisch und durch ihn wird ihre Sinnesfunktion wohl genügend bewiesen. Er ist ziemlich lang, dreieckig, ragt über die den Tentakelknopf bedeckende Cuticula nach außen hervor und ist sicher das Gebilde, was KLING für das Cnidocil der Nesselzellen gehalten hat. An seiner Basis sieht man gewöhnlich zwei seitliche dunkle Punkte, ähnlich wie bei den Nesselzellen. Auf Schnitten sind die Sinneskegel meist schwer wahrzunehmen und schlecht erhalten. Am besten kann man sie auf Macerationspräparaten sehen, deren Epithel noch theilweise zusammenhängt, und sich von ihrer Lage zwischen den Nesselzellen überzeugen.

Die Kernanschwellung der Sinneszellen ist größer, als die der Nesselzellen. Danach kann man beide Zellenarten sehr leicht unterscheiden; dazu kommt noch, dass die Anschwellungen der ersteren viel mehr distal liegen, wie es aus dem Vergleich der gegenseitigen Lage der Zellen auf der Fig. 7, Taf. XXIV, zu ersehen ist.

Wie diese Sinneszellen basalwärts endigen, konnte ich nicht feststellen, weil sie, im Gegensatz zu den viel resistenteren Nesselzellen, stets sehr schlecht erhalten und an der Basis abgerissen waren. Ich kann desshalb nicht sagen, ob sie ähnlich den Nesselzellen an der Gallerte sich ansetzen, oder, was viel wahrscheinlicher ist, unten in eine Faser auslaufen, welche in die weiter unten zu beschreibende Nervenfaserschicht umbiegt und zur Bildung derselben beiträgt. Am basalen fadenförmigen Theile der Zelle kann man auch Varicositäten erkennen.

Außer den Sinneszellen kommen den Tentakelknöpfen Ganglienzellen zu, und zwar ebenfalls von einer besonderen Form, welche nur in den Tentakeln von mir gefunden wurde, was wahrscheinlich

mit der Sinnesfunktion der Tentakel zusammenhängt. Diese höchst typische Ganglienzelle ist auf der Fig. 11 *b*, Taf. XXIV, abgebildet. Der im oberen Theil ziemlich breite, nach unten sich verschmälernde Protoplasmaleib derselben geht unten in zwei feine Fasern aus, welche ihrerseits sich wieder verästeln. Auch aus dem mittleren Theil des Protoplasmaleibes entspringt ein kürzerer Fortsatz, mit Andeutung auf Zweitheilung. Der runde Kern liegt im unteren verengerten Theile der Zelle. Eine solche typische reichverzweigte Ganglienzelle kam mir leider nur einmal vor, vermuthlich weil diese Zellen sehr wenig erhaltungsfähig sind. Fig. 11 *a*, Taf. XXIV, zeigt eine andere, weniger typische Ganglienzelle. Dieselbe hatte die Form eines Dreieckes, dessen Spitzen in drei fadenförmige Fortsätze ausgezogen waren.

Ob gewöhnliche spindelförmige Ganglienzellen vorkommen, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, denn über einige solche Ganglienzellen, welche hier vorkamen, war ich nicht sicher, dass sie wirklich hierher gehören oder nur zufällig hierher gerathen waren. Außerdem konnte ich auf Macerationspräparaten noch feine Faserflechte finden, welche vielleicht von den abgerissenen Enden der Sinnes- und Ganglienzellen gebildet waren.

Meine Bemühungen, die Art der Verbindung der Nervenfasern mit den Nesselzellen festzustellen, blieben leider erfolglos. Zwar endigen letztere unten manchmal, wie es erwähnt wurde, mit feinen Ausläufern, dieselben sind aber immer kurz und kaum nervös (Fig. 7 *a*<sub>1</sub>, *a*<sub>2</sub>, *d*; Taf. XXIV). Die Nesselzellen könnten schließlich auch ohne Innervirung funktioniren, wie es bei denen der Nesselbatterien sicher der Fall ist, obwohl das in den Tentakelknöpfen weniger begreiflich erscheint.

Auf Schnitten kann man alle diese Zellformen unterscheiden, wenn auch manchmal nur andeutungsweise. Hier bewirken sie den Anschein besonderer Schichten, wie es aus Fig. 6, Taf. XXIV, zu ersehen ist. Dieselbe stellt ein Stück des Schnittes durch das Ektoderm des Tentakelknopfes von *Craterolophus tethys* dar. Die distalste Schicht wird gebildet von den Nesselkapseln, die zweite (*Sz*) durch die größeren Anschwellungen der Sinnes- und Stützzellen, zwischen welchen auch Sekretkörnchen wahrgenommen werden. Die darauf folgende Schicht besteht aus kleineren Anschwellungen der Nesselzellen. Die tiefste, die Basis des Epithels einnehmende Schicht (*nf*) erscheint auf Schnitten feinkörnig, färbt sich charakteristisch mit Eosin und besteht ohne Zweifel aus den feinsten Nervenfasern, welche

ich auf Macerationspräparaten gefunden habe. Wenn der Schnitt den Tentakelknopf etwas schief trifft, so erscheint die Nervenfaserschicht nicht nur feinkörnig, sondern man kann in derselben dann sehr feine Faserzüge erkennen. Diese Schicht wird wohl von den fadenförmigen Fortsätzen der oben beschriebenen Sinneszellen gebildet. Aber auch Ganglienzellen dürften hier vorkommen, denn man sieht zuweilen an der distalen Grenze dieser Schicht einzelne runde Kerne, welche zu Ganglienzellen gehören müssen.

Die Nervenfaserschicht ist etwa 11  $\mu$  dick bei 84  $\mu$  der Gesamtdicke des Epithels. Von der Gallerte wird sie durch eine Reihe dunkler Punkte abgegrenzt, welche die angeschwollenen Basalenden der Zellen repräsentieren.

Dieselben Schichten, wie überhaupt ganz ähnliche Zusammensetzung, zeigen die Tentakelknöpfe von *Lucernaria campanulata* und *Haliclystus octoradiatus*. Auf den Übersichtsbildern (Fig. 6 und 7, Taf. XXIII), welche Schnitte durch Arme von *Haliclystus octoradiatus* darstellen, ist die Nervenfaserschicht mit blauer Farbe angedeutet. Auch bei diesen Lucernariden, wie man es besonders gut auf Schnitten von *Haliclystus octoradiatus* sehen kann, sind Sinneszellen vorhanden, mit hervorragenden Sinneskegeln. Dieselben sind hier weniger schlank als bei *Craterolophus tethys*, an der Basis dicker und leicht hakenförmig gekrümmt. Auch bei der letztgenannten Lucernaride sind die Sinneskegel der Schnitte viel dicker als auf Macerationspräparaten, was vielleicht davon herrührt, dass dieselben auf Schnitten mit Schleim bedeckt sind. Bei *Haliclystus octoradiatus* ist im Gegensatz zu *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys* in den Tentakeln, wie überhaupt im Ektoderm der Subumbrella die größere ovale Form der Nesselkapseln die herrschende.

### Der Tentakelstiel.

Das Epithel des Tentakelstiels besteht aus Epithelmuskelzellen (Fig. 17, Taf. XXIV), welche eine längsverlaufende Muskulatur bilden. KOROTNEW beschreibt auch eine Ringmuskulatur am Stiel, aber KLING bemerkt schon mit Recht, dass KOROTNEW Falten, welche sehr regelmäßig angeordnet und der Muskulatur täuschend ähnlich sein können, für Muskulatur gehalten hat, da Ringmuskulatur hier vollständig fehlt. Neben typischen Epithelmuskelzellen, deren Protoplasmaleib hoch und cylinderförmig, distal etwas verbreitert und mit Cuticula bedeckt ist, wobei man unter der Cuticula eine Reihe

schwarzer Punkte sieht (Fig. 17, Taf. XXIV), findet man bei der Isolation auch Muskelfasern mit nur spärlichem Protoplasma, das einen länglich ovalen Kern enthält. Diese Muskelfasern erinnern schon mehr an die der Längs- und Randmuskeln. Von Interesse ist die schiefe Streifung, welche man an den Muskelfasern sieht. Dieselbe ist außerordentlich zart und schwer wiederzugeben und nicht an allen Muskelfasern zu beobachten; auch kommen an gestreiften homogen erscheinende Strecken vor. Die Streifung wird wohl den Einkerbungen an den Rändern der Fasern zuzuschreiben sein (Fig. 12, Taf. XXIV). Wo die Faser zufällig zerrissen ist, erscheint sie aus feinsten Fibrillen zusammengesetzt.

Außerdem trifft man in den Tentakelstielen, aber auch in den Längsmuskeln des Bechers, Fasern, welche im Gegensatz zu den oben beschriebenen nicht stark lichtbrechend sind, matt aussehen und sich ganz homogen färben (Fig. 13, Taf. XXIV). Diese letzteren Elemente sind stellenweise verbreitert und beiderseits spitz. Einmal habe ich eine leichte Andeutung eines Protoplasmahofes gesehen. Was diese Zellen in morphologischer und physiologischer Beziehung sind, kann ich nicht sagen.

Der Tentakelstiel enthält auch Nerven-elemente, wie es mir auf Macerationspräparaten nachzuweisen gelang. Zwischen den Muskelfasern findet man nämlich Nervenfasern und Ganglienzellen (Fig. 14, Taf. XXIV). Die Ganglienzellen (*a*), die ich mehrmals finden konnte, gehörten unzweifelhaft den Muskeln an, da sie entweder ganz oder wenigstens mit ihren Fortsätzen zwischen den Muskelfasern lagen. Ferner kommen hier noch Zellen vor, welche von den gewöhnlichen Ganglienzellen etwas abweichen (*b*). Sie besaßen einen langgestreckten Protoplasmaleib, welcher ganz platt und wenig körnig war, im Gegensatz zu den zuerst beschriebenen. Ein Unterschied in den fadenförmigen Fortsätzen war nicht zu finden. Eine ganz ähnliche Zelle kam mir auch im exumbrellaren Ektoderm von *Craterolophus tethys* vor.

Die Verbindung der Nerven- und Muskelemente konnte ich nicht sicher feststellen. Nur einmal fand ich eine Epithelmuskelzelle, welche an ihrer Faser eine rundliche Protoplasmaanhäufung trug, von der eine feine, möglicherweise nervöse Faser entsprang (Fig. 17, Taf. XXIV).

#### Das Entoderm der Tentakel.

Das Entoderm, welches den Kanal des Tentakelstieles auskleidet, ist eigenthümlich modifizirt und scharf von den übrigen Entoderm-

partien der Gastralhöhle abgesetzt. Selbst die kleinen Strecken, welche einzelne Tentakelkanäle von einander trennen und welche bei *Halicylistus octoradiatus* durch die stärkere Ausbildung der Gallerte an solchen Stellen zapfenartig oder »ampullenartig« in die Gastralhöhle des Armes herabhängen, sind vom gewöhnlichen Entoderm ausgekleidet (Fig. 7, Taf. XXIII).

Dies modificirte Entoderm besteht nach KLING aus Stützzellen, welche vermöge ihrer Elasticität den durch seine Längsmuskeln kontrahirten Tentakel wieder strecken und aufrichten. Da ich dies Entoderm auf Macerationspräparaten gut studiren konnte, will ich es genauer beschreiben. Es ist zusammengesetzt aus langen (36—40  $\mu$ ) Zellen, welche aus hyaliner, sich nicht färbender Substanz bestehen (Fig. 8, Taf. XXIV). Meistens sind sie gleichmäßig dick, innen abgerundet, die Basis dagegen ist etwas verbreitert und gekrümmt, wobei ihr Rand stark lichtbrechend erscheint. Sie tragen, wie ich an einigen, besonders gut erhaltenen Zellen sah, ein oder zwei ziemlich lange Cilien (Fig. 8 a). Manchmal läuft das innere Zellende in einen dünnen Fortsatz aus (Fig. 8 b). Manche können in der Mitte sehr dünn sein, um Platz für die hier in großer Menge auftretenden Drüsenzellen zu geben, und nach oben und unten sich wieder erweitern (Fig. 8 c). Der runde ziemlich kleine Kern liegt stets im inneren Theil der Zelle, wo sich auch stärker färbendes Protoplasma mit den darin eingeschlossenen, gelbbraunen Pigmentkörnern befindet.

Die Drüsenzellen (Fig. 9, Taf. XXIV), welche schon KLING erwähnt und welche nicht nur im Entoderm der Tentakel, sondern auch im übrigen Entoderm der Gastralhöhle gefunden werden, sind sehr zierliche, flaschenähnliche Gebilde. An der Basis sind sie rundlich oder birnförmig und tragen einen dünnen scharf abgesetzten und stark lichtbrechenden mehr oder weniger langen Hals, welcher innen knopfartig endigt. Die körnige innere Masse enthält einen runden, ziemlich kleinen Kern mit Nucleolus. Auf Schnitten sind diese Drüsenzellen, vermuthlich in Folge anderer Fixirungsmethoden und der Behandlung mit Alkohol, bei Eosinfärbung homogener gefärbt und dabei wie aus einzelnen Stücken zusammengesetzt, etwa wie eine Chitonschale.

#### Äußere Tentakel mit modificirten Stielen.

Eigenthümlich modificirt sind die äußeren, d. h. auf der exumbrellaren Seite der Arme stehenden Tentakel von *Craterolophus*

tethys und *Lucernaria campanulata*, wie es schon mehrere Forscher bemerkten (MILNE-EDWARDS, KEFERSTEIN und KOROTNEV für *Lucernaria campanulata*, TASCHEBERG für *Craterolophus tethys*). Bei *Lucernaria campanulata* sind es sechs bis sieben außenstehende Tentakel, deren Stiel viel dicker ist und eine besondere histologische Zusammensetzung zeigt. Dieselbe wurde aber noch nicht richtig erkannt.

Das ektodermale Epithel ist hier hoch, enthält auf den Schnitten zwei Reihen von Kernen und ist ein eigenthümliches Drüsenepithel. Es besteht, wovon ich mich an günstigen Stellen bei *Craterolophus tethys* überzeugen konnte, aus zwei Formen von Zellen (Fig. 1, Taf. XXIII). Die einen sind lang, fadenförmig, in der Mitte mit einer spindelförmigen, den Kern enthaltenden Anschwellung. Distalwärts sind sie etwas verbreitert, auch basalwärts endet der fadenförmige Theil mit einer queren Platte. Die Kerne dieser Zellen bilden die obere Kernreihe des Epithels. Dazwischen stehen Drüsenzellen, welche auf einem deutlich abgesetzten Fuß sitzen. Der Fuß bildet  $\frac{1}{4}$  oder  $\frac{1}{5}$  der ganzen Länge der Zelle. Die Zelle selbst ist entweder schlauchförmig oder in der Mitte eingeschnürt, um der Anschwellung der ersten Zellform Platz zu geben. An der Übergangsstelle in den Fuß liegt ein undeutlicher, wahrscheinlich geschrumpfter Kern; daher rührt die untere Reihe der Kerne im Epithel. Was diese Drüsenzellen vor allen anderen auszeichnet, ist der Inhalt, welcher aus kleinen bakterienähnlichen Stäbchen besteht, was man noch deutlicher sieht, wenn der Inhalt aus der Zelle herausgetreten ist. Im Gegensatz zu den anderen Drüsenzellen des Ektoderms, färben sich diese Zellen stark mit Eosin.

Außer diesen zwei Zellformen kommen hier noch die gewöhnlichen, sich nicht färbenden Drüsenzellen des exumbrellaren Ektoderms ziemlich häufig vor. Das Vorhandensein derselben zeigt uns, dass wir es mit der Fortsetzung des exumbrellaren Ektoderms, welches etwas modificirt ist, zu thun haben; denn das Ektoderm der Subumbrella, welches in das Ektoderm der anderen Tentakel unmerklich übergeht, scheint überhaupt keine oder nur sehr wenige, auf Schnitten nicht wahrnehmbare Drüsenzellen zu enthalten.

Das geschilderte Epithel nimmt jedoch nicht den ganzen Kreisumfang des Stieles der äußeren Tentakel ein, denn auf der anderen, gegen die übrigen Tentakel gekehrten inneren Seite findet sich gewöhnliches Muskelepithel, wie bei den anderen Tentakeln. Die Funktion dieses Drüsenepithels ist wahrscheinlich die, den Tentakeln

zu helfen sich mittels des klebrigen Sekretes an fremde Gegenstände anzuheften.

KLING hat die Zusammensetzung dieses Ektoderms übersehen, da er sagt, dass die äußeren Tentakel dasselbe Ektoderm wie die Exumbrella haben. TASCHENBERG erwähnt die verdickten Tentakel, nur meint er irrthümlicher Weise, wie auch KOROTNEW, dass das Epithel hier mit Nematocystenzellen angefüllt sei, was ich nie beobachtet habe. KEFERSTEIN bemerkte die modificirten Tentakel bei *Lucernaria campanulata* und schreibt ihnen die Fähigkeit zu, sich wie Saugnäpfe anzuheften.

Es ist möglich, dass dem Drüsenepithel der äußeren Tentakel Nervenfasern zukommen. Wenigstens sieht man auf Schnitten unter den Kernen der Drüsenzellen eine feinkörnige, mit Eosin sich färbende Schicht, in welcher man zuweilen auch eine horizontal verlaufende Streifung erkennen kann. Ganglienzellen kommen zwischen den Zellen vielleicht auch vor, weil man hier und da vereinzelt tiefer liegende Kerne beobachtet.

Die Cuticula, welche dieses Drüsenepithel bedeckt, ist auf Schnitten vertikal gestreift (Fig. 1, Taf. XXIII), wie man solche Streifung auch auf den gewöhnlichen durch Maceration isolirten Zellen des exumbrellaren Ektoderms sehen kann (Fig. 8, Taf. XXII). Sie erscheint außerdem wie aus helleren und dunkleren Stellen zusammengesetzt. Die helleren entsprechen den Drüsenzellen und besitzen wohl eine besondere Beschaffenheit, welche dem Sekret nach außen herauszutreten erlaubt. Auf der Cuticula sieht man zuweilen Fortsätze; zu welchen Zellen dieselben gehören, gelang nicht festzustellen. Wenn sie zu den spindelförmigen Zellen des Drüsenepithels gehören, so muss man letztere für Sinneszellen halten, was aber sehr unwahrscheinlich ist.

#### b. Die Randpapille.

Die Randpapillen sind ebenfalls Organe, in welchen man Nervengewebe zu finden erwarten durfte, da sie als Homologa der Sinneskolben der übrigen Scyphomedusen betrachtet werden. Von den drei von mir untersuchten Arten besitzen *Craterolophus tethys* und *Haliclystus octoradiatus* Randpapillen, *Lucernaria campanulata* dagegen fehlen sie gänzlich. Dabei sind sie bei der ersten Gattung klein, rudimentär, und leicht zu übersehen, kommen nicht immer und in wechselnder Zahl vor, bei *Haliclystus octoradiatus* dagegen erreichen sie eine sehr ansehnliche Größe. Aber

nicht nur in der Größe, sondern auch in dem histologischen Bau und, was damit aufs innigste verbunden ist, in der Funktion ist hier ein Unterschied zu konstatiren.

Die Randpapillen von *Craterolophus tethys* sind den gewöhnlichen Tentakeln durchaus ähnlich. Sowohl der Stiel, als auch der normal entwickelte Nesselknopf haben denselben histologischen Bau. Auch in Bezug auf das Nervensystem sind ganz übereinstimmende Verhältnisse vorhanden. Das Ektoderm des Nesselknopfes enthält, so weit man nach Schnitten urtheilen kann, außer den Nesselzellen und anderen Elementen, die Sinneskegel tragenden Sinneszellen und an seiner Basis nimmt man eine feinkörnige, mit Eosin sich färbende Nervenfaserschicht wahr.

Das Ektoderm des Stieles der Randpapille zeigt nur in so fern eine Abweichung, als die Muskulatur hier sehr schwach entwickelt ist, keineswegs aber gänzlich fehlt, wie es TASCHENBERG angiebt.

Auch das Entoderm der Randpapille unterscheidet sich nicht im geringsten von dem Entoderm der Tentakel.

Die Randpapillen von *Haliclystus octoradiatus* weichen dagegen von den normal entwickelten Tentakeln sehr stark ab. Es sind annähernd kugelige, auf einem sehr kurzen Stiele sitzende, innerlich hohle Gebilde (Fig. 8, Taf. XXIII). Das ektodermale Epithel, welches sie bedeckt, ist mit dem Drüsenepithel der Stiele der äußeren modificirten Tentakel von *Craterolophus tethys* und *Lucernaria campanulata* vollkommen identisch. Von dem Nesselknopf ist keine Spur vorhanden, im Gegensatz zu *Haliclystus auricula*, bei welchem die Randpapillen nach CLARK noch Reste des Nesselknopfes besitzen. Somit entspricht die ganze Randpapille von *Haliclystus octoradiatus* nur dem verdickten Stiele der äußeren Tentakel von *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys*.

Damit hängt auch zusammen, dass die Randpapillen beider Arten (*Craterolophus tethys* und *Haliclystus octoradiatus*) verschiedene Funktionen zu verrichten haben, indem die kleinen, sehr oft fehlenden, in der von dem Rand der Exumbrella und dem Randmuskel gebildeten Furche verborgenen Randpapillen von *Craterolophus tethys* kaum als Lokomotionsorgane, sondern mehr als Schutz- und Sinnesorgane, ähnlich wie die Tentakel funktionieren; wogegen die stark entwickelten Randpapillen von *Haliclystus octoradiatus* mit dem Fehlen des Nesselknopfes die Schutzfunktion nicht mehr zu verrichten im Stande sind, desto besser aber, wie ich mich bei der Beobachtung der lebenden Thiere überzeugen konnte, als Lokomotions-

organe funktioniren. Mit ihrer Hilfe kann *Haliclystus octoradiatus* förmlich kriechend sich fortbewegen. Hier haben also die Randpapillen dieselbe Aufgabe wie die modificirten Tentakel der beiden anderen Lucernaridengattungen. Es scheint, dass sie sich auch einander ersetzen können, denn bei *Haliclystus octoradiatus* unterbleibt die Entwicklung des Drüsenepithels an den Stielen der äußeren Tentakel; dagegen kommen so modificirte Tentakel *Craterolophus tethys* und *Lucernaria campanulata* zu, bei welchen die Randpapillen entweder tentakelähnlich ausgebildet sind oder gänzlich fehlen, wie bei der letzten Gattung. Schon KEFERSTEIN (1863) hat diesen Schluss aus dem Vergleich der *Lucernaria campanulata* mit *Haliclystus octoradiatus* gezogen.

Damit hängt vielleicht auch zusammen, dass die Tentakel von *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys*, bei welchen die Lokomotion ausschließlich durch Tentakel geschieht, größere und mit Einsenkung versehene Nesselknöpfe besitzen, als die von *Haliclystus octoradiatus*, bei welchem dieselben von rundlicher, kleiner und zum Ansaugen weniger geeigneter Form sind. Auf diesen Unterschied hat KEFERSTEIN ebenfalls aufmerksam gemacht.

In Übereinstimmung mit dem Drüsenepithel der modificirten Tentakel von *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys* besteht das Ektoderm der Randpapillen von *Haliclystus octoradiatus* aus drei Zellarten: aus den eigenthümlichen, auf einem Fuß sitzenden Drüsenzellen mit wie aus Stäbchen bestehendem, sich mit Eosin stark färbendem Inhalt, aus den Stützzellen und aus den gewöhnlichen Drüsenzellen der Exumbrella. Diese Zellen bilden auch hier im Epithel zwei Reihen von Kernen. Die gewöhnlichen Drüsenzellen sind besonders stark am Scheitel der Randpapille angehäuft, wo sie als weißlicher Fleck erscheinen. Solche Anhäufung von Drüsenzellen hat schon KOROTNEW abgebildet. Die Zellen, welche ich als Stützzellen bezeichne, werden, obwohl sie lang und spindelförmig sind, wie im Drüsenepithel der modificirten Tentakel, keine Sinneszellen, sondern von indifferentem Charakter sein, weil sie keine Andeutung nervöser Fortsätze zeigen; sie sind daher wohl sicher nur Stützzellen. An der Basis des Epithels nimmt man auch hier eine feinkörnige, aber wenig deutliche Schicht wahr, welche vermuthlich ebenfalls den Nervenfasern angehört. In der Tiefe des Ektoderms sieht man hier und da einzelne Kerne, welche Ganglienzellen angehören können. Aus dieser Beschaffenheit des Epithels geht her-

vor, dass die Randpapille von *Haliclystus octoradiatus* kein Sinnesorgan ist, sondern ausschließlich zur Lokomotion dient.

Im Gegensatz zu *Craterolophus tethys* ist an der Basis der Randpapille von *Haliclystus octoradiatus* ein sehr ansehnlicher Nervenapparat entwickelt, was ebenfalls mit der Verwendung der Randpapille zur Lokomotion zusammenhängt. Der sehr kurze Stiel, welcher die kugelige Randpapille trägt (Fig. 8, Taf. XXIII), ist auf der subumbrellaren Seite mit hohem Nervenepithel bekleidet. Dieses Nervenepithel (*N.ep*) fehlt auf der exumbrellaren Seite des Stieles, umgibt denselben also nur halbkreisförmig. Außerdem grenzt dasselbe unmittelbar an den Randmuskel, unterhalb welchem die Randpapille entspringt, wie Fig. 8, Taf. XXIII, es zeigt. Die Höhe des Nervenepithels beträgt  $34 \mu$ , also etwas weniger als die Höhe eines solchen an den Armspitzen. Es ist auf der Fig. 5, Taf. XXIII, bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Aus derselben kann man entnehmen, dass das Nervenepithel dem der Armspitzen gleicht, nur fehlen ihm die Nesselzellen vollkommen. Auch hier gehen die Stützzellen bis zur Gallerte und durchsetzen die Nervenfaserschicht gruppenweise. Die nervösen Zellen dagegen biegen in die letztere um. Eben so liegen hier einzelne Kerne auf der Nervenfaserschicht oder selbst in derselben. Sie sind aber in größerer Zahl vorhanden als im Epithel der Arme und ihre Zugehörigkeit zu Ganglienzellen der Nervenfaserschicht tritt deutlicher hervor. Letztere erreicht etwa die halbe Höhe des ganzen Epithels.

Die Nervenfasern steigen aus diesem Epithel auch in die Randpapille selbst hinauf, wo man sie eine Strecke weit verfolgen kann. Schon daraus darf man schließen, dass das ganze die Randpapille bedeckende Ektoderm Nervenfasern enthalten muss. Auch in den angrenzenden Randmuskel wird wohl das Nervenepithel Fasern schicken. Nach außen ist es mit einer ziemlich dicken Cuticula bedeckt, über welche keine Fortsätze hinausragen. Daraus und aus dem ganzen Charakter der Zellen folgt wohl, dass das Nervenepithel, eben so wie das der Arme, ein motorisches Nervencentrum ist, um so mehr, da auch die Randpapille selbst kein Sinnes-, sondern ein Lokomotionsorgan darstellt.

Die verhältnismäßig starke Ausbildung des Nervenapparates wird aber wohl nicht durch die Muskulatur der Randpapille bedingt, welche sehr schwach entwickelt ist, sondern hauptsächlich durch den Reichtum an Drüsenzellen im Epithel, die ebenfalls innerviert werden müssen, um das klebrige Sekret zur Anheftung abzuscheiden.

Die schwach entwickelte Muskulatur der Randpapille ist auf Schnitten leicht zu übersehen, wie es auch KEFERSTEIN (1863) und KOROTNEW (1876) erging. Nur wenn der Schnitt das Ektoderm von der Fläche trifft, treten die Muskelfasern gelegentlich deutlich hervor. Ich habe solche im Bereiche der Anhäufung der großen Drüsenzellen, in der Nähe des Scheitels der Randpapille auf einem tangentialen Schnitt gefunden. Entsprechend der schwachen Entwicklung der Muskulatur wird vermuthlich auch die aktive Bewegung der Randpapillen gering sein. Vielmehr werden ihre Bewegungen, das Neigen und Aufrichten, durch die Kontraktion des Randmuskels verursacht. Ihre Lage wird bei der Kontraktion des Randmuskels sehr verändert, wie man es an lebenden Thieren sehen kann.

Das Entoderm der Randpapille ist ebenfalls etwas abweichend von dem der Randpapille von *Craterolophus tethys* und besteht aus niedrigen, den gewöhnlichen entodermalen mehr ähnlichen Zellen.

Die Randpapillen von *Haliclystus octoradiatus* wurden von KOROTNEW (1876) nach ihrer äußeren Form beschrieben. Auch bespricht er die drüsige Beschaffenheit des Epithels, das er mit dem der Haftscheibe des Fußes für identisch hält. Diese Ähnlichkeit ist auch wirklich vorhanden. Nur sind die basalen Enden der Drüsenzellen der Haftscheibe ebenfalls breit und nicht zu einem Fuß abgesetzt, wie die der Randpapille. Die indifferenten Ektodermzellen der Haftscheibe (Fig. 18, Taf. XXIV) sind sehr lang und schmal, entsprechend der bedeutenden Höhe des ganzen Epithels und sind den indifferenten Zellen des Drüsenepithels der äußeren Tentakel von *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys* und der Randpapille von *Haliclystus octoradiatus* ähnlich. Diese Ähnlichkeit bestärkt mich in der Ansicht, dass das Drüsenepithel der Randpapille keine Sinneszellen enthält und die spindelförmigen Zellen desselben nur Stützzellen sind. Der basale Theil dieser Zellen in der Haftscheibe ist verbreitert (Fig. 18, Taf. XXIV) und mit fadenförmigen Fortsätzen versehen, welche wohl zur Anheftung an die Gallerte dienen.

Noch eingehender beschrieben CLARK (1881) und SCHLATER (1891) die Randpapillen von *Haliclystus auricula*. Nach SCHLATER'S Angaben besitzen dieselben einen wohl entwickelten Nesselknopf und sind somit den äußeren Tentakeln von *Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys* vollkommen ähnlich. Möglicherweise war es aber ein junges Individuum, welches SCHLATER untersuchte, da CLARK für dieselbe Art angiebt, dass die Randpapillen in der Jugend den Tentakeln ganz ähnlich sind, und erst

später einen abweichenden Bau erhalten. Das geht so vor sich, dass ihr Stiel immer dicker wird, indem sich zuerst an einer kleinen Stelle Drüsenzellen ansammeln; später verbreitert sich das so modificirte Epithel in Form eines Ringwalles über den ganzen Umfang des Stieles, so dass schließlich der Nesselknopf davon eingeschlossen wird und relativ sehr klein, in Form eines kleinen, Nesselzellen enthaltenden Höckers erscheint, der leicht übersehen wird.

Bei *Haliclystus octoradiatus* sind dagegen keine Spuren des Nesselknopfes und der Nematocystenzellen mehr vorhanden, eben so wenig etwas von der Furche, in welcher der Rest des Nesselknopfes bei *Haliclystus auricula* liegt. Die Umbildung der Randpapille ist also hier noch weiter gegangen. Allerdings giebt KOROTNEW an, dass Nematocystenzellen zuweilen auch bei dieser Art vorkommen können, was ich nie fand. Wahrscheinlich hat er sie bei jüngeren Thieren gefunden.

#### 4. Mundrohr.

Es lag nahe im Ektoderm des Mundrohres, welches kontinuierlich in das Ektoderm der subumbrellaren Wand übergeht, Nervenzellen zu suchen. Das Vorkommen von longitudinal verlaufenden Epithelmuskelzellen in demselben (circuläre Muskulatur, welche KOROTNEW beschreibt, existirt nicht) und die ganze Funktion des Mundrohres lassen das Vorhandensein von Nervengewebe erwarten. Trotz sehr sorgfältiger Untersuchung der Macerationspräparate des Mundrohres von *Lucernaria campanulata* konnte ich jedoch mit Sicherheit keine Nervenzellen finden. Allerdings wurden zwei Ganglienzellen beobachtet, die aber eben so gut aus dem Ektoderm der Subumbrella zufällig in die Präparate gerathen sein könnten. Faserflechte fehlten hier auch. Nur einmal lag eine kurze, feine Faser vor, an eine Muskelfaser angeheftet oder vielleicht auch mit ihr verbunden (Fig. 15 e, Taf. XXIV). Die Schnitte ließen ebenfalls nichts von Nervengewebe im Mundrohre erkennen.

Die Epithelmuskelzellen im Mundrohre der *Lucernaria campanulata* sind denen der Tentakelstiele von *Craterolophus tethys*, bei welchem sie überhaupt nur untersucht wurden, nicht ähnlich. Im Gegensatz zu den letzteren Epithelmuskelzellen, bei welchen der Protoplasmaleib der Faser aufsitzt und die Faser scharf abgesetzt erscheint (Taf. XXIV, Fig. 17), haben die Epithelmuskelzellen des Mundrohres keine so scharf abgesetzte Fasern. Hier liegt nicht der Protoplasmaleib der Faser an, sondern die zwei basalen Ecken der

Zellen sind in mehr oder weniger lange Fasern ausgezogen (Fig. 15, Taf. XXIV), wobei beide letzteren keine einheitliche Fasern darstellen, vielmehr unter einem spitzen Winkel zu einander von der Zelle abgehen. Einige Zellen sind sogar spindelförmig und würden Ganglienzellen vollkommen ähnlich sein, wenn ihre Fasern nicht so breit wären (Fig. 15 *b*). Auch in ihrem ganzen Verlauf sind die faserartigen Ausläufer dieser Zellen von unregelmäßiger Dicke im Gegensatz zu den typischen Muskelfasern der Tentakelstiele. Außerdem sind sie nicht so stark lichtbrechend wie diese, färben sich matt und blass und geben zuweilen auch Zweige ab (Fig. 15 *a*). Überhaupt macht das Aussehen dieser Epithelmuskelzellen den Eindruck, als ob sie noch nicht so differenziert wären wie die typischen Epithelmuskelzellen.

Ob dieser mehr indifferente Charakter der Muskelzellen mit dem Fehlen der Ganglienzellen im Mundrohre zusammenhängt, ob diese Epithelmuskelzellen vielleicht direkt Reize aufnehmen und mittels ihrer wenig differenzierten Fortsätze auch auf die anderen hinleiten können, möchte ich nicht unbedingt verneinen. Auch das Fehlen von Sinneszellen spräche in diesem Sinne.

Einmal konnte ich zwei Zellen (Fig. 16 *a, b*) finden, welche feinere Fortsätze hatten. Eine von ihnen hatte zwei von denselben (*a*), aber den bipolaren Ganglienzellen war sie im Ganzen nicht sehr ähnlich, vielmehr glich sie den spindelförmigen Epithelmuskelzellen. Die andere hatte drei Fortsätze. Mehr solcher Zellen kamen mir nicht vor.

Bei der zeitigen Unmöglichkeit die Maceration zu wiederholen, kann ich auch die ganze Frage betreffs des Nervensystems des Mundrohres nicht endgültig entscheiden.

### 5. Entoderm des Gastralraumes.

Auch im Entoderm der Exumbrella, sowie im Entoderm der Subumbrella, gelang es mir, wenn auch nur andeutungsweise, Nervenzellen nachzuweisen. Dass die Nervenlemente im Entoderm überhaupt vorkommen können, ist nach den Untersuchungen von R. und O. HERTWIG (1879) über die Actinien und C. SCHNEIDER (1890) über Hydra erwiesen. Bei den Lucernariden erscheint zwar die Entwicklung der Nervenzellen im Entoderm nicht so nothwendig als bei den Actinien, da ersteren die entodermale Muskulatur, welche bei den Actinien so stark entwickelt ist, völlig fehlt.

Das Entoderm der Lucernariden ist wenig differenziert und besteht aus gleichartigen Zellen, welche nur in ihrer Höhe variiren,

ausgenommen in den Tentakeln, wo die Entodermzellen besonders hoch sind, und aus hyaliner, sich nicht färbender Substanz bestehen (Taf. XXIV, Fig. 8 *a*, *b*, *c*). Nur selten findet man im Entoderm Nesselzellen, dagegen sehr viele Drüsenzellen.

Bei der Untersuchung der Gallerte der Exumbrella, von welcher beide Epithelschichten wegmacerirt waren, so dass nur noch einzelne Zellen anhängen, konnte ich Ganglienzellen auf der Entodermseite finden. Dieselben waren denen des Ektoderms vollkommen ähnlich, wesshalb ich keine besondere Abbildung von ihnen gebe. Auch abgerissene feine Fasern waren an solchen Präparaten wahrzunehmen, an welchen auch Varicositäten nicht fehlten. Einige der Fasern schienen mit Entodermzellen in Verbindung zu stehen. Auch eine entodermale Sinneszelle konnte ich einmal finden, noch im Zusammenhang mit einer typischen Entodermzelle, wodurch ihre Zugehörigkeit zum Entoderm unzweifelhaft erscheint. Diese Sinneszelle, welche auf der Fig. 5, Taf. XXIV abgebildet ist, unterschied sich von solchen des Ektoderms wesentlich. Sie lief nur in einen Fortsatz aus, und der Protoplasmaleib ist beinahe cylinderförmig. Die Faser war ziemlich lang und fein, wenn auch wahrscheinlich nicht in ganzer Länge erhalten. Vermuthlich trug diese Zelle auch ein Sinneshaar, das bei der Konservirung verloren ging.

Auf den Schnitten ließ sich im Entoderm von Nervenzellen nichts nachweisen.

Im Entoderm der subumbrellaren Wand ist es mir noch weniger gelungen, Nervenzellen zu studiren. Alles, was ich hier sehen konnte, war eine feine Streifung in einem kleinen Stück noch wenig macerirten Entoderms, welche im oberen Theil des Bechers, dem Randmuskel nahezu parallel verlief und welche, da die Muskulatur hier fehlt, vermuthlich Nervenfasern zugeschrieben werden muss.

Außer den Wänden des Magens und der Radiärtaschen überkleidet das Entoderm noch die Gastralfilamente und die Geschlechtsorgane. Die letzteren entstehen sogar als Einstülpungen des Entoderms in die Gallerte. Es lag mir nahe Nerven auch hier zu suchen. Am Ausführgang der Genitalsinusse kann man auch eine, jedoch sehr schwache Andeutung davon finden. Die basale Region des Epithels solcher Ausführgänge wird nämlich von Eosin stärker gefärbt, was von Nervenfasern herrühren kann.

Auch die Gastralfilamente müssen Nerven enthalten, weil sie sich in der Gastralkavität wurmförmig hin und her bewegen und also Muskulatur besitzen müssen. Ich konnte aber auf den Schnitten

keine Andeutung von Nervengewebe finden, eben so wenig aber auch Muskelfasern wahrnehmen. Daraus geht aber durchaus nicht hervor, dass Muskeln und Nerven hier wirklich fehlen, denn das Vorkommen von Muskeln in den Gastralfilamenten hat CLARK (1881) für *Halielystus auricula* festgestellt und Nerven lassen sich auf Schnitten nur bei stärkerer Entwicklung wahrnehmen.

## 6. Zusammenstellung der gewonnenen Resultate.

Die von mir beobachteten Verhältnisse des Nervensystems kann ich kurz folgendermaßen zusammenfassen mit Hinweis auf die Arten, an welchen sie gefunden wurden.

Das Nervensystem der Lucernariden besteht: 1) aus dem Nervenplexus des exumbrellaren Ektoderms, der sich über die ganze äußere Körperfläche ausbreitet. Bei *Craterolophus tethys* ist dasselbe möglicherweise auch an nicht sicher nachgewiesenen Stellen etwas stärker konzentriert. Es wurde an *Craterolophus tethys* und *Lucernaria campanulata* studirt.

2) Aus den Nervencentren, welche an den Armspitzen liegen, dem subumbrellaren Ektoderm angehören und ein hohes Nervenepithel darstellen. Das Nervenepithel breitet sich zwischen den Basen der Tentakel aus und steigt auf der Armsubumbrella eine Strecke weit herunter. Nachgewiesen bei allen drei Gattungen der Lucernariden.

3) Aus Ganglienzellen und Nervenfasern in der Muskulatur der Tentakelstiele. Bei *Craterolophus tethys* nachgewiesen.

4) Aus Nervenfasern und vermuthlich auch Ganglienzellen im Randmuskel, welche daher wohl auch im Längsmuskel vorhanden sein müssen. Nachgewiesen bei *Lucernaria campanulata*.

5) Aus Nervenfasern im Nessel-epithel der Subumbrella, welche bei *Lucernaria campanulata* konstatiert wurden.

6) Aus Sinneszellen des Ektoderms am Randwulste, wo derselbe an die Armbasen angrenzt. Nachgewiesen bei *Craterolophus tethys*.

7) Aus der Nervenfaserschicht, besonderen reich verzweigten Ganglienzellen und besonderen Sinneszellen, möglicherweise auch gewöhnlichen Ganglienzellen der Tentakelknöpfe. Nachgewiesen an Macerationspräparaten und Schnitten von *Craterolophus tethys*, auf Schnitten von *Lucernaria campanulata* und *Halielystus octoradiatus* bestätigt.

8) Aus besonderen, aus einem Sinnesepithel bestehenden Nervencentren der Nesselbatterien, welche einen Ring um den Ausführgang

der letzteren bilden. Nachgewiesen bei allen drei Gattungen; der feinere Bau des Sinnesepithels wurde bei *Lucernaria campanulata* studirt.

9) Bei *Craterolophus tethys* aus ähnlichen nervösen Elementen im Nesselknopf der Randpapillen, wie in den Tentakelknöpfen. Bei *Haliclystus octoradiatus* aus sehr gut entwickeltem Nervenepithel an der Basis der Randpapillen, welches dem Nervenepithel der Armspitzen ähnlich, von dem Sinnesepithel der Nesselbatterien dagegen verschieden ist.

10) Aus bei *Lucernaria campanulata* nachgewiesenen spärlichen Ganglien- und Sinneszellen im Entoderm des Gastralraumes.

Nach diesem kurzen Überblick wird es nützlich sein, die gesammte Wirkung des Nervensystems sich vorzustellen. Das die Armspitzen einnehmende und zwischen den Tentakeln sich vertheilende Nervenepithel können wir als Centralorgan, und zwar als motorisches Centralorgan des Nervensystems auffassen. Die eigentlichen sensiblen Organe, welche die nothwendige Ergänzung hierzu bilden, werden die Tentakelknöpfe sein; durch ihre Lage und histologische Beschaffenheit sind sie dazu besonders befähigt. Die Spitzen der Sinneszellen des Tentakelknopfes empfangen die Reize, die letzteren werden dann durch die ebenfalls im Tentakelknopf vorhandenen Nervenfasern und Ganglienzellen den Ganglienzellen der Tentakelstiele zugeleitet. Dieselben, zwischen der Stielmuskulatur liegend, veranlassen die Muskeln zur Kontraktion. Außerdem wird der Reiz durch das an die Tentakelbasen angrenzende Nervenepithel auch auf die übrigen Tentakel übertragen und dieselben zu Bewegungen, Entladung der Nesselkapseln und Ausscheidung des klebrigen Sekrets veranlassen. Aus dem Nervenepithel jedes Armes kann der Reiz nicht nur aufwärts, in die Tentakel, sondern er kann auch aus dem Nervenepithel den daran angrenzenden Randmuskeln, d. h. dessen Nervenfasern, zugeleitet werden. Die untere, tiefer liegende Partie des Randmuskels, welche auf die Arme sich nicht fortsetzt, kann auch selbständig durch Sinneszellen des Ektoderms am Randwulste innervirt werden, wo dasselbe an die Armbasen anstößt (*Craterolophus tethys*). Eben so wird der Reiz aus dem unteren Theil des Nervenepithels in den seitlich von demselben (*Haliclystus octoradiatus*) oder unmittelbar unterhalb desselben (*Lucernaria campanulata* und *Craterolophus tethys*) liegenden Längsmuskeln eintreten und diese zur Kontraktion veranlassen.

Durch die Nerven des Randmuskels wird der Reiz auch dem

an den Randmuskel angrenzenden Nervenapparat der Randpapille (*Halielystus octoradiatus*) zugeleitet. Die feinen Nervenfasern, welche aus diesem Nervenapparat in das ektodermale Epithel der Randpapille selbst aufsteigen, werden den Reiz den Drüsenzellen zuleiten. Die letzteren werden dadurch veranlasst ihr Sekret auszuschleiden, vermittels dessen die Randpapille bei *Halielystus octoradiatus* an die umgebenden Gegenstände sich anheften kann. Auch die Muskeln der Randpapille werden durch den zugeleiteten Reiz zur Kontraktion veranlasst, wodurch die aktive Bewegung der Randpapille verursacht wird. Aber auch auf einem anderen Wege kann der Reiz zu der Randpapille gelangen, nämlich durch das Ektoderm, welches zwischen den Nervencentren der Arme und dem Nervenapparat der Randpapille liegt und welches wohl ohne Zweifel vereinzelt Ganglienzellen enthält.

Es scheint mir wahrscheinlicher, dass die Randpapille die Reize nur auf diesen zwei Wegen und nicht direkt und selbständig bekommt, und zwar aus dem Grunde, weil die sinnespercipirenden Elemente ihrem Nervenepithel im Gegensatz zu dem Sinnesepithel der Nesselbatterien fehlen. Dass die Randpapille von *Halielystus octoradiatus* die Reize vom Körper desselben, speciell aus den Armen bekommt und nicht direkt von außen, beweist mir noch der Umstand, dass die Nerven nicht in der Randpapille selbst, sondern an ihrer Basis stark entwickelt sind. Der tentakelähnlichen Randpapille von *Craterolophus tethys*, welche demgemäß ein ausgesprochenes Sinnesorgan ist und die Reize von ihren Sinneszellen direkt erhält, fehlt auch das an der Basis liegende Nervenepithel.

Die Nesselbatterien dagegen besitzen selbständigere Nervencentren und empfangen die Reize direkt durch ihre Sinneszellen, obgleich damit nicht ausgeschlossen ist, dass sie dieselben auch aus den Nervencentren der Armspitzen empfangen und somit auch von diesen zum Auswurf der Nesselkapseln veranlasst werden können.

Endlich muss der Reiz aus den Nervencentren der Arme durch die Nervenfasern dem subumbrellaren Nessel-epithel zugeleitet werden und sich durch die hier vorhandenen Nervenfasern und vermuthlich auch Ganglienzellen in demselben seitwärts und abwärts ausbreiten. Auf diesem Wege wird der von den Tentakeln empfangene Reiz die Nesselkapseln des Nessel-epithels im ganzen Körper zur Entladung bringen, und dadurch wird dieser durch die Massenhaftigkeit der Nesselkapseln mächtige Schutzapparat seine für kleine Thiere wohl gefährlich wirkende Funktion ausüben.

Aus den Tentakeln kann fernerhin der Reiz direkt durch das Nervenepithel, welches exumbrellar, an der Basis der äußeren Tentakel liegt (Fig. 7, Taf. XXIII), auch dem Nervenplexus des exumbrellaren Ektoderms zugeleitet und in demselben verbreitert werden. Aber das exumbrellare Ektoderm kann auch selbständig mittels seiner Sinneszellen äußere Reize empfangen, und dann verbreiten sich solche vielleicht auch in umgekehrter Richtung. Die ganze äußere, exumbrellare Körperfläche muss man als ein diffuses, sensibles Organ auffassen, welches nur Sinnesfunktion zu verrichten hat, denn Muskeln fehlen im exumbrellaren Ektoderm vollständig. Bei den anderen Scyphomedusen, speciell den Discomedusen, wird die äußere, exumbrellar liegende Sinnesgrube von allen Forschern auch als sensibles Organ, und zwar als Riech- oder Geschmacksorgan aufgefasst.

Das Entoderm mit seinen Nervenzellen muss auch mit den ektodermalen Nervenzellen der Exumbrella und Subumbrella in Verbindung stehen. Diese Verbindung kann aber nur mittels der Nervenfasern, welche durch die Gallerte gehen, bewirkt werden, denn am Mundrohr, der einzigen Stelle, wo das Entoderm an das Ektoderm unmittelbar angrenzt, kommen keine oder nur sehr spärliche Ganglienzellen vor. Die Nervenfasern, welche ich von den ektodermalen Drüsensinnesflecken abgehen und in die Gallerte eindringen zu sehen glaube, könnten solche Verbindung des entodermalen und des ektodermalen Nervensystems darstellen.

### 7. Frühere Beobachtungen.

Von den Forschern, welche sich mit Lucernariden beschäftigten, machten nur KOROTNEW (1876) und SCHLATER (1891) bestimmte Angaben über das Nervensystem. Von den genannten Forschern glaubt der erstere das Nervensystem in den Tentakeln und SCHLATER in den Randpapillen von *Haliclystus auricula* gefunden zu haben.

Nach KOROTNEW kommen in den Tentakelknöpfen amöboidbewegliche eckige Zellen vor, welche den Fibrillen der Nesselzellen aufsitzen. Er hält diese Zellen für Ganglienzellen und meint, dass sie die Reize von einer Nesselzelle zur anderen übertragen. Ich konnte solche Zellen nicht finden. Wenn sie aber auch vorhanden sein sollten, so ist doch ihre nervöse Natur mir sehr zweifelhaft, um so mehr, da ich in den Tentakeln typische, reich verzweigte Ganglienzellen gefunden habe, welche kaum den von KOROTNEW beschriebenen entsprechen können. Außerdem hält dieser Forscher auch die Anschwellung um den Kern der Nesselzellen im Tentakelknopf für eine

nervöse Zelle, durch welche die Fibrille der Nesselzelle nur durchgeht. Dass es keine besondere Zelle ist, ist schon bei der Beschreibung der Tentakel genauer erörtert.

Am ausführlichsten beschreibt SCHLATER das Nervensystem von *Haliolystus auricula*. Nur sind aber alle von ihm beschriebenen Nervenzellen gar nicht nervös. Er hat denselben Fehler begangen, wie KOROTNEW, nur mit einer kleinen Modifikation. Die spindelförmigen Ganglienzellen, welche er beschreibt und welche mit Nesselkapseln in Verbindung stehen sollen, sind nichts Anderes als die fadenförmig ausgezogenen, mit spindelförmiger Anschwellung für den Kern versehenen Nesselzellen selbst, welche in ihrem distalen Theil eine Nesselkapsel enthalten (vgl. Beschreibung der Tentakel).

Außer diesen Ganglienzellen beschreibt SCHLATER in dem Stiele der Randpapille, im interstitiellen Gewebe noch kleine, tripolare, um welche eine feine Punktirung zu unterscheiden ist. Diese letztere könnte nach ihm feinen Nervenfasern angehören. Diese tripolaren Ganglienzellen sind aber nichts Anderes als die Kerne der Drüsenzellen, welche bei anderen Lucernariden, *Craterolophus tethys* und *Lucernaria campanulata*, überall im Ektoderm der Exumbrella vorkommen. Die Kerne solcher Zellen sind geschrumpft, wie es so oft bei den Drüsenzellen der Fall ist, und in Folge dessen erscheinen sie wie verästelt (Fig. 2, Taf. XXII und Fig. 2, Taf. XXV). Besonders schön kann man ihre unregelmäßige, verästelte Form an Flächenpräparaten des abgezogenen ektodermalen Epithels sehen. Auch eine Punktirung um diese Kerne bemerkt man oft; dieselbe gehört aber nicht den Nervenfasern, sondern dem Plasma der Drüsenzellen an. Dass es wirklich nur Kerne der Drüsenzellen sind, was SCHLATER beschreibt, beweisen mir seine Abbildungen selbst, auf welchen die vermeintlichen Ganglienzellen immer an der Basis einer Drüsenzelle sich befinden und besonders häufig da vorkommen, wo die Drüsenzellen in größerer Menge auftreten.

Auch Sinneszellen beschreibt SCHLATER im Ektoderm des Stieles und im Nesselknopf der Randpapille. Diese Sinneszellen können wirklich solche sein, könnten aber eben so gut auch einfache Epithelzellen vorstellen, denn das charakteristische Merkmal der Sinneszellen, welche im Tentakelknopf gefunden werden, bildet ihr Sinneskegel, den aber SCHLATER nicht gesehen hat. Die gewöhnlichen Epithelzellen der Tentakelknöpfe sind ebenfalls lang ausgezogen und mit einer spindelförmigen Anschwellung (Fig. 7 b, Taf. XXIV) für den Kern versehen. Die Zellen, welche SCHLATER als Sinneszellen im

Ektoderm des Randpapillenstieles beschreibt und welche solchen des Nesselknopfes ähnlich sein sollen, habe ich auch im Drüsenepithel der äußeren Tentakel und der Randpapille (Fig. 1, Taf. XXIII) gesehen. Dieselben scheinen mir aber gewöhnliche Stützzellen zu sein, weil ihnen die Sinneshaare fehlen und sie spindelförmige Gestalt angenommen haben, um zwischen den Drüsenzellen Platz zu finden.

Außer diesen Elementen des Nervensystems beschreibt SCHLATER noch »kompakte, knäuelartige, verhältnismäßig große Gebilde«, welche unmittelbar unter der Randpapille oder in ihrer Nähe in der Gallerte an der Ektodermseite sich befinden und in welchen er einige Ganglienzellen gefunden hat. Von diesen »Ballen« gehen Fasern ab, welche sich in der Gallerte verlieren. SCHLATER ist geneigt diese Organe als Nervencentren aufzufassen. Ich habe von solchen Gebilden bei *Halielystus octoradiatus* nichts gesehen und zweifle nicht, dass hier ein Irrthum vorliegt, indem diese Gebilde ein Kunstprodukt sein dürften und mit dem Nervensystem nichts zu thun haben. Dies erscheint um so wahrscheinlicher, weil die Gallerte in ihrem Aussehen sehr variirt, was zum großen Theil der Reagentienwirkung und dem Umstand, wie schnell und wie weit die Entwässerung gegangen ist, zugeschrieben werden muss. Fibrillenartige Beschaffenheit der Gallerte habe ich an vielen Stellen des Lucernaridenkörpers gesehen, dieselbe rührt aber nicht von Nervenfasern her.

Auch auf den Abbildungen dieser Gebilde kann man keine Ähnlichkeit mit Nervengewebe finden. Anstatt der Ganglienzellen bildet SCHLATER, und nur auf einer der drei Abbildungen, welche diese Centralorgane darstellen sollen, einen einzigen Kern ab, und selbst der ist problematischer Natur.

Es ist auch von vorn herein unwahrscheinlich, dass die Nervencentren der Lucernariden in der Gallerte liegen sollen, weil dies bei keinen Medusen der Fall ist. Um so weniger kann es bei den Lucernariden sein, welche in der Gallerte nicht einmal gewöhnliche Mesenchymzellen, wie sie anderen Medusen zukommen, besitzen, die Fibrillen ausgenommen.

Einige Forscher haben auch Augen bei den Lucernariden beschrieben. So hat CLARK (1881) solche auf den Randpapillen von *Halielystus auricula* gefunden. Ich konnte nichts Derartiges bei *Halielystus octoradiatus* sehen. Ich zweifle aber auch sehr, ob Augen bei *Halielystus auricula* vorkommen, erstens, weil sie nach der Beschreibung CLARK'S zu undeutlich begrenzte Pigmentanhäufungen darstellen, und zweitens, weil sie nur an sehr jugendlichen Rand-

papillen vorkommen und später verschwinden, und es ist mir um so mehr zweifelhaft, weil SCHLATER auch bei *Haliclystus auricula* keine solchen Augen gefunden. Allerdings hält SCHLATER gerade deshalb den von ihm untersuchten *Haliclystus* für eine besondere Abart desjenigen, welchen CLARK studirte. Ich glaube aber nicht, dass es wirklich eine Varietät ist, denn die weiteren Unterschiede, auf Grund welcher SCHLATER diese Abart aufstellt, reichen dazu nicht aus. Die Differenzen im histologischen Baue der Randpapillen, welche er nicht näher erwähnt, die aber, nach den Abbildungen zu urtheilen, darin bestehen, dass der Nesselknopf bei den von SCHLATER untersuchten *Haliclystus auricula* stärker entwickelt ist als bei *Haliclystus auricula* von CLARK, kann man durch die Altersverschiedenheit der untersuchten Individuen erklären. Nach CLARK sind die Randpapillen von *Haliclystus auricula* in der Jugend den Tentakeln ganz ähnlich. Je älter aber das Thier wird, um so kleiner wird der Nesselknopf. Dem Unterschied in der Färbung kann man noch weniger Gewicht beilegen, weil dieselbe sehr stark variirt. Bei *Lucernaria campanulata* habe ich Exemplare von prachtvoll smaragdgrüner bis zur schönsten tief karminrothen Farbe gefunden. Eben so wenig kann man dem Umstande Gewicht beimessen, dass der von CLARK untersuchte *Haliclystus* nur an den Küsten Nordamerikas vorkommt, während der von SCHLATER studirte im Weißen Meer lebt.

Auch AD. MEYER (1865) hat Augenpunkte in der Umgebung der Tentakel beschrieben, die ich eben so wenig finden konnte, trotzdem ich mehrere Arme mit Tentakeln in Quer- und Längsschnitte zerlegt habe. Hier sind es vielleicht Nesselbatterien, welche für Augenpunkte gehalten worden sind, wie auch TASCHENBERG vermuthet.

## B. Systematische Stellung der Lucernariden und Vergleich des Nervensystems der Lucernariden mit dem der übrigen Scyphozoen.

Ehe ich den Vergleich des Nervensystems der Lucernariden, wie ich es durch meine Untersuchungen erkannt habe, mit dem der übrigen Scyphozoen ziehe, muss ich mit ein Paar Worten die systematische Stellung der ersteren erwähnen.

Die Geschichte und die ältere Litteratur der Lucernariden wurden von KEFERSTEIN (1863), KOROTNEW (1876) und TASCHENBERG (1877) eingehend erörtert, wesshalb ich mich kurz fassen und hauptsächlich auf die neuere, nicht sehr umfangreiche Litteratur beschränken kann.

Nachdem die Medusennatur der Lucernariden, welche lange zu den Actinien gerechnet wurden, zuerst von LAMARK erkannt, nachher von vielen Forschern anerkannt wurde, haben L. AGASSIZ (1860, 1865), KEFERSTEIN (1863), KOROTNEW (1876), TASCHENBERG (1877) und CLARK (1881) die Stellung der Lucernariden im System der Medusen noch näher präcisirt. Alle fassten die Lucernaria als eine niedrig stehende Meduse auf. So vergleicht sie KEFERSTEIN mit einer Medusenknospe; L. AGASSIZ spricht sich noch deutlicher aus mit den Worten: »They seem to bear the same relation to the free Discophorae wih the Pentaerinus one do to Comatulidae.«

KOROTNEW nennt Lucernaria eben so deutlich ein geschlechtsreif gewordenes Scyphostoma. TASCHENBERG führt den Vergleich, welchen AGASSIZ gemacht hatte, noch weiter, indem er bemerkt: »Lucernaria steht demnach in dem gleichen Verhältnisse zu den höheren Medusen, wie die Appendicularien zu den übrigen Ascidien oder wie Proteus zu den Salamandrinen.«

Alle diese Vergleiche, so passend und richtig sie auch erscheinen, konnten doch nur unvollständig begründet und mehr geahnt werden, da der Bau von Scyphostoma damals noch nicht ganz richtig erkannt war. CLARK (1881), an welchen sich auch CLAUS (1890) angeschlossen hat, findet daher im Bau der Lucernaria keine so vollkommene Übereinstimmung mit dem des Scyphostoma. Vielmehr meinen Beide, dass Lucernaria eigentlich eine Kombination zweier Typen, des Medusen- und Polypentypus repräsentire, welche Ansicht früher schon SARS (1846), MILNE-EDWARDS (1850) und R. LEUCKART (1860) vertreten hatten. Der Polypentypus sollte (CLARK) durch den basalen Theil (Fuß) von Lucernaria, welcher, wie die Actinien nur vorspringende Septen (Täniolen) enthält, dargestellt werden. Den Medusentypus erblickte man im oralen Theile, dem Becher von Lucernaria, dessen Gastralraum wie bei den Medusen in vollständig getrennte Taschen zerfällt.

Nachdem aber GOETTE (1887) die Kenntniss des Baues des Scyphostoma ergänzt und bei ihr auf einem gewissen Stadium Magentaschen und andere Medusenmerkmale (Trichterhöhlen) nachgewiesen hat, kommt auch diese Beschränkung in Wegfall und man kann jetzt Lucernaria wirklich als ein geschlechtsreif gewordenes Scyphostoma auffassen. Von dieser auffallenden Übereinstimmung der eleutherocarpiden Lucernariden (die Cleistocarpiden weichen durch den Besitz der sogenannten Gastrogenitaltaschen ab), kann man sich leicht überzeugen durch den Vergleich der Abbildungen bei

KEFERSTEIN (1863), KOROTNEW (1876), TASCHENBERG (1877), CLARK (1881), KLING (1879), CLAUS (1877), HAECKEL (1879), ANTIPA (1891), welche den Lucernarienbau illustriren mit den Abbildungen des Scyphostoma der *Medusa aurita*, wie man sie in der GOETTE'schen Arbeit findet.

Allerdings meint GOETTE selbst, dass die Cubomedusen in ihrem peripheren Gastrovascularapparat noch ursprünglichere Verhältnisse zeigen, als die Lucernariden, weil bei den ersteren die Magentaschen von einander vollständig getrennt sind und nur durch vier Öffnungen in dem oberen Theil der Septen mit einander communiciren. Bei *Lucernaria* findet man nun ganz dieselben Verhältnisse, welche GOETTE aber übersehen zu haben scheint.

Somit wiederholt *Medusa aurita*, deren Scyphostoma GOETTE hauptsächlich untersuchte, in ihrer Entwicklung getreu ihre Stammesgeschichte. Es dürfte dies eines der besten Beispiele einer von cänogenetischen Veränderungen freien Wiederholung der Phylogenie durch die Ontogenie sein.

HAECKEL versuchte dann in seiner Monographie der Medusen die verwandtschaftlichen Beziehungen der Lucernariden zu allen anderen Scyphomedusen und diese unter einander eingehender zu bestimmen. Im Gegensatz zu anderen jedoch betrachtet er nicht *Lucernaria* als die am tiefsten stehende und ursprünglichste Gattung, als die Ausgangsform aller anderen Scyphomedusen, sondern hält für eine solche die freischwimmende Gattung *Tessera*. Somit sollte *Lucernaria* ihre festsitzende Lebensweise sekundär erworben haben. Nach den Erörterungen und der Kritik der HAECKEL'schen Auffassung, welche GOETTE auf Grund seiner Untersuchungen des Scyphostomabaues unternommen hatte, kann es aber jetzt wohl keinem Zweifel unterliegen, dass nicht *Tessera*, sondern *Lucernaria* als primitivste Form aller Scyphomedusen aufgefasst werden muss. Sie ist wirklich die ursprünglichste Form, gewissermaßen ein »geschlechtsreif gewordenes Scyphostoma«. Ihre festsitzende Lebensweise hat sie von Scyphostoma direkt ererbt. Auch ihre Tentakel, welche denen einiger Actinien (siehe weiter unten p. 344) vollkommen gleich sind, sind die ursprünglichsten und nicht die der *Tessera*. GOETTE glaubt, dass auch die stark entwickelten *Lucernaria*-Septen die ursprünglichen Scyphostomasepten seien, welche bei allen anderen Scyphomedusen (mit Ausnahme der *Charybdeiden*), *Tessera* sowohl als bei höher stehenden Formen, bis auf kleine Septalknoten reducirt oder vollständig verschwunden sind. Nachdem ich aber in

den Septen der Lucernariden eine Protoplasmalage gefunden habe (siehe Beschreibung der Septen p. 359), welche die Septen in zwei Hälften, subumbrellare und exumbrellare, scheidet, dürfte GOETTE'S Ansicht vielleicht doch nicht so zweifellos erscheinen.

Nachdem die systematische Stellung der Lucernariden erörtert ist, wird damit auch die Basis für den Vergleich ihres Nervensystems mit dem der anderen Scyphozoen, zunächst den Actinien, welche den Lucernariden so nahe stehen, gegeben.

Aus der im Vorhergehenden gegebenen Schilderung des Nervensystems der Lucernariden folgt, dass dasselbe etwas höher entwickelt ist, als das der Actinien. Bei letzteren ist zwar nach den Untersuchungen von R. und O. HERTWIG (1879) die Nervenfaserschicht unter dem Ektoderm nicht überall gleichmäßig verbreitet, auf der Mundscheibe stärker als auf der äußeren Körperwand, besonders aber dem basalen Theil derselben, entwickelt; doch ist die Lokalisierung nicht so scharf, als bei den Lucernariden.

Auch die Sinnesorgane sind bei den Actinien nicht so stark entwickelt, wiewohl sie dort, wo sie vorhanden sind (z. B. *Actinia equina*), ganz übereinstimmenden Bau mit denen der Lucernariden zeigen. Die Übereinstimmung der Tentakel aller Lucernariden und der Randpapillen von *Craterolophus tethys* mit dem Bau der ähnlich wie letztere sitzenden Randwarzen einiger Actinien (*Actinia mesembryanthemum*, *A. equina*, *Corynactis*, *Bunodes*, *Anemonia*) ist eine höchst auffallende. Wir finden ganz dieselben Elemente. Die Sinneszellen mit den Sinneskegeln sind solchen der Lucernariden vollkommen ähnlich, eben so auch die Nematocystenzellen und die gewöhnlichen Ektodermzellen. KOROTNEW (1876 1), welcher die Randwarzen der Actinien, sowie die Randpapillen und die Tentakel der Lucernariden studirte, vermochte eine so große Ähnlichkeit nicht nachzuweisen, weil er im Tentakelknopf der letzteren die Sinneszellen nicht auffinden konnte. Desshalb meint er irrigerweise, dass in den Randpapillen und den Tentakeln der Lucernariden die sinnespercipirenden Elemente die Nematocystenzellen seien, im Gegensatz zu den Actinien. Auch die äußere Form der Randwarzen der Actinien ist den Tentakeln der Lucernariden ähnlich, besonders bei *Corynactis*, wo sie auf langen Stielen sitzen (KOROTNEW).

Im Gegensatz zu den Actinien aber sind die Nerven des Entoderms bei den Lucernariden sehr wenig entwickelt, was ohne Zweifel damit zusammenhängt, dass die entodermale Muskulatur der letzteren, welche bei den ersteren so stark entwickelt ist und den

Haupttheil der gesammten Muskulatur des Körpers darstellt, vollkommen fehlt.

Der Unterschied liegt ferner auch darin, dass bei den Actinien die Nerven im Schlundrohre sehr stark entwickelt sind, bei den Lucernariden dagegen hier entweder ganz fehlen oder nur äußerst spärlich vorkommen. Daraus geht hervor, dass das Nervensystem der Actinien eigentlich stärker ausgebildet ist. Die höhere Entwicklung desselben bei den Lucernariden spricht sich nur darin aus, dass hier eine Hervorbildung von acht besonderen Nervencentren an den Spitzen der acht Arme, welche mit Sinnesorganen (Tentakeln) in Verbindung stehen — also schärfere Konzentrirung — stattgefunden hat.

Was endlich die eigentlichen Scyphomedusen anbetrifft, so zeigt das Nervensystem der Lucernariden in so fern eine Übereinstimmung mit denselben, dass auch bei ihnen das Nervensystem aus acht, mehr oder weniger selbständigen Nervencentren besteht. Dabei sind diese Nervencentren, ähnlich wie jene der übrigen Scyphomedusen, an besondere Auswüchse des Schirmrandes, an acht Arme, welche den Schirmklappen der anderen Acalephen analog sind, vertheilt. Natürlich kann hier nur von dem Nervensystem der Discomedusen die Rede sein, da bei allen Tesseronien (Charybdeiden ausgenommen), dasselbe entweder gar nicht oder noch unvollständig (Peromedusen) erforscht ist.

Ein wichtiger Unterschied ist aber dabei zu konstatiren. Bei den Discomedusen und Peromedusen [HAECKEL (1881), MAAS (1897)] sind die Nervencentren an die Sinneskolben oder Randkörper gebunden. Die Randpapillen der Lucernariden wurden von HAECKEL den acht Principtentakeln der Tesseriden und als solche den Sinneskolben der übrigen Scyphomedusen für homolog erklärt, weil sie mit den letzteren die typische Zahl und Lage (in den Per- und Interadien) gemeinsam haben. Im Gegensatz zu den Discomedusen, Charybdeiden und Peromedusen haben die acht Nervencentren der Lucernariden mit den Randpapillen nichts zu thun, sondern sind an die adradial liegenden Arme gebunden. Zwar besitzen die Randpapillen bei *Halielystus octoradiatus*, wie wir es fanden, einen besonderen Nervenapparat, denselben kann man aber mit den Nervencentren der höheren Scyphomedusen nicht vergleichen. Die Entwicklung dieses Nervenapparates bei *Halielystus octoradiatus* steht mit der Verwendung der Randpapille zur Lokomotion und mit starker Entwicklung ihres Drüsenepithels zusammen. Die Umbildung der

Randpapille zum Lokomotionsorgane aber ist auch in der Familie der Lucernariden eine sekundäre Erscheinung. Der ursprüngliche Typus dieser Gebilde, wie er noch bei *Craterolophus tethys* z. B. erhalten blieb, hat keinen ähnlichen Nervenapparat und ist ein tentakelähnliches Sinnesorgan. Bei *Lucernaria campanulata* fehlen sogar die Randpapillen ganz. Dagegen kommen die Nervencentren der Arme bei allen von mir untersuchten Lucernariden in übereinstimmender Weise vor. Der Unterschied ist aber noch größer, wie wir gleich sehen werden.

Um den Vergleich mit den Discomedusen weiter zu führen, müssen wir die Frage beantworten, ob die Arme der Lucernariden den acht Stamm- oder Hauptlappen und den Schirmklappen anderer Scyphomedusen homolog sind. In der Litteratur habe ich abweichende Ansichten darüber gefunden, und keine von ihnen scheint mir richtig zu sein.

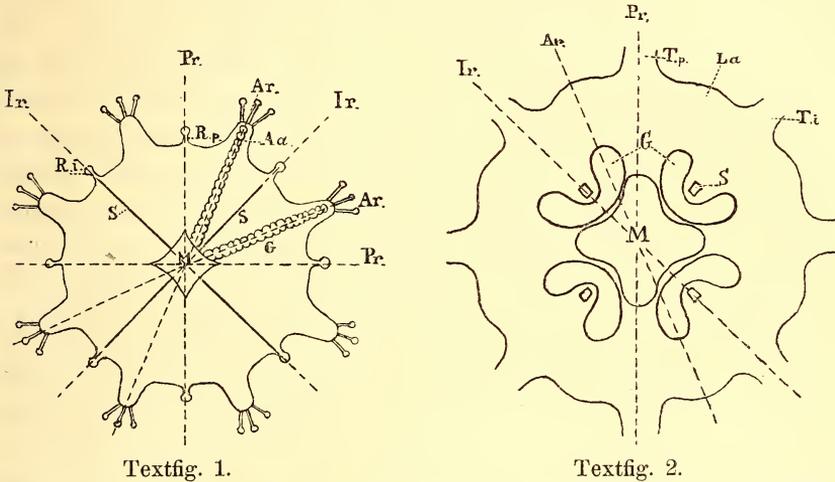
Die Homologisierung der Lucernarienarme mit den Randlappen der übrigen Tesseriden ist nicht schwer durchzuführen.

Nachdem HAECKEL die Randpapillen der Lucernariden mit den Sinneskolben der höheren Scyphomedusen und die Lucernarienarme mit den Randlappen derselben verglichen hatte, zeigte GOETTE (1887) ausführlicher — ohne Zweifel mit Recht — dass bei den Tesseriden, welche nach den Lucernariden die nächst höher stehende Gruppe bilden, Randlappen ebenfalls angedeutet sind. Bei der Gattung *Tessera* (Textfig. 2 *La*) sind dieselben in der Achtzahl vorhanden, sind solid (wie die Tentakel) und zeigen ganz dieselben Lageverhältnisse wie bei den Lucernariden (vgl. Textfig. 1 und 2). Sie liegen nämlich auch adradial und schließen zwischen sich je einen Tentakel (Textfig. 2 *Tp*, *Tv*) ein; diese letztere haben also dieselbe Lage in Bezug auf die Lappen, wie die Randpapillen der Lucernariden zu den Armen (*Ri*, *Rp*; Textfig. 1). Auch die Gonaden der *Tessera* (*G*) zeigen dieselben Lagebeziehungen zu den Randlappen, wie die der Lucernariden zu den Armen. Jede Hälfte der hufeisenförmigen Gonade liegt adradial, also mit dem Randlappen in einem und demselben Adradius. Bei den Lucernariden, wo acht getrennte Genitalbänder vorhanden sind, erstrecken sich dieselben bis auf die Arme (*Aa*) herauf.

Bei *Tesserantha* (Textfig. 3), der anderen Gattung der Tesseriden, haben sich die Randlappen auf sechzehn, vermuthlich durch Theilung vermehrt, wobei die sekundären Lappen (*L*) ihrerseits je einen Tentakel (*Ta*) zwischen sich einschließen. Die sekundären Tentakel (*Ta*)

unterscheiden sich von den Principaltentakeln (*T<sub>p</sub>*, *T<sub>i</sub>*) dadurch, dass sie etwas dünner sind und dass sie, im Gegensatz zu den letzteren, keine Pigmentflecke (Ocelli) tragen. Also schon bei den Tesseriden sind die Sinnesorgane an die per- und interradianal stehenden Tentakel gebunden, wie bei allen höheren Scyphomedusen. Die acht sekundären adradialen Tentakel könnten ihrer Lage nach den acht Tentakelbüscheln der Lucernaridenarme entsprechen (vgl. Textfig 1 und 3).

Wenn wir uns zu den Cubomedusen wenden, so sind auch hier den Lucernaridenarmen homologe Bildungen, wie es HAECKEL



Textfig. 1. Lucernaride, schematisch von der oralen Fläche dargestellt. Die Buchstaben bedeuten sowohl für diese Figur, wie auch für die Figg. 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8: *Pr*, Perradius; *Ir*, Interradius; *Ar*, Adradius; *R<sub>p</sub>*, perradiale Randpapille (resp. Sinneskolben); *R<sub>i</sub>*, interradiale Randpapille (resp. Sinneskolben); *G*, Gonaden; *S*, Septen (resp. Septalknoten); *Aa*, Arme (adradiale); *M*, Mundöffnung; *T<sub>p</sub>*, perradiale Tentakel; *T<sub>i</sub>*, interradiale Tentakel; *Ta*, adradiale Tentakel; *La*, adradiale Lappen; *L*, Lappen (subradiale, bei Tesserantha); *Ec*, Kranzfurche (Fig. 7); *U<sub>p</sub>*, perradiale Pedalien; *U<sub>i</sub>*, interradiale Pedalien; *Ua*, adradiale Pedalien; *Sl*, Sinneslappen, *Tl*, tentakuläre Lappen (Fig. 6); *Gf*, Gastralfilamente (Fig. 4; resp. Stellen der verschwundenen Septen).

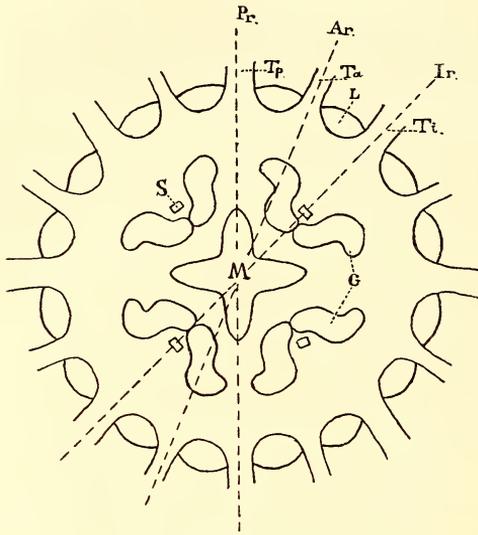
Fig. 2. Tesserata, von der oralen Fläche. Schematisch nach HAECKEL, eben so wie die Figg. 3, 4, 5, 7, 8.

gezeigt hat, leicht zu finden. Bei der Gattung *Procharagma*, welche HAECKEL für die ursprünglichste hält, ist der Schirmrand durch acht Einkerbungen in acht adradiale Lappen geteilt. Zwischen denselben liegen vier perradiale Sinneskolben, und vier interradiale hohle Tentakel. Die Lage der Randlappen, eben so ihre Beziehungen zu den Tentakeln und Sinneskolben, sind genau dieselben, wie die der Arme zu den Randpapillen bei den Lucernariden.

Wenn so weit Alles klar ist, und alle Forscher (HAECKEL, CLAUS,

GOETTE) über die Homologie der Lucernaridenarme einig sind, so wird es anders, wenn wir zu den höheren Tesseronien, Peromedusen und zu den Ephyronien übergehen.

GOETTE (1887) hält die Arme der Lucernariden den Sinneslappen der Ephyra für homolog. Er sagt: »Bei den Cubomedusen und den Pericolpiden kann man sie (die Randlappen) freilich im Allgemeinen adradial nennen; aber schon bei den Lucernariden können



Textfig. 3.

Tesserantha, von der oralen Fläche.

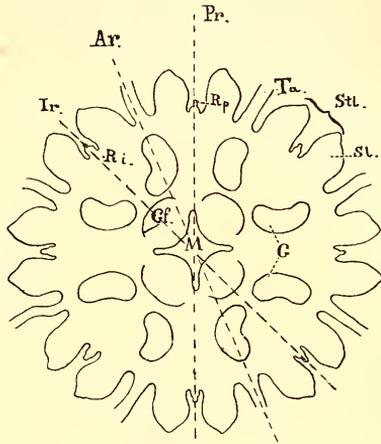
sie in eine mehr subradiale Stellung rücken (vgl. Lucernaria batyphila . . .) und bei den Periphylliden stehen sie durchweg subradial, wie die soliden Randlappen der Tesseranthiden. Dadurch und durch ihre, schon erwähnte, paarweise Verbindung zu je einem Stammlappen erweisen sie sich als Homologa der Rand- oder Flügellappen der Ephyrae.«

Eine abweichende Auffassung hat CLAUS (1886), welcher sagt: »Wenn die acht adradialen Arme der Lucernariden den acht Randlappen von Pericolpa

gleichwerthig sein sollen, so können die letzteren nicht die ocularen Lappen sein, denn in Wahrheit entspricht jeder Arm der Lucernaria mit seinen geknöpften Tentakeln den zwei einander zugekehrten Hälften eines ocularen und angrenzenden tentakulären Lappenpaares der Ephyra.«

Weder die eine noch die andere Auffassung halte ich für zutreffend. Vielmehr scheint es mir, dass die Arme der Lucernariden den acht Stamm- oder Hauptlappen der Discomedusen mit ihren Sinneslappen gar nicht homolog sind. Die 16 Sinneslappen, welche nicht adradial, wie die Lucernaridenarme, sondern subradial liegen entstehen ontogenetisch durch Theilung der acht Haupt- oder Stammlappen. Deshalb können wir von den 16 Sinneslappen absehen und nur die acht Stammlappen (Textfig. 4 *Stl*) berücksichtigen. Dieselben stehen aber ursprünglich streng per- und interradianal, wie die Sinnes-

kolben, welche sie tragen und werden nur später durch die Theilung in zwei Flügel- oder Sinneslappen (*Sl*) breiter und nehmen dann auch die Subradien in Anspruch. Schon desshalb kann man sie nicht mit den Lucernarienarmen vergleichen. Das beweist auch die Lage der Geschlechtsorgane (*G*). Wenn nämlich die Sinneslappen der Discomedusen den Armen der Lucernariden und den adradialen Lappen der Tesseriden und der Charybdeiden entsprechen, so müssten auch die Gonaden ihnen gegenüber liegen, denn dieselben zeigen bei allen erwähnten Formen die innigsten Beziehungen zu den adradialen Lappen, was besonders stark bei den Lucernariden hervortritt. Bei den Discomedusen aber liegen die Genitalien, wo sie aus acht getrennten Gonaden bestehen (z. B. *Nausithoë*, *Nausicaa*), zwischen den Paaren der Sinneslappen. Dabei kommen sie gegenüber den adradialen Tentakeln zu liegen, welche genau dieselbe Stelle, wie die adradialen Lappen einnehmen (vgl. Textfigg. 1 und 4). Daraus geht hervor, dass hier die Tentakel und nicht die Sinneslappen die adradialen Lappen der niederen Tesseriden vertreten.



Textfig. 4.

*Nausicaa*, von der oralen Fläche.

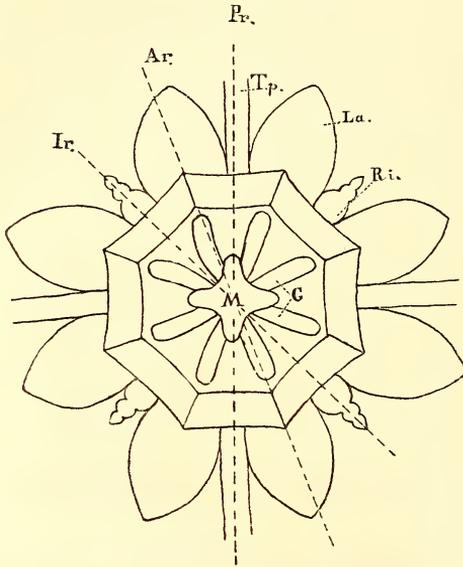
Somit sehen wir, dass einige (niedere) Discomedusen eine andere Richtung in der Ausbildung des Schirmrandes eingeschlagen haben und anstatt des adradialen die per- und interradianalen Stammlappen entwickeln, welche später sich theilen.

Aber auch bei den Discomedusen fehlt die Bildung der adradialen Lappen durchaus nicht. Bei den höher stehenden Formen, z. B. *Medusa aurita*, tritt nämlich diese Lappenbildung wieder auf. Hier entstehen zwischen den Stammlappen »Velarlappen« oder »intermediäre Lappen«, deren Bildung von CLAUS (1877) beschrieben wurde. Dieselben werden nachher viel ansehnlicher als die Stammlappen. Die Velarlappen liegen in der Achtzahl streng adradial und gegenüber den Gonaden, wie bei den Lucernariden die Arme. Die sonstige Übereinstimmung des *Scyphostoma* von *Medusa aurita* mit Lucernarien lässt keinen Zweifel, dass die Velarlappen und nicht

die Sinneslappen, den Armen der letzteren entsprechen. Bei *Medusa aurita* ist nur die Entwicklung der adradialen Lappen verzögert und tritt erst auf, nachdem die Ephyra schon einige Zeit frei geworden ist.

Dass es sich so verhält, beweist mir noch überzeugender die Familie der Peromedusen, welche eine vermittelnde Stellung zwischen den Tesseronien und den Ephyronien bildet, wie es jetzt allgemein angenommen wird.

Bei dieser Familie treffen wir beide Lappenbildungen, streng adradiale wie bei den Lucernariden, Tesseriden und Cubomedusen, sowie per- und interradiale, resp. subradiale, wie bei den Ephyronien. Innerhalb dieser in phylogenetischer Hinsicht hochinteressanten Medusengruppe muss der Wechsel der beiden Entwicklungsrichtungen in der Lappenbildung entstanden sein, indem die adradialen Lappen, die eine Zeit lang neben den Stamm-lappen der Hauptradien existierten, durch die letzteren gewissermaßen besiegt wurden und bei höher entwickelten Formen nur noch ausnahmsweise vorkommen.



Textfig. 5.  
Pericolpa, von der oralen Fläche.

Dieses Verhalten wird meiner Ansicht nach durch die höhere Entwicklung des Nervensystems und speciell der Sinnesorgane hervorgerufen, wie ich es weiter zu zeigen versuchen werde.

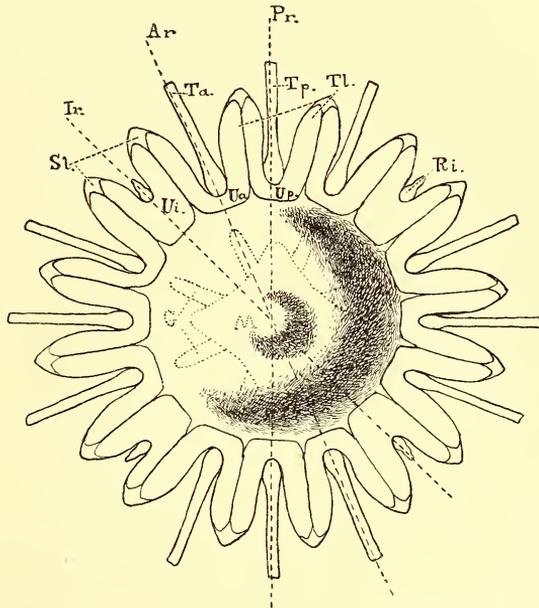
Bei den Pericolpiden (Textfig. 5), welche nach HAECKEL tiefer stehende Peromedusen sind, finden wir noch acht streng adradiale, stark entwickelte Lappen (*La*), welche dieselben Beziehungen zu den Gonaden (*G*) aufweisen, wie die Lucernaridenarme und welche zuerst HAECKEL, dann GOETTE mit den letzteren homologisirt haben, dem man auch nur zustimmen kann. HAECKEL sagt: »Die vier perradialen Tentakel und die vier interradianen Sinneskolben derselben (Pericol-

piden) sind aus acht Principaltentakeln der Tesseriden entstanden und daher auch acht Randankern (d. h. Papillen) der Lucernariden homolog; hingegen entsprechen die acht adradialen, mit jenen alternierenden Randlappen der Pericolpiden den acht hohlen »Armen« der Lucernarien.«

Nur CLAUS (1886) hat eine andere Meinung: »Die Parallele aber, welche E. HAECKEL hinsichtlich der Schirmperipherie zwischen Pericolpa und Lucernaria zieht, muss als eine verfehlte betrachtet werden, zumal dieselbe mit der Deutung der Randlappen als Ocularlappen in direktem Widerspruch steht. Wenn die acht adradialen Arme der Lucernariden den acht Randlappen von Pericolpa gleichwerthig sein sollen, so können die letzteren nicht die ocularen Lappen sein, denn in Wahrheit entspricht jeder Arm der Lucernaria mit seinen geknöpften Tentakeln den zwei einander zugekehrten Hälften eines ocularen und angrenzenden tentakulären Lappenpaares der Ephyra.« Da das letztere, wie wir es schon gesehen haben und wie ich es weiter begründen werde, nicht als richtig angesehen werden kann, so kommt auch der darauf begründete Schluss in Wegfall.

So klar diese Verhältnisse bei den Pericolpiden sind, werden sie auf den ersten Blick viel undeutlicher und komplizierter bei den

Periphylliden, der anderen Abtheilung der Peromedusen. Aber gerade in dieser Familie liegt die Lösung der ganzen Frage. Die Periphylliden (Textfig. 6) haben, eben so wie die Pericolpiden vier Sinneskolben (*Ri*), aber anstatt acht sechzehn Lappen. Von diesen sind acht (Sinneslappen, *Sl*) paarweise genähert und schließen



Textfig. 6.

Periphylla, von der aboralen Fläche. Schema frei nach HAECKEL. Gonaden (*G*) und Mundöffnung (*M*) sind punktiert und durchschimmernd dargestellt.

zwischen sich einen Sinneskolben; die anderen acht (tentakulären, *Tl*) liegen auch subradial, nicht zu Paaren vereinigt, und zwischen ihnen liegt je ein Tentakel (*Tp*), woher der Name tentakulär. Außerdem entspringen acht Tentakel (*Ta*) zwischen den Paaren der Sinnes- und Tentakulärlappen.

HAECKEL (1881) sagt: »Der Schirmrand der Periphylliden ist offenbar dadurch entstanden, dass an die Stelle eines jeden per-radialen Tentakels drei Tentakel und zwei zwischen diese eingefügte tentakuläre Randlappen traten. So stieg die Zahl der Tentakel von 4 auf 12 und die Zahl der Randlappen von 8 auf 16. Die ursprüngliche Zahl der vier Sinneskolben bleibt bei allen Peromedusen erhalten«, und weiter: »Die tentakulären Lappen der Periphylliden fehlen den Pericolpiden.«

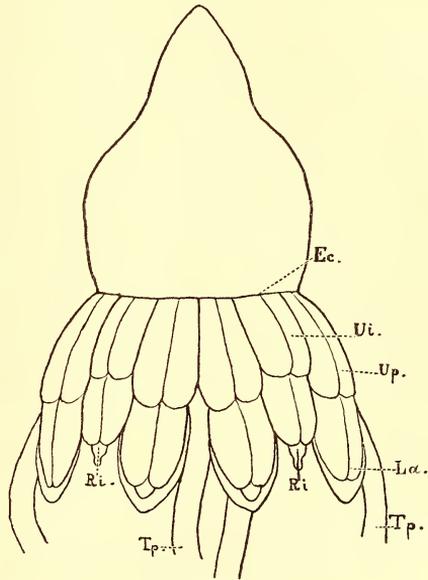
Daraus folgt, dass HAECKEL die adradialen Lappen der Pericolpiden den subradial liegenden Sinneslappen der Periphylliden für homolog hält. Aber der Umstand, dass die ersteren streng adradial und die letzteren subradial liegen, spricht schon gegen diese Auffassung; außerdem zeigen die Lappen der Pericolpiden die typischen Beziehungen zu den Gonaden, ähnlich wie bei den Lucernariden, was bei den subradialen Sinneslappen der Periphylliden nicht der Fall ist (vgl. Textfig. 5 und 6). Wenn wir weiter darauf achten, dass diese Sinneslappen paarweise genähert sind und für einen getheilten Hauptlappen angesehen werden können (also es sind hier außer den acht tentakulären Lappen eigentlich nur vier Stamm-lappen), so wird die Unmöglichkeit dieselben mit den acht adradialen Lappen der Pericolpiden zu vergleichen, noch deutlicher. Von der Zusammengehörigkeit der je zwei subradialen Sinneslappen zu einander kann man auf den Abbildungen, welche MAAS (1897) von den Periphylliden giebt (Taf. IX, Fig. 2; Taf. XI, Fig. 1) sich deutlich überzeugen. Diese Abbildungen sind zum Theil nach den lebenden Thieren angefertigt, wesshalb die Größen- und Lageverhältnisse der Randlappen natürlicher sein müssen, was auch MAAS sagt, als auf HAECKEL's Abbildungen, welche nach konservirten, mehr oder weniger kontrahirten Thieren gezeichnet sind. Desshalb tritt der Unterschied in den Lappenbildungen auf HAECKEL's Abbildungen nicht so deutlich hervor.

Wenn wir aber auch die Auffassung, dass die acht adradialen Pericolpalappen ihre Homologa in den acht Sinneslappen der Periphylliden haben, trotz ihrer Unwahrscheinlichkeit annehmen wollten, so würden doch nur vier interradiale Haupt- oder acht Sinneslappen

der Discomedusen ihre homologen Bildungen bei den Lucernariden haben. Dann würden aber auch die perradialen und die interradianalen Stammlappen der Discomedusen auf verschiedene Weise entstanden sein, was bei den so streng radiärsymmetrisch gebauten Thieren wohl kaum möglich ist.

Noch unwahrscheinlicher aber, ja entschieden unhaltbar wird diese Auffassung durch die folgenden Betrachtungen, welche von CLAUS (1886) herrühren. CLAUS meint nämlich, dass die adradialen Randlappen der Pericolpiden nicht den acht Sinneslappen der Periphylliden, sondern den tentakulären Lappen der letzteren entsprechen, während HAECKEL tentakuläre Lappen den ersteren abspricht, und, wie wir es noch sehen werden, mit Recht. Die Sinneslappen der Periphylliden, welche in in-

niger Beziehung mit den Sinneskolben stehen, sind nach CLAUS' Ansicht schon bei den Pericolpiden angedeutet und von HAECKEL auch gezeichnet, aber nicht erwähnt worden. Wenn wir die Kopie der HAECKEL'schen Abbildung von *Pericolpa* (Textfig. 7) betrachten, können wir wirklich sehen, dass die Sinneskolben nicht direkt auf dem Schirmrand, zwischen den adradialen Lappen, sondern gleichfalls auf Lappenvorsprüngen liegen, die nur nicht so weit vorragen. Dass dies selbständige Lappen sind, beweisen die Pedalien (CLAUS). Jeder dieser vier Lappen, welche wir demnach



Textfig. 7.

*Pericolpa*, in der seitlichen Ansicht.

als Hauptlappen bezeichnen können, besitzt gleich den übrigen Lappen ein gut entwickeltes Pedalium (*Ui*). Dasselbe wird, wie das der übrigen Lappen, durch eine Längsfurche zweigetheilt; eben so theilt eine quere Furche es in einen oberen und unteren Theil. Demnach kann es keinem Zweifel unterliegen, dass diese letzterwähnten vier unscheinbaren Lappen der Pericolpiden den vier Stammlappen der Periphylliden, welche zwischen ihren Sinneslappen je einen Sinneskolben tragen (vgl. Textfigg. 7 und 6), ent-

sprechen. Sie sind nur viel kleiner, als die der Periphylliden und nicht so deutlich in zwei Sinneslappen getheilt.

Jetzt muss festgestellt werden, was sind die acht tentakulären Lappen der Periphylla. Sie könnten den acht adradialen Lappen der Pericolpa entsprechen und nur durch die stärkere Entwicklung der Sinneslappen der interradialen Stammlappen, welche bei Pericolpa wenig entwickelt sind, aus der streng adradialen in eine subradiale Lage verschoben sein. Diese Ansicht haben CLAUS und GOETTE. Dieselbe erscheint aber mir nicht zutreffend: Erstens kann bei so allseitig symmetrisch gebauten Thieren, wie die Acalephen, eine solche Verschiebung, welche die strenge Symmetrie erheblich stören würde, kaum vorausgesetzt werden.

Zweitens, an der Stelle, wo bei Pericolpa adradiale Lappen sich befinden, findet man bei Periphylla einen Tentakel (Textfig. 6 *Ta*). Demnach muss dieser die ersteren vertreten. Das wird noch klarer dadurch, dass dieser Tentakel auch dieselben Lagebeziehungen zu den Gonaden (*G*) hat, wie die adradialen Lappen der Pericolpa. Es scheint überhaupt, dass, wenn ein Auswuchs des Schirmandes, sei es ein Lappen oder ein Randkörper, nicht ausgebildet oder verschwunden ist, derselbe durch einen Tentakel ersetzt wird. So auch in diesem Falle. Dann sind bei Charybdea, bei welcher nur vier Randkörper vorhanden sind, die fehlenden vier interradialen durch je einen Tentakel vertreten. Bei den Discomedusen werden auf diese Weise die verschwundenen adradialen Lappen ersetzt (Textfig. 4 *Ta*). Eben so stehen bei Periphylla an der Stelle der fehlenden per-radialen Randkörper je ein Tentakel (Textfig. 6 *Tp*). Selbst in der Ontogenie der Medusa aurita sehen wir, dass die Sinneslappen durch Tentakel präformirt sind (CLAUS, HAECKEL, GOETTE), so dass HAECKEL die Ansicht sogar aussprechen konnte, dass die letzteren in die ersteren direkt sich umwandeln — eine Ansicht, die sich allerdings nicht bestätigt hat. Daraus geht hervor, dass man diese adradialen Tentakel der Periphylla durchaus nicht überspringen und außer Acht lassen kann. Wenn aber die adradialen Lappen der Pericolpa den adradialen Tentakeln von Periphylla entsprechen, müssen die tentakulären Lappen Neubildungen sein.

Noch überzeugender beweist mir das die Zahl der Pedalien. Pericolpa (Textfig. 7) hat 12 solche, Periphylla (Textfigur 6) 16, entsprechend der Zahl der Lappen. Wenn alle Lappen der Periphylla aus den Lappen der Pericolpa entstanden sein sollen,

so müsste auch die erstere nur 12 und nicht 16 Pedalien besitzen. Neue vier Pedalien könnten nur durch acht, neu zugetretene, tentakuläre Lappen gebracht werden. Wenn wir den Vorgang uns so vorstellen, dass die adradialen Lappen der Pericolpa gänzlich verschwunden, aber die ihnen zugehörigen Pedalien zurückgeblieben, dass weiter acht neue tentakuläre Lappen hinzugetreten sind, von welchen je zwei benachbarte ein Pedalium gebracht haben, bekommen wir für die Pedalien die Zahl 16. Warum von den acht tentakulären Lappen je zwei nur ein Pedalium gebracht haben, wird verständlich, wenn wir bedenken, dass je ein Paar derselben einem Paar der Sinneslappen der höheren Medusen, welche auch nur ein Pedalium haben (*Nauphanta*), entspricht, eben so wie der Tentakel, welchen sie einschließen, dem Randkörper der anderen höheren *Acalephen* homolog ist.

Außer der Zahl beweist das auch die Lage der Pedalien. Jedes Paar, sowohl der tentakulären Lappen, wie auch der Sinneslappen, trägt nämlich auf seiner umbrellaren Seite außer dem eigenen, sich gabelig auf beide Lappen fortsetzenden Pedalium, noch die Gabelenden der zwei benachbarten (Textfig. 6 *Up*, *Ui*, *Ua*).

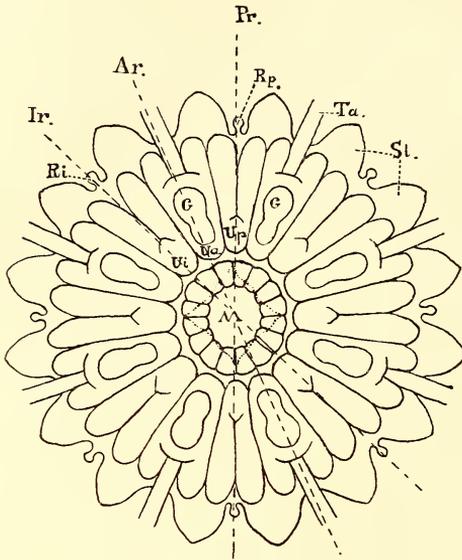
Diese von Pericolpa so abweichenden Verhältnisse kann man folgendermaßen erklären. Die Schirmperipherie ist bei *Periphylla* durch die acht ursprünglichen breiten und die acht zugetretenen tentakulären Lappen ganz in Anspruch genommen, so dass anstatt der breiten adradialen Lappen von Pericolpa nur vier schmale Tentakel Platz finden können. Entsprechend der ansehnlichen Entwicklung der Lappen sind auch die denselben zugehörigen Pedalien breit und nehmen den größten Theil der *Exumbrella* ein. Deshalb müssen die Pedalien, welche den verschwundenen adradialen Lappen zugehörten, durch die Pedalien der Tentakular- und Sinneslappen gedrängt, auf die letzteren aufwachsen (Textfig. 6 *Ua*).

Auf diese Weise bekommen wir Verhältnisse, wie sie bei *Periphylla* vorhanden sind. Dadurch wird sowohl die Zahl wie auch die Lage der Pedalien erklärt.

Der perradiale Tentakel (Textfig. 6 *Tp*) von *Periphylla*, welcher zwischen den subradialen tentakulären Lappen steht, wandelt sich schon bei *Nauphanta* (Textfig. 8 *Rp*) in den Sinneskolben um, wodurch die tentakulären Lappen zu Sinneslappen werden.

Diese interessante Meduse zeigt in der Ausbildung der Schirmperipherie genau dieselben Verhältnisse wie die ephyraähnlichen *Discomedusen*. Aber durch das Vorkommen der Pedalien (*Up*, *Ui*,

*Ua*) erinnert sie an die Peromedusen, wie es HAECKEL erkannt hat. Dadurch nimmt sie eine vermittelnde Stellung zwischen den letzteren und den Discomedusen ein, so dass VANHÖFFEN (1891) sie mit den Periphylliden und einem Theil der Discomedusen zu einer Gruppe »Coronata« zusammengestellt hat. Mit der Ausbildung der vier per-



Textfig. 8.

Nauphanta, von der aboralen Fläche mit durchschimmernden Gonaden (G).

radialen Sinneskolben, wodurch die für die höheren Acalephen typische Achtzahl derselben erreicht ist, ist auch jeder Unterschied zwischen den einzelnen Lappen bei Nauphanta verschwunden; alle 16 Lappen sind deutlich paarweise genähert. Die verschwundenen adradialen Lappen sind auch hier durch adradiale Tentakel (*Ta*) angedeutet, welche in typischer Weise den Gonaden (*G*) gegenüberstehen. Eben so ist die Zahl der Pedalien dieselbe wie bei Periphylla, wesshalb man auch nicht zweifeln kann, dass die tentakulären Lappen der letzteren den perradialen Sinneslappenpaaren von Nauphanta homolog sind. Die Lage der Pedalien ist ebenfalls ganz genau übereinstimmend.

Wenn aber die tentakulären Lappen von Periphylla den perradialen Sinneslappenpaaren von Nauphanta und somit auch denen aller höheren Acalephen entsprechen, dagegen den adradialen Lappen von Pericolpa und somit auch den adradialen Armen der Lucernariden nicht homolog sind, so können auch die letzteren den Sinneslappen der Discomedusen niemals homolog sein. So muss man auch auf diesem Wege zu derselben Ansicht kommen, wie bei dem direkten Vergleiche der Lappenbildungen.

Nehmen wir auch an, dass die adradialen Lappen von Pericolpa bei Periphylla nicht verschwunden sind, sondern in subradiale Lage verdrängt wurden, obwohl das Vorhandensein des adradialen, die

radialen Sinneskolben, wodurch die für die höheren Acalephen typische Achtzahl derselben erreicht ist, ist auch jeder Unterschied zwischen den einzelnen Lappen bei Nauphanta verschwunden; alle 16 Lappen sind deutlich paarweise genähert. Die verschwundenen adradialen Lappen sind auch hier durch adradiale Tentakel (*Ta*) angedeutet, welche in typischer Weise den Gonaden (*G*) gegenüberstehen. Eben so ist die Zahl der Pedalien dieselbe wie bei Periphylla, wesshalb man auch nicht zweifeln kann, dass die tentakulären Lappen der letzteren den perradialen Sinneslappenpaaren von Nauphanta

adradialen Lappen von Pericolpa ersetzenden Tentakels und die Zahl und die Lage der Pedalien es keineswegs erlauben, und nehmen wir ferner an, dass sie bei Nauphanta und höheren Discomedusen zu Sinneslappen wurden, so bekommen wir bei den letzteren wiederum nur acht, den acht Lucernaridenarmen homologe, Sinneslappen. Die anderen acht, und zwar die, welche die interradialen Stammlappen bilden, würden grundverschieden sein und keine Homologa bei den Lucernariden besitzen. Schon desswegen würde diese Auffassung unhaltbar sein.

Somit sehen wir, dass adradiale Lappenbildungen bei den niederen Scyphomedusen, den Lucernariden, Tesseriden, Cubomedusen und noch bei den Pericolpiden herrschen. Schon von der anderen Peromedusenfamilie an, den Periphylliden, verschwinden diese Lappenbildungen vollständig, um nur bei einigen höheren Discomedusen (z. B. Aureliden, Rhizostomiden) wieder aufzutauchen. Bei höheren Discomedusen werden die adradialen Lappenbildungen durch in Haupttradien stehende Stammlappen, welche gewöhnlich in zwei Sinneslappen getheilt sind, ersetzt. Der Anfang dieser Lappenbildung begegnet uns schon bei Pericolpa, aber noch wenig entwickelt. Schon bei Periphylla verdrängen sie die adradialen Lappen vollständig und herrschen vor bei Nauphanta, den meisten Cannostomen und einfachen Semostomen.

Diese Lappenbildung steht offenbar in innigster Beziehung zu der Ausbildung der typischen Sinnesorgane. Wo dieselben fehlen (Lucernariden, Tesseriden) oder nur in Vierzahl vorhanden sind (Cubomedusen, Pericolpiden) herrscht adradiale Lappenbildung. Wenn die Achtzahl der Sinnesorgane erreicht ist, treten alle Lappen in innige Beziehungen zu den Randkörpern, in Bezug auf welche sie Träger und Schutzorgane darstellen, aber auch einen Theil des zu denselben gehörigen Nervensystems (z. B. bei *Cyanea annaskala* nach LENDENFELD [1882]) tragen. Desshalb müssen sie auch größer werden und die adradialen Lappen verdrängen. Das ist schon bei Periphylla der Fall, obwohl hier nur vier Randkörper vorhanden sind, weil schon hier die Sinneslappen der interradialen Stammlappen in innige Beziehungen zu den Randkörpern getreten und dem entsprechend größer geworden sind, wodurch die adradialen Lappen keinen Platz finden konnten.

Das Wiederauftauchen der adradialen Lappen bei einigen höheren Medusen, wo sie neben den perradialen und interradialen Sinneslappenpaaren vorkommen, dürfte durch die bedeutende Größe, welche

diese Acalephen erreichen, im Vergleich zu welcher die Randkörper sehr klein erscheinen, erklärt werden.

Aus dem, was über die Homologie der Arme und Randlappen gesagt wurde, müssen wir ferner schließen, dass das Nervensystem der Lucernariden mit dem der übrigen Scyphomedusen, wo es bekannt ist, nicht direkt homologisiert werden kann. Abgesehen davon, dass die Nervencentren der Lucernariden nicht an die Randkörper gebunden sind, liegen sie sogar an Gebilden (Armen), welche wir nicht einmal als den Sinneslappen der Acalephen homolog auffassen können. Die Nervencentren der Lucernariden einerseits und die der Cubo-, Pero- und Discomedusen andererseits haben sich unabhängig von einander entwickelt, aber in paralleler Richtung, weil in beiden Fällen (mit Ausnahme der Cubomedusen) das Nervensystem aus getrennten Nervencentren besteht, im Gegensatz zu dem der Hydromedusen.

Die Lucernariden zeigen uns weiter, dass das Nervensystem der Scyphomedusen überhaupt auf das der Hydromedusen nicht zurückgeführt werden kann. Denn, wenn das Nervensystem schon bei der ursprünglichsten aller Scyphomedusen aus acht getrennten Centren besteht, so muss man annehmen, dass es auch von vorn herein in dieser Medusenklasse eine andere Entwicklungsrichtung eingeschlagen hat als bei den Hydromedusen. Übrigens konnte man das schon auf Grund des Vergleiches der gesammten Organisation erwarten.

Aus dem Vergleich des Nervensystems der Lucernariden mit dem der anderen Scyphomedusen geht weiter hervor, dass es bei den ersteren weniger entwickelt ist, als bei den letzteren, wie es auch anders nicht sein kann. Vor Allem fehlt hier noch die Concentrirung des exumbrellaren Nervensystems zu besonderen Sinnesorganen, wie die Riech- oder Geschmacksgruben der Discomedusen. Vielmehr funktioniert die ganze äußere Körperfläche als ein diffuses Sinnesorgan. Dagegen enthält das subumbrellare Ektoderm schon stellenweise ein besonderes Nervengewebe; es sind hier motorische Nervencentren ausgebildet. Motorische Nervencentren sind für die Organismen wichtiger und deshalb treten sie früher auf, als die sensiblen, welche nur höheren Formen zukommen. Die Lucernariden brauchen außerdem bei ihrer festsitzenden Lebensweise die sensiblen Nervencentren nicht in dem Maße, wie die freischwimmenden Medusen.

Doch fehlen auch den Lucernariden die Sinnesorgane nicht ganz.

Hier funktionieren als solche die Tentakel und die tentakelartigen Randpapillen. Doch sind es keine vollständigen Sinnesorgane, denn die Tentakel dienen auch zur Vertheidigung, zum Ergreifen der Beute, sowie zur Lokomotion. Auch kommt ihnen hauptsächlich der Tastsinn zu. Dagegen fehlen die specifischen Sinnesorgane, Gehör- (Gleichgewichts-) und Sehorgane, wie sie den höheren Medusen (Cubo-, Pero- und Discomedusen) zukommen. Also auch in der Ausbildung der Sinnesorgane stehen die Lucernariden auf der tiefsten Entwicklungsstufe, welche über die der Actinien sich nicht erhebt.

Schon die nächstverwandten Tesseriden besitzen Augenflecke. Eine successive Entwicklung der Sinnesorgane vermögen wir im System der Scyphomedusen nicht zu verfolgen, denn zwischen den Tesseriden und den nächst höheren Formen besteht in dieser Beziehung eine weite Lücke. Abgesehen von den Charybdeiden, welche ein so hoch entwickeltes Nervensystem und Sinnesorgane besitzen, die aber vielleicht ein Seitenzweig im Stammbaume der Scyphomedusen sind (CLAUS [1878], MAAS [1897]), haben auch die Peromedusen viel höher entwickelte Sinnesorgane als die Tesseriden und unterscheiden sich in dieser Beziehung nicht erheblich von den Discomedusen (Nausithoë z. B., s. HAECKEL [1881], MAAS [1897]).

## C. Anhang.

### 1. Septen.

Bis jetzt haben die meisten Forscher angenommen, dass in den Septen der Lucernariden die Gallerte der Exumbrella kontinuierlich in die der Subumbrella übergeht. Bei meinen Untersuchungen fand ich jedoch, dass es sich nicht ganz so verhält. Bei *Lucernaria campanulata* z. B. beobachtet man, dass durch die Dicke des Septums und zwar in seiner ganzen vertikalen Ausdehnung, eine sehr dünne Protoplasmalage verläuft. Durch dieselbe werden hier die exumbrellare und subumbrellare Gallerte von einander scharf geschieden. Zu gleicher Zeit aber stehen dadurch die Entodermbekleidungen der benachbarten Radiärtaschen in Verbindung. In dieser protoplasmatischen Verbindung findet man keine Kerne; dem entsprechend sind es auch keine Zellen, sondern die Protoplasmalage wird von Fortsätzen der Entodermzellen gebildet, welche das Septum an seinen Seiten, in der Mitte seiner Breite, bekleiden und welche sich durch besondere Größe auszeichnen. Bei *Lucernaria campa-*

nulata findet man gewöhnlich jederseits eine solche Zelle, welche weit in die Gallerte eindringt. Wenn das Septum ziemlich dünn ist (Fig. 10, Taf. XXIII), können die beiden Zellen direkt zusammenstoßen, und das ist der häufigere Fall. Ist es dicker, so wird das direkte Aneinanderstoßen nicht so deutlich: man bemerkt nur eine dünne, körnige Protoplasmalage, welche beide Zellen verbindet.

Dieselben Verhältnisse findet man bei *Craterolophus tethys* und *Halielystus octoradiatus*. Die Entodermzellen, welche jederseits (in Ein-, Zwei-, seltener Dreizahl) das Septum in der Mitte seiner Breite begrenzen (Fig. 11, Taf. XXIII), sind auch hier etwas größer, blasig und ohne sich färbenden Inhalt, worin sie den Entodermzellen des Tentakelstieles gleichen. Ihre Basen dringen in die Septalgallerte, bis sie an einander stoßen, wodurch der Querschnitt des Septums in zwei Zapfen getheilt erscheint. Dass dadurch die exumbrellare (*Eg*) und subumbrellare (*Sg*) Gallerte von einander geschieden werden, ergibt sich aus der verschiedenen Beschaffenheit der beiden Gallertpartien, was weiter unten beschrieben wird (siehe Struktur der Gallerte). Auch verhalten sich beide verschieden zu den Färbungsmitteln, indem die exumbrellare Gallerte der Körperwand und ihre direkte Fortsetzung, welche den äußeren Theil des Septums bildet, sich intensiver färben als die Gallerte der Subumbrella und der inneren, subumbrellaren Septumhälfte.

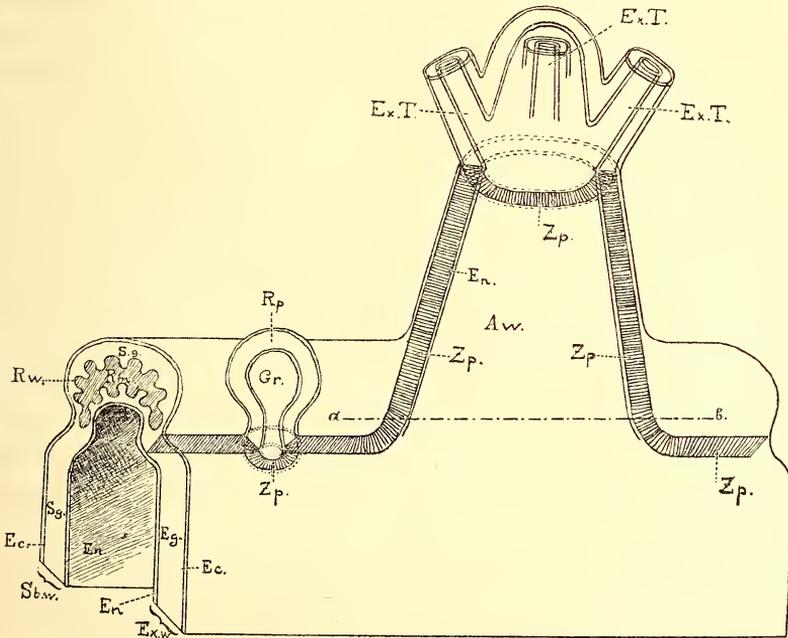
CLARK (1881) erwähnt zwar diese Scheidung beider Gallertschichten, beschreibt aber ein unmittelbares Aneinanderstoßen derselben; die protoplasmatische Durchsetzung des Septums wird nicht erwähnt.

Der Bau der Septen ist aber von Wichtigkeit für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen der Lucernariden und der anderen Scyphomedusen. Es ist nämlich die Frage aufgeworfen worden, ob die Septen der ersteren solchen (resp. den Septalknoten) der letzteren homolog sind und ob sie weiter von den Septen der Scyphostoma direkt sich ableiten lassen, oder sekundäre Verlöthungen der beiden Entodermislagen der Radiärtaschen darstellen. Bei anderen Tesseronien hat man in den Septen und den Septalknoten eine Medusoidplatte gefunden, welche für eine solche Verlöthung sprechen würde. Bei *Charybdea* z. B., welche allein unter allen Tesseronien (mit Ausnahme der Lucernariden) sehr gut ausgebildete, durch die ganze Höhe der Glocke hinziehende Septen besitzt, hat CLAUS (1878) eine aus einer Zellreihe bestehende Medusoidplatte beschrieben und abgebildet. Daraus schließt er, dass die Lucernaridensepten möglicherweise denen der *Charybdea* nicht homolog seien.

Nun hat aber GOETTE (1887) die Vermuthung ausgesprochen, dass eine solche Medusoidplatte auch auf andere Weise, als durch Verlöthung, entstehen kann, nämlich: »in Folge einer Verdickung des Anfangs dünnen Septums durch eindringende Gallerte kann eine Verlöthung der zusammenstoßenden Entodermfalten sehr wohl hinzukommen, ohne die genetische Bedeutung des Septums zu verändern«. Diese Vermuthung sucht er durch ein Schema zu illustriren. Ob die Trennung in zwei Hälften auch bei den Lucernaridensepten auf diese Weise erklärt werden kann, wird wohl nur das Studium der Entwicklung sicher entscheiden können.

## 2. Zellplatte.

Auf Radiärschnitten durch den Becherrand der Lucernariden sieht man unterhalb des Randmuskels eine Reihe von Zellen, welche vom



Textfig. 9.

Schema, welches den Verlauf der Zellplatte auf dem Becherrand und den Armen zeigen soll. *Aw.*, Arm- wulst; *Gr.*, Gastralraum der Randpapille; *Ec.*, Ektoderm; *Eg.*, exumbrellare Gallerte; *En.*, Entoderm; *Ex.T.*, exumbrellar stehende Tentakel; *Ex.w.*, exumbrellare Körperwand; *Rm.*, Randmuskel im Querschnitt; *Rp.*, Randpapille; *Rw.*, Randwulst; *St.w.*, subumbrellare Körperwand; *Sg.*, subumbrellare Gallerte; *Zp.*, Zellplatte (schraffirt).

Ektoderm der Exumbrella zum Entoderm derselben durch die Gal- lerte hinziehen (Textfig. 9 *Zp.*). Da diese Zellreihe auf allen Schnitten

vorkommt, so haben wir es mit einer Zellplatte zu thun, welche die Gallerte, vom Entoderm zum Ektoderm schräg nach außen aufsteigend, durchsetzt. Der Verlauf dieser Zellplatte wird durch das Schema (Textfig. 9 *Zp*, schraffirt) erläutert. Wo der Schnitt die Randpapille, *Rp* (*Craterolophus tethys*, *Haliclystus octoradiatus*), welche zwischen den Armen, unter dem Randmuskel (*Rm*) sich befindet, trifft, sieht man die Zellplatte ebenfalls; sie zieht hier nicht unmittelbar unter dem Randmuskel, sondern vom Ektoderm der Randpapillenbasis zum Entoderm der Gastralhöhle derselben. Wir müssen uns ihren Verlauf hier so vorstellen, dass sie ihren Platz unter dem Randmuskel verlässt (Textfig. 9) und auf die exumbrellare Seite des kurzen Stieles der Randpapille heraufsteigt. Diesen umzieht sie in einem Halbkreis und steigt auf der anderen Seite des Stieles wieder auf die Becherwand herab.

An der Basis eines Armes angelangt, steigt die Zellplatte auch auf diesen hinauf (Textfig. 9 *Aw*). Am besten nimmt man sie auf Querschnitten wahr. Zum Beispiel auf dem Querschnitt durch den Arm von *Haliclystus octoradiatus* (Fig. 2, Taf. XXIII) befindet sie (*Zp*) sich zu beiden Seiten an der Grenze der exumbrellaren und subumbrellaren Wand, auf der exumbrellaren Seite des Randmuskelquerschnittes (*Rm*). Die Zellplatte zieht bis zum oberen Ende des Armes. Hier biegt sie rechtwinklig um (Textfig. 9) und umzieht horizontal den exumbrellaren Umkreis des Armes, basal von den äußeren, exumbrellar stehenden Tentakeln (*ExT*). Auf einem Radiärschnitt durch den Arm (Fig. 7, Taf. XXIII bei *x*) trifft man sie unmittelbar unterhalb der äußeren Tentakel, vom Ektoderm der Exumbrella zum Entoderm des Tentakelstieles hinziehend, als eine einfache Zellreihe. Auf der anderen Seite des Armes (Textfig. 9) biegt sie natürlich wieder rechtwinklig basalwärts um und zieht bis zum Becherrand hinab.

Wo Tentakel mit modificirtem Ektoderm der Stiele vorkommen (*Craterolophus tethys*, *Lucernaria campanulata*), muss die Zellplatte basalwärts von diesen Tentakeln gesucht werden, weil letztere ebenfalls exumbrellar stehen.

Die Höhe der Zellplatte hängt von der Dicke der Gallerte an der betreffenden Stelle ab. Fast immer besteht sie aber (im Radiärschnitt gesehen) nur aus wenigen Zellen. Bei *Haliclystus octoradiatus* an den mittleren Radiärschnitten durch die Randpapille wird sie sogar nur aus einer einzigen, aber großen Zelle (Fig. 8, Taf. XXIII; bei stärkerer Vergrößerung auf Fig. 5, Taf. XXV) ge-

bildet. Zu beiden Seiten der Medianebene der Randpapille ist sie jedoch höher (Fig. 3, Taf. XXV). Bei *Craterolophus tethys* ist die Zellplatte auch in der Medianebene der Randpapille aus mehreren Zellen zusammengesetzt.

Bei *Haliclystus octoradiatus* und *Lucernaria campanulata* sind die die Zellplatte zusammensetzenden Zellen von blasiger Beschaffenheit; sie sind rundlich (Fig. 3, Taf. XXV), haben einen runden Kern und färben sich kaum. Nur um den Kern sieht man eine schwache Ansammlung von körnigem, sich färbendem Protoplasma. Darin ähneln sie den Entodermzellen der Tentakelstiele. Bei *Craterolophus tethys* fehlt diese blasige Beschaffenheit und die Zellen färben sich intensiver und gleichmäßiger.

Die Zellplatte wird gebildet durch Verlängerung von Ektodermzellen, wovon ich mich besonders gut bei *Craterolophus tethys* überzeugen konnte. Fig. 2, Taf. XXV stellt einen Theil eines Querschnittes durch den Becherrand dar, auf welchem der Randmuskel (*Rm*) längs getroffen ist. Die Zellplatte (*zp*) ist hier da getroffen, wo sie rechtwinklig umbiegend auf den Arm aufsteigt (s. Schema, Textfig. 9, wo die entsprechende Stelle durch die Linie *ab* bezeichnet ist). Man sieht deutlich, wie die einzelnen Zellen des exumbrellaren Ektoderms, welche in dem von dem Armwulst (*Aw*) und der Becherwand gebildeten Winkel (bei *x*) liegen, verlängert sind, in die Gallerte eindringen und zum Entoderm ziehen. Dabei trennen sie die exumbrellare Gallerte der Armbasis (*Aw*) von der entsprechenden Schicht der Becherwand, welche hier die Fortsetzung der subumbrellaren Gallerte ist (vgl. Schema und Beschreibung der Gallerte weiter unten).

Dass die Zellplatte von Ektodermzellen gebildet wird, geht auch daraus hervor, dass sie sich verschmälert, bevor sie an das Entoderm herantritt und als feine protoplasmatische Lage, welche keine Kerne mehr enthält, das Entoderm erreicht (Fig. 2, Taf. XXV).

In derselben Region sind die Ektodermzellen, welche an die Zellplatte angrenzen (Fig. 2, bei *x*), Sinneszellen, die zu dem Ende des Randmuskels hinziehen, wie es schon bei Beschreibung der Subumbrella berichtet wurde. Diese Sinneszellen haben aber keine nähere Beziehung zur Zellplatte, deren Zellen keinen nervösen Charakter zeigen, was besonders bei *Lucernaria campanulata* und *Haliclystus octoradiatus* leicht zu erkennen ist, wo sie blasig erscheinen. Einzelne Nervenfasern — Fortsätze der erwähnten Sinneszellen — begleiten dieselben aber eine Strecke weit (Fig. 2, Taf. XXV), und erreichen möglicherweise mit ihnen das Entoderm.

Vielleicht hat die Zellplatte dieser Körperregion auch eine Bedeutung als Anheftungsstelle für den Randmuskel. Die basale Partie desselben, deren Fasern sich nicht auf die Arme fortsetzen, sondern an den Basen der benachbarten Arme endigen, verzüngt sich an ihren beiden Enden zu den Seiten der Armbasen, und läuft schließlich in einen fadenartigen Fortsatz aus (Fig. 2, Taf. XXV). Dieser stielartige Fortsatz tritt mit der Zellplatte in Verbindung, da wo diese an das Entoderm gelangt.

Nur in dieser Region jedoch könnte die Zellplatte eine solche Rolle spielen. Was für eine Bedeutung sie im Allgemeinen besitzt, ob sie mit der Ernährung der Gallerte oder als mechanische Stütze dient, vermag ich nicht zu entscheiden. Vielleicht kann sie als Antagonist des Randmuskels funktionieren, indem sie dem Becherrand und den Armen, welche durch den Randmuskel kontrahiert sind, ihre normale Beschaffenheit wieder anzunehmen hilft. Die Entodermzellen der Tentakelstiele, die ähnlich gebaut sind, wie die Zellen der Platte, wirken auch als Antagonisten der Tentakelmuskulatur. Für diese Auffassung könnte auch der Umstand sprechen, dass die Zellplatte überall die Muskeln begleitet. Dagegen ist jede Möglichkeit auszuschließen, dass sie eine Kommunikation des Gastralraumes mit der Außenwelt herstelle.

Nur bei CLARK (1881) und SCHLATER (1891) finden sich einige Angaben über die Zellplatte.

CLARK beschreibt sie am eingehendsten. Er hat die einzelnen Stellen, wo sie auftritt, richtig bemerkt, nur hat er den Zusammenhang dieser Stellen nicht erkannt und deshalb den kontinuierlichen Verlauf der Platte übersehen; auch findet man bei ihm nichts über die Histologie der Zellplatte. Er bemerkt ganz richtig, dass sie überall die exumbrellare und subumbrellare Gallerte von einander trennt. Das kann man gut an der verschiedenen Beschaffenheit beider erkennen, was weiter unten bei der Beschreibung der Gallerte erörtert wird.

CLARK meint, dass die Zellplatte eine Fortsetzung der Muskelage (CLARK's Opsomyoplax) ist, welche das subumbrellare Ektoderm (»Opsophragma«) unterlagere. Nach meinen Präparaten ist zu schließen, dass sie vom exumbrellaren Ektoderm gebildet wird (Fig. 2, Taf. XXV). Gegen CLARK spricht auch der Umstand, dass das subumbrellare Ektoderm, an welches die Zellplatte angrenzt, nicht immer Muskeln enthält (Fig. 8, Taf. XXIII; Fig. 5, Taf. XXV). Unter den äußeren Tentakeln ist sie sogar von dem Muskelepithel der

Tentakel durch das Nervenepithel getrennt (Fig. 7, Taf. XXIII, bei *x*); außerdem besitzen die verdickten und modificirten Stiele der äußeren Tentakel von *Craterolophus tethys* und *Lucernaria campanulata* keine Muskulatur auf der exumbrellaren Seite. Jedenfalls wird die Zellplatte nicht von Muskelzellen gebildet, was aus dem oben beschriebenen blasigen Charakter der Zellen bei *Halicystus octoradiatus* und *Lucernaria campanulata* deutlich hervorgeht.

SCHLATER beschreibt die Zellplatte im Stiel der Randpapille von *Halicystus auricula* und bildet sie richtig ab. Nur hat er einzelne Bilder unrichtig kombinirt, wesshalb auch seine Beschreibung des Verlaufes der Zellplatte nicht ganz zutrifft. Er sagt: »Unmittelbar am Rande des Halicystuskörpers in der Nähe des Randkörperchens in der Ringmuskulatur seinen Anfang nehmend, verläuft dieses Gebilde als einschichtige Zellenplatte in der Gallerts substanz, umhalst den aus dem Gastralraum in den Hohlraum des Randkörpers führenden Kanal, an dieser Stelle seitwärts mit dem Ektoderm des Stieles in Verbindung (Fig. 18) tretend, läuft dann eine kurze Strecke weit an der unteren Fläche des Entoderms entlang, geht in dasselbe theils über, macht sodann eine Biegung rückwärts nach unten und geht an der unteren Fläche des Randkörpers ins Ektoderm über.« Worin diese Beschreibung nicht zutreffend ist, ergibt sich aus dem Vergleich derselben mit meinem Schema (Textfig. 9).

Die Zellplatte soll nach SCHLATER als »eine Stützplatte für das herabhängende Randkörperchen« dienen und die Gastralhöhle der Papillen öffnen und schließen, einem Diaphragma vergleichbar.

Eine solche Verbindung des Ektoderms mit dem Entoderm durch eine Zellplatte ist nicht auf die Lucernariden allein beschränkt, wie mir die Litteratur zeigt. Bei *Charybdea marsupialis* beschreibt CLAUS (1878) eine ganz ähnliche Zellplatte. Auf einem Radiärschnitt durch den Glockenrand (CLAUS, Fig. 39, Taf. IV) sieht man sie oberhalb des Velums; sie trennt auch hier die exumbrellare Gallerte von der subumbrellaren. Fig. 40 von CLAUS, welche einen Querschnitt durch die Glocke am Rande derselben darstellt, entspricht meiner Fig. 2, Taf. XXV. Die Zellplatte besitzt hier eine ganz übereinstimmende Lage und trennt ebenfalls die subumbrellare Gallerte, welche über den Glockenrand auf die obere Fläche sich fortsetzt wie bei den Lucernariden, von der exumbrellaren.

Diesen »Parenchymstreifen« betrachtet CLAUS als Verwachsung einer Gefäßfalte, also entodermalen Ursprungs. Da dieser sogenannte Parenchymstreifen wohl ohne Zweifel der Zellplatte der Lucernariden

entspricht, letztere aber sicher ektodermalen Ursprungs ist, so muss wahrscheinlich auch bei *Charybdea* das Entstehen dieser Verbindung anders gedeutet werden.

EIMER (1878) hat eine ähnliche Verbindung von Entoderm und Ektoderm (z. B. in der Randkörpertasche) bei einigen *Acalephen* nachgewiesen. Er nennt sie Verbindungsblätter (p. 191) und vergleicht sie den Verbindungsblättern, welche Gefäße mit einander verbinden, also mit entodermalen Gefäßlamellen (Medusoidlamellen).

HESSE (1895) bestätigt EIMER's Angabe für *Rhizostoma Cuvieri*. Nach ihm soll die »Gefäßplatte« das Ektoderm der Sinnesgrube mit den Gefäßschenkeln der Ephyralappen verbinden. Von hier läuft die Gefäßplatte (p. 105) »zunächst am Rande der inneren Sinnesgrube und geht dann im Grunde einer Furche am Ephyralappen entlang«. Histologische Angaben findet man weder bei EIMER noch bei HESSE.

In der Entwicklung von *Chrysaora* und *Medusa aurita*, wie sie CLAUS und GOETTE beschrieben, kommt auch eine Verbindung des Ektoderms mit dem Entoderm vor (CLAUS 1883, Taf. V, Fig. 36; GOETTE 1887, Taf. IX, Fig. 39).

GOETTE sagt: »Der Außenrand der Lappentasche verschmilzt mit dem Außenrande einer flachen Ektodermfalte, welche durch die ganze Fläche des Lappens jederseits sich über dessen Subumbrellfläche gleich einer niederen konvexen Leiste hinzieht« (p. 35). Die Lage dieser Verwachsung entspricht derjenigen, welche die Zellplatte der *Lucernariden* auf den Armen einnimmt und bei der Ähnlichkeit der *Scyphostoma* von *Medusa (Aurelia) aurita* mit den *Lucernariden* ist es wohl möglich, dass es sich um homologe Bildungen handelt.

### 3. Struktur der Gallerte.

Die Gallerte wechselt in ihrem Aussehen etwas, was auf verschiedene Wirkung der Reagentien, auf den verschiedenen Grad der Entwässerung und verschiedene Kontraktionszustände des Thieres zurückgeführt werden muss. Deshalb ist sie auch schwierig zu untersuchen.

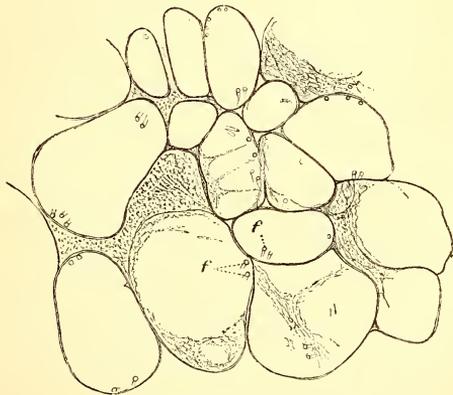
Die Gallerte der Subumbrella ist von der der Exumbrella ziemlich verschieden. Die subumbrellare Gallertschicht ist dünn und erscheint ganz homogen; die der Exumbrella ist viel dicker, in komplizierter Weise differenziert und wird von Fasern durchsetzt, welche der subumbrellaren fehlen. Beide Gallerten gehen auch nicht direkt in einander über. Es sind folgende Stellen, wo sie an einander stoßen: die vier Septen (Fig. 10 und 11, Taf. XXIII), die Seiten der Arme

(Fig. 2, Taf. XXIII), die oberen Enden der Arme, unterhalb der äußeren Tentakel (Fig. 7, Taf. XXIII), die Randpapillen (Fig. 8, Taf. XXIII), der Rand des Bechers basalwärts vom Randmuskel (Textfig. 9) und der Rand des Bechers, wo der Randwulst (Fig. 2, Taf. XXV, *Ect.d.Rw*), welcher die subumbrellare Gallerte enthält (Textfig. 9 *sg*), an die Basen der Arme (*Aw*, Fig. 2, Taf. XXV) stößt, deren exumbrellare Gallerte in die der Becherwand übergeht. An allen diesen Stellen werden beide Gallerten entweder durch die dünne Protoplasmalage der Septen oder durch die vorhin genauer beschriebene Zellplatte getrennt.

Die Tentakel und die Randpapillen besitzen subumbrellare Gallerte, wie es schon CLARK beschrieb. Dieselbe tritt also aus der subumbrellaren Wand des Bechers über dessen Rand in diese Fortsätze hinein. Auch der Randwulst (*Rw*), welcher den Rand des Bechers umsäumt, und den Randmuskel birgt, wird, wie erwähnt, durch die Wucherung der subumbrellaren Gallerte über den Becherand gebildet (Textfig. 9 *sg*; Fig. 2, Taf. XXV). Ganz dasselbe finden wir nach CLAUS' Angaben auch bei *Charybdea*, wie der Vergleich seiner Figg. 40 und 39, Taf. IV mit meinem Schema (Textfig. 9) und der Fig. 2, Taf. XXV ergibt.

Der Stiel enthält nur exumbrellare, das Mundrohr nur subumbrellare Gallerte.

Die exumbrellare Gallerte besitzt zwei Verdichtungszone: eine unterhalb des Ektoderms, die andere unterhalb des Entoderms, wobei die letztere viel dicker ist. Von dieser breiten entodermalen Gallertlamelle, *El*, Fig. 2, Taf. XXV (KOROTNEW nennt dieselbe *Membrana propria*), heben sich, auf dem Querschnitt durch die Becherwand gesehen, ziemlich dicke Auswüchse (Fig. 2, Taf. XXV, bei *Aw*) ab, welche gegen das Entoderm senkrecht verlaufen. Auf einem tangentialen Schnitt durch die exumbrellare Körperwand erscheint die Gallerte aus rundlichen, oder mehr oder weniger polygonalen Räumen bestehend, deren Wände aus stark lichtbrechender Substanz gebildet werden (Textfig. 10). Die Auswüchse



Textfig. 10.

Exumbrellare Gallerte im Tangentialschnitt durch die Körperwand. *f*, Faserquerschnitte.

der entodermalen Lamelle, welche auf dem Querschnitt durch die Becherwand wie Fasern aussehen, sind demnach lamellenartig und bilden, indem sie unter einander anastomosiren, diese Räume der Gallerts substanz. Im Inneren sind die letzteren entweder ganz leer, d. h. vermuthlich nur von Flüssigkeit erfüllt, oder man findet in ihnen stellenweise eine körnige, sich färbende Masse.

Die entodermale Lamelle mit ihren Auswüchsen stellt gewissermaßen das Skelet der ganzen Gallertschicht dar. Vermuthlich verleiht diese Struktur der exumbrellaren Gallerte gerade die nöthige Biegsamkeit und Widerstandsfähigkeit gegen äußere Stöße und Pressungen. Zu ihrer Stütze dienen noch besondere stark lichtbrechende, gleichmäßig dicke Fasern, welche vom Entoderm bis zum Ektoderm die ganze Dicke der Gallerte durchsetzen (Fig. 2 und 4 *f*, Taf. XXV). Auf dem tangentialen Schnitt durch die Körperwand (Textfig. 10 *f*), findet man die Querschnitte dieser Fasern in den Räumen der Gallerte gewöhnlich deren Wand anliegend. Ihren Ursprung hat bis jetzt nur KOROTNEW (1876) richtig erkannt, indem er sie vom Entoderm ableitet. Und in der That kann man sich hiervon leicht überzeugen, wenn das Entoderm von der Gallerte durch Reagentienwirkung abgehoben ist. Nur an einzelnen Stellen, wo das Entoderm konische Auswüchse in die Gallerte bildet, von welchen die Fasern abgehen, haftet das Entoderm dann noch an der Gallerte (Fig. 4, Taf. XXV), wodurch so zu sagen Arkaden gebildet werden. Auf solchen Präparaten überzeugt man sich, dass von mehreren Zellen feinste Fasern in die Gallerte hineingehen, um sich zu einer der Fasern zu vereinigen, welche gegen das Ektoderm sich abermals verzweigt.

Wenn man durch Maceration das Ektoderm und Entoderm von der Gallerte entfernt, kann man eine solche Verzweigung der Faser an beiden Flächen der Gallerte ebenfalls beobachten. Fig. 6, Taf. XXV stellt die Endigung einer Faser an dem Entoderm dar, welche sich in mehrere, körnig aussehende Fibrillen zertheilt. An dieser Stelle erscheint sie manchmal breiter, wie eine rundliche Platte, welche vielleicht dem »Endplättchen« KLING's entspricht.

Auf den Schnitten eines jungen Exemplars von *Craterolophus tethys* konnte ich sehen, dass in den konischen Auswüchsen des Entoderms, von welchen die Faser ausgeht, entodermale Drüsenzellen lagen. Wie die Fig. 4, Taf. XXV zeigt, liegen fast in jedem solchen Auswuchs eine, zwei oder drei Drüsenzellen (*Dz*). Ein solches Bild ruft den Gedanken hervor, dass die Fasern eben diesen Drüsenzellen angehören, in der Weise, dass sie von denselben ausgeschieden

werden. Demnach würden sie nicht direkte Fortsätze der gewöhnlichen Entodermzellen sein, wie es KOROTNEW annimmt, sondern nur Ausscheidungsprodukte der Drüsenzellen.

Genauere Untersuchung der Art der Verzweigung der Faser an dem Entoderm bestätigt mir diese Vermuthung. Wie die Fig. 1, Taf. XXV zeigt, dringen mehrere Fibrillen, welche sich zu einer Faser vereinigen, zwischen die Entodermzellen ein, können also keine Fortsätze der Zellbasen sein. Man kann einige Endfibrillen an der Drüsenzelle (*Dz*) sich ausbreiten sehen, als ob die letztere davon umspinnen wäre. In anderen Fällen konnte ich sehr deutlich die feinen Verzweigungsfibrillen der Fasern in großer Zahl zwischen die Zellen eindringen und ziemlich hoch heraufsteigen sehen, ohne dass Beziehungen zu den Drüsenzellen hervortraten; vielmehr verbreiteten sich die Fibrillen auch auf andere Zellen.

An der Verzweigungsstelle der Faser wurde zuweilen ein rundlicher Körper von unregelmäßiger Form gefunden, welcher aber kaum ein Kern sein kann; er färbt sich sehr blass.

Nicht alle Endfibrillen der Fasern gehen in das Entoderm hinein, einige verbreiten sich auch unter demselben (Fig. 1, Taf. XXV).

Auf einigen Längsschnitten durch den Stiel konnte ich sehen, dass die Substanz der entodermalen Lamelle um die Auswüchse des Entoderms und um die davon abgehenden Fasern anders beschaffen war, wodurch gewissermaßen Röhren gebildet wurden, in welchen die Fasern innerhalb der entodermalen Gallertlamelle verliefen.

In den Septen erstrecken sich die Fasern von den Entodermzellen der einen Seite zu denen der anderen durch die ganze Dicke des Septums (Fig. 11, Taf. XXIII).

Nach KLING (1879), welcher die Verzweigung dieser Gallertfasern und das Aufsteigen ihrer Fortsätze zwischen den Entodermzellen beobachtete, sollen die Fortsätze mit den Ektoderm- und Entodermzellen in keine Verbindung treten.

Sehr ausführlich beschreibt CLARK (1881) die Gallerte. Er vergleicht die exumbrellare Gallertschicht, welche er »Chondrophys« nennt, mit Knorpelgewebe und die Fasern mit den Knorpelzellen. Die letzteren sollen durch die Differenzirung der hyalinen Grundsubstanz der ersteren entstehen. Diese »fibre-celles« sind an beiden Gallertflächen verbreitet und von einer Membran umgeben. Diese letztere entspricht den von mir beschriebenen Wandungen der polygonalen Räume. »These fibrillae then are extremely elongate cells in a low state of development, in which the periphery has become

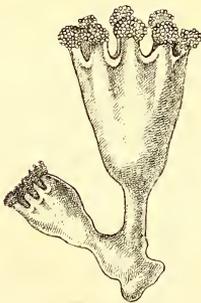
differentiated into a distinct wall, while the contents have remained undifferentiated from the nucleus. Their distal ends lie in close contact and thereby have become polygonal and present the appearance of an irregular network, when this stratum is seen from either of its faces. < Aus dieser Darstellung scheint mir hervorzugehen, dass CLARK auf Querschnitten und Flächenschnitten durch die Gallerte ganz verschiedene Dinge auf einander zurückführt, indem er die Fasern mit den Räumen, in welchen die ersteren liegen, verwechselt, ohne dabei den enormen Größenunterschied zu berücksichtigen.

Nach KOROTNEW soll *Lucernaria campanulata* keine Fasern besitzen, was jedenfalls nicht richtig ist. Ich habe bei ihr ganz ähnliche Fasern gefunden, wie bei den anderen *Lucernariden*, wie Fig. 6, Taf. XXV, sie zeigt.

Die kompaktere homogene subumbrellare Gallerte, welche ihrer Beschaffenheit nach der entodermalen Lamelle der exumbrellaren Gallerte ähnelt, wird wohl sehr elastisch sein und dadurch befähigt als Antagonist der Längsmuskulatur des Körpers zu wirken. Außer dem Randmuskel findet man auch im *Lucernaridenkörper* keine circuläre Muskulatur, welche diese Rolle übernehmen könnte.

#### 4. Über Knospungserscheinungen bei den *Lucernariden*.

Nach KOROTNEW soll ULJANIN Knospung an einer *Lucernaride* des Schwarzen Meeres (*Lucernaria campanulata*?) beobachtet haben.



Textfig. 11.

Zwei Individuen von *Lucernaria campanulata* auf einem gemeinsamen Stiele.

Unter den vielen Exemplaren von *Lucernaria campanulata*, die ich in der Bucht St.-Vaast (Normandie) sammelte, kam ein Exemplar vor, bei welchem an einem Stiele zwei Individuen saßen (Textfig. 11). Das eine Individuum war viel größer als das andere. Ob man das auf Knospung zurückführen kann oder nicht, ist schwer zu sagen. Es könnte auch eine Regenerationserscheinung sein. Bei meinen auf Helgoland angestellten Regenerationsversuchen habe ich durch Zerschneiden von *Craterolophus tethys* ebenfalls zwei Individuen auf einem Stiel erhalten können. Bei dem erst erwähnten Exemplare ist aber ein Individuum viel größer als das andere, was gegen eine solche Erklärung des Falles spricht. Auch sahen beide ganz normal aus. Das größere hatte die normale Zahl

der Arme und Genitalien, was bei der Regeneration wohl kaum in demselben Maße erreicht wird. Eher könnte es sein, dass beide Individuen an einem abgetrennten und regenerirten Stiel einer ursprünglich ziemlich großen Lucernaride hervorgewachsen sind. Dabei könnten sie ihr normales Aussehen wohl bekommen. Dass ein Stiel sich zu einer ganzen Lucernaride regeneriren kann, wissen wir aus den Angaben MEYER's. Aber auch mir kamen Exemplare vor, wo ein unverhältnismäßig kleiner Becher auf einem sehr langen und dicken Stiel saß, was ich nur durch eine solche Regeneration erklären kann.

Immerhin scheint mir die Auffassung dieses Doppelthieres als ein durch Knospung entstandenes plausibler zu sein. Doch ist die Knospung bei den Lucernariden jedenfalls keine regelmäßige Erscheinung. Ich habe eine sehr große Zahl von *Craterolophus tethys*, *Lucernaria campanulata* und *Haliclystus octoradiatus* beobachtet (allerdings in beiden Fällen, wo ich solche Gelegenheit hatte, zu einer und derselben Zeit, August bis Oktober) und nur dies einzige Doppelindividuum gefunden.

KOROTNEW (1876) beschrieb eine Theilung bei den Lucernariden. Das Thier zerschnürt sich der Länge nach, eben so das Mundrohr, wobei sich die Zahl der Arme vergrößert. Diese Theilung ist mir unwahrscheinlich, und das von KOROTNEW beschriebene Exemplar (*Haliclystus octoradiatus*) dürfte ein Regenerationszustand gewesen sein. Von den von mir längsdurchschnittenen (bis zur Hälfte des Stieles) Exemplaren von *Craterolophus tethys* regenerirte sich bei einigen jede Hälfte zu einem Individuum; bei anderen aber, bei welchen der Schnitt vermuthlich nicht so tief geführt war, verwachsen beide Hälften wieder zu einem Individuum. Dabei blieben Becher und Mundrohr an der Nahtstelle stets eingeschnürt. Die Vermehrung der Arme kommt oft vor auch bei Exemplaren, welche nicht zerschnitten waren. Ich habe Lucernariden mit neun und zehn Armen gefunden. Auch das von KOROTNEW beschriebene, angeblich in Theilung begriffene Exemplar hatte keineswegs die doppelte Zahl der Arme, wie man auf seinen Abbildungen erkennen kann.

Zum Schluss bleibt mir noch die angenehme Pflicht, meinen herzlichsten Dank allen Denjenigen auszusprechen, welche mir bei der Vollendung meiner Arbeit hilfreich beistanden. In erster Linie kann ich nicht genug dankbar sein meinem hochverehrten Lehrer, Herrn

Geh. Hofrath Prof. O. BÜTSCHLI für das rege Interesse und die Hilfe, welche er mir durch Rath und That zu Theil werden ließ, sowie auch für die Kontrolle, unter welcher diese Arbeit durchgeführt wurde. Eben so spreche ich Herrn Prof. SCHUBERG an dieser Stelle meinen Dank aus für seine stets lebenswürdige Unterstützung und seinen freundlichen Rath. Weiter gebührt mein tiefgefühlter Dank den Verwaltungen der biologischen Stationen zu Helgoland und Tati-hou, wo ich das Material gesammelt, Experimente angestellt und einen Theil der Untersuchungen durchgeführt habe, wobei mir in lebenswürdigster Weise entgegengekommen wurde.

Heidelberg, im Juli 1900.

### Benutzte Litteratur.

1860. L. AGASSIZ, Contributions to the natural history of the United States of America. III. 1860. Taf. X—XII. 1862. p. 12—51, 128—130.
1865. L. AGASSIZ, Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. No. II. North American Acalephae. Cambridge.
1891. GR. ANTIPA, Die Lucernariden der Bremer Expedition nach Ostspitzbergen im Jahre 1889. In: Zool. Jahrbücher. Abth. für System., Geographie und Biologie der Thiere. Bd. VI. 1. Heft. 1891. p. 377. Taf. XVII, XVIII.
1881. J. CLARK, Lucernariae and their Allies. A Memoir of the Anatomy and Physiology of *Haliclystus auricula* and other Lucernarians, with a Discussion of the Relations to other Acalephae, to Beroids and Polyps. In: Smithsonian Contributions to knowledge. Vol. XXIII.
1877. C. CLAUS, Studien über Polypen und Quallen der Adria. Denkschriften der math.-naturw. Klasse der kais. Akad. der Wiss. Wien. Bd. XXXVIII.
1878. C. CLAUS, Untersuchungen über *Charybdea marsupialis*. In: Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd. I. p. 221—276.
1886. C. CLAUS, Über die Klassifikation der Medusen, mit Rücksicht auf die Stellung der sogenannten Peromedusen und der Pericolpiden.
1883. C. CLAUS, Untersuchungen über die Organisation und die Entwicklung der Medusen.
1890. C. CLAUS, Über die Entwicklung des *Scyphostoma* von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora*, sowie über die systematische Stellung der Scyphomedusen. Wien.
1878. TH. EIMER, Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen.
1887. A. GOETTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. 4. Heft. Entwicklungsgeschichte von *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata*.
1879. 1880. E. HAECKEL, Das System der Medusen.

1881. E. HAECKEL, Monographie der Medusen. II. Theil. Die Tiefsee-Medusen der Challengerreise und der Organismus der Medusen.
1878. O. und R. HERTWIG, Das Nervensystem der Medusen, monographisch dargestellt. Leipzig.
1879. O. und R. HERTWIG, Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Jena.
1895. R. HESSE, Über das Nervensystem und Sinnesorgane von *Rhizostoma Cuvieri*. Diese Zeitschr. Bd. LX. p. 411.
1863. W. KEFERSTEIN, Untersuchungen über niedere Seethiere. I. Über die Gattung *Lucernaria* O. F. Müller. In: Diese Zeitschr. Bd. XII. p. 1—26, Taf. I.
1879. O. KLING, Über *Craterolophus tethys*. Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der Lucernarien. In: Morphol. Jahrbuch. Bd. V. p. 141—166.
1876. A. KOROTNEW, Versuch des vergleichenden Studiums der Cölenteraten. In: Berichten der kais. Gesellsch. der Liebhaber der Naturwissenschaft, Anthropologie und Ethnographie. Moskau. Bd. XVIII. 3. Lieferung. *Lucernaria* und ihre Stellung im System (russisch). Oder:
1876. A. KOROTNEW, Histologie de l'hydre et de la Lucernaire. In: Archives de Zoologie expérimentale et générale. Tome V.
- 1876<sub>1</sub>. A. KOROTNEW, Organes des Sens des Actinies. In: Archives de Zoologie expérimentale et générale. Tome V. 1876. p. 203.
1882. R. v. LENDENFELD, Über Cölenteraten der Südsee. I. Mitth. *Cyanea Anascula* nov. sp. In: Diese Zeitschr. Bd. XXXVII. p. 465.
1860. R. LEUCKART, Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während des Jahres 1859. TROSCHEL's Archiv für Naturgeschichte. 1860.
1897. O. MAAS, Die Medusen. XXI. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXIII. No. 1.
1865. AD. MEYER, Über die Reproduktionskraft von Lucernarien. In: Amtlicher Bericht der 40. Vers. deutscher Naturf. 1865 (1866). p. 217.
1850. MILNE EDWARDS, A Monograph of the fossil corals. Part I. London. In: Palaeontographical Society. London 1850.
1846. SARS, Fauna littoralis Norvegiae. 1. Heft. Christiania. p. 20.
1898. TH. SCHAEPPPI, Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren. In: Jena. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXII. 3./4. Heft. p. 483—546; 547—550.
1891. G. SCHLATER, Die Sinneskolben von *Halicystus auricula* var. In: Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
1890. C. SCHNEIDER, Histologie von *Hydra fusca*, mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolyphen. In: Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXXV. p. 321.
1877. O. TASCHENBERG, Anatomie, Histologie und Systematik der Cylicozoa. In: Zeitschr. f. die ges. Naturw. XLIX. Bd. (N. F. Bd. I.) p. 1—104. Oder als Inaugural-Dissertation.
1891. VANHÖFFEN, Die Acalephen der Planktonexpedition. Kiel und Leipzig.

## Erklärung der Abbildungen.

### Erklärung der Abkürzungen:

Blau, Nervenepithel;	<i>En</i> , Entoderm;	<i>N.ep</i> , Nervenepithel;
Gelb, Gallerte.	<i>Ex.um</i> , Exumbrella;	<i>Rm</i> , Randmuskel;
	<i>Gr</i> , Gastralraum;	<i>Sb.um</i> , Subumbrella;
<i>Dz</i> , Drüsenzellen;	<i>Gz</i> , Ganglienzellen;	<i>Sg</i> , subumbrellare Gallerte;
<i>Eg</i> , exumbrellare Gallerte;	<i>Lm</i> , Längsmuskel;	<i>Sz</i> , Sinneszellen;
	<i>Zp</i> , Zellplatte.	

### Tafel XXII.

Fig. 1. *Lucernaria campanulata*. Macerirtes Ektoderm der exumbrellaren Körperwand: gewöhnliche Epithelzellen (*a, b, c, d, e, f, g, h, i, k, l, m, n*), Ganglienzellen (*Gz<sub>1</sub>, Gz<sub>2</sub>, Gz<sub>3</sub>, Gz<sub>4</sub>*) und Sinneszellen (*Sz<sub>1</sub>, Sz<sub>2</sub>, Sz<sub>3</sub>*) desselben, wie sie auf Macerationspräparaten erscheinen.

Fig. 2. *Lucernaria campanulata*. Der Drüsen sinnesfleck des exumbrellaren Ektoderms mit Drüsen-, Sinnes-, Ganglien-, Nematocysten- (*Nz*) und gewöhnlichen Epithelzellen, und an denselben angrenzendes kubisches exumbrellares Ektoderm.

Fig. 3. *Craterolophus tethys*. Ektodermaler, aus bipolaren Ganglienzellen bestehender Nervenplexus der exumbrellaren Körperwand. Rechts liegt in demselben eine tripolare Ganglienzelle.

Fig. 4. *Lucernaria campanulata*. Eine Sinneszelle (*Sz*), welche zwei gewöhnliche Epithelzellen innerviert. An denselben deutliche Rippen und dunkle Punkte an ihrem basalen Rande. Aus dem exumbrellaren Ektoderm.

Fig. 5. *Lucernaria campanulata*. Eine Ganglienzelle, welche in fester Verbindung mit einer gewöhnlichen Epithelzelle steht. Aus dem exumbrellaren Ektoderm.

Fig. 6. *Lucernaria campanulata*. Gewöhnliche Epithelzelle des exumbrellaren Ektoderms mit mehreren Fasern und dunklen Punkten an ihrem basalen Rande.

Fig. 7. *Lucernaria campanulata*. Gewöhnliche Epithelzelle des exumbrellaren Ektoderms mit einem langen Fortsatz, mit welchem eine Nervenfasern verbunden ist.

Fig. 8. *Craterolophus tethys*. Zwei gewöhnliche Epithelzellen des exumbrellaren Ektoderms und eine zwischen denselben liegende Sinneszelle.

### Tafel XXIII.

Fig. 1. *Lucernaria campanulata*. Drüsenepithel (Ektoderm) von dem verdickten Stiele der äußeren Tentakel.

Fig. 2. *Halielystus octoradiatus*. Querschnitt aus dem oberen Theil des Armes. In dem Gastralraum liegen Querschnitte durch »Ampullen« (siehe p. 325 und Fig. 7 dieser Tafel).

Fig. 3. *Halielystus octoradiatus*. Querschnitt durch die äußerste Spitze des Armes. Der Schnitt hat dieselbe tangential (von der oberen Fläche) getroffen, so dass auf ihm nur das Nervenepithel, welches die Armspitze aus-

kleidet, und zwar dessen Nervenfaserschicht und Nesselkapsellage (in der Mitte der Figur), und die basalen Theile der Tentakelstiele zu sehen sind.

Fig. 4. *Haliclystus octoradiatus*. Nervenepithel des Armes bei stärkerer Vergrößerung. Die Stelle, von welcher diese Figur abgezeichnet ist, entspricht der Stelle *Ne.p* der Fig. 6 derselben Tafel. *Nl*, Lage der Nesselkapseln; *nf*, Nervenfaserschicht.

Fig. 5. *Haliclystus octoradiatus*. Das Nervenepithel der Randpapille bei stärkerer Vergrößerung. Dieselbe Stelle wie *Ne.p* der Fig. 8.

Fig. 6. *Haliclystus octoradiatus*. Querschnitt durch die Spitze des Armes, aus der Region desselben, wo nur Ansatzstellen der Tentakel getroffen werden und wo das Nervenepithel (*N.ep*) besonders stark ausgebildet ist. Auch einzelne Tentakel werden von einander durch ein Nervenepithel getrennt. In zwei auf der Figur unten liegenden Tentakeln, welche der Länge nach getroffen sind, sieht man die Nervenfaserschicht auch in ihren Nesselknöpfen. *T*, Tentakel und Querschnitte durch dieselben.

Fig. 7. *Haliclystus octoradiatus*. Radiärer Längsschnitt durch den Arm, welcher die vertikale Ausdehnung des Nervenepithels (*N.ep*) und Vertheilung desselben zwischen den Tentakeln zeigt. Außerdem sieht man die Nervenfaserschicht in dem Nesselknopf des längsgetroffenen Tentakels, und das Nervenepithel an seiner Basis (bei *x*). *Gs*, Genitäläckchen (männliches); *Nb*, auf dem Arm bandförmig verlaufendes Nesselepithel.

Fig. 8. *Haliclystus octoradiatus*. Radiärer Längsschnitt durch die Randpapille. *Ex.um*, Exumbrella des Bechers; *Sub.um*, Subumbrella des Bechers; *N.ep*, Nervenepithel; *Gr*, Fortsetzung des allgemeinen Gastrovascularraumes in die Randpapille.

Fig. 9a. *Lucernaria campanulata*. Das Sinnesepithel (*S.ep*) um den Ausführgang der Nesselbatterie, welcher tangential getroffen ist; *A*, Ausschnitt in dem subumbrellaren Ektoderm, welcher den Ausführgang andeutet; *Su.e*, Ektoderm der Subumbrella; *N.Be*, Epithel der Wand der Nesselbatterie; *M*, Muskulatur derselben; *Nmz*, Nematocystenzelle, welche den Hohlraum der Nesselbatterie andeutet.

Fig. 9b. *Lucernaria campanulata*. Ein anderer, ebenfalls tangentialer Schnitt von dem Ausführgange derselben Nesselbatterie, wo das subumbrellare Ektoderm (*Su.e*) von der Wand der Nesselbatterie nur durch eine breite Nervenfaserschicht getrennt ist; *A*, Ausschnitt in der Wand der Nesselbatterie, welcher dem Ausführgang entspricht; *NB*, Hohlraum der Nesselbatterie; *S.ep*, Sinnesepithel.

Fig. 10. *Lucernaria campanulata*. Querschnitt durch das Septum. Beiderseits Radiärtaschen (*Rt*). Unten exumbrellare (*E.g*) Gallerte, oben subumbrellare (*S.g*).

Fig. 11. *Haliclystus octoradiatus*. Querschnitt durch das Septum. *Rt*, Radiärtaschen; *E.x*, exumbrellare Gallerte; *S.g*, subumbrellare Gallerte.

#### Tafel XXIV.

Fig. 1. *Lucernaria campanulata*. Macerirtes subumbrellares Ektoderm, wie es um die Nesselbatterie (*NB*) auf den Präparaten gefunden worden ist. *a*, *d*, Ganglienzellen; *b*, *c*, Sinneszellen; *e*, Nematocystenzelle; *f*, Stützzellen des Nesselepithels und des Nervenepithels.

Fig. 2. *Lucernaria campanulata*. Durch Maceration bloßgelegte Ganglienzellen, welche dem subumbrellaren Ektoderm angehören. *nk*, Nesselkapseln.

Fig. 3. *Lucernaria campanulata*. Durch Maceration isolirte Ektodermzellen der Subumbrella. *a, b, e*, Nervenzellen des Nervenepithels; *c, d*, Stützzellen des Nerven- und Nessel epithels.

Fig. 4. *Lucernaria campanulata*. Drüsenzellen mit nervösen Fortsätzen aus dem subumbrellaren Ektoderm (vermuthlich).

Fig. 5. *Lucernaria campanulata*. Gewöhnliche Epithelzelle und Sinneszelle aus dem Entoderm der exumbrellaren Wand.

Fig. 6. *Craterolophus tethys*. Ektoderm des Tentakelnesselknopfes bei stärkerer Vergrößerung. Aus dem Ektoderm über die Cuticula desselben ragen Spitzen der Sinneszellen (*Szk*). Die Protoplasmaanschwellungen mit dem Kern, welche in dem oberen Theil der Sinneszellen liegen, nehmen desshalb auch den oberen Theil des Ektoderms (*Sz*) ein. Die untere Hälfte der Höhe desselben wird durch die Anschwellungen der Nematocystenzellen gebildet. Die Basis des Ektoderms nimmt die Nervenfaserschicht ein (*nf*), auf welcher und in welcher einzelne Kerne (Ganglienzellen) wahrgenommen werden. Zwischen den Anschwellungen der Sinneszellen Sekret der Drüsenzellen in Form von Kügelchen.

Fig. 7. *Craterolophus tethys*. Einzelne isolirte Elemente des Tentakelknopfes, bei stärkerer Vergrößerung. *a, a<sub>1</sub>, a<sub>2</sub>*, die häufigste Form der Nematocystenzellen; *e, b*, Stützzellen (gewöhnliche Ektodermzellen); *c*, Sinneszellen; *d*, die größere Form der Nematocystenzellen.

Fig. 8. *Craterolophus tethys*. Entodermzellen (*a, b, c*), des Stielkanals der Tentakel.

Fig. 9. *Craterolophus tethys*. Drüsenzellen desselben Entoderms.

Fig. 10. *Craterolophus tethys*. Eine abnorme Nematocystenzelle des Tentakelknopfes mit zwei Nesselkapseln.

Fig. 11. *Craterolophus tethys*. Zwei Ganglienzellen (*a, b*) aus dem Tentakelknopf.

Fig. 12. *Craterolophus tethys*. Eine Muskelzelle aus dem Stiele des Tentakels mit gekerbtem Rande.

Fig. 13. *Craterolophus tethys*. Homogen sich färbende, nicht lichtbrechende, Zelle aus dem Tentakelstiele.

Fig. 14. *Craterolophus tethys*. Macerirte Muskeln (*m*) der Tentakelstiele, mit dazwischen liegenden Ganglienzellen (*a*), Nervenfasern (*nf*) und Ganglienzellen ähnlichen Zellen (*b*).

Fig. 15. *Lucernaria campanulata*. Epithelmuskelzellen aus dem Mundrohre.

Fig. 16. *Lucernaria campanulata*. Zellen (*a, b*) mit feineren Fortsätzen (Nervenzellen?) aus dem Mundrohre.

Fig. 17. *Craterolophus tethys*. Epithelmuskelzelle des Tentakelstieles mit einer Anschwellung an der Muskelfaser und davon abgehender feiner Faser (Nervenfaser?).

Fig. 18. *Lucernaria campanulata*. Ektodermzelle aus der Haftscheibe.

#### Tafel XXV.

Fig. 1. *Craterolophus tethys*. Entoderm der exumbrellaren Wand der Radiärtaische mit einer Drüsenzelle. An derselben und um dieselbe feine Fortsätze, welche zu einer Faser (*f*) sich vereinigen.

Fig. 2. *Craterolophus tethys*. Querschnitt durch den Rand des Bechers (den Randwulst mit dem Randmuskel und die Armbasis *Aw*). *El*, ento-

dermale Gallertlamelle; *Ect.d.Rw*, Ektoderm des Randwulstes; *Ect.d.Aw*, Ektoderm des Armwulstes (Armbasis).

Fig. 3. *Haliclystus octoradiatus*. Zellplatte an der Basis der Randpapille, welche exumbrellare Gallerte (*Eg*) von der subumbrellaren (*Sg*) und exumbrellares Ektoderm (*Ect.d.Ex*) von dem Ektoderm der Randpapille (*Ect.d.Rp*) trennt.

Fig. 4. *Craterolophus tethys*. Entoderm der exumbrellaren Wand der Radiärtasche, durch Wirkung der Reagentien von der Gallerte abgehoben. Vom Entoderm dringen Auswüchse in dieselbe hinein, in welchen Drüsenzellen liegen. *f*, Fasern *Dz*, Drüsenzellen.

Fig. 5. *Haliclystus octoradiatus*. Zellplatte auf dem medianen Längsschnitt durch die Randpapille (vgl. Fig. 8, Taf. XXIII), aus einer Zelle bestehend. *Ect.d.Rp*, Ektoderm der Randpapille; *Ect.d.Ex*, Ektoderm der Exumbrella.

Fig. 6. *Lucernaria campanulata*. Endigung der Gallertfasern an der entodermalen Fläche der Gallerte.

Fig. 1.

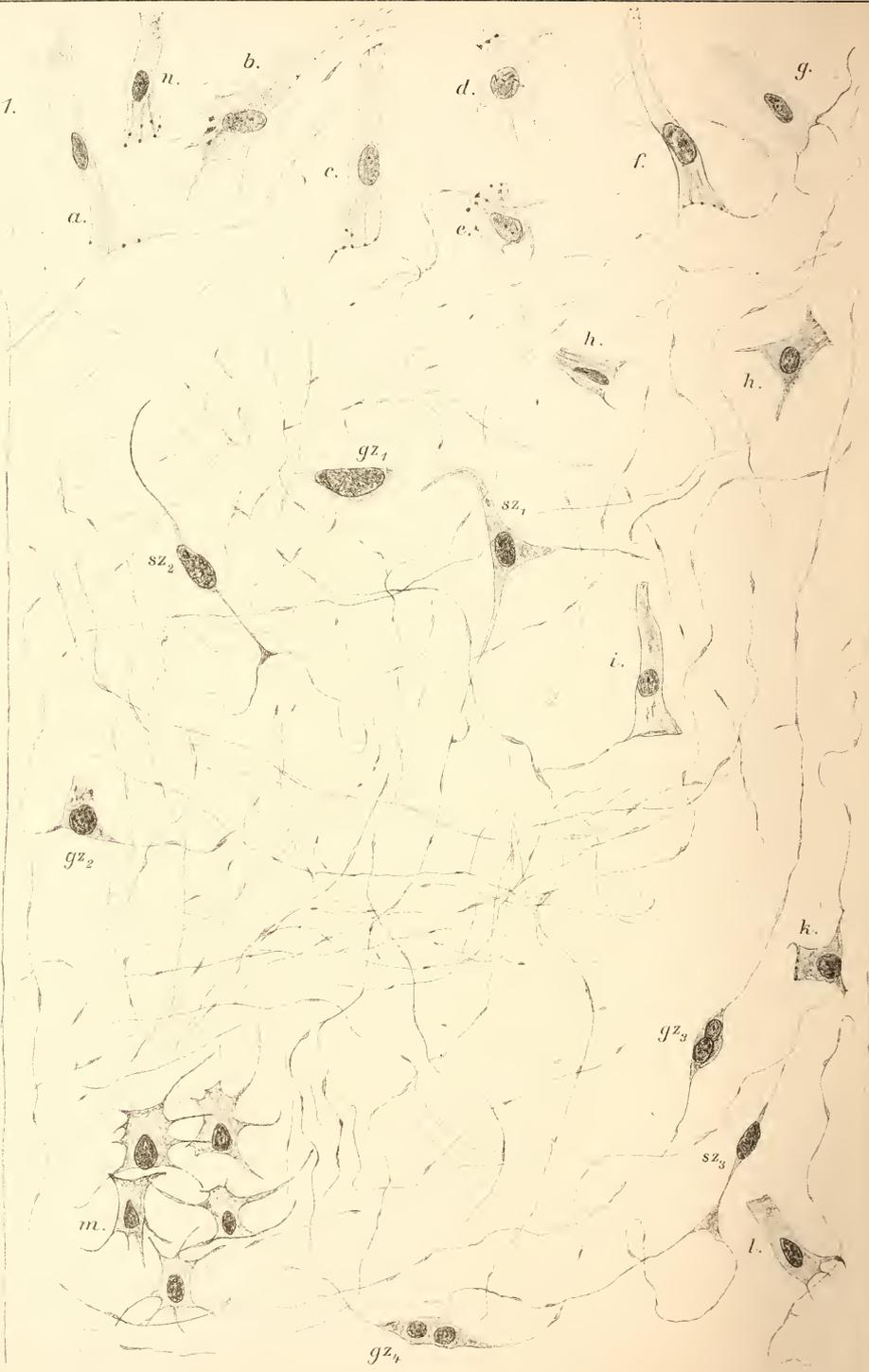
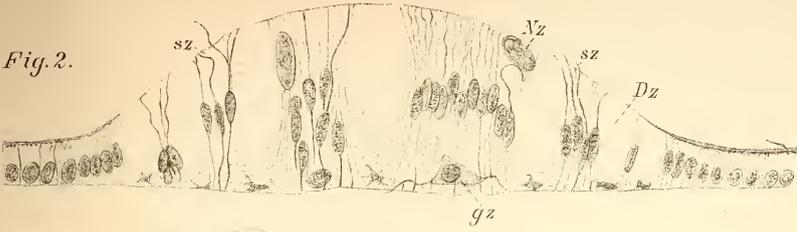


Fig. 2.



r.3.

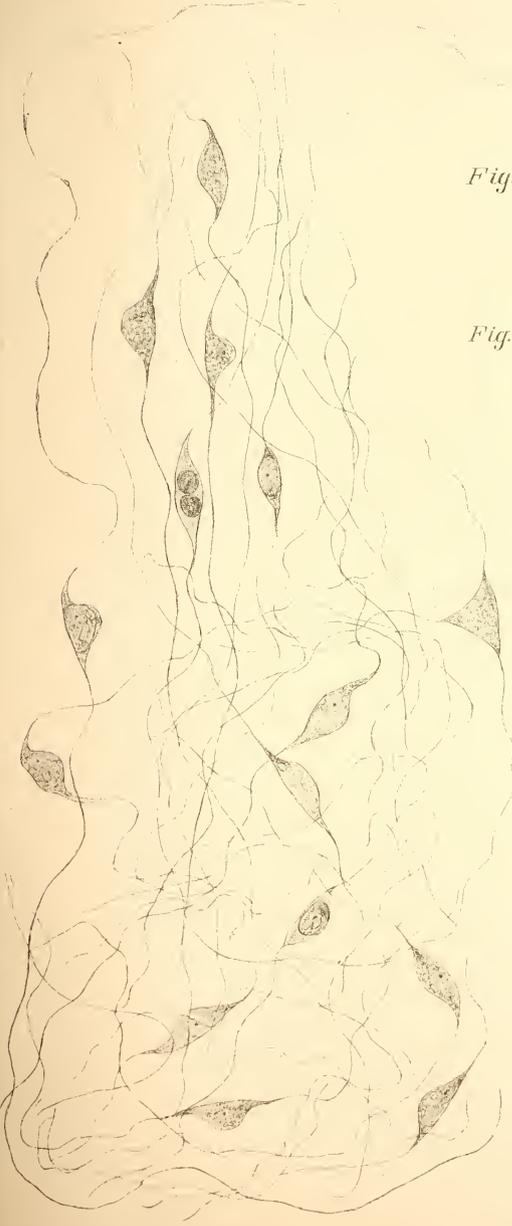


Fig. 4.



Fig. 5.

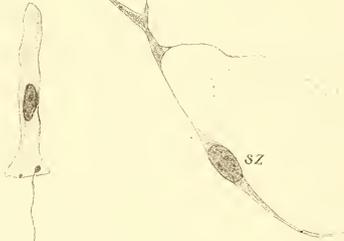


Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 1.

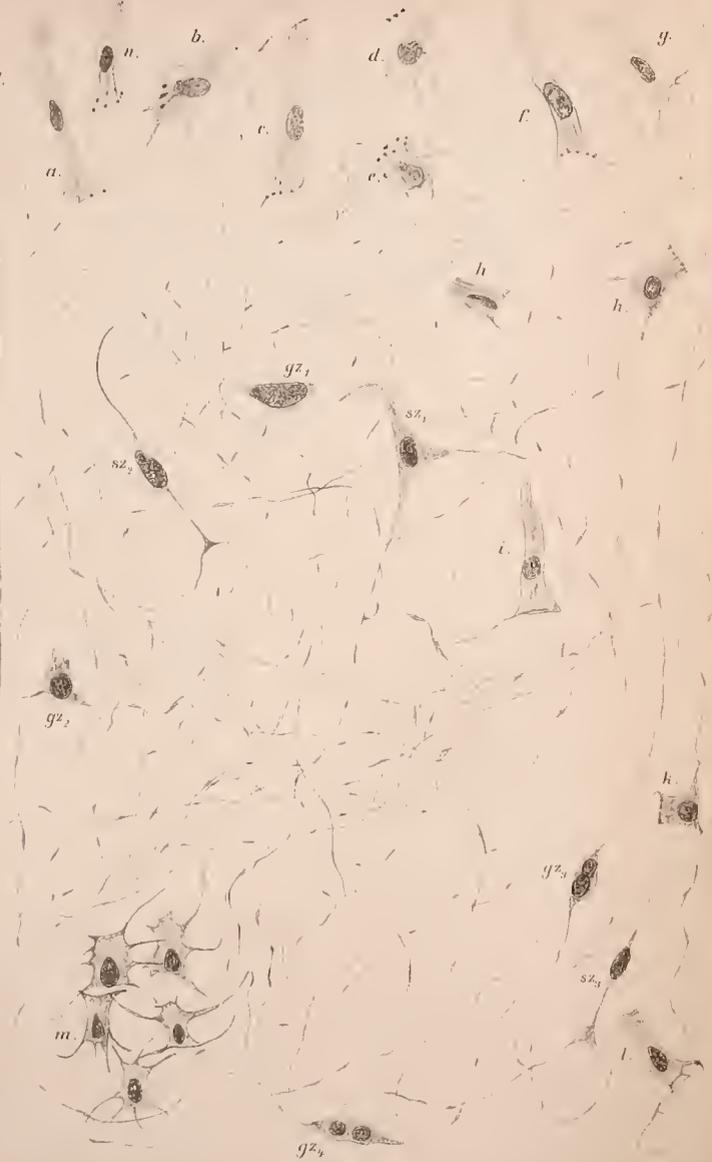


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 1.

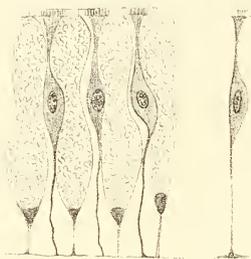


Fig. 2.

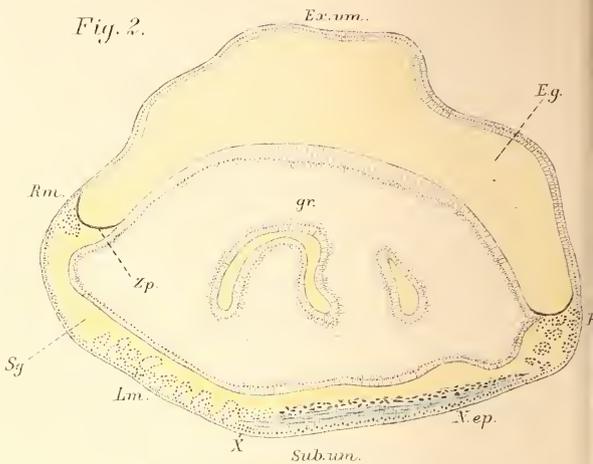


Fig. 3.

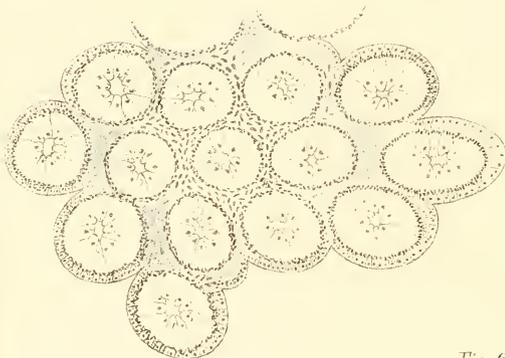


Fig. 4.

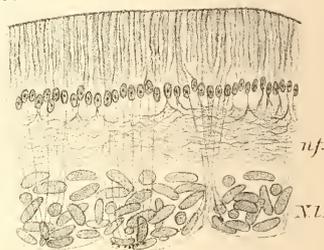


Fig. 5.



Fig. 6.

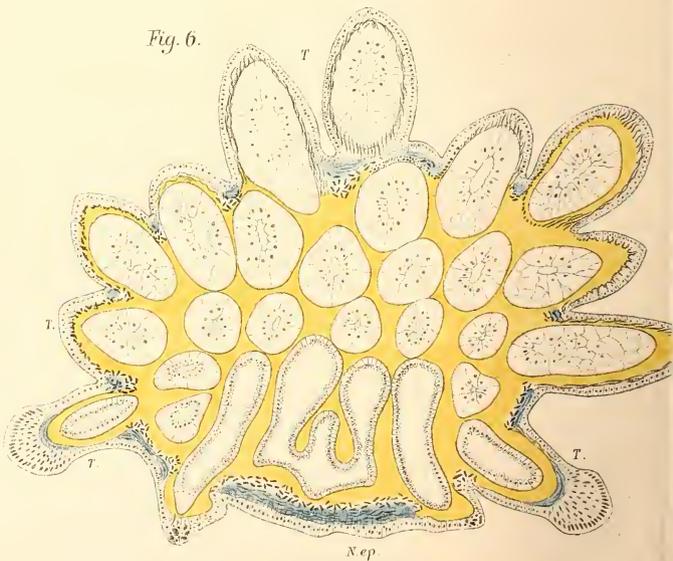


Fig. 7.

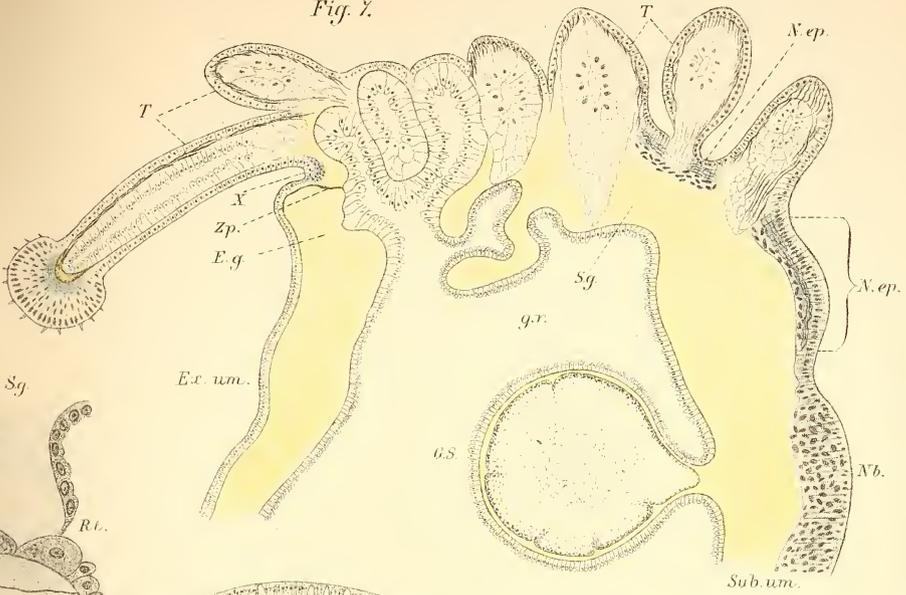


Fig. 11.

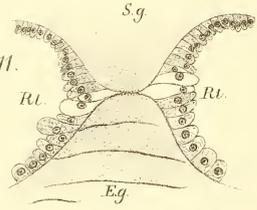


Fig. 8.

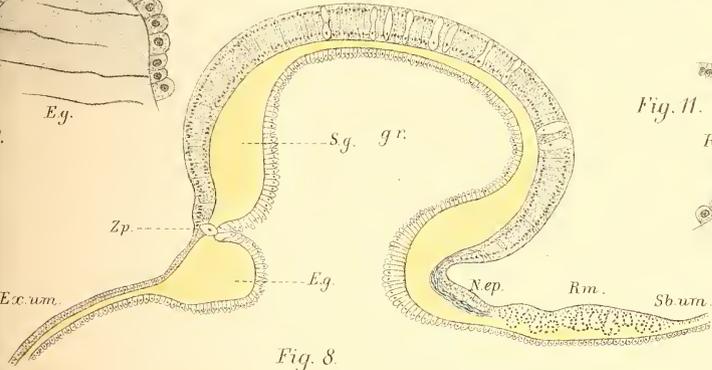


Fig. 9.<sup>a</sup>

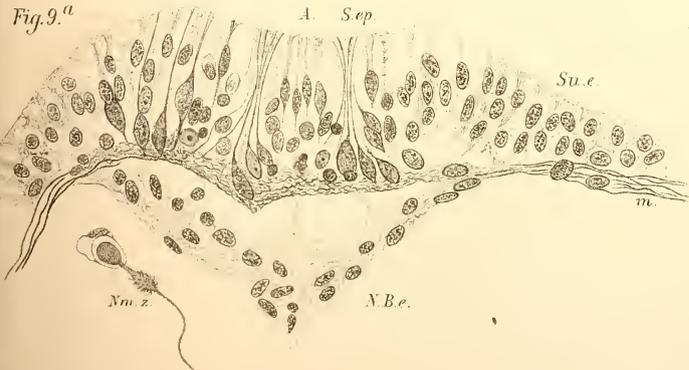


Fig. 9.<sup>b</sup>

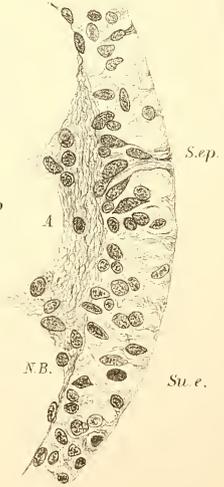


Fig. 1.

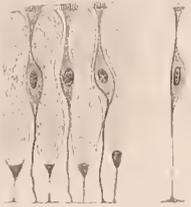


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 6.

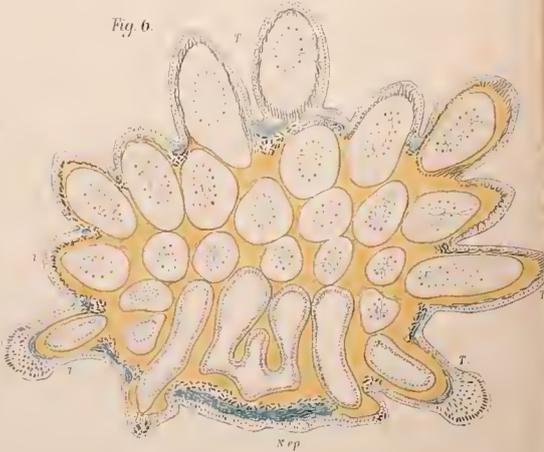


Fig. 5.



Fig. 7.

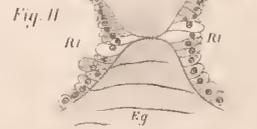
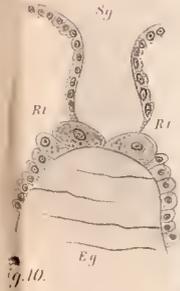
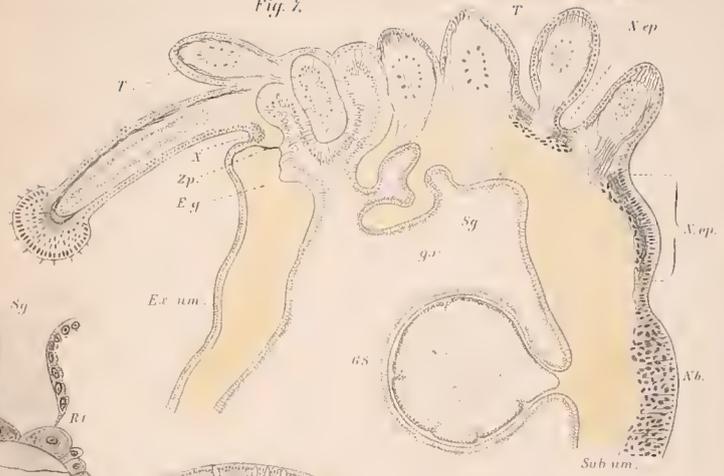


Fig. 8.

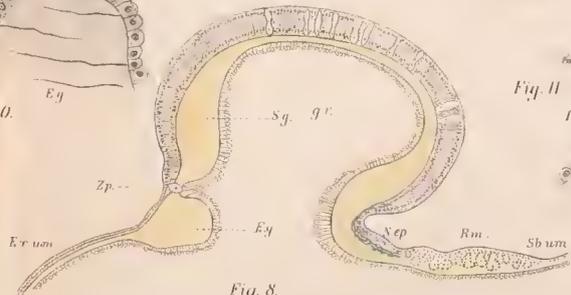


Fig. 9<sup>a</sup>.

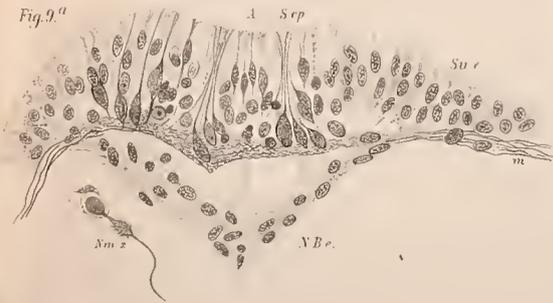
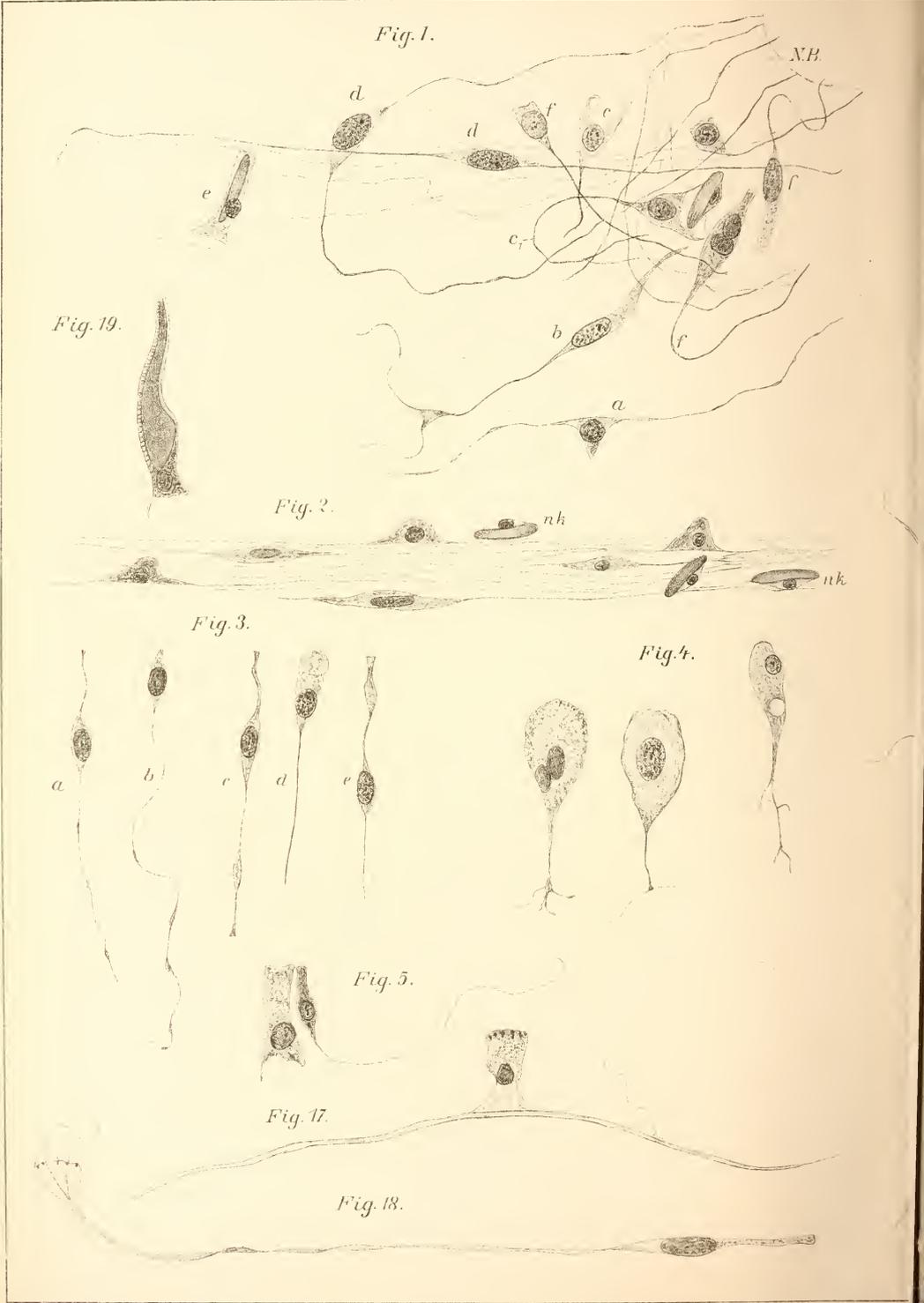
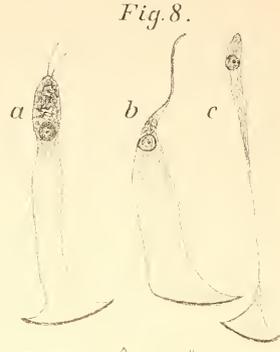
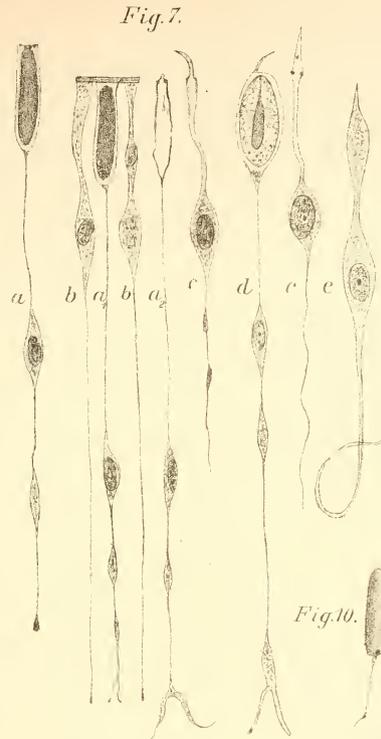


Fig. 9<sup>b</sup>.



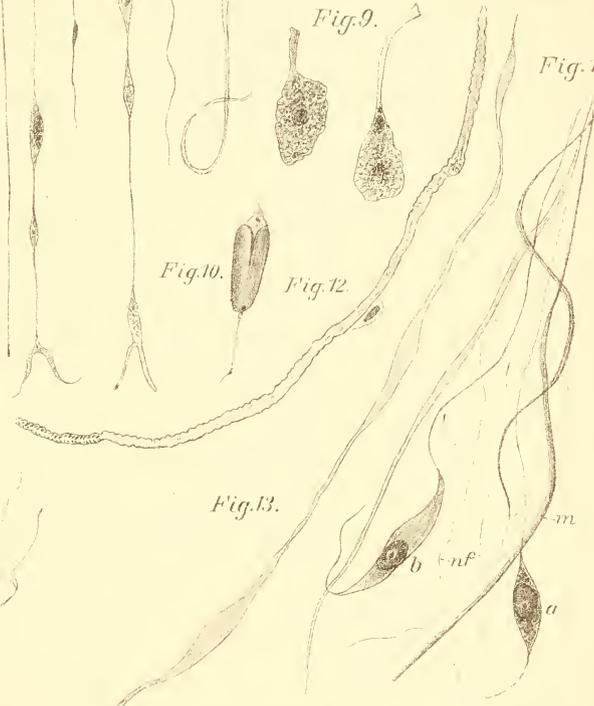




**Fig. 10.**

**Fig. 12.**

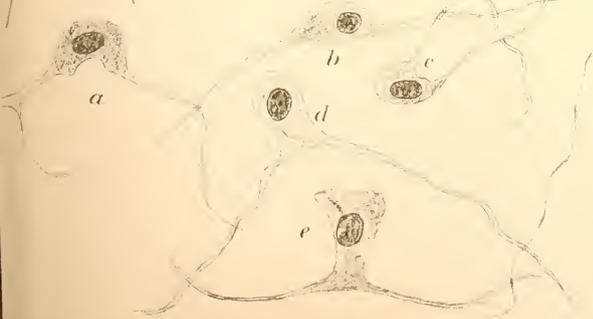
**Fig. 14.**



**Fig. 13.**



**Fig. 15.**



**Fig. 16.**



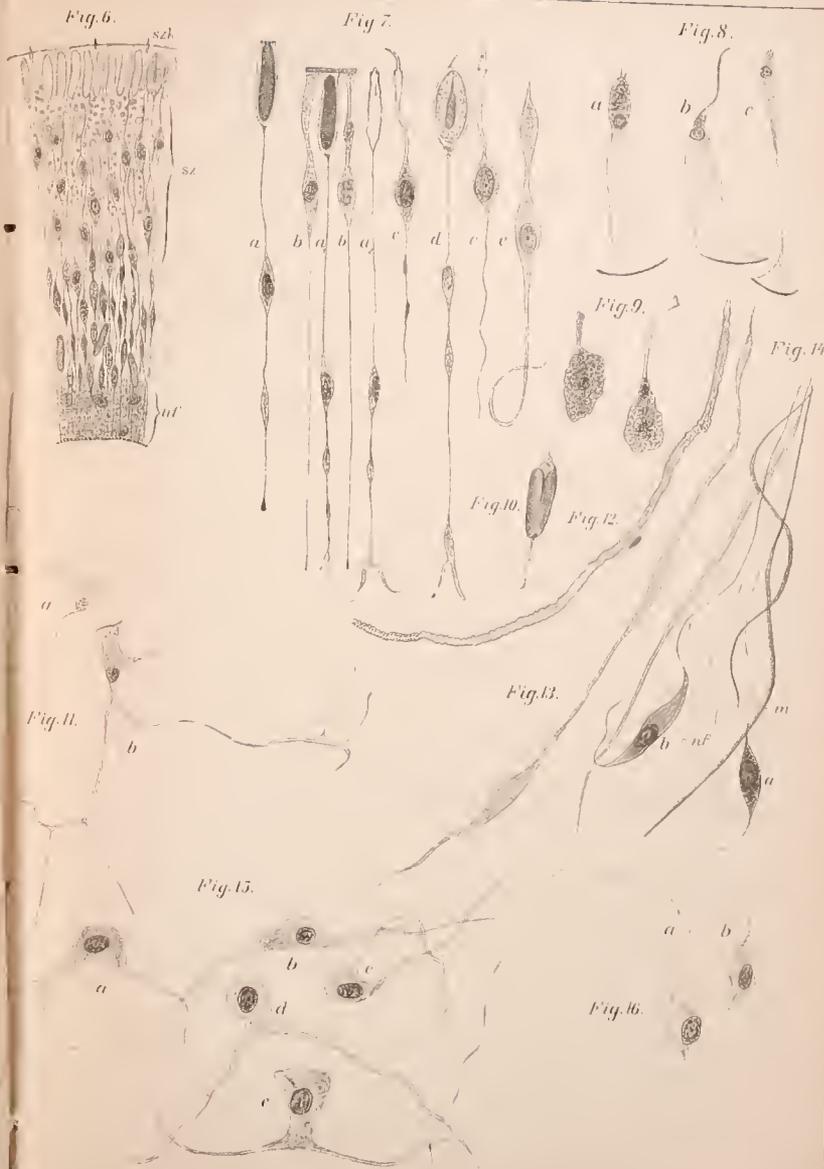
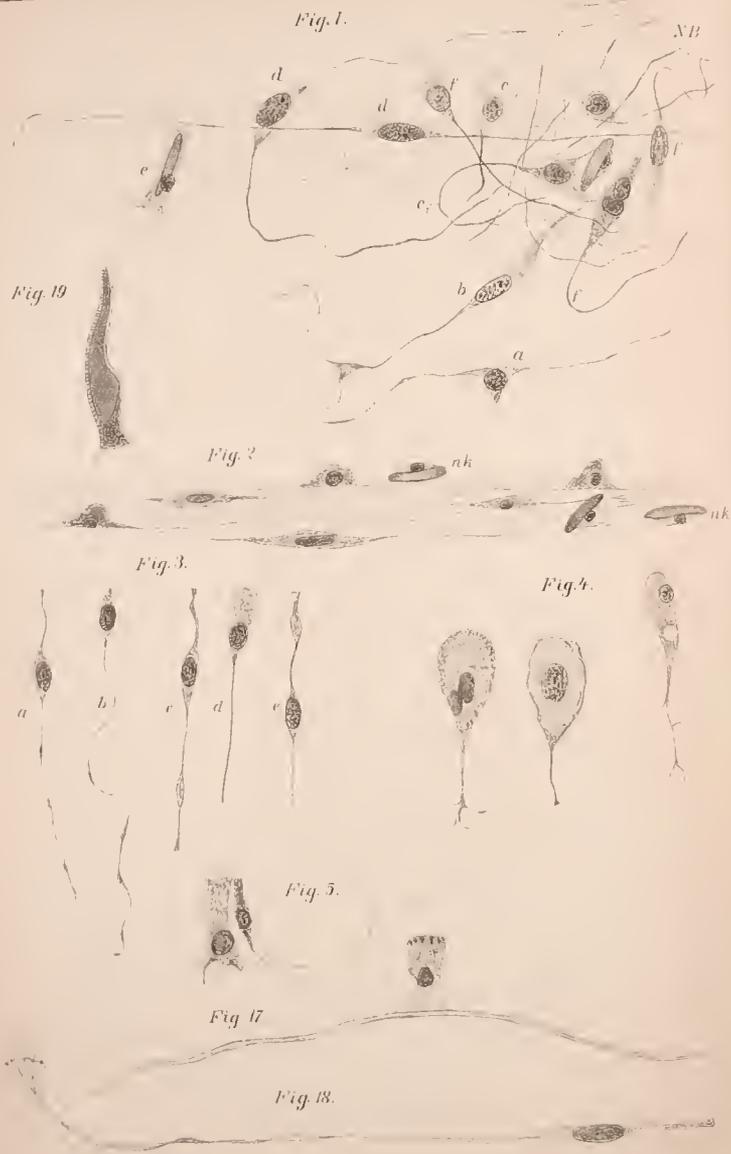


Fig. 1.



Fig. 2.

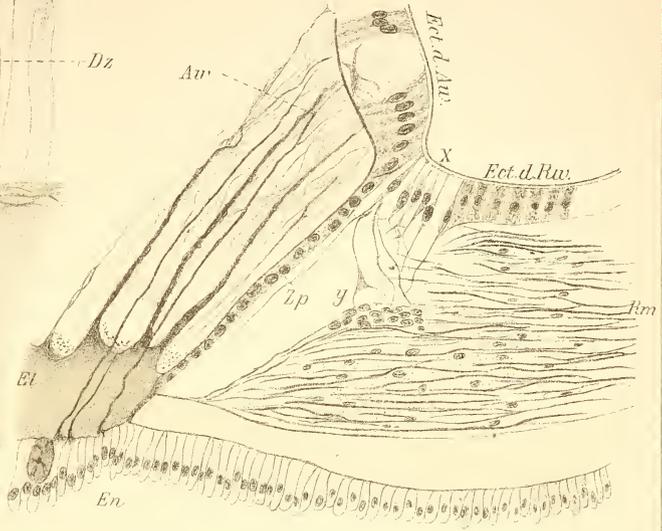


Fig. 3.

S.g.

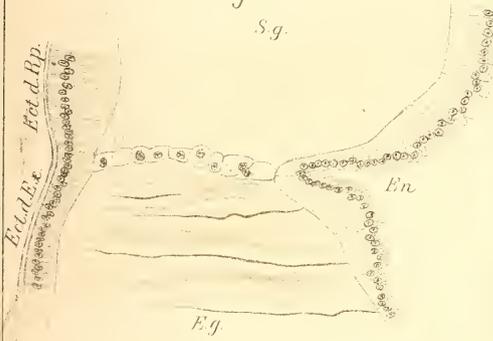


Fig. 4.

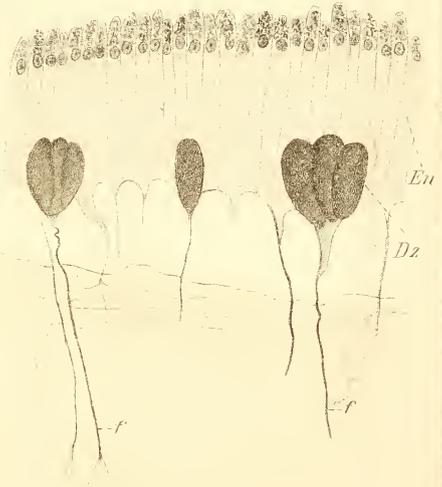


Fig. 5.

S.g.

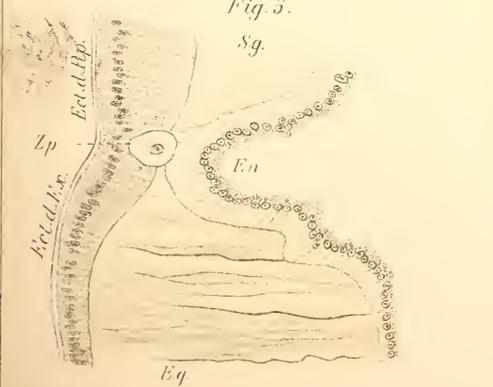


Fig. 6.

