5. Beiträge zur Histologie der Medusen.

Von Sophie Krasińska.
(Zoologisches Institut, Heidelberg.)

(Mit 6 Figuren.)

eingeg. 15. August 1912.

Meine in Villefranche im Februar 1911 angefangene Untersuchung hatte zunächst das Studium der Medusenmuskulatur zur Aufgabe.

Die beiden großen Arbeiten von O. u. R. Hertwig über Medusen sind bereits in den siebziger Jahren erschienen. Sie bilden die Grundlage unsrer bisherigen Kenntnisse der Muskulatur der Medusen, obwohl die genannten Forscher hauptsächlich die Sinnesorgane und das Nervensystem untersuchten und sich nur in zweiter Linie mit der Muskulatur befaßten. Seither wurde keine besondere Arbeit über diesen Gegenstand veröffentlicht, und in der allgemeinen Medusenliteratur findet man nur spärliche Angaben über die Muskulatur, so daß eine eingehende histologische Bearbeitung derselben noch gänzlich fehlt. Diese Lücke einigermaßen auszufüllen habe ich mir zur Aufgabe gestellt. Dabei wurde das Hauptgewicht auf den Punkt gelegt, der von O. und R. Hertwig am wenigsten aufgeklärt wurde, nämlich auf das Verhältnis des Zellkörpers zur Muskelfaser.

Im Laufe der Untersuchung wurde meine Aufmerksamkeit auch auf das periphere Nervensystem, die Nesselzellverhältnisse, zum Teil auf das Entoderm gerichtet. Der Umfang meiner Arbeit ist dadurch wesentlich erweitert worden, und ihre Publikation erleidet eine bedeutende Verzögerung. Deshalb habe ich mich entschlossen in vorliegender vorläufiger Mitteilung die Hauptresultate meiner Untersuchung in aller Kürze darzulegen. Die Hauptarbeit wird an andrer Stelle erscheinen. Die Literatur soll erst in der ausführlichen Arbeit eingehend besprochen werden. Hier zitiere ich nur diejenigen Autoren, deren Befunde ich direkt bestätige oder bestreite. Auch sind jegliche Angaben über die Größenverhältnisse und die angewandten technischen Methoden unterlassen worden.

Pelagia noctiluca.

Bei *Pelagia noctiluca* läßt sich die Muskulatur sondern in: 1) die quergestreifte circuläre Muskulatur der Subumbrella, 2) die Längsmuskulatur der Tentakeln und 3) die Längsmuskulatur der Mundarme.

Die Stützlamelle der Subumbrella bildet hohe circulär verlaufende Falten, die ins Ectoderm hineinragen und welchen die Muskelfasern dicht ansitzen. O. u. R. Hertwig haben für Stützlamelle nebst Muskelfasern das bequeme Wort »Muskellamelle« eingeführt, welches ich auch weiter gebrauchen will.

Auf Radialschnitten durch die Subumbrella (Fig. 1) sieht man unten die gefaltete Stützlamelle mit den senkrecht zu ihr stehenden Querschnitten der bandförmigen Muskelfasern, darüber die hohen schmalen Epithelzellen, welche sämtlich die Oberfläche des Ectoderms erreichen. Die Zellen haben einen ovalen Kern mit einem oder zwei deutlichen Kernkörperchen, und ein faseriges Plasma. Ihre freie Oberfläche zeigt die den Medusen eigentümliche Körnelung der Cuticula und trägt ein einziges langes Flagellum. Die Zellgrenzen sind im oberen Teile des Querschnittes deutlich zu sehen, zwischen den Falten der Muskellamelle kann man aber nur ein Gewirr von Plasmasträngen unterscheiden, ohne sich von der Gestalt der Zellen und von ihren Beziehungen zu den Muskelfasern eine Vorstellung machen zu können.

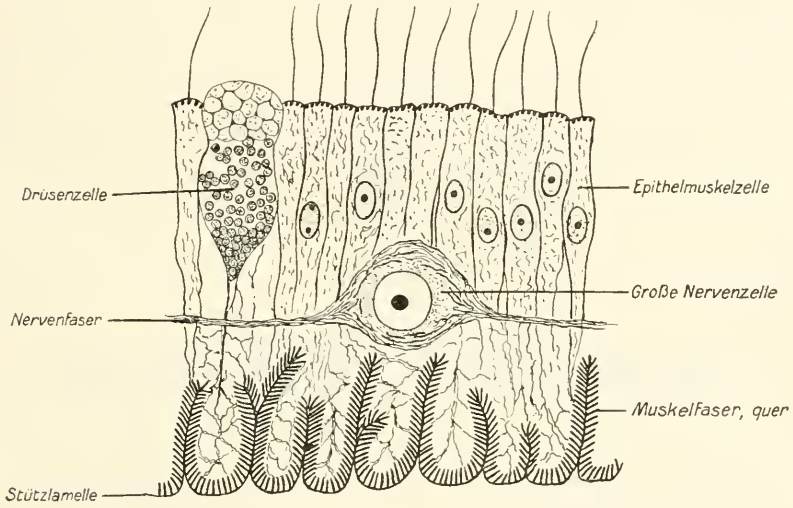

Fig. 1. *Pelagia noctiluca.* Radialschnitt durch die Subumbrella.

Aufschluß darüber geben erst die Macerationspräparate. Die Muskulatur der Subumbrella zerfällt sehr leicht in einzelne Epithelmuskelzellen, wobei die Verbindung von Zelle und Faser fast immer erhalten bleibt (Fig. 2). Die Höhe der Epithelzellen ist sehr wechselnd, je nachdem sie zu tiefer oder oberflächlicher gelegenen Zellen gehören. Ihre Basis verbreitert sich an der Übergangsstelle in die Muskelfaser sehr.

Die Muskelfasern selbst (bzw. die contractile Platte derselben) sind bandförmig; die eine schmale Kante ist der Stützlamelle zugekehrt (Fig. 1); die andre steht mit der Epithelzelle in Verbindung. Ihre Länge ist sehr beträchtlich und übertrifft um ein Mehrfaches die Höhe der zugehörigen Zellen. Gegen die beiden Enden laufen sie spitz aus.

Die sehr deutliche Querstreifung[1] erscheint in zweierlei Art, was wohl auf verschiedenen Kontraktionszuständen beruht. In einem Falle wechseln breite dunkle Bänder mit schmalen hellen ab; im andern alternieren schmale dunkle mit breiten hellen Bändern, in deren Mitte nochmals eine scharfe dunkle Linie auftritt (Fig. 2).

Außer den Epithelmuskelzellen findet man im Ectoderm der Subumbrella die Elemente des Nervenplexus und zwei Arten von Drüsenzellen. Der Nervenplexus breitet sich in typisch subepithelialer Lage nach außen von der Muskulatur aus. Auf radialen und tangentialen Schnitten durch die Subumbrella kann man Nervenzellen und Nervenfasern deutlich sehen, und auf Macerationspräparaten alle Elemente des Nerven-

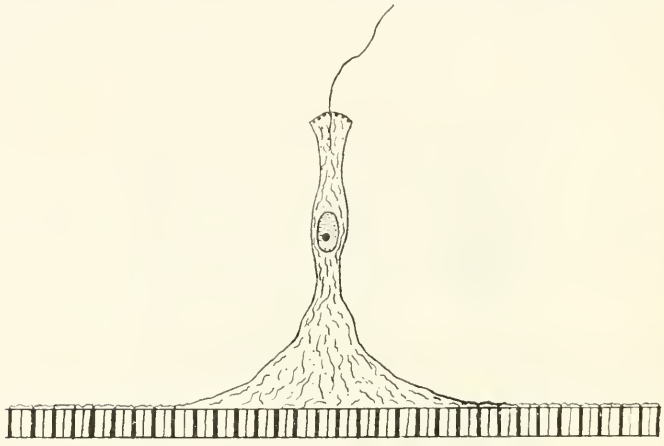

Fig. 2. *Pelagia noctiluca.* Isolierte Epithelmuskelzelle.

plexus leicht isoliert erhalten. Es kommen in der Subumbrella zwei Arten von Nervenzellen vor:

a. Die großen Nervenzellen (Fig. 1) sind außerordentlich charakteristisch durch ihre Dimensionen und ihren großen blassen Kern mit auffallend großem Nucleolus. Sie sind meistens bipolar; zahlreiche Fibrillen verlaufen in ihrem Plasma und ihren mächtigen Nervenfortsätzen. Aus diesen dicken Nervenfortsätzen treten zahlreiche feinste Fibrillen aus und verlieren sich im umgebenden Gewebe.

b. Die kleinen Nervenzellen, welche neben den großen im Ectoderm der Subumbrella häufig vorkommen, sind meines Wissens noch nicht beobachtet worden. Die Beschaffenheit ihres Kernes und Plasmas weicht von derjenigen der umgebenden Epithelzellen viel weniger ab als bei den großen Nervenzellen. Sie sind meist bipolar und spindelförmig,

[1] K. C. Schneider (1892) hat die Muskelfasern von *Pelagia* als perlschnurförmig beschrieben.

haben ziemlich viel Plasma um einen runden Kern, der ziemlich chromatinreich zu sein scheint und nur einen kleinen Nucleolus besitzt. Die feinen, oft varicösen Nervenfasern, welche von diesen Zellen entspringen, verzweigen sich und geben in ihrem Verlauf zahlreiche feinste Fäserchen ab.

Außerdem finden sich im Ectoderm noch zahlreiche Sinneszellen, die den kleinen Nervenzellen sehr ähnlich aussehen. Die Sinneszellen sind meist etwas höher als breit, der Durchmesser ihrer freien Oberfläche ist zugleich der größte Durchmesser der Zelle; sie verschmälern sich basal zu einer feinen Nervenfaser. In einem gewissen Abstand von der Zelle gabelt sich diese Faser in zwei nach entgegengesetzten Richtungen abgehende Äste, die parallel zur Oberfläche des Ectoderms verlaufen. Die freie Oberfläche der Sinneszelle trägt einen steifen und kurzen Borstenbesatz und eine einzige lange und feine Geißel, die man im Zellplasma oft bis in die Gegend des Kernes verfolgen kann. Daß es sich hier wirklich um Sinneszellen handelt, geht daraus hervor, daß ich in einem Falle den Zusammenhang einer solchen Zelle mit einer kleinen Nervenzelle sicher feststellte.

Der subepitheliale Nervenplexus von *Pelagia* ist also weit komplizierter, als man es für Medusen im allgemeinen angenommen hat. Die Existenz von Sinneszellen in der Subumbrella setzt das Vorkommen sensorischer Nervenfasern in ihr voraus. Da ich eine Verbindung zwischen den Sinneszellen und den kleinen Nervenzellen festgestellt habe, liegt die Annahme nahe, daß hier nicht nur sensorische Nervenfasern, sondern ein gesonderter sensorischer Nervenplexus neben einem motorischen vorhanden ist.

Über die Innervation der Muskulatur kann ich leider nichts Entscheidendes aussagen und halte mein Urteil zurück, bis ich weitere Untersuchungen durchgeführt habe. Da ich aber so viele feinste Nervenfäserchen aus dem Nervenplexus austreten und sie in einzelnen Fällen an eine Muskelzelle herantreten sah, neige ich zur Ansicht: a. daß jede Muskelzelle für sich innerviert ist; b. daß die Nervenfädchen nicht an die Muskelfaser selbst, sondern an die ihr zugehörige Zelle (Myoblast) herantreten.

Die hohen Tentakeln von *Pelagia* besitzen einen sehr komplizierten Bau. Zwischen Ento- und Ectoderm liegt eine dicke Stützlamelle, welche die Hauptmasse des Tentakels bildet (Fig. 3). In diese sind tiefe Längsfalten des Ectoderms eingesenkt; bei geschlechtsreifen Tieren etwa 21 bis 25 an Zahl. Die Verteilung dieser Falten auf dem Querschnitte verursacht die bilaterale Symmetrie der Tentakeln (siehe Fig. 3). Jede dieser Ectodermfalten ist durch längsverlaufende Einschnürungen in mehrere Partien geteilt, welche voneinander und vom

Ectoderm völlig getrennt sind, oder nur durch ganz dünne Verbindungen noch zusammenhängen (siehe Fig. 3)[2]. Da in diesen Falten die ganze Längsmuskulatur der Tentakeln lokalisiert ist, möchte ich sie der Kürze wegen »Muskelfalten« nennen.

Die Muskelfasern sind der Stützlamelle dicht angewachsen und erscheinen auf Querschnitten oval. Im kontrahierten Zustand isoliert, sind sie lang spindelförmig und zeigen eine deutliche Längsstreifung (Fig. 4). Der Kern mit einem kleinen Protoplasmaklümpchen schmiegt

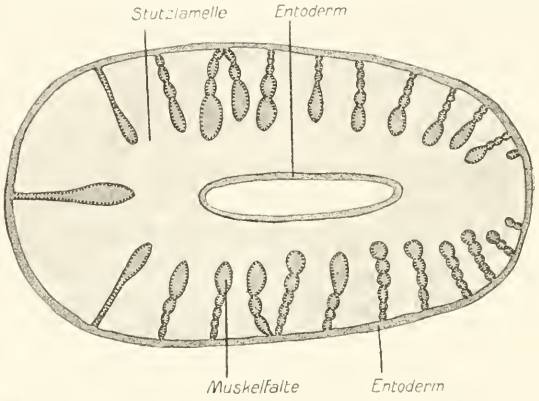

Fig. 3. *Pelagia noctiluca*. Querschnitt durch den Tentakel. Statt »Entoderm« soll unten an der Figur »Ectoderm« stehen.)

sich der dem Lumen der Muskelfalte zugekehrten Seite der Faser dicht an. Die Muskelzellen sind hier also vollständig aus dem Epithel ausgetreten. Dabei ist die Verbindung von Zelle und Faser eine so innige geworden, daß man kaum mehr von »Zellkörper« und »Muskelfaser«,

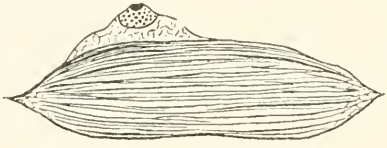

Fig. 4. *Pelagia noctiluca*. Isolierte Muskelzelle aus dem Tentakel.

wohl aber von einer einheitlichen »Muskelzelle« sprechen kann. Die Mitte der Muskelfalte wird von einem dichten Fasergewirr eingenommen, in welchem man häufig Nervenzellen beobachten kann. Es sind meist kleine Nervenzellen, während die großen mit ihrem so charakteristischen Kern viel seltener vorkommen. Außerhalb der Muskelfalten gibt es an den Tentakeln von *Pelagia* keine Muskel- und Nervenzellen, man sieht

[2] Die Tentakeln von *Charybdea marsupialis* sind auffallend ähnlich denjenigen von *Pelagia* gebaut, wie aus der Arbeit von C. Claus hervorgeht (s. Claus, C., 1878 (2), Taf. II, Fig. 24).

nur subepithelial an der Basis des hohen Ectoderms ein dichtes Gewirr feinster Nervenfädchen.

Die Nesselkapselbildungszellen und die Nesselzellen mit ihren Stielen bilden den Hauptbestandteil des Tentakelectoderms. Die sehr zahlreichen Nesselkapselbildungszellen in verschiedenen Entwicklungsstadien liegen subepithelial. Sie stehen alle senkrecht zur Stützlamelle. In einem gewissen Reifestadium rücken sie im Ectoderm in die Höhe bis zur Oberfläche.

Ich habe nie parallel zur Stützlamelle wandernde Nesselzellen gesehen. An den Mundarmen, an der Exumbrella, überall da, wo bei *Pelagia* Nesselkapseln vorkommen, treten auch Bildungszellen auf. Ich nehme also an, daß bei *Pelagia* im Gegensatz zu den meisten andern Medusen[3] keine Nesselzellenwanderung stattfindet, daß hier die Bildungsstätte zugleich auch die Verbrauchsstätte der Nesselkapseln ist.

Die reifen Nesselzellen liegen dicht an der Oberfläche der Tentakeln. Auf Macerationspräparaten sieht man mehrere glatte, dicke und intensiv färbbare Fasern, welche von einer Zelle ausgehen, basalwärts ziehen und sich mit ihrem zerfaserten Ende an der Stützlamelle befestigen. Durch weitere Maceration kann man sie zum Abfallen bringen. Man sieht dann, daß die Nesselzelle außerdem noch einen zarten protoplasmatischen Fortsatz zur Stützlamelle sendet.

Es wurde schon viel über die Natur der Nesselzellenstiele gestritten. Sie wurden abwechselnd für muskulös und elastisch erklärt. Neuerdings spricht sich Toppe für ihre muskulöse Natur aus, während sie Iwanzoff (bei *Carmarina*) für indifferente Stützfasern erklärt hat. Nach ihrem Aussehen und färberischen Verhalten sind sie den Muskelfasern vollständig ähnlich. Sie färben sich ebenso intensiv wie diese mit Fuchsin, Eosin, Eisenhämatoxylin, im Gegensatz zu der Stützlamelle und zu den elastischen Fasern der Gallerte. Ich glaube daher, daß man berechtigt ist, auf Grund ihres färberischen Verhaltens die Stiele der Nesselzellen für muskulös zu erklären. So weit mir bekannt, hat Toppe als erster, allerdings ohne nähere Begründung, sich dahin geäußert, daß die Muskelstiele von *Pelagia* von besonderen Zellen gebildet werden. Meine Macerationspräparate scheinen einwandfrei zu beweisen, daß dies wirklich der Fall ist. Jedem Muskelstiel ist ein Kern dicht angelagert, jeder ist also eine selbständige Muskelzelle.

Carmarina hastata.

Die Muskulatur von *Carmarina* zeigt durchgehend die Eigentümlichkeit, daß mit einer Zelle mehrere Muskelfasern in Verbindung stehen. Dieser Satz gilt sowohl für die quergestreifte circuläre Muskulatur der

[3] Siehe: Hadżi, J. 1911, Boulenger, 1910.

Subumbrella und des Velums, als für die glatte Längsmuskulatur des Manubriums und der Tentakel, wie sehr sie auch in andrer Beziehung voneinander abweichen.

Wenn man auf einem Totalpräparat die Subumbrellamuskulatur flach ausbreitet und von außen betrachtet, so sieht man zu unterst in einer Ebene die Muskelfasern parallel zueinander verlaufen. Die darauf liegenden flachen Epithelzellen sind langgestreckt, beinahe spindelförmig, mit länglich ovalem Kern und liegen mit ihrer Längsachse quer zur Verlaufsrichtung der Muskelfasern[4].

Die Muskellamelle der Subumbrella und des Velums ist bei kleineren Tieren gar nicht, bei größeren nur schwach gefaltet[5]. Auf Radialschnitten durch die Subumbrella trifft man, senkrecht zur Stützlamelle, die Querschnitte der bandförmigen Muskelfasern und darüber die Längsschnitte der zugehörigen Zellen. Letztere sind ziemlich flach und liegen in einer einzigen Schicht als echte Epithelmuskelzellen. Man sieht ungefähr 20 bis 30 Muskelquerschnitte unter einer Zelle liegen. Schon diese große Zahl führt auf den Gedanken, daß es unmöglich ebenso viel dazugehörige Zellen geben kann. Man bemerkt auch, daß sich im tieferen Teil des Querschnittes das Zellplasma in mehrere faserige Stränge teilt; die Bilder bleiben aber stets zweideutig, da man sich keine richtige Vorstellung über das Verhältnis der Zellen zu den Muskelfasern bilden kann.

Auch hier geben erst Macerationspräparate über die eigentliche Sachlage Aufschluß. Auf jedem Macerationspräparat findet man zahlreiche isolierte lange und sehr breite Muskelfasern, die von den zugehörigen Zellen (Myoblasten) abgerissen sind. Die Querstreifung der Muskelfasern ist sehr deutlich und tritt wie bei *Pelagia* in zwei Modifikationen auf[6]. An einer Seite einer solchen Faser, ungefähr in ihrer Mitte, bemerkt man den basalen Teil der abgerissenen Zelle, im übrigen ist der Rand der Muskelfaser glatt. Reste der Zelle sind immer nur an einer Stelle der Faser zu finden. Dieses Verhalten scheint mir ein genügender Beweis dafür zu sein, daß die Muskelfaser nur mit einer Zelle in Verbindung steht, obwohl sie in ihrem Verlauf unter vielen Zellen hindurchzieht.

Am abgepinselten Epithel bekommt man folgende Bilder:

a. Isolierte Zellen von der Seite gesehen, deren basaler Teil sich in mehrere (3 bis 6) deutliche Plasmafortsätze auflöst (Fig. 5).

[4] Siehe Hertwig, O. u. R. 1878[1].

[5] Nach O. u. R. Hertwig. Die von mir untersuchten Tiere hatten alle eine glatte Muskellamelle.

[6] Nasse, O. (1882), gibt eine Abbildung der Querstreifung einer Muskelfaser von *Carmarina* und identifiziert die breiteren dunklen Streifen mit der Querscheibe (Q), die schmalen mit der Zwischenscheibe (Z) der Muskulatur höherer Tiere.

b. Flächenbilder, auf welchen man bei vorsichtigem Heben und Senken des Tubus und bei Betrachtung von außen zu oberst die gekörnelte Cuticula mit deutlichen Zellgrenzen — dann den Körper der Epithelzelle mit länglichem Kern —, endlich zu unterst die Plasmafortsätze der Zelle sehen kann. Jede Epithelzelle schickt mehrere derartige lamellenartige Fortsätze aus, welche sich quer zur Längsrichtung der Zelle erstrecken, also in der Längsrichtung der Muskelfasern, in welche sie übergehen.

Auf Macerationspräparaten gelingt es sehr schwer die Muskelfasern mit den Zellen verbunden zu erhalten. Doch konnte ich in ganz vereinzelten Fällen eine isolierte Epithelmuskelzelle finden, deren Plasmafortsätze an mehreren Stellen mit einer Lage von Muskelfasern zusammenhingen.

Ich halte also für einwandfrei bewiesen, daß jede Epithelmuskelzelle der Subumbrella von *Carmarina* mit mehreren Muskelfasern in Verbindung steht (Fig. 5).

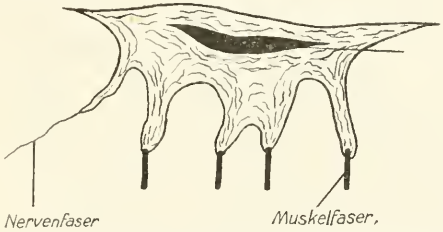

Fig. 5. *Carmarina hastata.* Isolierte Epithelmuskelzelle aus der Subumbrella. Schematisch. Muskelfasern im Querschnitt eingezeichnet.

Der gleiche Zusammenhang zwischen Fasern und Zelle ergibt sich für die glatte Muskulatur des Manubriums aus der sehr spärlichen Zahl der Epithelkerne und der ungeheuren Masse der Muskelfasern. Die Muskellamelle ist hier derart gefaltet, daß sie die ganze Höhe des Ectoderms einnimmt und außen nur von einer dünnen Zellschicht bedeckt ist. Die Falten der Muskellamelle verzweigen sich sekundär oder biegen um und wachsen basalwärts (Fig. 6), was dem Querschnitt durch das Manubrium ein sehr eigentümliches Aussehen gibt[7]. Die ganze dazwischen liegende faserartige und von vielen Vacuolen durchsetzte Plasmamasse macht den Eindruck eines Syncytiums. Flächenschnitte und Macerationspräparate beweisen, daß hier deutliche Zellgrenzen vorhanden sind. Kerne sieht man nicht nur nahe an der Oberfläche, sondern auch ganz in der Tiefe der Muskelfalten liegen. Es entsteht die Frage, ob die Zellen, denen diese Kerne gehören, aus dem

[7] O. u. R. Hertwig (1878 [2]) geben eine Abbildung eines Querschnittes durch das Manubrium.

Epithel vollständig ausgetreten sind, oder ob sie noch die Oberfläche erreichen. Auf Grund von Macerationspräparaten neige ich zur Ansicht, daß es sich hier um sehr hohe Zellen handelt, die von der Oberfläche in die Tiefe ziehen und ihre Kerne in sehr wechselnder Höhe tragen. Sie breiten sich nach unten kegelförmig aus, teilen sich in viele Protoplasmafortsätze und treten mit vielen Muskelfasern in Verbindung.

Die Muskelfasern selbst wurden von O. u. R. Hertwig als drehrund beschrieben; ihr Querschnitt erscheint aber eigentlich birnenförmig, indem sie mit der schmalen Seite wie mit einem Stiele der Stützlamelle aufsitzen. Ihre Länge ist sehr beträchtlich, sie sind glatt und stark lichtbrechend. Von Längsstreifung ist nichts zu sehen.

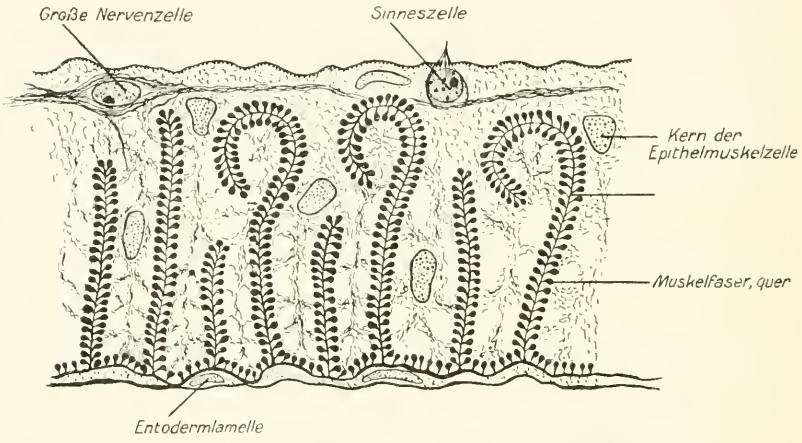

Fig. 6. *Carmarina hastata*. Querschnitt durch das Manubrium.

Der subepitheliale Nervenplexus von *Carmarina* wurde von O. u. R. Hertwig beschrieben und am Manubrium, wo er am dichtesten ist, als gangliöser Endplexus bezeichnet. Hinsichtlich seiner Bestandteile muß ich bemerken, daß es hier große multipolare Nervenzellen gibt, die öfters zwei Kerne haben und in dicke Nervenfortsätze auslaufen, und kleinere uni- oder bipolare, die sich in feine Nervenfasern verlängern. Die Unterschiede in der Beschaffenheit des Kernes und Plasmas sind aber nicht sehr bedeutend, und ich bezweifle, ob man berechtigt ist, auch hier wie bei *Pelagia* von zwei Arten von Nervenzellen zu reden. Von allen Nervenfasern zweigen sich feinste Nervenfibrillen ab; man sieht sie massenhaft im Gewebe verlaufen.

Sinneszellen kommen an der Subumbrella und besonders am Manubrium sehr häufig vor. Sie haben einen großen Kern mit großem deutlichen Nucleolus. Das steife und dicke Sinneshaar ist aus 8 Haaren zusammengeklebt, die an seiner Basis kegelförmig auseinander treten

und an der Zelloberfläche mit acht großen deutlichen Basalkörperchen enden. Von diesen sieht man feinste Fädchen in das Zellplasma herunterziehen. Basalwärts geht die Zelle in einen feinen Nervenfortsatz über. Solche Zellen hat zuerst M. Davidoff (1905—1906) im inneren Nervenringe von *Carmarina hastata* beschrieben. Ich kann seinen Befund bestätigen und habe außerdem dieselben, wie oben gesagt, auch am Manubrium und an der Subumbrella gefunden.

Wenn man diesen Befund mit der Beschreibung vergleicht, die O. u. R. Hertwig von den Nervenringen der *Carmarina* gaben, so sieht man, daß hier zwei Formen von Sinneszellen vorkommen können: a. die von den Hertwigs beschriebenen Sinneszellen mit langer Geißel in den beiden Nervenringen (vorausgesetzt, daß dieselben wirklich Sinneszellen sind, was nach der Entdeckung specifisch geformter Sinneszellen doch ein wenig zweifelhaft erscheinen kann)[8]; b. Sinneszellen mit steifer zusammengesetzter Borste im peripheren Nervenplexus und im inneren Nervenring[9]. Die morphologische Differenzierung der Sinneszellen läßt schließen, daß hier eine Spezialisierung in der Reizaufnahme auch vorhanden sein muß.

Hinsichtlich der Innervierung der Muskulatur kann ich nur über die Subumbrella einiges mitteilen. An isolierten Epithelmuskelzellen kann man hier öfters, außer den dicken fasrigen Protoplasmafortsätzen, die zu den Muskelfasern ziehen, noch an einem Ende der Zelle einen kegelförmigen kleinen homogenen Fortsatz bemerken. Ich habe ihn auf Fig. 5 schematisch eingezeichnet. Dieser Fortsatz verlängert sich in ein feinstes Fädchen, welches ich für eine Nervenfibrille halte. Der endgültige Beweis kann nur durch Anwendung spezieller Nervenmethoden erbracht werden.

Die Tentakeln von *Carmarina* sind hohl, oval im Querschnitt und in ihrem Bau denjenigen von *Pelagia* recht ähnlich. Die Muskelfalten sind aber viel tiefer und zahlreicher, durch eine Einschnürung vom Ectoderm etwas abgesetzt, sonst einheitlich. Entsprechend ihrer großen Zahl sind die dazwischen liegenden Stützlamellenwände viel dünner; auf Querschnitten sieht man sie strahlig angeordnet[10]. In den Muskelfalten liegen die longitudinalen Muskelfasern der Stützlamelle dicht an, während die zugehörigen Zellen und Kerne die Mitte jeder Falte einnehmen. Auf dem Querschnitt sieht man in jeder Falte einen oder mehrere Kerne, aber keine deutlichen Zellgrenzen. Von der centralen Plasmamasse ziehen Plasmastränge äußerst regelmäßig zu

---

[8] Siehe: Hertwig, O. u. R. (1878 [1]) Tafel V. Fig. 8, 11, 12.

[9] Siehe M. Davidoff, Textfigur 2.

[10] Siehe die Abbildungen bei Claus, C. (1878 [1]), Hertwig, O. u. R. (1878 [2]).

den Muskelfasern hin. Im Vergleich mit der Zahl der Kerne ist die Zahl der Muskelfasern außerordentlich groß. Daraus muß man wohl schließen, daß auch hier viele Muskelfasern zu einer Zelle gehören. Die im kontrahierten Zustand isolierten Muskelfasern sind lang spindelförmig, mit sehr deutlicher Längsfaserung.

In den Muskelfalten konnten keine Nervenzellen gefunden werden; überhaupt habe ich Nervenzellen, wie sie sonst im peripheren Nervensystem vorkommen, an den Tentakeln nie gesehen.

Außer der Muskulatur sieht man in den Muskelfalten zahlreiche große Nesselzellen. Die meisten liegen in der Tiefe der Falten, parallel zur Längsachse der Tentakeln. Ich halte sie für wandernde Nesselzellen. Überhaupt sind die Nesselzellverhältnisse von *Carmarina* so klar und eindeutig, daß sie jeden zur Annahme einer Nesselzellwanderung zwingen müssen[11].

An der Oberfläche der Tentakeln sieht man ganze Reihen großer schwertförmiger Nesselkapseln aufgestellt, die mit mächtigen Stielen versehen sind. In den Muskelfalten liegen parallel zur Längsachse der Tentakeln zahlreiche nahezu reife Nesselzellen. Frühe Stadien von Nesselkapselbildungszellen kommen aber an den Tentakeln nie vor. Dagegen findet man im Nesselwulst des Schirmrandes einen Strang embryonal aussehender Zellen und eine ungeheure Masse Nesselkapselbildungszellen in allen möglichen Entwicklungsstadien — nie aber reife, an der Oberfläche aufgerichtete Nesselkapseln. Es ist klar, daß hier die Nesselzellen vom Nesselwulst des Schirmrands, ihrer Bildungsstätte, durch die Muskelfalten wandern; an ihre Verbrauchsstätte am Tentakel angelangt, richten sie sich auf, rücken an die Oberfläche und stellen sich dort auf.

Die reifen Nesselzellen tragen mehrere, in der Regel 7 Stiele, und wurden von N. Iwanzoff genau beschrieben. An der Zelle schneiden die Stiele scharf ab. Gute Längs- und Querschnitte beweisen, daß sie in eine Membran übergehen, welche die ganze Nesselzelle samt Kapsel, Kern und Plasma umhüllt. Nach ihrem Aussehen und färberischen Verhalten halte ich sowohl die Stiele als auch diese Membran für muskulös. Ob die Stiele von besonderen Zellen, wie bei *Pelagia*, oder von den Nesselzellen selbst gebildet werden, bleibt eine offene Frage. Ich halte diese letzte Annahme für wahrscheinlicher.

Während die Nesselzellen aus der Tiefe nach oben rücken, scheinen sie eine letzte Änderung chemischer Natur zu erleiden. Der Inhalt der Nesselzellen, die in der Tiefe der Muskelfalten liegen, färbt sich mit

[11] Eine kurze Beschreibung der Nesselzellwanderung bei *Carmarina* gibt Boulenger (1910); er zeichnet auch einen Längsschnitt durch die Tentakelbasis, welcher die Auswanderung der Nesselzellen aus dem Schirmrand zeigt.

der Methode von Mallory intensiv blau, mit Ausnahme des Achsenteils des Nesselfadens, der bisweilen orangerot ist. Beobachtet man die näher an der Oberfläche liegenden Nesselkapseln, so zeigt der Kapselinhalt einen allmählichen Farbenumschlag in orange. Bei den meisten aufgestellten Nesselkapseln ist der Inhalt rein orange, höchstens ist noch eine Spur von blau sichtbar. Die Nesselkapselmembran bleibt immer dunkelblau gefärbt. Diese Beobachtung beweist, daß der letzte Reifungsprozeß der Nesselkapseln von *Carmarina* erst bei bei der Aufstellung eintritt, was auch vermuten läßt, daß bis zu diesem Augenblick die Nesselkapseln noch nicht explosionsfähig sind[12].

Das Entoderm von *Carmarina* hat im Manubrium und am Magen einen ausgesprochen drüsigen Charakter. An der Basis der Zellen habe ich muskulöse Fortsätze gefunden. Sie bilden eine circuläre Muskelfaserschicht, die am Manubrium sehr schwach, am Magen viel stärker entwickelt ist. Die sehr hohen Zellen des Magens mit ihren Muskelfortsätzen sehen den Entodermzellen der Actinien, wie sie von O. und R. Hertwig beschrieben worden sind, außerordentlich ähnlich[13].

Es ist mir gelungen, am Entoderm des Manubriums einen dichten subepithelialen Nervenplexus zu finden. Die Nervenzellen liegen zwischen der Basis der Entodermzellen, die feinen Nervenfasern breiten sich auf der Stützlamelle und zwischen den Entodermzellen aus.

Turris pileata (Haeckel).

Von *Turris pileata* habe ich nur die subumbrellare Muskulatur flüchtig untersucht. Die Muskellamelle ist nur wenig gefaltet. Die circulären Muskelfasern sind schmal, bandförmig, bedeutend dicker und kürzer als die von *Carmarina* und *Pelagia*. Sie zeigen eine sehr komplizierte Querstreifung, wie ich sie sonst bei Medusen nicht gesehen habe. Es alternieren regelmäßig helle und dunkle Streifen miteinander, wobei in der Mitte jedes dieser Streifen nochmals eine schmale dunkle oder helle Linie auftritt[14]. Nasse (1882) hat bei den Muskelfasern von *Carmarina* den breiten dunklen Streifen mit der Querscheibe (*Q*), die schmale dunkle Linie in der Mitte des hellen Streifens mit der Zwischenscheibe (*Z*) der Muskelfasern höherer Tiere homologisiert. Die scharfe helle Linie in der Mitte der Querscheibe liegt also bei *Turris* an der Stelle, wo in der Muskulatur höherer Tiere die Mittelscheibe (*M*) auftritt.

Die Zellkörper sind der schmalen Seite der Muskelfasern dicht

[12] Siehe J. Hadži (1909).
[13] Siehe Hertwig, O. u. R. (1879—1880).
[14] Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin od. Hämatein I A.

angeschmiegt. Von außen gesehen erscheinen die Zellen oval, im Profil etwa kubisch. Ihr Kern ist ansehnlich, ganz rund, mit einem großen Nucleolus, der genau die Mitte des Kernes einnimmt. Am Rande der Subumbrella sind diese Zellen (Myoblasten) nach außen von einer dünnen Epithelschicht bedeckt; in den mehr central gelegenen Teilen der Subumbrella konnte ich eine solche nicht nachweisen. Diese großen und sehr flachen äußeren Epithelzellen tragen an ihrer Basis spärliche, radial verlaufende, glatte Muskelfasern. Auf Flächenpräparaten sieht man mehrere solcher Muskelfasern unterhalb einer Zelle ziehen. Sie verlaufen nicht parallel zueinander, sondern stoßen unter spitzen Winkeln zusammen, wobei sie zu verschmelzen und eine Art Netzwerk mit sehr langgestreckten Maschen zu bilden scheinen. An der Subumbrella von *Turris pileata* gibt es also zwei Muskelschichten: eine stark entwickelte circuläre aus quergestreiften, und darüber eine spärliche radiale aus glatten Muskelfasern. O. u. R. Hertwig (1878[2]) haben an manchen Stellen der Subumbrella von *Lizzia* eine dünne Epithelschicht oberhalb der quergestreiften Muskulatur gefunden und in ihr radial verlaufende, stark lichtbrechende Streifen beobachtet, ohne diese mit Sicherheit als Muskelfasern zu erkennen.

Die Muskulatur der Tentakeln besteht bei *Turris* aus echten Epithelmuskelzellen.

Aequorea forskalea.

Die Muskulatur der Subumbrella ist ähnlich wie bei *Turris* aus einer quergestreiften circulären und einer darüber liegenden glatten radialen Muskelschicht zusammengesetzt. Diese radiale Muskelschicht haben O. u. R. Hertwig beobachtet und als Stützlamelle, die mitten im Ectoderm ausgeschieden sei, beschrieben. Sie bezeichnen die Lage der unteren quergestreiften Muskelschicht als »mesodermal«. An abgepinselten Epithelstücken kann man feststellen, daß die radialen Muskeln ähnlich wie bei *Turris* verlaufen[15].

Durch Vergleich der Resultate meiner Untersuchungen untereinander und mit den Befunden älterer Forscher läßt sich eine gewisse Übersicht über die Muskulatur der Medusen im allgemeinen gewinnen.

Die untersuchten Medusenarten unterscheiden sich voneinander zunächst in bezug auf das Verhältnis des Zellkörpers (Myoblast) zur Muskelfaser. Eine Muskelfaser gehört zu einer Zelle bei der gesamten Muskulatur von *Pelagia noctiluca*. Dasselbe gilt für die Ringmuskelschicht der Subumbrella und des Velums und für die Tentakelmusku-

[15] O. u. R. Hertwig haben eine Abbildung des abgepinselten Epithels gegeben, ohne die radialen Fasern einzuzeichnen, die ihrer Aufmerksamkeit entgangen sind.

latur nicht nur von *Turris pileata* und *Aequorea forskalea*, sondern auch wahrscheinlich von allen Vesiculaten und Ocellaten (wie aus den Arbeiten von O. u. R. Hertwig hervorgeht). Für die schwach entwickelte radiale Muskulatur von *Turris* und *Aequorea* bleiben die Verhältnisse unaufgeklärt.

Mehrere Muskelfasern gehören zu einer Zelle bei der gesamten Muskulatur von *Carmarina hastata*, die sich durch dies Verhalten von allen von mir untersuchten Medusen unterscheidet. Ob diese Ausbildung der Muskulatur eine Eigentümlichkeit aller Trachymedusen ist, bleibt eine offene Frage. O. u. R. Hertwig haben nur gezeigt, daß bei allen von ihnen untersuchten Trachymedusen, wie bei *Carmarina*, die Muskelschicht der Subumbrella und des Velums von einer flachen Lage großer Epithelzellen bedeckt ist.

Was den Austritt der Muskulatur aus dem Epithel anbetrifft, so ist sehr auffallend, daß bei einem und demselben Tiere manche Teile der Muskulatur vollständig aus dem Epithel ausgetreten sein können, während andre dagegen ihre epitheliale Lage beibehalten haben. Ein solcher Gegensatz tritt öfters zwischen der Muskulatur der Subumbrella und derjenigen der Tentakeln ein. So ist die Muskulatur der Subumbrella bei *Pelagia* epithelial geblieben, die Tentakelmuskulatur aber vollständig in die Tiefe verlegt worden. Bei *Turris* und *Aequorea* dagegen finden wir echte Epithelmuskelzellen an den Tentakeln, subepithelial gelegene an der Subumbrella.

O. u. R. Hertwig haben über den Austritt der Muskulatur aus der Oberflächenschicht des Körpers bei den Medusen gesagt, daß sie eine Folge der Faltung der Muskellamelle ist (1878(2) S. 10). Da die Faltung in der Volumzunahme ihren Grund hat, und diese in den engsten Beziehungen zum Gebrauch des Organs steht, »so ist in letzter Instanz die Muskeltätigkeit als der Faktor zu bezeichnen, der aus dem Epithelmuskelgewebe ein selbständiges Muskelgewebe macht«.

Ich glaube, daß dieser Satz für die Medusen nur eine sehr beschränkte Gültigkeit hat. Zwar ist an den Tentakeln von *Pelagia* und *Carmarina*, wo eine starke Faltung vorkommt, auch ein Austritt der Muskulatur aus dem Epithel eingetreten, aber an dem ebenso gefalteten Manubrium von *Carmarina* haben die Muskelzellen größtenteils ihren epithelialen Charakter beibehalten.

Die subumbrellare und Velummuskulatur besteht zwar bei *Carmarina*, wo die Muskellamelle kaum gefaltet ist, aus echten Epithelmuskelzellen — aber bei *Turris* und *Aequorea*, wo die Faltung auch sehr schwach ist, nehmen die Muskelzellen eine subepitheliale (O. u. R. Hertwig sagen »mesodermale«) Lage ein, und bei *Pelagia* kommen echte Epithelmuskelzellen an der sehr stark gefalteten Subumbrella vor.

Überall aber, wo ein Austritt der Muskulatur aus dem Epithel sicher vorkommt, hat sich ein andres Gewebe, sei es Nesselgewebe (wie an den Tentakeln von *Pelagia*) oder eine zweite Muskelschicht (wie bei *Turris* und *Aequorea*) in der oberflächlicheren Region des Ectoderms entwickelt. Daher ist man wohl berechtigt, zu behaupten, daß die Verlegung der Muskulatur in die Tiefe nicht immer eine Folge der Faltung der Muskellamelle zu sein braucht, sondern auch unabhängig von derselben überall da auftritt, wo ein andres Gewebe die Muskulatur von der Oberfläche verdrängt hat.

Literatur.

Boulenger, Ch. L. (1910), On the origin and migration of the stinging cells in Craspedote Medusae. Quart. Journal of micr. Science. Vol. 55.

Claus, C. (1878[1]), *Halistemma tergestinum.*

—— (1878[2]), Untersuchungen über *Charybdea marsupialis.*

Davidoff, M. (1905—1906), Berichte der zoologischen Station zu Villefranche. (Russisch.)

Hadži, J. (1909), Über die Nesselzellwanderung bei den Hydroidpolypen. Arb. d. Zool. Inst. Wien Bd. 17.

—— (1911), Über die Nesselzellverhältnisse bei den Hydromedusen. Zool. Anz.

Haeckel, E., System der Medusen. 1880.

Hertwig, O. u. R. (1878[1]), Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen.

—— (1878[2]), Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie.

—— (1879—1880), Die Actinien anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Neuromuskelsystems untersucht. Jen. Zeitschr. f. Naturw.

Iwanzoff, N. (1896), Über die Wirkungsweise und die Entwicklung von Nesselkapseln bei Coelenteraten. Bull. Soc. Nat. Moscou.

Nasse, O. (1882), Zur Anatomie und Physiologie der quergestreiften Muskelsubstanz. Leipzig.

Schneider, K. C. (1892), Einige histologische Befunde an Coelenteraten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 27.

Toppe, O. (1910), Untersuchungen über den feineren Bau der Nesselzellen der Cnidarier. Inaugural-Dissertation. Rostock 1910.

6. Über die Entstehung der Farbe der Kokons gewisser Lepidopteren (Lasiocampa quercus).

Von J. Dewitz.

eingeg. 16. August 1912.

Über die Entstehung der Farbe der Kokons gewisser Schmetterlingsarten habe ich im Arch. f. Entwicklungsmechan. Bd. 31 (1911) S. 617—636, eine Zusammenfassung meiner eignen Untersuchungen, sowie derjenigen andrer Personen veröffentlicht. Unter Bezugnahme auf die dortigen Ausführungen möchte ich hier einige vor kurzem an *Lasiocampa quercus* gemachte Beobachtungen mitteilen.

Wenn man die Raupen im erwachsenen Zustand in einem größeren Blechkasten (23 ccm) füttert, indem man den Kasten mit

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 40

Autor(en)/Author(s): Krasinska Sophie

Artikel/Article: Beiträge zur Histologie der Medusen. 382-396