

Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen : monographisch dargestellt / von Oscar Hertwig und Richard Hertwig.

Contributors

Hertwig, Oscar, 1849-1922.
Hertwig, Richard, 1850-1937.
Royal College of Surgeons of England

Publication/Creation

Leipzig : F.C.W. Vogel, 1878.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/jrwfwwum>

Provider

Royal College of Surgeons

License and attribution

This material has been provided by This material has been provided by The Royal College of Surgeons of England. The original may be consulted at The Royal College of Surgeons of England. where the originals may be consulted. This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.



Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>

2

DAS
NERVENSYSTEM UND DIE SINNESORGANE
DER
MEDUSEN.

MONOGRAPHISCH DARGESTELLT

VON

OSCAR HERTWIG UND RICHARD HERTWIG,
PRIVATDOCENTEN AN DER UNIVERSITÄT JENA.

MIT 10 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.



LEIPZIG,
VERLAG VON F. C. W. VOGEL.

1878.



Digitized by the Internet Archive
in 2016

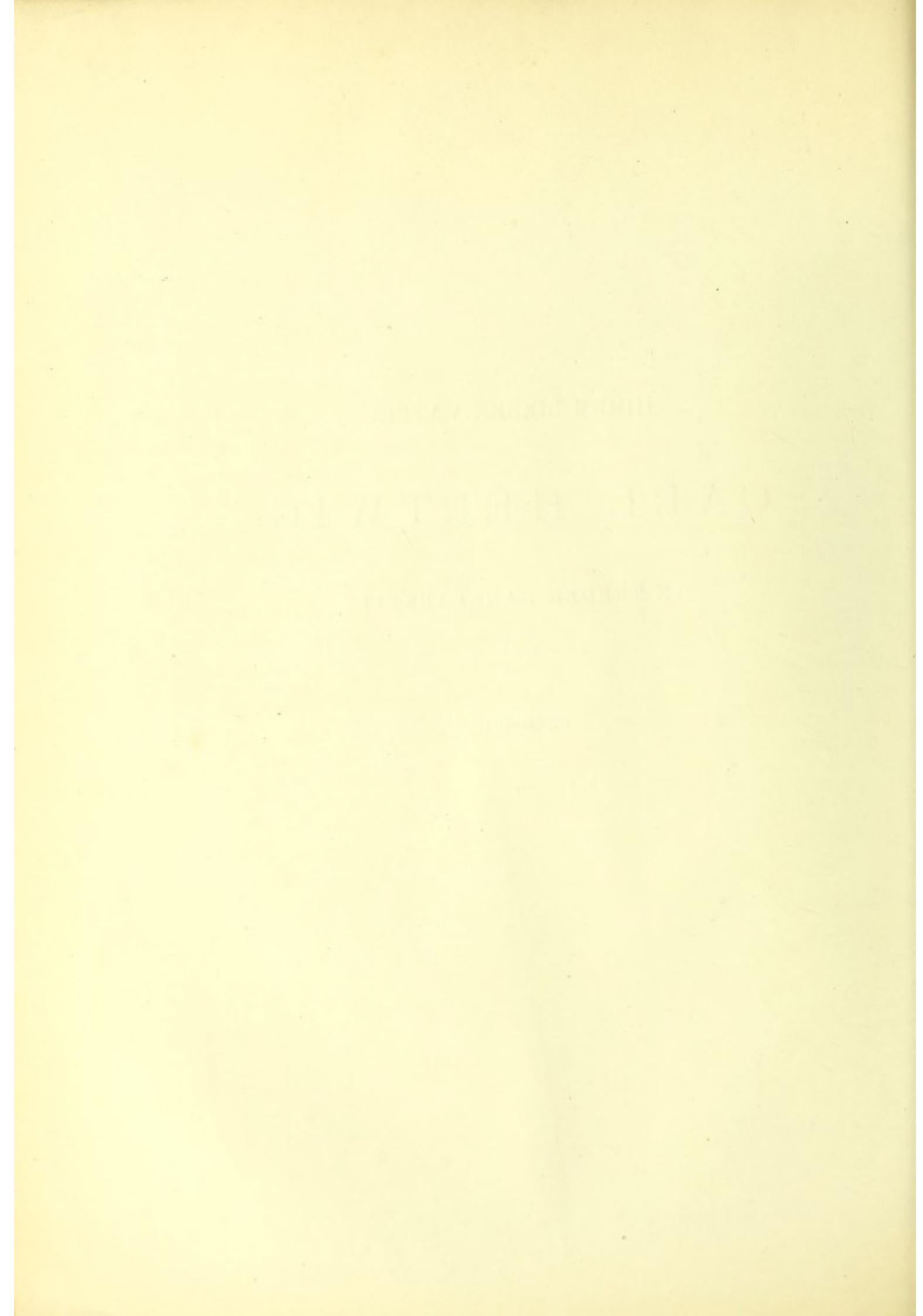
<https://archive.org/details/b22297108>

IHREM LIEBEN VATER

CARL HERTWIG

IN TREUER DANKBARKEIT

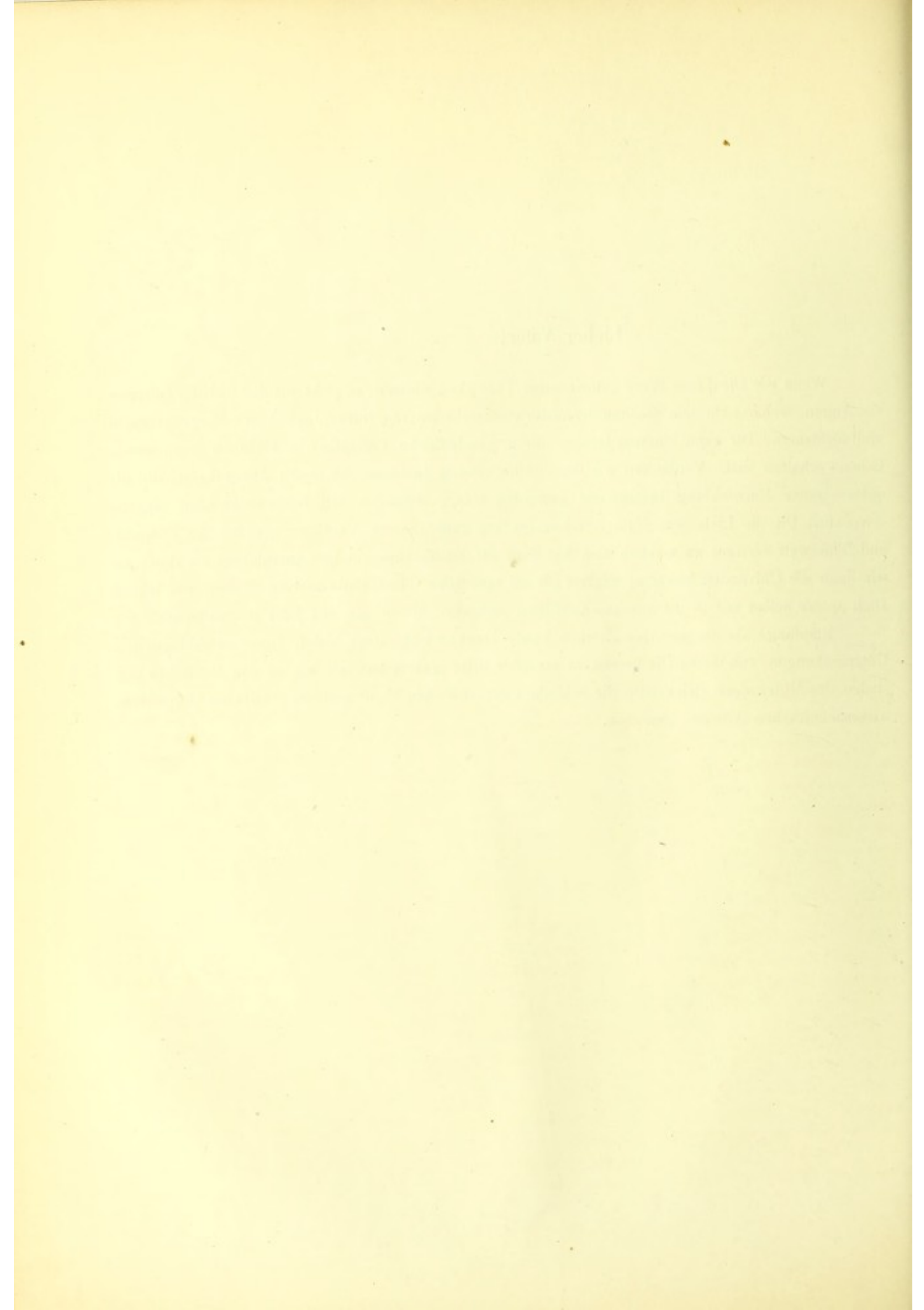
GEWIDMET.



Lieber Vater!

Wenn wir Dir dieses Werk gemeinsamer Thätigkeit widmen, so steht uns das lebhafteste Interesse vor Augen, welches Du dem Studium der Naturwissenschaften von früher Jugend an entgegengebracht und fortdauernd Dir auch inmitten Deines durch geschäftliche Thätigkeit in Anspruch genommenen Lebens erhalten hast. Verdanken wir doch selbst diesem Interesse die ersten Anregungen, die für unsere ganze Entwicklung bestimmend geworden sind. Schon in den heranwachsenden Knaben erwecktest Du die Liebe zur Natur, indem Du auf gemeinsamen Ausflügen uns mit der Pflanzen- und Thierwelt vertraut zu machen und den Sinn für Beobachtung in uns auszubilden suchtest; als wir dann die Universität bezogen, folgtest Du mit väterlicher Theilnahme unseren Studien und lebstest Dich später selbst mit in die wissenschaftlichen Aufgaben hinein, die uns jetzt beschäftigen.

Empfange als ein geringes Zeichen treuer Dankbarkeit, lieber Vater, diese morphologischen Untersuchungen, von denen Dir bereits so mancher Brief erzählt hat, als wir an den herrlichen Gestaden des Mittelländischen Meeres gleichzeitig die Schönheit der südlichen Natur und die Freude am ungestörten wissenschaftlichen Arbeiten genossen.



VORWORT.

In den vorliegenden Untersuchungen, welche ein Winteraufenthalt in Messina in das Leben gerufen hat, übergeben wir das Resultat gemeinsam ausgeführter Studien unseren Fachgenossen. Die ersten hier einschlägigen Beobachtungen wurden von uns in den Monaten November und December 1876 angestellt zu einer Zeit, wo im Anschluss an früher unternommene Arbeiten der eine von uns hauptsächlich sein Augenmerk den ersten Entwicklungsvorgängen in den Eizellen verschiedener pelagischer Thiere zugewandt hatte, der andere mit der Erforschung des feineren Baues der Radiolarien beschäftigt war, jener formenreichen Protistengruppe, die im Hafen von Messina wie an keinem anderen Ort des Mittelmeers sich in oft erstaunlicher Fülle zeigt. Dagegen wurden die folgenden Monate unseres Messineser Aufenthaltes, die Monate Januar, Februar und März fast ausschliesslich dem Studium der Medusen gewidmet, indem wir es uns zur Aufgabe setzten, das Nervensystem und die Sinnesorgane dieser anscheinend so einfach gebauten Meeresbewohner sowohl im Einzelnen möglichst erschöpfend als auch auf breiter Grundlage an den verschiedensten Arten zu durchforschen. Obwohl der Winter namentlich während des März, der gewöhnlich für einen der reichsten Monate gilt, ganz aussergewöhnlich kalt und stürmisch war, so bot uns doch die pelagische Fischerei meist reiche Ausbeute, und versorgten uns die wöchentlich mehrfach unternommenen Ausfahrten mit einem genügenden Arbeitsmaterial. Die ihrem wesentlichen Inhalt nach bereits am Mittelmeer durchgeführte Arbeit wurde nach unserer Rückkehr während des Sommers noch weiter fortgesetzt und durch Untersuchung zweckmässig conservirter Medusen nach mehreren Richtungen mehr im Einzelnen vervollständigt.

Was unseren beiderseitigen Antheil an der Untersuchung betrifft, so ist die vorliegende Arbeit in jeder Beziehung als eine gemeinsame zu bezeichnen. Ein jeder von uns hat alle einzelnen Arten selbst untersucht, so dass die meisten Beobachtungen, besonders alle wichtigen, von uns beiden angestellt worden sind. Wenn auch nach gewonnenem Ueberblick es sich bei der genaueren Ausführung von selbst ergab, dass der Eine mit diesem, der Andere mit jenem Objecte sich eingehender beschäftigte, so hat doch stets eine gemeinsame Prüfung der erhaltenen Präparate stattgefunden, so dass wir auch in den Einzelheiten für die Ergebnisse beide einstehen können. Wir glauben, dass so unsere Untersuchungen eine grössere Genauigkeit und Vollständigkeit erlangt haben, als es bei getrennter Arbeitsweise wohl möglich gewesen wäre, da es dem Einen hier, dem Anderen dort gelang, durch Anwendung einer modificirten Methode oder Dank der günstigeren Beschaffenheit seines Untersuchungsobjectes in den anatomischen Bau der Organe weiter einzudringen und hierdurch auch dem Anderen seine Aufgabe zu erleichtern. Ebenso wie die Beobachtungen sind die allgemeinen Anschauungen, die am Schluss dieses Werkes entwickelt worden sind, eine Frucht gemeinsamen Nachdenkens und sind durch gegenseitigen Gedankenaustausch zum Theil schon am Mikroskopirtisch entstanden.

Da in den älteren Arbeiten, soweit sie den feineren Bau der Medusen behandeln, die Methode der Querschnitte und geeignete Macerationsverfahren zur Isolirung der einzelnen Elementartheile noch in wenig ausgiebiger

Weise zur Anwendung gekommen sind, wurde zur Veranschaulichung unserer Beschreibungen eine grössere Anzahl von Abbildungen erforderlich, die von uns selbst mit wenigen Ausnahmen mit dem Zeichenprisma entworfen und durch die geschickte Hand des Herrn FUNKE mit grosser Sorgfalt lithographisch ausgeführt worden sind. Die Zeichnungen behandeln nur den feineren Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane; die beobachteten Medusen selbst mit abzubilden haben wir unterlassen, da von den meisten sich schon in älteren Arbeiten zum Theil vortreffliche Darstellungen finden. Dagegen haben wir es, um das Verständniss der Lagebeziehung der untersuchten Organe zu erleichtern, für zweckmässig erachtet, Schemata der verschiedenen Medusenarten auf Tafel X. zu entwerfen.

Dass unsere Arbeit in der angedeuteten Weise unseren Wünschen gemäss ausgestattet werden konnte, verdanken wir dem überaus freundlichen Entgegenkommen unseres Herrn Verlegers, welcher die oft so schwierige Herausgabe umfangreicherer Untersuchungen uns auf das Liebenswürdigste erleichtert hat; wir nehmen die Gelegenheit wahr, ihm hierfür unseren besten Dank auszudrücken.

Jena, den 16. Februar 1878.

Die Verfasser.

INHALT.

	Seite
Einleitung	1
Ausgang und Ziel der Untersuchung	1
Material und Methode der Untersuchung	3
Analytischer Theil	
A. Craspedota	9
I. Trachymedusae	11
1. Aeginidae	11
a. Die Anatomie des Schirmrands	12
Schwimmglocke und Velum	12
Gastrovascularsystem und Tentakeln	14
Literatur	18
b. Das Nervensystem	20
Oberer Nervenring nebst Radialstrang und	
Nesselstreifen	21
Unterer Nervenring	26
Peripheres Nervensystem	27
Literatur	28
c. Die Sinnesorgane	29
Cunina lativentris	30
Aeginopsis mediterranea	33
Cunina sol maris	34
Literatur	36
2. Trachynemidae	38
a. Die Anatomie des Schirmrands	39
Schwimmglocke, Nesselwulst, Velum	39
Gastrovascularsystem, Tentakeln	40
b. Das Nervensystem	41
Oberer Nervenring	41
Unterer Nervenring	42
c. Die Sinnesorgane	43
1. Die Gehörorgane	43
Aglaura hemistoma	43
Rhopalonema velatum	44
Literatur	45
2. Die Tastorgane	46
3. Geryonidae	48
a. Die Anatomie des Schirmrands	49
Nesselzellenwulst	49

	Seite
Velum und Subumbrella	50
Ringkanal, Tentakeln und Mantelspangen	53
b. Das Nervensystem	55
Oberer Nervenring und Nesselstreifen	55
Unterer Nervenring	59
Communication beider	61
Peripheres Nervensystem	62
Literatur	63
c. Die Sinnesorgane	65
Literatur	68
II. Vesiculatae	70
a. Die Anatomie des Schirmrands	70
Velum und Subumbrella	70
Ringkanal, Tentakeln und Subumbrellapapillen	71
b. Das Nervensystem	74
Oberer Nervenring	74
Unterer Nervenring	77
Peripheres Nervensystem	79
Literatur	80
c. Die Sinnesorgane	81
Gehörgruben (Mitrocoma Annae)	81
Literatur	85
Gehörbläschen (Aequorea Forskalea)	86
" (Eucheilota (?), Octorchis Ge-	
genbauri)	90
" (Obelia polystyla, Phialidium	
viridicans)	91
Literatur	92
III. Ocellatae	95
a. Die Anatomie des Schirmrands	95
b. Das Nervensystem	97
Der Nervenring	97
Das periphere Nervensystem	98
Literatur	99
c. Die Sinnesorgane	100
Die Ocellen von Lizzia	100
Die Ocellen von Oceania	101
Literatur	102

	Seite		Seite
B. Acraspeda	104	Zweiter Abschnitt	152
I. Nausithoë albida	105	Systematische Bedeutung des Nervensystems und	
<i>a. Die Anatomie des Schirmrands</i>	105	der Sinnesorgane der Medusen	152
<i>b. Die Sinneskörper</i>	106	1. <i>des Nervensystems</i>	152
Literatur	109	2. <i>der Ocellen</i>	152
II. Pelagia noctiluca. Phacellophora camtscha-		3. <i>der Gehörorgane</i>	153
<i>tica. Aurelia aurita</i>	109	Dritter Abschnitt	157
<i>a. Die Anatomie des Schirmrands von Pelagia</i>	109	Phylogenetische Bedeutung des Nervensystems und	
<i>b. Die Sinneskörper von Pelagia</i>	110	der Sinnesorgane der Medusen	157
<i>c. Beschreibung und Vergleichung der übrigen</i>		1. <i>Die Abstammung der Elemente der Sinnes-</i>	
<i>Acraspeden</i>	112	<i>organe und des Nervensystems (Sinneszellen</i>	
Literatur	115	<i>und Ganglienzellen) aus dem Ektoderm</i>	157
III. Charybdeidae	119	a. <i>Ontogenetische Untersuchungen</i>	157
Synthetischer Theil		b. <i>Histologische Untersuchungen</i>	158
Erster Abschnitt	124	c. <i>Phylogenetische Folgerungen GEGENBAUR's</i>	
1. Morphologie und Physiologie des Nervensystems		<i>und HAECKEL's</i>	158
der Medusen	124	d. <i>Phylogenetische Bedeutung des Nerven-</i>	
<i>Geschichtliche Entwicklung der Kenntnisse vom</i>		<i>systems der Beroiden nach EIMER</i>	158
<i>Nervensystem</i>	124	e. <i>Phylogenetische Bedeutung des Nerven-</i>	
<i>Morphologie des Nervensystems</i>	126	<i>systems der Medusen</i>	160
a. <i>der Craspedoten</i>	126	2. <i>Die Abstammung der Musculatur aus dem</i>	
b. <i>der Acraspeden</i>	129	<i>Ektoderm</i>	161
c. <i>Vergleichung</i>	129	3. <i>Die Entstehung des Zusammenhangs von Mus-</i>	
<i>Physiologie des Nervensystems</i>	130	<i>kelzellen, Ganglienzellen und Sinneszellen</i>	162
a. <i>Begründung der Deutung der dem Nerven-</i>		a. <i>Kritik der Theorien, die einen secun-</i>	
<i>system zugerechneten Theile</i>	130	<i>dären Zusammenhang zwischen Nerv und</i>	
1. <i>histologische Begründung</i>	131	<i>Endorgan annehmen (HIS, CLAUS)</i>	162
2. <i>experimentelle Begründung (ROMANES,</i>		b. <i>Kritik der Theorien, die einen primä-</i>	
<i>EIMER)</i>	132	<i>ren Zusammenhang zwischen Nerv und End-</i>	
b. <i>Function des oberen und des unteren Ner-</i>		<i>organ annehmen</i>	
<i>venrings</i>	134	1. <i>C. E. v. BAER, HESSEN</i>	163
2. Morphologie und Physiologie der Sinnesorgane		2. <i>KLEINENBERG, E. v. BENEDEN, EIMER,</i>	
der Medusen	135	<i>HAECKEL, GEGENBAUR (die Neuromus-</i>	
<i>Geschichtliche Entwicklung der Kenntnisse von</i>		<i>keltheorie)</i>	163
<i>den Sinnesorganen</i>	135	c. <i>Die Bedeutung des Nervensystems der Me-</i>	
<i>Allgemeine Charakteristik der Sinnesorgane</i>	137	<i>dusen für die vorliegende Frage</i>	167
<i>Tastorgane</i>	139	4. <i>Theorie der Phylogenese des Muskelnerven-</i>	
<i>Ocellen</i>	139	<i>systems</i>	170
<i>Gehörorgane</i>	140	5. <i>Differenzirung specifischer Sinnesorgane aus</i>	
<i>Morphologie der Gehörorgane</i>	140	<i>indifferenten Sinneszellen</i>	172
I. <i>Typus. Vesiculatae</i>	140	6. <i>Lageverhältniss der Sinnesorgane zum Central-</i>	
II. <i>Typus. a. Trachymedusae</i>	142	<i>nervensystem (Auge der Wirbelthiere, Schich-</i>	
b. <i>Acraspeda</i>	145	<i>tenfolge der Retina)</i>	173
c. <i>Vergleichung</i>	146	7. <i>Schluss</i>	174
d. <i>Homologie der Hörkölben mit</i>		Literaturverzeichnis	175
<i>Tentakeln</i>	147	Tafelerklärung	181
<i>Physiologie der Gehörorgane</i>	147		

EINLEITUNG.

Bei der Umgestaltung, welche durch die SCHWANN-SCHLEIDEN'sche Zellentheorie alle Theile der Biologie erfahren haben, sind auch für die Entwicklungsgeschichte der Thiere ganz neue Fragen aufgetaucht und neue Forschungsgebiete eröffnet worden. Während man bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen vor SCHWANN sich darauf beschränkte, die Entstehung der Organe aus der ursprünglich gleichförmigen Keimmasse zu verfolgen, gesellte sich hierzu jetzt noch die zweite Aufgabe, die Bildung der Organe auf die verschiedenartige Differenzirung der aus der Eizelle durch Theilung entstehenden Embryonalzellen zurückzuführen. Mit anderen Worten, es galt jetzt nicht nur die organologische, sondern auch die histologische Sonderung festzustellen, wie sie sich im Entwicklungsleben vollzieht.

Am meisten gewann bei diesen Bestrebungen die Zellentheorie selbst, indem der Zellbegriff schärfer gefasst werden konnte. Man lernte die Zelle von dem Zellprodukt scheiden und erkannte, dass die histologische Sonderung sich in der Weise vollzieht, dass die ursprünglich gleichartigen embryonalen Zellen im Laufe der Entwicklung verschiedene Zellprodukte liefern und verschiedenartige Verbindungen unter einander eingehen.

Hiermit war aber nur die allgemeinste Seite der Aufgabe gelöst, welche die Entwicklungslehre unter dem Einfluss der Zellentheorie sich zu stellen hatte. Da die Embryonalzellen von der ersten Theilung an ein bestimmtes Lageverhältniss, das in der Bildung der Keimblätter seinen Ausdruck findet, zu einander einnehmen und da einer jeden Zelle von Anfang an auch ihre bestimmte Entwicklungsrichtung vorgezeichnet ist, so war gleichzeitig das schwierige Problem zu lösen, den Zellen im Keime Schritt für Schritt auf ihren Wandlungen zu folgen und die verschiedenen Gewebe auf die primitiven Keimblätter zurückzuführen. Dadurch wurde ein Gebiet eröffnet, das auch heute noch den Wettstreit der verschiedensten Ansichten hervorruft. Die Bedeutung der Keimblätter für die Gewebebildung ist noch jetzt ein viel discutirter Gegenstand embryologischer Forschung. Zwar sind schon mannigfache Errungenschaften zu verzeichnen: so ist man z. B. zu dem überaus wichtigen Ergebniss gelangt, dass die Elemente des Centralnervensystems von Zellen abstammen, die ursprünglich dem Ektoderm angehören und durch Abschnürung von ihm sich loslösen; aber weiter hat man in die Einzelheiten dieses Vorgangs nicht einzudringen vermocht. Wie und wodurch eine Zelle zur

Ganglienzelle wird, ein Nerv sich bildet, das nervöse Ende mit dem Centralorgan in Verbindung tritt, sind nach wie vor räthselhafte Vorgänge. Die Entwicklungsgeschichte liefert uns über sie so wenig Beobachtungsmaterial, dass auch der Speculation wenig Anhaltspunkte gegeben sind. Aehnlich geht es mit anderen Geweben. Wie aus dem zweiblättrigen Keime das Muskelgewebe sich anlegt, ist selbst in den allgemeinsten Zügen noch wenig aufgeklärt.

Ein anderes Resultat ist bei der Schwierigkeit der Untersuchung kaum zu erwarten. Die räumliche Sonderung tritt unter den Embryonalzellen früher ein, als der Process der geweblichen Differenzirung an ihnen beginnt. Die Zellen sehen daher noch gleichartig zu einer Zeit aus, wo unter ihnen schon Verlagerungen stattgefunden haben, die für ihre weitere Entwicklung bestimmend sind. Wie will man zum Beispiel die Beziehungen von Nerven- und Muskelzellen auf den Stadien der Keimesentwicklung erkennen, wo beide noch den Charakter embryonaler Bildungszellen besitzen? Hier stehen uns für die ontogenetische Forschungsweise zur Zeit schwer zu bewältigende Hindernisse entgegen. Es müssen daher andere Wege der Forschung eingeschlagen werden, wenn anders wir in der nächsten Zeit einen weiteren Einblick in die histologische Sonderung der Gewebe erlangen wollen.

Wer die Entwicklung der Morphologie im letzten Jahrzehnt verfolgt, dem wird der wachsende Werth nicht verborgen bleiben, den das Studium der niederen Thiere für das Verständniss der höher entwickelten Organisationen erlangt hat. Die vergleichend anatomische Methode, die am Studium der Wirbelthiere sich herausgebildet hat und auf dieselben zunächst mehr beschränkt blieb, gewinnt jetzt eine immer allgemeinere Bedeutung. Auch die Entwicklungsgeschichte kann sich ihrem Einfluss nicht entziehen. Mehr und mehr bricht sich das Bestreben Bahn, die Formzustände niederer Organismen mit den Entwicklungserscheinungen der höheren Organismen zu vergleichen und letztere dadurch verständlicher zu machen.

Zur Aufklärung der Organbildung ist dieser Weg schon vielfach betreten worden, und wenn auch die auf ihm erhaltenen Resultate noch vielfach bestritten sind, so ist doch schon jetzt der Fortschritt unverkennbar, der in der Richtung erzielt worden ist und noch mehr erzielt werden wird. Für die Genese der Gewebe dagegen liegen bis jetzt nur Ansätze zu einer derartigen Behandlungsweise vor. Eine solche scheint uns aber für die Zukunft um so mehr geboten zu sein, als die Fragen, die hier zu lösen sind, eine hohe morphologische Bedeutung besitzen und an der Hand der Entwicklungsgeschichte allein wohl schwerlich ihre Lösung finden werden. Eine wirklich vergleichende Histologie wird hier dieselben Dienste leisten wie die vergleichende Anatomie für die Organbildung. Von ganz besonderem Werthe für die Lösung histogenetischer Fragen wird namentlich das Studium derjenigen Thierclassen werden, wo zum ersten Male eine Sonderung der Gewebe eintritt. Als eine solche Thierklasse betrachten wir die Coelenteraten, auf welche schon KÖLLIKER (52), HAECKEL (38) und KLEINENBERG (49) die Aufmerksamkeit gelenkt haben.

Die Coelenteraten zeigen in ihrer Organisation verhältnissmässig geringe Complicationen, indem ihr Körper mehr oder minder nur aus zwei Zellschichten besteht, die sich den beiden Keimblättern, den embryonalen Primitivorganen der höheren Thiere vergleichen lassen. Ein Mesoderm oder mittleres Keimblatt fehlt oder ist in einer sehr unvollkommenen Beschaffenheit angelegt. Trotzdem vollziehen diese morphologisch so einfach beschaffenen Organismen schon hohe physiologische Leistungen, die auf einer höheren histologischen Sonderung der Elementartheile beruhen. Sie besitzen eine kräftig functionirende Musculatur, auch ein Nervensystem und Sinnesorgane werden bei vielen von ihnen beschrieben, wie man denn schon a priori erwarten sollte, dass bei vielzelligen Organismen mit der Genese einer besondern Musculatur auch diejenige eines Nervensystems und von

Sinnesorganen Hand in Hand gehen müsse. Wir können daher die Coelenteraten als diejenige Abtheilung bezeichnen, wo innerhalb der Zellen eines zweiblättrigen Organismus die wichtigsten histologischen Differenzirungen zu Stande kommen, Differenzirungen, die bei höheren Organismen schon am Anfang ihrer Keimesentwicklung vor sich gehen und bei dem raschen Verlauf derselben unserer Beobachtung sich entziehen.

Die hier kurz zusammengefassten Ideengänge haben uns in den letzten Jahren mehrfach beschäftigt und haben unser Augenmerk auf eine histologische Untersuchung der Coelenteraten gelenkt. Einige der verschiedenen histogenetischen Fragen, welche an das Studium der Gewebe dieser Thiergruppe sich anknüpfen lassen, werden wir in den folgenden Blättern behandeln. Wir haben in ihnen das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen zum Gegenstand einer genauen Analyse gemacht. Beides sind Organsysteme, die, wenn wir ihren Ausbildungszustand bei höheren Thieren in Rechnung bringen, bei den Medusen gleichsam noch in ihrer Entstehung begriffen sind. Sie geben uns daher für das Verständniss frühzeitiger embryonaler Bildungen der höheren Thiere eine Grundlage und lassen uns in die Phylogenese des Nervensystems und der Sinnesorgane, in ein Capitel der vergleichenden Anatomie, das bisher noch wenig Beachtung gefunden hat, weiter eindringen, als dies ohne ihre Kenntniss möglich ist.

Für die Bearbeitung unseres Themas bot uns Messina mit seiner reichen pelagischen Fauna die beste Gelegenheit. Während eines Winteraufenthaltes haben wir uns 19 verschiedene Medusenarten, die meisten in grösserer Anzahl, verschaffen und hierdurch unsere Beobachtungen über fast alle Familien der *craspedoten* und *acraspeden* Medusen ausdehnen können.

Aus der Gruppe der *Trachymedusen* untersuchten wir mehrere *Aeginiden*: *Aeginopsis mediterranea*, *Cunina lativentris* und *C. sol maris*, — zwei *Trachynemiden*: *Rhopalonema velatum* und *Aglaura hemistoma*, — zwei *Geryoniden*: *Glossocodon mucronatum* und *Carmarina hastata*. Von *vesiculaten* Medusen fanden wir bei der pelagischen Fischerei *Obelia polystyla*, *Phialidium viridicans*, *Mitrocoma Annae*, *Eucheilota* (?), *Octorchis Gegenbauri* und *Aequorea Forskalea*. Die *Ocellaten* waren vertreten durch *Oceania conica* und *Lizzia Koellikeri*. Die *acraspeden* Medusen stellten sich in geringerer Anzahl von Arten im Hafen von Messina ein. Von diesen konnten im frischen Zustand nur *Pelagia noctiluca*, *Nausithoe albida*, *Aurelia aurita* und *Phacellophora camtschatica* untersucht werden.

Bei der Benennung der Arten haben wir uns der gebräuchlichen und in die Lehrbücher übergegangenen Namen bedient, indem wir es der Zukunft überlassen, die Verwirrung, welche in der Nomenclatur durch häufige Beschreibung identischer Arten unter verschiedenen Namen entstanden ist, durch eine gründliche Revision zu beseitigen. Eine solche ist zwar für einen grossen Theil der Medusen durch ALEX. und L. AGASSIZ versucht worden. Doch hat die von ihnen durchgeführte Restitution der älteren Benennungen in unsere Lehrbücher und wissenschaftlichen Schriften keinen Eingang gefunden. Auch scheint uns dieselbe in manchen Punkten, wie z. B. in der Benennung der *Eucopiden* als *Oceaniden* etc., keine glückliche zu sein.

Die namhaft gemachten Medusen wurden schon in Messina auf die Beschaffenheit ihrer Sinnesorgane und ihres Nervensystems eingehend untersucht, so dass dort bereits die Hauptresultate gewonnen wurden. Eine wesentliche Förderung aber erwuchs auch noch später unserer Arbeit dadurch, dass es uns an einem zweckmässig conservirten Material möglich war, unsere Untersuchungen in Jena während des Sommers fortzusetzen. Hierdurch waren wir in der Lage, zum Theil noch Mängeln abzuhefen, die gewöhnlich Arbeiten anhaften, die am Meere unter erschwerten Verhältnissen ausgeführt werden, wo alle Beobachtungen auf einen immerhin beschränkten Zeitraum sich

zusammendrängen müssen. Wir haben daher in Jena nicht nur alle Punkte noch einmal geprüft und alle wichtigeren Präparate noch einmal angefertigt, sondern es liessen sich jetzt auch noch Lücken in der Untersuchung ausfüllen und in viele Verhältnisse tiefere Einblicke gewinnen, wie dies mit jedem Gegenstand geschieht, mit welchem man durch längere Beschäftigung vertraut geworden ist.

Um bei der subtilen Untersuchung des Nervensystems und der Sinnesorgane über die Ergebnisse unserer Vorgänger hinauszukommen und die von uns aufgeworfenen Fragen beantworten zu können, mussten wir uns der vervollkommenen Methoden bedienen, wie sie sich nach und nach im Laufe der letzten 10 Jahre auf histologischem Gebiete herausgebildet haben; wir mussten weiter auch selbst diese Methoden zu vervollkommen und dem einzelnen Object jedesmal besonders anzupassen versuchen. Das Verfahren, welches wir nach vielen Versuchen schliesslich eingeschlagen haben, ist leicht zu handhaben und wird Jeder, der sich desselben bedienen wird, die Präparate erhalten können, auf denen unsere Darstellung beruht und von denen wir möglichst naturgetreue Abbildungen gegeben haben. Da wir der Behandlungsweise zum grossen Theil die von uns erhaltenen Resultate verdanken, so wird eine kurze Beschreibung der angewandten Methoden hier zweckmässiger Weise einen Platz finden.

Bei den kleinen und durchsichtigen Medusen kann man schon einen Einblick in viele feinere Organisationsverhältnisse durch die Untersuchung des lebenden Thieres gewinnen. Namentlich kann man in den allgemeinen Bau der Sinnesorgane schon ziemlich weit eindringen. Um die Form der Otolithen festzustellen, ist man sogar allein auf die Beobachtung des lebenden Thieres angewiesen, da auch in sehr verdünnten Säuren eine rasche Auflösung derselben erfolgt. Dagegen muss als eine grosse Schattenseite bei dieser Untersuchung bezeichnet werden, dass die unter dem Deckglas beunruhigte Meduse sich lebhaft contrahirt und dadurch eine beständige Verlagerung des zu fixirenden Gegenstandes herbeiführt, was namentlich bei stärkerer Vergrösserung das Zustandekommen eines deutlichen Bildes sehr erschwert. Gewöhnlich schlägt die Meduse ihr Velum sehr energisch nach Innen ein und nimmt eine mehr kuglige Gestalt an, wobei die Oeffnung der Glocke verkleinert wird. In hohem Maasse wird hier die Untersuchung erleichtert, wenn man das Object in sehr verdünnter Osmiumsäure abtödtet. Für durchsichtige pelagische Thiere ist dieses Reagens allen andern vorzuziehen. Wenn man dasselbe nur wenige Minuten einwirken lässt, so behalten alle Gewebe ihre Durchsichtigkeit fast vollkommen bei, die Contouren der Zellen und ihre Kerne treten ein wenig deutlicher hervor. In dünnem Glycerin kann man das Object leicht präpariren, alle einzelnen Theile auseinanderlegen und in eine für die Beobachtung zweckmässige Lage bringen. Um die Zusammensetzung der Sinnesorgane und die Lageverhältnisse der einzelnen Theile zu erkennen, wird diese Methode in den meisten Fällen vollkommen ausreichen. Dagegen erhält man in die Beschaffenheit des Nervensystems sowie überhaupt in die Form der einzelnen Elementartheile ohne gute Isolationspräparate einen nur ungenügenden Einblick.

Auf die Herstellung von Isolationspräparaten haben wir besonders Zeit und Mühe verwandt. Wir versuchten zunächst durch Anwendung von verdünnter Essigsäure oder von verdünnter Osmiumsäure zum Ziele zu gelangen. Mit beiden Reagentien kann man brauchbare Resultate erhalten, doch besitzen beide Nachtheile, die eine bessere Methode wünschenswerth erscheinen lassen.

Bei Einwirkung dünner Essigsäure verlieren die einzelnen Theile des Medusenkörpers rasch ihren Zusammenhalt, sie zerfliessen förmlich. Hierdurch wird eine Handhabung des Objectes, eine genaue Isolirung bestimmter Theile, eine genaue Lagebestimmung unmöglich gemacht. Auch

lässt der Conservierungsgrad der einzelnen Elemente Manches zu wünschen übrig. Die besten Dienste leistet noch die verdünnte Essigsäure, wenn man kleine, gallertfreie Theile, wie z. B. die Tentakel oder die Randkörper der Acraspeden für sich zu maceriren versucht.

Ein anderer und zwar entgegengesetzter Nachtheil ist mit der Anwendung der Osmiumsäure als macerirendes Reagens verbunden. Es ist ganz erstaunlich, durch welche kleinen Quantitäten Osmiumsäure schon eine Erhärtung der Gewebe herbeigeführt wird. Schon Lösungen von 0,05 % rufen nach Einwirkung von 3 Minuten nicht nur eine Gerinnung des Protoplasma, sondern auch der die Zellen verkittenden Zwischensubstanz hervor. Indessen lässt sich durch Einlegen in Glycerin eine bessere Lockerung der Elemente nach einiger Zeit erreichen, so dass Medusen, die 2—3 Minuten mit 0,05 % Osmiumsäure behandelt worden sind, in Glycerin eingelegt sich zu ganz brauchbaren Isolationspräparaten verwenden lassen.

Die gewissermaassen entgegengesetzten Nachtheile, die mit der Anwendung der Essigsäure und der Osmiumsäure zur Gewinnung von Isolationspräparaten verbunden sind, bestimmten uns eine Combination beider Reagentien zu versuchen. Dieselbe lieferte uns denn auch in zweckmässiger Mischung angewandt ganz vorzügliche Resultate. Wir verfahren gewöhnlich in der Weise, dass wir die zu behandelnden Objecte je nach ihrer Grösse 2 bis 3 Minuten in eine Mischung von 0,2 % Essigsäure und 0,05 % Osmiumsäure zu gleichen Theilen brachten und mit 0,1 % Essigsäure öfters auswuschen, bis die geringsten Mengen freier Osmiumsäure entfernt waren. Die Präparate blieben dann einen Tag lang in einer 0,1 % Essigsäurelösung, wurden darauf mit reinem Wasser ausgewaschen, mit Beale'schem Carmin gefärbt und in Glycerin aufbewahrt. Die Wirkungen beider Reagentien haben sich zur Herstellung vorzüglicher Macerationspräparate in zweckmässiger Weise combinirt. Trotz ihrer hohen Verdünnung hat die Osmiumsäure dem ganzen Präparat einen gewissen Halt gegeben. Die einzelnen Epithelzellen haften besser an einander und lösen sich nicht so leicht von ihrer Unterlage ab. Alle histologischen Elementartheile zeigen sich vortrefflich erhalten. Dagegen hat die Essigsäure durch Lösung der Kittsubstanzen eine leichtere Isolirung ermöglicht und zugleich der durch Osmiumsäure eintretenden gleichmässigen Gerinnung entgegengewirkt. Namentlich macht sich dieser Einfluss bei den unter dem Epithel gelegenen Theilen wie den Nervenfibrillen geltend, die sich in grosser Ausdehnung trotz ihrer beträchtlichen Feinheit ganz isolirt darstellen lassen. Die Essigsäure dringt in die Tiefe der Gewebe rascher als die Osmiumsäure vor.

Ein weiterer Vortheil stellte sich noch bei der Anwendung des Gemisches heraus. Schon bei der Untersuchung anderer Objecte, wie z. B. kleiner durchsichtiger Eizellen, war es uns aufgefallen, dass die Osmiumsäure bei Gegenwart von Essigsäure weit rascher von den Eiweissstoffen reducirt wird, als es ohnedem der Fall ist. Wenn dies gewöhnlich ein Nachtheil der combinirten Anwendung ist, so bietet es dagegen bei den durchsichtigen und wenig zellenreichen Medusen für die Untersuchung des Nervensystems grosse Vortheile dar. Es reduciren nämlich die Ganglienzellen und Nervenfibrillen die Osmiumsäure in höherem Grade als gewöhnliche Epithelzellen. Sie nehmen ein grünlich-braunes Colorit an und sind dadurch von den umgebenden Theilen leicht und mit Sicherheit zu unterscheiden. An dünnen Partien kann man daher die Ganglienzellen in situ untersuchen und selbst in ihren feinsten Ausläufern über grosse Strecken verfolgen. Namentlich für das Studium der Subumbrella ist diese stärkere Schwärzung der nervösen Theile von dem grössten Werthe.

Die in der angeführten Weise hergestellten Macerationspräparate lassen sich in Glycerin lange Zeit unverändert conserviren, ohne auseinander zu fallen. Noch nach Ablauf eines halben Jahres haben wir sie zu sehr brauchbaren Isolationen verwenden können, da auch die feinsten

Nervenfibrillen vollkommen wohl erhalten, dabei aber in ihrem Zusammenhalt mit andern Theilen gut gelockert waren.

Bei der Herstellung der Isolationspräparate haben wir uns einiger Kunstgriffe bedient, die auch sonst wohl von Nutzen sein können. Durch Zerpupfen mit feinen Nadeln gelingt eine vollständige Isolation einzelner Zellen nur selten und wird ganz dem Zufall überlassen. Dagegen kann man ein einzelnes Epithelstückchen in seine einzelnen Elemente ganz vollständig zerlegen, wenn man das Präparat durch rasch wiederholtes leichtes Klopfen auf das Deckgläschen einem rasch wechselnden leichten Druck aussetzt. Man kann diese Manipulation unter dem Mikroskop selbst vornehmen und dabei das allmähliche Zerfallen des Präparates controliren. Bei Vorsicht und einiger Geduld werden Sinnes- und Ganglienzellen mit feinen und langen Ausläufern weit schonender und vollständiger als durch Zerpupfen mit Nadeln isolirt. Will man die durch das Klopfen abgelösten Theile des Präparates entfernen, so braucht man nur einen Strom in der Untersuchungsflüssigkeit vermittelt eines Stückchens Filtrirpapier zu erzeugen. Schon von MAX SCHULTZE ist diese Art der Isolation bei der Untersuchung der Retina mit Erfolg angewandt worden. Sie eignet sich auch besonders für Osmiumpräparate, wo die einzelnen Zellen eine grosse Festigkeit besitzen.

Ferner hat sich uns die Verwendung eines feinen Pinsels bei der Behandlung von macerirten Theilen der Medusen als sehr zweckmässig erwiesen. Man kann so in sehr schonender Weise Epithelzellen von ihrer Unterlage vollständig abpinseln und hierdurch in rascher Weise sich gute Situspräparate herstellen, wie dies an speciellen Fällen noch öfters gezeigt werden wird.

Zur genaueren Untersuchung der Medusenorganisation sind endlich Schnittpräparate unerlässlich. Dieselben lassen sich von jedem Object gewinnen, sofern dasselbe zweckmässig erhärtet und eingebettet ist. Alkoholpräparate sind wenig empfehlenswerth. Dagegen erhielten wir ein zu Schnitten gut verwendbares Material, indem wir die Medusen in 0,5 % Osmiumsäure je nach ihrer Grösse 5—15 Minuten einlegten, in verdünntem Beale'schen Carmin oder in Pikrocarmin färbten und dann in verdünntem Spiritus aufhoben. Die Carminfärbung sollte in keinem Falle unterlassen werden, da hierdurch allein ein Nachdunkeln der Osmiumpräparate verhindert wird.

Beim Einbetten der zu schneidenden Stückchen verfahren wir in der schon mehrfach beschriebenen Weise. In Alkohol erhärtete Leberstückchen werden mit dem Rasirmesser in 2 Hälften zerlegt, die aufeinander passenden Flächen werden mit einer der Grösse des Objectes entsprechenden Aushöhlung versehen und mit dünnem Gummiglycerin bestrichen. In die mit Gummiglycerin erfüllte Aushöhlung wird das zu schneidende Object übertragen und mit Nadeln in die richtige Lage gebracht. Die beiden Hälften des Leberstückchens werden jetzt wieder aufeinander geklebt und zur Erhärtung des Gummis in dünnen Spiritus eingelegt. Diese einfache und nicht zeitraubende Methode hat sich uns bis jetzt auch bei den zartesten Präparaten als genügend und schonend erwiesen. Durch den Schirmrand der Medusen lassen sich in dieser Weise Schnitte anfertigen, auf denen nur 1 oder 2 Zellenlagen getroffen sind.

Von den Befunden, die mit Hülfe der angegebenen Methoden erhalten wurden, werden wir zunächst eine genaue und möglichst sachliche Darstellung im ersten oder analytischen Theil dieser Arbeit liefern. Hierbei werden wir uns aber nicht allein auf die Anatomie des Nervensystems und der Sinnesorgane beschränken, sondern jedesmal auch eine kurze Darstellung der angrenzenden Organe geben. Bei so einfach gebauten Geschöpfen, wie die Medusen sind, stehen die einzelnen Theile des Körpers in so naher Beziehung zu einander, dass eine völlig getrennte Behandlung eines Theiles nicht ohne Beeinträchtigung des Verständnisses möglich ist. Die Gegend, wo bei den Medusen das Nervensystem und die Sinnesorgane sich vorzugsweise entwickelt haben, ist der

Schirmrand, der auch sonst in der Anatomie der Medusen eine wichtige Rolle spielt. Einen kurzen Abriss von dem Bau desselben werden wir daher bei jeder einzelnen Medusenfamilie unserer Darstellung vorausschicken. Es war dies um so mehr geboten, als wir auch hier im Laufe unserer Untersuchung in manche Verhältnisse weiter eingedrungen und vielfach zu anderen Ergebnissen als frühere Forscher gelangt sind.

In einem zweiten allgemeinen oder synthetischen Theile werden wir die Resultate unserer Untersuchung zusammenfassen, die Deutungen, welche den einzelnen Befunden gegeben wurden, näher begründen, und werden auf weitere allgemeine Fragen eingehen, die sich auf Grund der gemachten Beobachtungen aufwerfen lassen.

ANALYTISCHER THEIL.

Indem wir das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen nach ihrer Beschaffenheit innerhalb der einzelnen Familien besprechen, sind wir genöthigt, ein mehr oder minder künstliches System dieser Thiere unseren Betrachtungen zu Grunde zu legen. — Bei der systematischen Anordnung der Medusen hat der Zoologe mit eigenthümlichen Verhältnissen zu rechnen, wie sie in keiner anderen Abtheilung des Thierreichs wiederkehren. Auf der einen Seite hat er Organismen vor sich, die nach ihrem anatomischen Bau eine scharf umschriebene einheitliche Classe im Stamm der Zoophyten bilden und sich durch grössere und geringere Verschiedenheiten in der Beschaffenheit einzelner Organe naturgemäss zu Ordnungen und Familien gruppiren. Auf der anderen Seite haben entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen in Erfahrung gebracht, dass viele dieser Thiere im Generationswechsel mit der sehr abweichend beschaffenen Classe der Hydroidpolypen stehen, in welcher man vor Erkenntniss dieser Thatsache gleichfalls schon Arten, Gattungen und Familien unterschieden hatte. Hierdurch ist der Zoologie die Aufgabe erwachsen, zwei bisher unabhängig neben einander herlaufende Systeme in ein einheitliches zu verschmelzen.

Die Lösung dieser Aufgabe stellt Anforderungen an unser zoologisches Wissen, denen dasselbe zur Zeit nur in unvollkommener Weise genügt. Nur von einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Medusen ist die Abstammung von Hydroiden beobachtet, während doch die lückenlose Kenntniss einer grösseren Summe von Entwicklungsgeschichten aus jeder Familie der Medusen für die Einreihung der letzteren in das System der Hydroiden eine unerlässliche Vorbedingung ist. Noch grössere Schwierigkeiten ergeben sich bei der Frage nach der Stellung derjenigen Medusen, welche überhaupt nicht von Hydroiden aufgeammt werden: der Trachymedusen und Acraspeden. Wie sollen wir uns den Trachymedusen gegenüber verhalten, die den auf dem Weg des Generationswechsels entstehenden Medusen in ihrer Organisation so nahe verwandt sind, dass nur die Kenntniss ihrer Entwicklungsgeschichte eine Absonderung ermöglicht? Sollen wir annehmen, dass hier eine früher vorhandene Ammengeneration ausgefallen ist und dass ursprünglich die Trachymedusen wie die übrigen Craspedoten an Hydroidenstöckchen durch Knospung sich entwickelt haben? oder liegt hier ein ganz aussergewöhnlicher Fall convergenter Züchtung vor und sind die Trachymedusen direct aus Umbildung eines Hydra ähnlichen Polypen entstanden? — Noch unklarer sind

die Verhältnisse der Acraspeden; sind doch die Beziehungen des Scyphistoma zum Hydroidenstadium der Craspedoten, der Strobilation zur Medusenknospung noch völlig unverständlich.

Alle diese Erwägungen führen zu dem Resultat, dass eine Unterordnung der Medusen unter das System der Hydroiden sich zur Zeit nur in unvollkommener Weise durchführen lässt. Es empfiehlt sich daher aus praktischen Gründen neben jenem noch ein besonderes System der Medusen beizubehalten, welches sich allein auf die innerhalb der Gruppe bestehenden anatomischen Verschiedenheiten stützt. Ein solches werden wir auch der vorliegenden Arbeit zu Grunde legen, zumal da es uns nur darauf ankommt, die gleichartigen Organisationsverhältnisse im Zusammenhange zu behandeln, während die Frage nach den Ursachen der Gleichartigkeit, ob convergente Züchtung? ob übereinstimmende Abstammung? uns ferner liegt.

Mit ESCHSCHOLZ (26), FORBES (29) und GEGENBAUR (33) theilen wir die Medusen in die beiden Hauptgruppen der Craspedoten und Acraspeden ein. Dieselben zeigen im Bau der wichtigsten Organe durchgreifende Verschiedenheiten, durch welche eine durchaus scharfe Abgrenzung ermöglicht wird. Mit Recht hebt daher GEGENBAUR hervor, dass der Begründer dieser Eintheilung, ESCHSCHOLZ, seiner Zeit durch dieselbe eine grosse Schärfe des systematischen Urtheils bethätigt habe. — Wir geben den von GEGENBAUR gewählten Benennungen „Craspedota“ und „Acraspeda“ vor allen anderen den Vorzug, da durch sie der Cardinalpunkt, welcher die Verschiedenheit der beiden Abtheilungen bedingt, das Verhalten des Schirmrands, treffend bezeichnet wird. Noch öfters werden wir in unserer Darstellung auf das Abhängigkeitsverhältniss, in dem die übrige Organisation zur Bildung des Schirmrands steht, zurückzukommen haben.

Auch in der Umgrenzung der beiden Hauptgruppen stimmen wir mit GEGENBAUR überein. Zwar haben nach dem Vorgang von FRITZ MÜLLER (70) die beiden AGASSIZ, gestützt auf ihre umfassende systematische Kenntniss der Medusen, eine Neuerung durchzuführen versucht. Der ältere AGASSIZ (4) hat die Aeginiden, der jüngere (2) auch die übrigen Trachymedusen den Acraspeden eingereiht und die neugebildete Gruppe als Discophorae im engeren Sinne bezeichnet. Diese Neuerung ist jedoch eine unberechtigte, denn das Gastrovascularsystem, der Schirmrand, das Velum und das Nervensystem der Trachymedusen sind, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, wie bei den übrigen Craspedoten beschaffen, unterscheiden sich dagegen wesentlich von den betreffenden Organen der Acraspeden.

A. Craspedota.

Im Vergleich zu den Acraspeden werden die craspedoten Medusen gewöhnlich als die niedriger organisirten angesehen. Diese Auffassung geht im Wesentlichen von der Beurtheilung des Gastrovascularsystems, der Gallertscheibe und der Geschlechtsorgane aus. In der That liegen hier auch einfachere Verhältnisse bei den Craspedoten vor; es fehlt die starke Entwicklung der Gallerte und die mit dieser im Zusammenhang stehende Ausbildung der Subgenitalhöhlen; es fehlt die reiche Verästelung des verdauenden Hohlraums, welche die grösseren Rhizostomeen und die Mehrzahl der Semaeostomeen auszeichnet; es fehlen auch die eigenthümlichen Tentakelchen, die sich bei allen Acraspeden auf der Innenfläche des Magens finden und als secretorische Apparate gedeutet werden.

Während somit die vegetativen Organe zweifellos bei den Acraspeden stärker entwickelt sind, ist ebenso zweifellos das Uebergewicht im Differenzirungsgrad der animalen Organe auf Seiten der

Craspedoten. Diese Ansicht wird sich jedem Beobachter schon aufdrängen, wenn er die grosse Beweglichkeit und Reizbarkeit der letzteren mit der Trägheit und Indolenz der ersteren vergleicht; sie wird weiterhin auch durch die anatomische Untersuchung der animalen Organe bestätigt. Denn ohne Zweifel nehmen die Sinnesorgane und das Nervensystem bei den Craspedoten eine viel höhere Entwicklungsstufe als bei den Acraspeden ein und schliessen sich noch am meisten an die Verhältnisse an, wie sie uns von den höher organisirten Thieren bekannt sind. Dieser Umstand hat es uns zweckmässig erscheinen lassen, die Craspedoten an die Spitze unserer Untersuchung zu stellen.

Bei der Beschreibung denken wir uns die craspedoten Medusen stets in der Weise ausgebreitet, dass die Subumbrellaseite nach abwärts gekehrt ist und dass das Velum unter der Gallertscheibe hervorgezogen in die unmittelbare Verlängerung derselben zu liegen kommt. Alles was bei dieser Stellung dem Mittelpunkt der Scheibe näher ist, nennen wir proximal, alles nach der Peripherie zu gelegene distal, ferner können wir dann am Körper der Medusen, sowohl an der Scheibe als am Velum zwei Flächen unterscheiden, eine obere oder dorsale Fläche, die der Convexität der Glocke entspricht, und eine untere oder ventrale Fläche, die in ihrer Mitte die Mundöffnung trägt. Beide sind von einem Epithel bedeckt, das wir in entsprechender Weise als dorsales und ventrales bezeichnen und in allen Figuren durchgängig das dorsale mit d^1 , das ventrale mit d^2 bezeichnen wollen. Von den beiden Epithellagen zeichnet sich die ventrale dadurch aus, dass sie mit der Bildung der Musculatur betraut ist. Letztere besteht aus einer Lage feinsten Fibrillen, die zum Theil dem Velum angehören (m^2), zum Theil unter der Gallertscheibe liegen und hier den Namen der Subumbrella (m^1) führen. Das dorsale Epithel erzeugt nur an umschriebenen Stellen Muskelfasern, so namentlich überall da, wo es die Tentakeln überzieht.

Im Bereich des Velum wird das dorsale und ventrale Epithel nur durch eine dünne Membran, die Stützlamelle des Velum, getrennt. Wenn wir die Muskeln als eine besondere Lage rechnen, können wir somit 4 Schichten unterscheiden, die von oben nach unten in folgender Weise angeordnet sind: 1. das dorsale Epithel, 2. die Stützlamelle, 3. die Muskelfaserschicht, 4. das untere Epithel.

Am Schirm werden die beiden Epithellagen vornehmlich durch die bei den einzelnen Arten verschieden entwickelte Gallerte geschieden. Dieselbe ist in ihren oberflächlichen Schichten zu einer festeren Membran erhärtet, auf welche unmittelbar das Epithel folgt. Diese Membran ist dünn und kaum wahrnehmbar auf der oberen Seite, bildet dagegen auf der ventralen eine derbe Stützlamelle für die hier liegenden Muskelfasern der Subumbrella. Beide Membranen stossen unter einem spitzen Winkel am Schirmrand zusammen und vereinigen sich hier mit der Stützlamelle des Velum. Am Schirmrand gehen somit, wie es besonders schön auf Querschnitten zu sehen ist, 3 Membranen in einander über. Die Linie, in welcher die Vereinigung stattfindet, bezeichnet die Grenze des Schirms und den Anfang des Velum.

In dem Winkel, der durch die Vereinigung der dorsalen und ventralen Membran des Schirms gebildet wird, mithin unmittelbar nach Innen von der Insertion des Velum, liegt der Ringkanal. Derselbe wird mehr oder minder deutlich von 3 Flächen begrenzt; die eine derselben stösst unmittelbar an die Stützlamelle der Subumbrella und ist für gewöhnlich die am meisten ausgedehnte, die zweite, zumeist die kleinere, wird durch die dorsale Membran des Schirms nach aussen abgeschlossen, die dritte Fläche endlich grenzt an die Gallerte. Auch hier findet sich zwischen dieser und dem Epithel des Ringkanals eine besondere Lamelle, die namentlich an grösseren Medusen deutlich zu erkennen ist. Soweit das Epithel sich mit der Schirmgallerte berührt, besteht es aus niedrig cubischen kleinen Zellen (r^1), sonst aber wird es von grossen vollsaftigen Elementen (r^2) gebildet.

An der Zusammensetzung des Schirmrands nehmen ferner noch die Tentakeln Theil, welche in ihrer Zahl nach den einzelnen Medusenarten in weiten Grenzen variiren. Meist sind dieselben unmittelbar über dem Ursprung des Velum angebracht, nur in seltenen Fällen rücken sie an der Schirmwölbung weiter empor, ein Verhältniss, welches als secundäres zu beurtheilen ist. Die Tentakeln entstehen durch Wucherung von Zellen sowohl des Entoderms als auch des Ektoderms, die ersteren bilden den Axentheil, die letzteren das ihn einhüllende ein- oder mehrschichtige Epithel. Beide Bestandtheile sind von einander durch eine oft beträchtlich dicke Stützlamelle abgegrenzt. In der Axe des Tentakels sind die Entodermzellen bei vielen Medusen in pflanzenzellähnliche Gebilde umgewandelt (solide Tentakeln), bei anderen dagegen setzt sich die Höhlung des Ringkanals selbst in das Innere des Tentakels hinein fort und es behalten in diesem Fall die Entodermzellen ihren epithelialen Charakter bei (schlauchförmige Tentakeln). Zwischen der Stützlamelle und dem Ektodermepithel wird niemals eine Schicht längs verlaufender, bald glatter bald quergestreifter Muskelfibrillen vermisst.

Unter den craspedoten Medusen unterscheiden wir 3 Gruppen, die mit den Trachymedusen, Vesiculaten und Ocellaten HAECKEL'S (38) zusammenfallen. Von denselben werden, so weit es sich jetzt schon überblicken lässt, die Vesiculaten und Ocellaten von Hydroiden aufgeammt, dagegen zeichnen sich die Trachymedusen, welche wir hier an erster Stelle betrachten wollen, durch directe Entwicklung aus.

Die Trachymedusen werden von drei Familien gebildet, von den Aeginiden, Trachynemiden und Geryoniden. Da dieselben sich wesentlich in ihrem Bau von einander unterscheiden, werden wir sie getrennt behandeln und nicht eine zusammenhängende Darstellung der ganzen Gruppe geben, wie wir es bei den Vesiculaten und Ocellaten thun werden; wir beginnen mit den Aeginiden, da die Gehörorgane derselben uns den Schlüssel für das Verständniss der Gehörorgane der übrigen liefern.

I. Trachymedusae.

1. Aeginidae.

Die Aeginiden bilden eine scharf umschriebene Familie, deren Arten von GEGENBAUR (33) unter die 4 Genera *Cunina*, *Aegineta*, *Aegina* und *Aeginopsis* vertheilt werden. Von den zahlreichen Vertretern dieser Gattungen standen uns während des Winters in Messina 3 Arten zu Gebote. Zwei derselben gehörten dem Genus *Cunina* an, wenn wir die von GEGENBAUR herrührende Definition desselben beibehalten; unter ihnen liess sich die eine als *Cunina lativentris* (GEGENBAUR) bestimmen; sie ist ferner wahrscheinlich mit HAECKEL'S (36 u. 37) *Cunina rhododactyla* identisch, da die für letztere angegebenen Besonderheiten der Färbung wohl von keiner systematischen Bedeutung sind. Die zweite glich vollkommen der *Aegineta sol maris* GEGENBAUR'S; da diese Meduse nach des Letzteren Schilderungen und Abbildungen zu schliessen ebenfalls eine *Cunina* ist, so behalten wir für die von uns beobachtete Art den Speciesnamen bei und nennen sie *Cunina sol maris* ¹⁾. Die dritte Aeginide endlich ist zweifellos die *Aeginopsis mediterranea* J. MÜLLER'S (72^b).

In ihrem Bau unterscheiden sich die Aeginiden sehr wesentlich von allen übrigen craspedoten Medusen. Namentlich spricht sich dies in der Anatomie ihres Schirmrands aus.

¹⁾ Wie eine genauere anatomische Untersuchung lehrt, sind die Arten der GEGENBAUR'schen Gattung *Cunina* sehr verschieden gebaut; ein Theil besitzt einen wohl entwickelten Ringkanal, zahlreiche Nesselstreifen und Gehörorgane, die aus einem kleinen Hör-

a. *Die Anatomie des Schirmrands der Aeginiden.*

Der Gallertschirm der Aeginiden besteht aus zwei Theilen, einem scheibenförmigen mittleren von bedeutender Mächtigkeit und einem membranartig dünnen, der ersteren wie eine Borde umgiebt. Jenen wollen wir als Schirmscheibe, diesen als Schirmsaum bezeichnen (Taf. X. Fig. 4—6 Sch. u. S.). Die Schirmscheibe bedingt die Festigkeit der Medusenglocke, sie verändert bei den Bewegungen des Thieres ihre Form entweder gar nicht oder nur in sehr geringem Maasse. Bei *Cunina sol maris* besitzt sie die Gestalt eines stark gepolsterten runden Kissens, bei *Cunina lativentris* ist sie in der Mitte hoch gewölbt fast wie eine Halbkugel, bei *Aeginopsis* ist sie am wenigsten entwickelt und lässt sich in ihrer Form einem Spitzhut vergleichen. Der Schirmsaum dagegen ist dünn und sehr beweglich. Im Ruhezustand hängt er vom Umkreis der Schirmscheibe wie ein Vorhang schlaff herunter und scheint dann unmittelbar in das Velum überzugehen, das von seinem freien Rand entspringt; bei der Bewegung wird er sammt letzterem unter die Schirmscheibe eingeschlagen.

Die dünne Gallertlage, welche dem Schirmsaum zur Stütze dient, zerfällt durch tiefe Einkerbungen des Randes in einzelne Lappen, deren Zahl je nach der Art eine verschiedene ist. Bei *Aeginopsis* finden sich constant deren 4, bei den *Cuninen* steigt die Zahl mit dem Alter und der Grössenzunahme des Thieres von 4 auf 12 und darüber. Nach den Abbildungen früherer Autoren können mehr als 20 Lappen bei manchen *Cunina*-arten gezählt werden. — Die Form der Lappen ist im Grossen und Ganzen eine quadratische; die zugewandten Ränder zweier benachbarter Lappen laufen einander parallel und sind nur durch einen schmalen Spalt von einander getrennt. Der dritte freie Rand ist leicht gebogen.

Die Gallertlappen werden unter einander durch die Subumbrella und das Epithel der dorsalen Schirmfläche verbunden; im unverletzten Zustand bildet daher der Schirmsaum ein einheitliches Ganze. Wenn man Aeginiden — was nur an ausgeschnittenen Stücken abgetödteter Thiere vollkommen gelingt — glatt ausbreitet, so gewahrt man nur seichte Einkerbungen des Schirmrands; dieselben wiederholen sich in regelmässigen Abständen und verlängern sich in die Furchen, die in radialer Richtung auf der Schirmoberfläche zwischen zwei benachbarten Gallertlappen verlaufen. Diese selbst werden erst deutlich, wenn durch Maceration die Subumbrella und das Epithel entfernt worden sind.

Der Zusammenhalt der Lappen wird namentlich durch die Musculatur der Subumbrella bedingt, welche auf den Schirmsaum beschränkt ist und unterhalb der eigentlichen Schirmscheibe fehlt. Die Muskellamelle besteht aus circulär verlaufenden, deutlich quergestreiften Fibrillen, die sich in einer einschichtigen Lage anordnen. Sie liegt für gewöhnlich der unteren Fläche des Schirmsaums glatt auf und nur an den Stellen, wo der letztere eingekerbt ist, legt sich ihr äusserer Theil in zahlreiche Falten, welche wie die Muskelfibrillen circulär verlaufen.

polster und einem grossen Hörkölbchen bestehen; der andere Theil charakterisirt sich durch die Rückbildung des Ringkanals, den Mangel der Nesselstreifen und durch Gehörorgane mit grossem zu einer Papille differenzirtem Hörpöster und kleinem Hörkölbchen und nähert sich in seiner Organisation den Gattungen *Aegina* und *Aeginopsis*. Zu den ersteren gehört die *Cunina lativentris*, zu den letzteren die *Cunina sol maris*. Die hervorgehobenen Unterschiede sind so bedeutend, dass zweifellos die Gattung in zwei gespalten werden muss. Wenn wir dies gleichwohl nicht gethan haben, so geschah es in Rücksicht darauf, dass schon Mecznirow von den *Cuninen* einen Theil als *Polyxenien* abgelöst hat, wie aus seinen Studien über die Entwicklung der Medusen (65) hervorgeht. Leider wissen wir aber nicht, in welcher Weise Mecznirow die Gattungen *Polyxenia* und *Cunina* s. str. definirt hat, da die Schrift, welche die Anatomie und Systematik der Aeginiden ausführlicher behandelt, in russischer Sprache geschrieben und uns daher nicht zugänglich ist (64). Wahrscheinlich ist unsere *Cunina sol maris* eine *Polyxenia* im Sinne Mecznirow's.

Von der Schirmgallerte werden die Muskeln durch eine derbe Stützlamelle getrennt, nach aussen sind sie von einer Lage platter ziemlich protoplasmareicher Epithelzellen bedeckt, welche als die Matrixzellen der Muskelfibrillen gelten müssen. Die Cuticula des Epithels ist ein dünnes Häutchen, das auf seiner inneren Seite mit stäbchenförmigen Verdickungen besetzt ist. Wie man auf Querschnitten sieht (Taf. I. Fig. 1. 2. 7. 8 c), ragen die Verdickungen in die Rindenschicht der Zelle vor, von der Fläche betrachtet bedingen sie ein körniges Aussehen des freien Zellenendes.

Weniger bedeutsam als die Subumbrella ist für die Festigkeit der zwischen den Gallertlappen bestehenden Verbindung das dorsale Epithel. Dasselbe ist eine dünne Lage grosser platter polygonaler Zellen, die arm an Protoplasma sind, dagegen von einer dicken Cuticula überzogen werden. Letztere zeigt bei *Cunina lativentris* und *Aeginopsis* eine netzförmige Zeichnung, bei *Cunina sol maris* dicht neben einander gelagerte ringförmige Figuren, was beides wohl auf Verdickungen in der Cuticula zurückzuführen ist.

Zwischen den Plattenepithelien finden sich bei *Aeginopsis* und bei *Cunina sol maris* Haufen von Nesselzellen, die namentlich bei letzteren ansehnlich sind. Die Nesselzellen sind sehr kleine Körper und scheinen nur aus dem Kern und der Nesselkapsel zu bestehen. Ersterer schmiegt sich so um letztere herum, dass es aussieht als läge die Kapsel im Kern selbst, und würde wohl mancher, der die Nesselkapseln im Kern der Zelle entstehen lässt, in diesen Bildern Stützen für seine Ansicht zu finden meinen. An gefärbten von der Fläche betrachteten Präparaten erblickt man Nichts als einen Haufen von dicht an einander gefügten Kernen mit dicht eingestreuten Nesselkapseln. Bei *Cunina lativentris* fehlen die Nesselhaufen, werden dagegen durch die Nesselstreifen ersetzt, eigenthümliche Epithelleisten, auf deren Besprechung wir beim Nervensystem zurückkommen werden. In der Nähe des Schirmrands liegt unter dem Epithel eine zarte Membran, dieselbe fehlt auf der Convexität des Schirms oder sie ist hier so zart, dass sie nicht mehr nachgewiesen werden kann.

An den Stellen, wo Spalten in die Gallerte des Schirmsaums eindringen und dieselbe in Lappen zerlegen, lagert das dorsale Epithel unmittelbar auf der Subumbrella; zugleich nimmt es hier eine abweichende Beschaffenheit an, indem an einer scharf gezogenen Linie seine platten Elemente in einen dicken aus zahlreichen kleinen Zellen gebildeten Strang sich umwandeln, den wir als Radialstrang (us) bezeichnen und nach seiner histologischen Beschaffenheit später noch ausführlicher besprechen werden. Indem so die Spalten zwischen den Gallertlappen durch das dorsale Epithel und die Subumbrella nach unten abgeschlossen werden, entstehen die Radialfurchen, welche vom Rande aus den ganzen Schirmsaum durchsetzen.

Die geschilderten Verhältnisse lassen sich besonders an Schnitten demonstrieren, welche senkrecht zu den Radialsträngen geführt sind. Dergleichen Schnitte sind in den Figuren 7. 9 und 10 von *Cunina lativentris*, in Figur 11 von *Cunina sol maris* auf Tafel II dargestellt. An denselben sieht man, dass die Schirmgallerte von den Radialfurchen vollkommen durchschnitten wird; dass dagegen das dorsale Epithel (d^1) und die Subumbrella (d^2) erhalten bleiben. Beide werden von einander durch eine deutliche Membran (s) getrennt, welche sich beiderseits in die Stützlamelle der Subumbrella und die Membran der dorsalen Schirmfläche spaltet. Die in dem Spaltungswinkel gelegenen Zellen gehören dem Gastrovascularsystem an.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht, unterscheidet sich der Schirmrand der Aeginiden sehr wesentlich von dem der Acraspeden, mit dem er sonst vielfach verglichen worden ist. Bei den Acraspeden wird die Schirmglocke von einem Saum völlig von einander getrennter Lappen umgeben, erst nach einwärts von der Basis derselben beginnen die Muskelfasern

der Subumbrella; ein einheitlicher glatter Schirmrand wird hierdurch unmöglich gemacht. Bei den Aeginiden dagegen ist nur die Schirmgallerte gelappt, die morphologisch viel wichtigere Subumbrella ist unverändert und wie bei den übrigen Craspedoten beschaffen; hier kommt es denn auch in der That zur Bildung eines glatten oder richtiger nur unbedeutend eingekerbten Schirmrandes, von dessen Umkreis das charakteristische Organ der Craspedoten, das Velum, entspringen kann.

Das Velum besteht aus folgenden nach ihrer Anordnung von oben nach unten aufgezählten Schichten: 1. dem oberen Epithel (d^1), 2. der Stützlamelle (s), 3. der Muskelfaserschicht (m^2), 4. dem unteren Epithel (d^2). Seine Festigkeit wird hauptsächlich durch die Stützlamelle bedingt, welche besonders bei *Cunina sol maris* recht ansehnlich ist, sich aber in der Nähe des Schirms so bedeutend verdünnt, dass sie an ihrer Ursprungsstelle selbst auf dünnen Schnitten nur mit Mühe oder überhaupt gar nicht nachgewiesen werden kann. Hier reisst daher das Velum auch leichter als an irgend einer anderen Stelle ein und kann durch einen kräftigen Zug als Ganzes vom Schirm losgelöst werden. Seine Stützlamelle geht am Schirmrand einerseits in die Membran der Subumbrella, andererseits in das dünne Häutchen auf der dorsalen Seite der Gallerte über. Da alle 3 Membranen nicht sehr stark sind, so lässt sich ihr Zusammenhang weniger deutlich zur Anschauung bringen, als es z. B. bei den Geryoniden der Fall ist.

Von den 3 übrigen Schichten des Velum ist das obere Epithel die Fortsetzung der Zellenlage, welche die Convexität des Schirms überzieht, unterscheidet sich aber von ihr wesentlich durch seine Beschaffenheit. Seine Zellen sind kleiner als auf der Oberfläche der Gallerte, dagegen protoplasmareicher und höher. Ihre peripheren Enden ragen über die Oberfläche des Velum höckerartig hervor, wie dies an Querschnittsbildern gut zu sehen ist (Taf. I. Fig. 1. 2. 7. 8 d^1). — In ähnlicher Weise weicht das untere Epithel vom Epithel der Subumbrella ab, mit dem es im Uebrigen ebenfalls eine einzige continuirliche Lage bildet.

Die zwischen der Stützlamelle und dem unteren Epithel gelegene Muskelschicht enthält allein circular verlaufende, sehr lange spindelige Fibrillen von beträchtlicher Dicke. Sie sind quergestreift und in der Weise abgeplattet, dass ihre Kanten einerseits das Epithel, andererseits die Stützlamelle berühren. Die Fibrillen lassen sich leicht nach vorangegangener Maceration isoliren, häufig gelingt es hierbei sogar den Zusammenhang mit den Epithelzellen zu erhalten, von denen sie ausgeschieden worden sind. Nach radialen Muskelzügen, welche HAECKEL (37) beschreibt, haben wir uns vergebens umgesehen und glauben wir die Existenz derselben in Abrede stellen zu müssen, da wir sie weder beim Zerpupfen haben auffinden können, noch bei der Betrachtung von Velumstücken, von denen das Epithel durch Pinseln entfernt war.

Die Muskelfaserschicht des Velum und der Subumbrella hängen nicht unmittelbar zusammen, wie es gewöhnlich dargestellt wird, sondern sind durch einen schmalen Saum getrennt, innerhalb dessen die Muskelfasern fehlen. Dieser Saum liegt zur Hälfte unter dem Velum, zur Hälfte unter dem Schirm. Wir werden auf ihn noch bei der Besprechung des Nervensystems zurückkommen.

An der anatomischen Zusammensetzung des Schirmrands theiligt sich das Gastrovascularsystem bei den einzelnen Aeginiden in sehr verschiedener Weise. Dasselbe zeigt überhaupt innerhalb der Familie ein sehr eigenthümliches Verhalten, so dass wir etwas ausführlicher auf seine Schilderung eingehen.

Auf der unteren Seite der Schirmscheibe lagert der sehr ansehnliche, grosser Erweiterung fähige Magen mit der in hohem Grad ausdehnbaren Mundöffnung in seiner unteren Wand; er bildet nach der Peripherie zu zahlreiche Aussackungen von ungefähr quadratischer Gestalt, in deren unterer Wand die Geschlechtsprodukte entstehen. Bei *Aeginopsis* (Taf. X. Fig. 5) sind 8 derartige

Magentaschen (*a*) vorhanden; bei den *Cuninen* (Taf. X. Fig. 4 und 6) nimmt ihre Zahl mit dem Alter bedeutend zu, bei grossen Exemplaren betrug sie 12—16, scheint aber noch beträchtlicher werden zu können; sie entspricht genau der Zahl der Gallertlappen. Magentaschen und Gallertlappen alterniren bei den *Cuninen* mit einander in der Weise, dass der zwischen zwei Lappen gelegene Spalt oder richtiger die Radialfurche gerade auf die Mitte der Circumferenz einer Magentasche trifft und hier endet. Bei *Aeginopsis* sind doppelt soviel Taschen als Lappen vorhanden. Jene vertheilen sich in der Weise, dass genau zwei Magentaschen auf einen Lappen kommen, was zur Folge hat, dass die Radialfurchen in die Einbuchtung zwischen zwei Magentaschen eindringen. Die Lagebeziehungen, in denen die Magentaschen und Randlappen zu einander stehen, scheinen somit auf den ersten Blick bei *Cunina* und *Aeginopsis* wesentlich verschieden zu sein, in so fern das eine Mal die Radialfurchen an den Magentaschen, das andere Mal zwischen denselben enden. Indessen lässt sich das Verhalten von *Aeginopsis* leicht auf das von *Cunina* zurückführen, wenn wir annehmen, dass eine einzige Tasche der letzteren einem Taschenpaar der ersteren entspricht, dass somit bei *Aeginopsis* eine Verdoppelung der ursprünglichen Anzahl Statt gefunden hat. Wir würden dann bei dieser Art unter den Einbuchtungen, welche zwei benachbarte Taschen trennen, primäre und secundäre zu unterscheiden haben. Die primären allein würden den Einbuchtungen, die secundären dagegen den Enden der Magentaschen von *Cunina* entsprechen.

Das Gleiche würde für die von ESCHSCHOLZ (26) aufgestellte Gattung *Aegina* gelten. Auch hier treffen die Radialfurchen auf die Mitte zwischen zwei Magentaschen, dafür ist aber ebenfalls die Zahl der letzteren doppelt so gross als die der ersteren. Wenn wir die von ESCHSCHOLZ gegebene Abbildung der *Aegina rosea* (Taf. X. Fig. 3 a) betrachten, so können wir für die vertretene Auffassung einen weiteren Stützpunkt darin finden, dass die den Radialfurchen, resp. was gleichbedeutend ist, den Tentakelbasen entsprechende Einkerbung weniger tief ist als die zwischen denselben gelegene. Hier wird es uns nahe gelegt, die tieferen Kerben als die primären, die weniger tiefen als die secundären zu betrachten. Bei einer zweiten von ESCHSCHOLZ beschriebenen Art, der *Aegina citrea*, sehen wir (Taf. XI. Fig. 4 a) sogar tertiäre Einschnürungen auftreten, die sich als ganz schwache Kerben am Ende der 8 Magentaschen bemerkbar machen, so dass eine Tendenz zur Unterabtheilung der Taschen unverkennbar ist. Die Bildung der secundären Einschnürungen lässt sich ausserdem noch durch ein Hinaufrücken der Tentakelbasen erklären, auf deren eigenthümliche Ursprungsverhältnisse wir sogleich näher eingehen werden.

So können *Aeginopsis*, *Cunina* und *Aegina* auf eine gemeinsame Grundform zurückgeführt werden. Bei allen entspringen die Tentakeln auf homologen Punkten; diese entsprechen, wie wir bei *Cunina* aus der Art, in der sich der Ringkanal mit den Magentaschen verbindet, schliessen können, genau den Punkten, an denen wir die Radialkanäle suchen müssten, wenn solche vorhanden wären, sind somit radial. Da nun bei keiner *craspedoten* Meduse die radialen Tentakeln fehlen, noch weniger aber interradiale Tentakeln ohne radiale vorhanden sind, so ist dies ein weiterer Punkt, der uns zur Annahme der oben gegebenen Vergleichung nöthigt.

Noch verschiedenartiger als die Magentaschen sind bei den einzelnen Arten der *Aeginiden* die an den Schirmrand grenzenden Theile des Gastrovascularsystems beschaffen. Bei ihrer Schilderung gehen wir von *Cunina lativentris* aus, bei der die Verhältnisse am leichtesten zu untersuchen sind. Um hier das Gastrovascularsystem gut übersehen zu können, muss man eine *Cunina lativentris* völlig ausbreiten, so dass Schirmscheibe, Schirmsaum und Velum in einer Ebene liegen. Es gelingt dies nur mit grosser Mühe an lebenden Thieren, da bei ihnen der Randsaum und das Velum krampfhaft unter die Gallertscheibe eingeschlagen werden; leichter fällt es an

abgetödteten Exemplaren und empfiehlt es sich denn, solche zu nehmen, die mit Carmin gefärbt worden sind, um das Gastrovascularsystem deutlicher zu machen.

In der geschilderten Lagerung erkennt man an der *Cunina* einen deutlichen Ringkanal (Taf. X. Fig. 4 r), der einen eigenthümlichen Verlauf besitzt, indem er genau den Grenzen der Gallertlappen folgt. In jedem Lappen bildet er der Insertion des Velum entsprechend einen flachen Bogen, dann biegt er der Mitte jeder Magentasche gegenüber rechtwinkelig um und verläuft nun am Rand der Radialfurche hin bis zur Magentasche (α), in deren Mitte er einmündet. Der einem Lappen angehörige Theil des Ringkanals besteht somit aus 3 Abschnitten, zwei radialen vom Schirmrand zu den Magentaschen verlaufenden Schenkeln und dem bogenförmigen Verbindungsstück derselben. Die correspondirenden radialen Schenkel zweier benachbarter Lappen sind paarweis genähert und nur durch den Radialstrang (αs) von einander getrennt. Bei der Betrachtung von oben kann man daher versucht sein, sie für einen einzigen radialen Kanal zu halten, der sich am Schirmrand nach rechts und links gabelt. Querschnitte durch den Radialstrang schützen vor diesem Irrthum und zeigen, wie aus den Figuren 7. 9. 10 auf Tafel II ersichtlich ist, dass zwei völlig getrennte Kanäle vorliegen. Die Querschnitte derselben sind auf den citirten Abbildungen nur zu einem sehr kleinen Theil eingezeichnet, es sind die zu beiden Seiten des Radialstrangs gelegenen blasigen Epithelzellen, welche klein sind soweit sie an die Gallerte grenzen (r^1), gross und hoch dagegen über der Basalmembran der Subumbrella (r^2).

Bei *Cunina sol maris* und *Aeginopsis* scheint auf den ersten Blick ein Ringkanal völlig zu fehlen. Genauere Untersuchung lehrt jedoch, dass da, wo bei *Cunina lativentris* sich ein wohlentwickelter Kanal befindet, bei den genannten Arten ein Zellstrang verläuft. Auf feinen Querschnitten durch den Schirmrand überzeugt man sich am leichtesten von seiner Anwesenheit; man gewahrt dann in dem Winkel, in dem die Basalmembran des dorsalen Epithels und die Stützlamelle der Subumbrella zusammenstossen, stets eine körnige Masse, in der ein bis zwei Kerne liegen (Taf. I. Fig. 7. 8 r von *Cunina*, Taf. II. Fig. 2 r von *Aeginopsis*); desgleichen findet man auf Querschnitten durch die Radialstreifen beiderseits von ihnen 1 bis 2 Zellen (Taf. II. Fig. 11 r von *Cunina*). Entfernt man an macerirten Exemplaren das Epithel der oberen Schirmfläche und der Subumbrella durch vorsichtiges Pinseln, so kann man den auf Querschnitten nachgewiesenen Zellstreifen auf längere Strecken isolirt darstellen (Taf. II. Fig. 12 r von *Cunina*) und verfolgen, wie er zeitweilig in seinem Verlauf Anschwellungen bildet, die sich an der Basis der Sinneskörper vorfinden.

Da wir demnach bei *Cunina sol maris* und *Aeginopsis* einen Zellstrang nachweisen können, der in seiner Anordnung völlig mit dem Ringkanal der *Cunina lativentris* übereinstimmt, so sind wir berechtigt, beide Bildungen für einander homolog zu halten und den Zellstrang als das Rudiment eines Ringkanals zu deuten.

Im Zusammenhang mit der so eigenthümlichen Beschaffenheit des Schirmrands und des Gastrovascularsystems steht endlich noch die ganz abweichende Befestigung der Tentakeln. Während dieselben bei den meisten Craspedoten am Schirmrand befestigt sind, entspringen sie bei den Aeginiden in grosser Entfernung von ihm auf der convexen Seite des Schirms und am Ende einer Radialfurche, die sich zur Aufnahme der Tentakelbasis anschnlich verbreitert. Bei den *Cuninen* (Taf. X. Fig. 5 und 6 t) sind sie in gleicher Anzahl wie Radialfurchen vorhanden; da diese an den Magentaschen enden, sitzen sie gleichfalls der obern Wand derselben auf. Bei *Aeginopsis* dagegen (Taf. X. Fig. 5) lagern die Basen der Tentakeln auf den Einschnürungen, welche zwei benachbarte Magentaschen trennen; zugleich kommen nur zwei Tentakeln auf die in Vierzahl vorhandenen Radialfurchen, so dass zwei der letzteren, ohne eine Tentakelbasis zu berühren, auf der

Schirmoberfläche verlaufen. Dieselben sind die weniger entwickelten und erscheinen demgemäss im Vergleich zu den beiden anderen rückgebildet, ein Umstand, der für die Annahme spricht, dass an ihren Enden ursprünglich ebenfalls Tentakeln gestanden haben mögen. *Aeginopsis mediterranea* würde sich somit von den Aeginen durch partielle Rückbildung der Tentakeln ableiten. Das Gleiche würde auch für die von BRANDT (12) beschriebene *Aeginopsis Laurenti* gelten, bei der alle Organe in verdoppelter Anzahl als bei *A. mediterranea* vorkommen. Wie sich aus der vortrefflichen MERTENS'schen Abbildung (12. Taf. VI) mit Sicherheit entnehmen lässt, sind hier 4 Tentakeln und 8 Radialfurchen vorhanden, diesen 8 Radialfurchen entsprechen wie bei den Aeginen 16 Magentaschen¹⁾.

Ist die hier versuchte Ableitung der Aeginopsisarten von den Aeginen und die Rückführung dieser letzteren auf die Cuninen, wie wir sie früher gegeben haben, berechtigt, so würden die Aeginiden eine fortlaufende Entwicklungsreihe bilden. An den Anfang dieser Reihe würden Cuninen mit Ringkanal (Cuninen s. str. nach MECZNIKOW?), wie z. B. *Cunina lativentris*, zu stehen kommen; an diese würden sich Cuninen mit rückgebildetem Ringkanal (Polyxenien nach MECZNIKOW?) anschliessen, z. B. *Cunina sol maris*; weiterhin würden die durch Verdoppelung der Magentaschen sich auszeichnenden Aeginen folgen; den Abschluss endlich würde die Gattung *Aeginopsis* mit partiellem Schwund der Tentakeln bilden. In dieser Entwicklungsreihe findet nur GEGENBAUR's Gattung *Aegineta* keinen Platz; wie wir jedoch später zeigen werden, haben wir begründete Zweifel an der Existenz derselben. Bemerkenswerth erscheint uns noch, dass die mit der Verlagerung der Tentakeln im Zusammenhang stehende Einkerbung des Schirmrands am ausgesprochensten ist bei den Cuninen s. str., bei den übrigen Arten dagegen sich mehr und mehr verwischt, ein Beweis, dass diese sogenannte Lappung des Schirmrands nicht mit der Lappung bei den Acraspeden auf gleiche Stufe gestellt werden darf.

Die Tentakeln der Aeginiden sind wenig beweglich und zeichnen sich dadurch aus, dass sie von der Oberfläche des Schirms starr abstehen. In ihrer Axe findet sich eine einzige Reihe grosser blasiger Zellen, die von dem Epithelüberzug durch eine dicke Stützmembran getrennt werden. An der Basis verlängert sich die Reihe der Axenzellen in einen zugespitzt endenden Fortsatz, der in der Gallerte verläuft und der oberen Fläche der Magentaschen unmittelbar aufliegt.

Fassen wir zum Schluss noch einmal kurz zusammen, wodurch sich der Schirmrand der Aeginiden von dem der übrigen Craspedoten unterscheidet, so müssen folgende 3 Punkte besonders hervorgehoben werden:

1. Die Gallerte wird im Bereich des Schirmsaums durch tiefe radial verlaufende Furchen eingeschnitten.
2. Die Tentakeln sind an das Ende dieser Furchen vom Schirmrand hinaufgerückt, ihre Basen stehen aber mit letzterem noch mittels eines Zellstrangs im Zusammenhang, den wir im Folgenden als Radialstrang näher beschreiben werden.
3. Der Ringkanal oder dessen Rudiment lenkt am Rande jeder Radialfurche von seinem gewöhnlichen circulären Verlauf ab, indem er rechtwinkelig umbiegt und an das Ende der Magentaschen tritt.

1) Wenn wir die *Aeginopsis mediterranea* und *A. Laurenti* mit einander vergleichen, so werden wir auf den Punkt geleitet, in dem wir das Characteristicum der Aeginopsisarten zu suchen haben; wir würden vorschlagen, letztere als Aeginen zu definiren, bei denen sich jeder zweite Tentakel rückgebildet hat, bei denen somit Radialfurchen mit Tentakeln und Radialfurchen ohne solche regelmässig mit einander abwechseln. Jedenfalls hat L. AGASSIZ (4, S. 169) Unrecht, wenn er zwei einander so nahe stehende Arten wie die genannten beiden generisch von einander trennt, indem er die *A. mediterranea* (J. MÖLLER) zur Gattung *Campanella* hinüberzieht, die *A. Laurenti* (BRANDT) bei der Gattung *Aeginopsis* belässt.

Alle diese Abweichungen vom normalen Verhalten stehen offenbar in ursächlichem Zusammenhang, ohne dass wir jedoch entscheiden möchten, von wo aus der Anstoss zu den Umwandlungen ausgegangen ist.

Von den Umänderungen nicht betroffen sind allein unter den besprochenen Organen das Velum und die Subumbrella; ihnen schliessen sich, wie wir später sehen werden, das Nervensystem und die Sinnesorgane an.

Literatur. Die Organisation der Aeginiden hat in der Literatur eine sehr verschiedene Darstellung erfahren und zu mannigfachen Irrthümern Veranlassung gegeben, die zum Theil spät, zum Theil gar nicht berichtigt worden sind. Die erste genauere Schilderung rührt von ESCHSCHOLZ (26) her, der namentlich zwei der Gattung *Aegina* und zwei der Gattung *Cunina* angehörige Arten in einer für die damalige Zeit ganz vortrefflichen Weise beschreibt. Bei den Aeginen, die sich nach ihm dadurch charakterisiren, dass doppelt so viel Magentaschen als Tentakeln vorhanden sind und dass letztere in den Zwischenräumen zwischen ersteren stehen, bezeichnet er die Radialfurchen als Furchen, die vom Schirmrand nach den Fangfäden hinaufgehen und sich noch etwas über dieselben hinaus nach dem Mittelpunkt der Scheibe hin fortsetzen. Ferner erwähnt er das zugespitzte Ende, mit dem sich der Tentakel in der oberen Magenwand befestigt, denn als solches muss wohl die mit der Wurzel der Fangfäden zusammenhängende blassgelbe Blase, welche sich über dem Magen nach dem Mittelpunkt der Scheibe hin erstreckt, gedeutet werden. Bei den Cuninen, bei denen die Tentakeln am Ende jeder Magentasche entspringen sollen, wird die lappige Beschaffenheit des Randes der Gallertscheibe und die Lagerung der Lappen zu den Magentaschen richtig dargestellt.

Vortreffliche Abbildungen von Aeginiden, einer *Aeginopsis* mit 8 Radialfurchen und 4 Tentakeln, einer *Polyxenia* mit 36 Tentakeln und Radialfurchen und einer fälschlich als *Aequorea rhodoloma* beschriebenen *Cunina* finden sich auch in der durch BRANDT (12) besorgten Ausgabe der MERTENS'schen Medusenmonographie; die zugehörigen Schilderungen stehen freilich wesentlich hinter den von ESCHSCHOLZ gegebenen zurück. Die gut abgebildeten Randfurchen werden das eine Mal als „Raden“, das andere Mal als „rippenartige Verlängerungen der Magentaschen“ aufgeführt.

Indem wir uns darauf beschränken, die Untersuchungen von WILL (86), KÖLLIKER (51) und JOH. MÜLLER (72) hier kurz zu nennen, da dieselben nicht mehr gesehen haben, als was schon durch ESCHSCHOLZ bekannt war, wenden wir uns zu einer ausführlicheren Besprechung der Darstellung, die GEGENBAUR (33) in seinem „Versuch eines Systems der Medusen“ von dem Bau der Aeginiden gegeben hat. Der genannte Forscher bestreitet für alle Aeginiden die Existenz der von früheren Autoren übereinstimmend angenommenen Einkerbung des Schirmrands und führt den Anschein derselben auf Contractionszustände der Medusen zurück; vom Gastrovascularsystem beschreibt er den Magen und die Magentaschen; die Tentakeln lässt er bei einigen Arten, den Cuninen, am Ende der Magentaschen, bei *Aegina*, *Aeginopsis* und *Aegineta* dagegen zwischen denselben entspringen und zwar sollen bei *Aegineta* ebensoviel Tentakeln als Magentaschen, bei *Aegina* die doppelte Anzahl der Magentaschen vorhanden sein.

Die Schilderungen der einzelnen Arten, von denen diese allgemeine Auffassung abstrahirt worden ist, stimmen in mehrfacher Hinsicht nicht mit den Ergebnissen unserer Untersuchung überein. Bei den Arten, die GEGENBAUR der Gattung *Cunina* zurechnet, scheint er uns den Randsaum noch für einen Theil des Velum gehalten zu haben. Wir glauben dies daraus schliessen zu müssen, dass er in seinen Zeichnungen und Schilderungen das Ende der Magentaschen bis an den Ursprung des Velum reichen lässt und eben dahin die Basen der Tentakeln verlegt, während thatsächlich hier erst der Randsaum des Schirms beginnt; weiterhin schliessen wir es aus der Angabe, dass

„das Velum von mehreren am Ende der Magensäcke entspringenden Kanälen durchsetzt sei, deren jeder am Rande des Velum geschlossen ende“. Nach den Abbildungen zu urtheilen — wir verweisen hier besonders auf die Figur 1. Tafel X, die sich auf *Cunina vitrea* bezieht — hat GEGENBAUR hier die Radialfurchen des Schirmsaums für Kanäle des Velum gehalten. Wie aber schon FRITZ MÜLLER (69) hervorgehoben hat, existiren gastrovasculäre Kanäle im Velum bei den Aeginiden ebenso wenig wie bei den übrigen Craspedoten.

Auf der anderen Seite scheint uns GEGENBAUR bei den Formen, aus denen er die Gattung Aegineta gebildet hat, die Lappen, welche den Randsaum des Schirms bilden, mit den Magentaschen verwechselt zu haben; es lässt sich dies für jede der gegebenen Schilderungen und Abbildungen mehr oder minder wahrscheinlich machen. Bei Aegineta rosea sollen die Magentaschen bis an den Rand des Velum heranreichen und in einem besonderen dünnen membranösen Körpersaum liegen, sie sollen nur durch einen ganz schmalen Raum von einander getrennt sein und ihre Wandung durch spangenartige Gebilde mit dem Velum verbunden werden. Was hier GEGENBAUR beschreibt, ist offenbar der Randsaum, dessen Radialfurchen für die Zwischenräume zwischen den Magentaschen gehalten worden sind. Die spangenartigen Gebilde sind die bei manchen Aeginiden vorkommenden Nesselstreifen, die wir beim Nervensystem noch näher besprechen werden. Dieselben entspringen am Schirmrand, verlaufen auf der Oberfläche des Randsaums und bedingen hier Hervorwölbungen der Oberfläche, wie sie GEGENBAUR in Figur 7 der Tafel X abbildet; dagegen stehen sie in keinen Beziehungen zu den Magentaschen, bis an welche sie nicht einmal heranreichen.

Die gleiche Form und Lagerung der Magentaschen wird für Aegineta globosa, A. prolifera, A. flavescens und A. sol maris, welche letztere wir mit unserer *Cunina sol maris* für identisch halten, geschildert. Für einen Theil derselben ist die Bemerkung, dass die Randbläschen am Rand der Magentaschen sitzen, ein weiterer Beweis, dass die Gebilde, die GEGENBAUR als Magentaschen deutet, den Lappen des Schirmsaums entsprechen.

Die hier näher begründete Annahme hat schon früher vermuthungsweise F. MÜLLER ausgesprochen. „Da die Umgrenzung des Magens und seiner Taschen“, äussert sich MÜLLER (69 S. 50) in seiner Abhandlung über die *Cunina Koellikeri*, „nur schwierig zu erkennen sind, kann man leicht in Versuchung kommen, die Randlappen der Gallertscheibe für Magentaschen zu nehmen. Bei Betrachtung der Figuren, die GEGENBAUR von seinen Aeginetaarten giebt, kann ich mich des Verdachtes nicht entschlagen, dass bei den meisten derselben dieser Missgriff geschehen sei, dass sie also zu *Cunina* gehören“ u. s. w. Wie berechtigt die Annahme ist, mag man daraus entnehmen, dass wir zu derselben schon gelangt waren, bevor wir MÜLLER's Arbeit gelesen hatten.

Was wir hier über die Magentaschen der Aegineten gesagt haben, gilt auch von den Angaben von KEFERSTEIN und EHLERS (47), die nicht über die von GEGENBAUR gegebene Darstellung hinaus gekommen sind und deren neue Aeginetaarten sich wohl schwerlich von den GEGENBAUR'schen werden unterscheiden lassen. Da nun die Schilderungen der genannten drei Autoren die einzigen sind, welche in der Literatur über das Genus Aegineta vorliegen, so sind in uns Zweifel wach geworden, ob überhaupt die Aufstellung des Genus zu Recht besteht. Hierbei muss noch in Betracht gezogen werden, dass *Cunina*, Aeginopsis und Aegina, wie wir oben gezeigt haben, auf eine gemeinsame Grundform zurückgeführt werden können, was für Aegineta nicht möglich ist; ausserdem würden die Aegineten die einzigen Medusen sein, bei denen nur interradiale und keine radialen Tentakeln vorhanden wären. Im Uebrigen beschränken wir uns hier eine Frage in Anregung zu bringen, in der nur durch häufige Beobachtung vieler Arten Sicherheit gewonnen werden kann.

Von dem Verhältniss, in dem die Magentaschen und Tentakeln bei *Cunina* zu einander stehen, giebt LEUCKART (58) eine mit GEGENBAUR's Angaben übereinstimmende Darstellung; der Einkerbung des Schirms und der von diesem ausgehenden Radialfurchen thut er keine Erwähnung. Eigenthümliche Angaben macht er über eine nach seiner Ansicht neue Art, die als *Paryphasma planiusculum* bezeichnet wird, uns aber eine *Cunina* zu sein scheint. Ist letztere Annahme richtig, so werden wir nämlich in den 24 dünnen Radialkanälen, die unter der Wurzel je eines Tentakels aus der Peripherie des Magensacks entspringen und bis an das untere Ende des Mantelsaums reichen, die Radialfurchen zu erblicken haben.

Auf die lappige Beschaffenheit des Schirmrands der *Cuninen* hat zuerst wieder FRITZ MÜLLER (69) in der Schilderung der *Cunina Koellikeri* aufmerksam gemacht. Seine Angaben unterscheiden sich jedoch darin sehr wesentlich von den unseren, dass er den radialen Spalt bis zur Tentakelbasis alle Schichten des Schirms durchsetzen lässt. Ausserdem wird der Spalt viel breiter dargestellt, als er bei den von uns untersuchten Arten ist, und es wird die Membran, welche ihn überbrückt, als *Velum* gedeutet, welches somit bis an die Tentakelbasis reichen würde.

In dem letzterwähnten Punkt stimmt HAECKEL (37) mit F. MÜLLER überein. Nach ihm wird bei *Cunina rhododactyla* der „kragenähnliche Saum“ des Schirms in 8—16 rundliche Lappen gespalten und der Zwischenraum zwischen den Lappen von dem *Velum* ausgefüllt. Die Magentaschen deutet HAECKEL als die ausserordentlich verbreiterten Radialkanäle, zugleich weist er zum ersten Mal auf die Anwesenheit eines Ringkanals hin, dessen Mangel früher als ein wichtiger Charakter der Aeginiden angesehen worden sei. Der Ringkanal solle von einer Magentasche zur andern verlaufen und hierbei dem Rand der Schirmklappen folgen.

Das Verhalten des Ringkanals bei den Aeginiden hat endlich in der Neuzeit MECZNIKOW (64. 65) genauer untersucht und ist zu dem Resultat gekommen, dass ein Theil derselben mit einem solchen versehen sei und zwar alle die, welche sich durch den Besitz der Nesselstreifen und ungeschlechtliche Vermehrung auszeichnen, dass er bei anderen dagegen fehle. Unter letzteren führt er GEGENBAUR's *Aegineta flavescens*, die er mit WILL's *Polyxenia leucostyla* identificirt, und *Cunina albescens* (*Polyxenia albescens* nach MECZNIKOW), endlich die *Aeginopsis mediterranea* auf; es sind dies Formen, die nach unseren Beobachtungen an *Cunina sol maris* und *Aeginopsis mediterranea* jedenfalls nur ein Rudiment von Ringkanal besitzen. Ob MECZNIKOW noch einen besonderen Radialkanal bei den Formen mit entwickeltem Gastrovascularsystem annimmt, können wir nicht entscheiden; einige Aeusserungen in seinem Aufsatz „Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren“ lassen es uns wahrscheinlich erscheinen. Leider kennen wir MECZNIKOW's Ansichten nur aus dieser die Anatomie nur gelegentlich berührenden Arbeit, während die ausführlichere Darstellung der Organisation in einer russisch geschriebenen Abhandlung niedergelegt ist.

Zum Schluss sei noch in Bezug auf die Anatomie von *Aeginopsis* hervorgehoben, dass eine richtige Darstellung der Magentaschen nur von KÖLLIKER und von GEGENBAUR gegeben worden ist, dass ersterer die Zahl der Einkerbungen des Schirmrands zu hoch angiebt (8 anstatt 4), während letzterer die Existenz derselben bestreitet.

b. Das Nervensystem der Aeginiden.

Wie sehr auch das Nervensystem der Medusen eine primitive Beschaffenheit erkennen lässt, so ist es gleichwohl möglich, an ihm einen peripheren und einen centralen Theil auseinander zu halten. Beide werden von denselben Bestandtheilen gebildet und setzen sich aus Nervenfibrillen

und Ganglienzellen zusammen; das centrale Nervensystem zeichnet sich aber vor dem peripheren durch die grössere Menge der Elemente aus, die sich in ihm zu einem ansehnlichen Strang vereinigen. Da letzterer bei allen Craspedoten am Schirmrand lagert und hier einen ringförmigen Faserzug bildet, wird er nach dem Vorgang von F. MÜLLER als Nervenring bezeichnet; er zerfällt in zwei bei allen Craspedoten nachweisbare Portionen, die wir nach ihrer Lagerung zur Stützlamele des Velum als den oberen und unteren Nervenring unterscheiden werden.

Der obere Nervenring der Aeginiden lagert in dem Winkel, der durch das Zusammenstossen der Stützlamele des Velum und der Membran der dorsalen Schirmfläche gebildet wird. Die Stelle ist durch einen bei oberflächlicher Betrachtung nur wenig in die Augen fallenden Wulst gekennzeichnet, der über und über mit feinen lebhaft schlagenden Wimpern bedeckt ist, welche an anderen Punkten des Velum und der Gallertscheibe fehlen (Taf. I. Fig. 1 und 7). Im Innern des Wulstes verläuft ein Strang von feinfaseriger Beschaffenheit. Derselbe ist im frischen Zustand sehr zart und blass und daher nur mühsam zu sehen; er wird deutlicher bei Behandlung mit Osmiumsäure, welche ihm eine graubräunliche Färbung verleiht, während die bedeckenden Epithelzellen noch längere Zeit durchsichtig bleiben und zunächst nur schärfere Contouren annehmen, so dass über dem Faserring die polygonale Zeichnung der Epitheloberfläche erscheint. Noch klarere Bilder erhält man, wenn man ein mit Osmiumsäure behandeltes Präparat mit Carmin färbt. Hierbei imbibieren sich nicht allein die Kerne der Epithelzellen, sondern es werden auch Kerne im Faserstrang selbst sichtbar. An solchen Carminosmiumpräparaten ist die Gegend des Nervenrings von seiner Umgebung überaus deutlich zu unterscheiden. Zwischen den grossen platten Zellen der Schirmoberfläche und den ebenfalls ansehnlichen trüben Zellen des Velum zieht ein schmaler Streif, in dessen Bereich das Epithel eine ganz andere Beschaffenheit besitzt. Die Zellen, welche am lebenden Object so schön die Flimmerung zeigen, sind so klein und dichtgedrängt, dass auf gleichem Raum mehr als die 10fache Zahl als an anderen Stellen sich vorfindet. Von der Fläche sieht man fast Nichts als die rothgefärbten Kerne, so dass man einen Strang Zellkerne vor sich zu haben glaubt. Die Cuticula darüber ist zarter und hat das grobkörnige Aussehen, durch welches sie sich sonst auszeichnete, verloren.

Der bisher von der Fläche betrachtete Nervenring kann an guten Macerationspräparaten auf grosse Strecken isolirt werden, wenn man durch Zerzupfen oder Abpinseln das ihn bedeckende Epithel entfernt. Als Ganzes betrachtet (Taf. II. Fig. 13) bildet er einen durch die Osmiumsäure gebräunten Strang mit spärlich eingestreuten Kernen, welcher der Stützlamele des Velum unmittelbar an ihrem Ursprung vom Schirmrand auflagert; er setzt sich aus Fasern zusammen, die zwar im Allgemeinen einen circulären Verlauf einhalten, sich dabei aber regellos kreuzen und durchflechten, ohne sich zu Bündeln zu gruppieren; dazwischen sind zahllose kleinere und grössere Körnchen eingebettet.

Bei fortgesetztem Zerzupfen löst sich der Strang in ein Gewirr von Ganglienzellen und Nervenfasern auf. Letztere sind durch die Osmiumsäure, namentlich bei Combination derselben mit Essigsäure, stark gebräunt und sind Fädchen von ganz ausserordentlicher Feinheit, die sich gleichwohl unter günstigen Umständen auf grosse Strecken völlig isolirt darstellen lassen. Die stärksten unter ihnen lassen bei Immersion 2 Oc. 2 eben noch doppelte Contouren erkennen, die Mehrzahl jedoch ist so zart, dass sie nur als Linien erscheinen; Verästelungen haben wir an ihnen nicht beobachtet. Die Ganglienzellen sind meist spindelförmige kleine Körper, die zwei an den zugespitzten Enden entspringende Ausläufer besitzen. Nicht selten theilt sich einer der Ausläufer oder auch beide im weiteren Verlauf. Dagegen finden sich Zellen mit zahlreichen Fortsätzen,

wie eine in Figur 16 α' auf Tafel II dargestellt ist, nur spärlich, vielleicht würde sich jedoch ihre Zahl bei verbesserten Macerationsmethoden vermehren; darauf deutet das häufige Vorkommen von Zellen hin, deren Körper oder Ausläufer mit Spitzchen besetzt sind und somit aussehen, als wären hier ursprünglich feinste beim Zerzupfen abgerissene Fäserchen vorhanden gewesen. — Der Kern der Ganglienzellen ist verhältnissmässig sehr gross und bildet den Körper derselben fast allein; er enthält 1—2 punktförmige Kernkörperchen; wohl in der Hälfte aller Zellen sind zwei Kerne vorhanden.

Auch die Beschaffenheit des Epithels ist am besten an Macerationspräparaten zu studiren. Dasselbe besteht aus niedrigen Cylinderzellen, die eine einschichtige Lage bilden (Taf. II. Fig. 8). Die Zellen enthalten einen runden oder ovalen Kern mit einem oder zwei kleinen Kernkörperchen und sind so schmal, dass der Kern eine wenn auch geringfügige Anschwellung ihres Körpers verursacht. Dies hat zur Folge, dass sie sich einander accommodiren müssen, indem sie entweder eine mehr conische oder flaschenförmige Gestalt annehmen, je nachdem der Kern seinen Platz im peripheren oder centralen Ende einnimmt. Auf Querschnitten gesehen (Taf. I. Fig. 1 und 7) lagern die Kerne auf verschiedener Höhe und zwar ordnen sie sich meistens in zwei Schichten an. — Das periphere Ende der Epithelzelle ist mit einer dünnen Cuticula bedeckt und trägt ein einziges feines Haar, das jedoch bei Macerationspräparaten nur selten erhalten ist. Das centrale Ende verlängert sich in feine Fortsätze, die gewöhnlich zu zweien, selten in grösserer Anzahl vorhanden sind. An Präparaten, bei denen die Epithelzellen (a) zum Theil noch dem Nervenring aufliegen, kann man ihre Fortsätze rechtwinklig umbiegen und sich den Fibrillen des Nervenrings beimengen sehen (Taf. II. Fig. 13). Eine Grenze zwischen diesem und dem darüber befindlichen Epithel kann somit nicht gezogen werden; vielmehr schieben sich die Nervenfasern zum Theil sogar zwischen die centralen Enden der Epithelzellen ein. Da diesen Untersuchungen zufolge das Epithel in unmittelbarem anatomischen Zusammenhang mit dem Nervenring steht, werden wir es im Folgenden als Sinnesepithel bezeichnen.

Ueber die Lagerung des Nervenrings erhalten wir Aufschluss durch Querschnitte, die durch den Schirmrand gelegt sind (Taf. I. Fig. 1 und 7). Auf solchen erscheint der Fibrillenstrang (nr¹) als eine dunkle körnige Masse, die sich nur undeutlich gegen das ebenfalls etwas körnig geronnene Sinnesepithel (a) absetzt. Ausser den auf verschiedener Höhe gelegenen Kernen des letzteren bemerkt man dann und wann auch Kerne in der Masse des Nervenrings selbst. Gegen die platten Zellen, welche die Schirmoberfläche bedecken, schneidet das Sinnesepithel mit einer scharfen Linie ab, weniger deutlich ist dagegen die Grenze gegen die gleichfalls hohen Elemente der dorsalen Velumseite. Unter dem Nervenring liegt die Stützlamelle des Velum, die hier wegen ihrer Feinheit nicht in allen Fällen nachweisbar ist, während sie distalwärts selbst auf dicken Schnitten nicht übersehen werden kann. Nach einwärts (in allen Zeichnungen auf der linken Seite) treffen wir bei *Cunina lativentris* auf den Ringkanal (Taf. I. Fig. 1 r), dessen oberes Epithel sehr niedrig ist, während das untere aus hohen blasigen Zellen besteht, bei *Cunina sol maris* dagegen (Taf. I. Fig. 7 r) und bei *Aeginopsis* treffen wir auf das Rudiment desselben. Zwischen dem Ringkanal oder dem ihm entsprechenden Zellstrang einerseits und dem Epithel und der Nervenmasse andererseits zieht sich eine wenn auch feine so doch mit aller Sicherheit nachweisbare Membran hin, die Verlängerung der Stützlamelle des Velum. Es ist diese Thatsache von hervorragender Bedeutung, da die in Rede stehende Membran die Grenzscheide des Ektoderms ist und der Nervenring durch seine Lagerung nach aussen von derselben als eine dem Ektoderm zugehörige Bildung gekennzeichnet wird.

Eine besondere Schilderung verlangt das Verhalten des Nervenrings an den Einkerbungen des Schirmrands. Wie wir früher hervorgehoben haben, entspringen hier die nach der Basis der Tentakeln verlaufenden Radialfurchen, an deren Grund sich das Epithel zu den Radialsträngen verdickt. In diese Radialstränge lenkt ein Theil des Nervenrings über, während die Hauptmasse direct von einem Lappen zum andern tritt und hierbei nur einen kleinen der Einkerbung entsprechenden Bogen bildet.

Der Radialstrang (Taf. X. Fig. 4. 5. 6 ns), welcher bei den einzelnen Arten einen verschiedenen Grad der Ausbildung besitzt, ist am entwickeltsten bei *Cunina lativentris* (Fig. 4), wo er sich sowohl durch seine Dicke als auch durch seine Breite auszeichnet. Wir können bei dieser Meduse an ihm dreierlei Bestandtheile unterscheiden, die sich durch Maceration von einander isoliren lassen; es sind dies Muskelfibrillen, nervöse Elemente und Epithelzellen.

Die Muskelfibrillen sind lange an beiden Enden spindelig zugespitzte Fasern, die sich von denen der Subumbrella durch den Mangel der Querstreifung unterscheiden; sie verlaufen einander parallel und bilden am Grund der Radialfurchen eine einzige Schicht, die vom Schirmrand bis zur Basis der Tentakeln reicht. In geringen Abständen von einander liegen sie der unter ihnen befindlichen Stützlamelle unmittelbar auf und sind nur schwer von ihr zu trennen; an Macerationspräparaten gelingt es daher leicht, den gesammten Radialstrang bis auf die Muskelfasern zu entfernen, so dass nur die letzteren und die mit ihnen sich kreuzenden Fibrillenzüge der Subumbrella an der Stützlamelle haften bleiben. Am Schirmrand, an dem die Radialfurchen beginnt, strahlen die Fasern fächerartig aus, an der Basis der Tentakeln gehen sie in die Musculatur der letzteren über.

Die in den Radialstrang übertretenden Theile des Nervenrings liegen zu beiden Seiten der Muskelfibrillen am Rand der Furchen und ordnen sich hier zu einem Strang von Nervenfasern und Ganglienzellen, der den Tentakel mit dem Nervenring verbindet. Sie sind nur in der Nähe des Schirmrands leicht zu erkennen, später verlieren sie sich mehr oder minder unter den anderweitigen Bestandtheilen des Radialstrangs. Die Hauptmasse des letzteren sind Epithelzellen, kleine rundliche Gebilde, deren Körper fast allein aus dem Kern besteht, während das Protoplasma auf eine dünne Schicht reducirt ist, die an den Macerationspräparaten meistens von blasigen Räumen durchsetzt wird; nur wenige der Zellen enthalten Nesselkapseln, die meisten zeigen eine indifferente Beschaffenheit.

Die Dicke und Breite des Radialstrangs wechselt mehrfach in seinem Verlauf. Derselbe ist am breitesten in unmittelbarer Nähe des Schirmrands und an der Basis des Tentakels, welche hufeisenförmig von ihm umfasst wird, die dazwischen liegende Strecke ist dagegen bedeutend schmaler. Die grösste Dicke besitzt der Strang in seinem mittleren Verlauf und zu beiden Seiten der Tentakelbasis, wo er zwei schon von F. MÜLLER (69) und HAECKEL (37) beschriebene Wülste erzeugt. Man kann diese Veränderungen zum Theil schon durch Betrachtung einfacher Flächenbilder nachweisen (Taf. X. Fig. 4 ns), noch besser jedoch durch den Vergleich von Querschnitten, die aus verschiedenen Theilen des Verlaufs entnommen sind; dergleichen Querschnitte sind auf Tafel II in den Figuren 7. 9 und 10 dargestellt und zwar stammt der erste derselben aus der in der Nähe der Tentakelbasis gelegenen Anschwellung des Radialstrangs, der zweite aus seinem mittleren Verlauf, der dritte aus seinem Anfangstheil nahe dem Schirmrand. Auf allen diesen Figuren sieht man zu beiden Seiten des Stranges und durch eine Membran von ihm getrennt den radialen Schenkel des Ringkanals (r), nach unten von ihm die durch die Stützlamelle getrennte Subumbrella (d²). Innerhalb des Radialstrangs selbst unterscheiden wir in der kleinzelligen Epithelmasse vereinzelte Nesselzellen (z) und unter derselben die Querschnitte der Muskelfasern (m). Die Nervenfasernzüge sind nur auf dem

Durchschnitt aus der Nähe des Schirmrands bemerkbar, wo sie die seitlichen Parteen des Stranges bilden (n). — Erwähnung verdient noch, wie scharf sich die Zellmasse gegen das Epithel der oberen Schirmfläche absetzt.

Bei *Cunina sol maris* ist der Radialstrang trotz der beträchtlicheren Grösse des Thieres unansehnlicher als bei *Cunina lativentris*; in seinem ganzen Verlauf (Taf. X, Fig. 6) ist er gleich schmal und nur in der Nähe der Tentakeln verbreitert er sich, die Basis derselben hufeisenförmig umfassend. Auch die Dicke des Stranges ist unbedeutend, da er nur von zwei Zellschichten gebildet wird. Auf Durchschnitten (Taf. II, Fig. 11) ergeben sich dieselben Lagebeziehungen wie bei *Cunina lativentris*. Auf beiden Seiten des Stranges liegen körnige Zellen, in welchen wir das Rudiment des radialen Schenkels des Ringkanals (r) zu erblicken haben; unter ihm zieht das Epithel der Subumbrella hin (d²); Subumbrella und Radialstrang werden durch eine kräftige Stützlamelle von einander getrennt.

Unter den histologischen Bestandtheilen, die wir durch Maceration isoliren, sind auch hier wieder die Muskeln und Nerven die wichtigsten. Die ersteren zeigen die schon bei *Cunina lativentris* besprochene Beschaffenheit, sind aber entsprechend der geringen Ausbildung des Radialstrangs weniger zahlreich. Die nervösen Fasern hingegen sind stark entwickelt und fallen um so mehr in die Augen, je mehr die übrigen Bestandtheile in den Hintergrund treten. Sie ordnen sich zu beiden Seiten des Stranges in zwei Zügen an, die den Rändern der Radialfurche parallel verlaufen und hier ohne Mühe auf Querschnitten nachgewiesen werden können (Fig. 11 n). Vortrefflich überblickt man dieselben ohne viele Präparation, wenn man an macerirten Cuninen die Ränder der Furche aus einander zieht und den Strang glatt ausbreitet; es werden dann, besonders wenn man noch das bedeckende Epithel durch Pinseln entfernt hat, sofort die sehr charakteristischen Elemente deutlich. Ausser feinen Fibrillen, wie wir sie schon vom obern Nervenring kennen, erblicken wir starke Fasern, welche fast Muskelfasern an Dicke gleich kommen (Taf. II, Fig. 6); vor Allem aber überrascht der Reichthum an Ganglienzellen. An keiner Stelle und bei keiner Meduse fällt es, so weit wir die Verhältnisse kennen, so leicht, dieselben zu isoliren, als hier. Selbst bei einer mässig guten Maceration erhält man ein- oder zweikernige Zellen mit langen Ausläufern, die bei Imm. 2. Oc. 2 über mehrere Gesichtsfelder zu verfolgen sind (Taf. II, Fig. 16 β). Die meisten derselben sind bipolar, doch besitzen viele auch mehrere Fortsätze, wie z. B. in Figur 16 β eine bipolare Ganglienzelle dargestellt ist, bei der jeder Fortsatz sich aufs neue theilt, so dass schliesslich im Ganzen 4 vorhanden sind. Wie die Nervenfasern, so zeichnen sich auch die Ausläufer der meisten Ganglienzellen durch ihre Stärke aus und muss es diesem Umstand zum Theil zugeschrieben werden, dass die Isolation so leicht gelingt.

Muskelfasern, Nervenfibrillen und Ganglienzellen liegen in einer Schicht und sind von grossen platten Epithelzellen bedeckt, die sich von den angrenzenden Elementen der Schirmoberfläche nur durch ihren grösseren Protoplasmareichthum unterscheiden. Sie besitzen eine grobkörnige Cuticula und scheinen mit ihrer Basis die unterliegenden Ganglienzellen in ähnlicher Weise zu umhüllen, wie wir es beim unteren Nervenring noch näher kennen lernen werden.

Am unansehnlichsten sind die Radialstränge bei *Aeginopsis*, die wir deshalb auch nicht genauer untersucht haben. Wie die Radialfurchen sind sie in Vierzahl vorhanden und bestehen aus wenigen Fasern, die zum Theil wohl muskulöser, zum Theil nervöser Natur sind und spärlich eingestreute Zellen enthalten. Die zwei zur Basis der Tentakeln tretenden Stränge sind noch verhältnissmässig am stärksten, sie enden hier mit einer zellenreichen Anschwellung, während die anderen auf der Schirmoberfläche allmählich auslaufen.

Mit dem oberen Nervenring hängen ausser den Radialsträngen noch eigenthümliche Bildungen zusammen, die in ihrem Vorkommen auf *Cunina lativentris* beschränkt sind und von FRITZ MÜLLER (69) als Nesselstreifen, von HAECKEL (37) als marginale Mantelspangen bezeichnet wurden. Wir werden im Folgenden den ersten Namen beibehalten.

Die Nesselstreifen wurden schon von GEGENBAUR (33 S. 262) bei der *Aegineta rosea* und von MC. CRADY (63) bei der *Cunina octonaria* beobachtet und von ersterem als „leistenförmige Bänder“ beschrieben, welche auf dem Magensack beginnend sich spangenartig bis auf das Velum erstrecken und sich durch zahlreiche feine Körnchen und Bläschen auszeichnen. Sie sollen sich auf der Höhe von Vorsprüngen befinden, die bei der Contraction zum Vorschein kommen. F. MÜLLER fasst die Gebilde als „scharf begrenzte an der Basis eines Randbläschens beginnende Streifen“ auf, deren Oberhautzellen Nesselkapseln erzeugen; HAECKEL dagegen hält die Nesselstreifen für dieselben Organe wie die Mantelspangen der Geryoniden und schreibt ihnen den gleichen Bau zu. Demzufolge unterscheidet er an ihnen einen cylindrischen Knorpelstreifen, der unter rechtem Winkel vom Knorpelring entspringt und an der Aussenfläche der Gallerte emporsteigt, ein ihn umhüllendes Muskelrohr und einen Beleg von Epithelzellen, der sich durch den Reichthum an Nesselzellen auszeichnet. Ferner macht er wie F. MÜLLER auf ihre constanten Lagebeziehungen zu den Sinneskörpern aufmerksam, welche letzteren stets an der Basis einer Mantelspange sich erheben. Die Mantelspangen sollen so als Stützapparate fungiren und den Sinneskörper stets auswärts gewandt halten.

Nach unseren eigenen Untersuchungen finden sich die Nesselstreifen in der Anzahl von 4—5 in dem Zwischenraum zwischen zwei Einkerbungen des Schirmrands und sind Zellspangen, die vom Ringnerv entspringen, in radiärer Richtung auf der Gallerte emporsteigen und sich scharf gegen die Umgebung absetzen. Bei jungen Thieren sind sie kurz und breit und besitzen eine zungenförmige Gestalt; bei älteren Medusen sind sie schmaler aber bedeutend länger und bilden dann Leisten, die verbreitert und abgerundet enden; unter ihnen ist der Schirm etwas verdickt, so dass ein sattelartiger Vorsprung entsteht; auf der Höhe desselben lagern sie in einer seichten Vertiefung der Gallerte, ragen aber gleichwohl vermöge ihrer beträchtlichen Dicke etwas über das Plattenepithel des Schirms hervor. Wie schon ihr Name andeutet, umschliessen sie zahlreiche Nesselkapseln; ausserdem sind sie wie der Nervenring von Flimmern über und über bedeckt.

Querschnitte und Isolationspräparate ergaben, dass die Nesselstreifen rein ektodermale Bildungen sind. Ein Knorpelstrang, den wir bei den Mantelspangen der Geryoniden kennen lernen und als einen Abkömmling des Entoderms näher beschreiben werden, ist nicht vorhanden; ebenso fehlen Muskelfasern, so dass wir die Organe nicht auf gleiche Stufe mit den Mantelspangen stellen können. Ausser Nesselzellen, deren Anwesenheit wir schon hervorgehoben haben, sind nur noch zwei Arten von Zellen vorhanden, unter denen sich eine sehr dünne Lage von Nervenfasern ausbreitet. Zumeist sind es Cylinderzellen, wie wir sie schon als Bedeckung des Nervenrings kennen gelernt haben (Taf. II. Fig. 5 *a*); wie diese besitzen sie, um sich in einander schieben zu können, bald eine mehr flaschenförmige, bald eine mehr conische Gestalt; an ihrem hinteren Ende gehen sie in feine Fortsätze über und tragen so zur Bildung der faserigen Schicht bei, die zwischen dem Epithel und der Gallerte liegt und mit zahlreichen Fädchen an abgezupften Stücken von macerirten Nesselstreifen über den Rand hervorragt.

Zwischen den Cylinderzellen, die wahrscheinlich die Flimmerhaare tragen, kommen noch rundliche Zellen vor, die schon auf Flächenbildern durch ihre Grösse auffallen (Taf. II. Fig. 5 *β*). Dieselben sind selten einkernig, meist enthalten sie eine grössere Kernzahl; charakteristisch ist für sie — wenigstens an Macerationspräparaten — die blasige Beschaffenheit des Protoplasma.

Der zweite Haupttheil des Centralnervensystems der Aeginiden ist der untere Nervenring. Derselbe nimmt die entsprechende Stelle auf der ventralen Seite der Meduse ein, welche der obere auf der dorsalen inne hat. Wie wir schon bei der Besprechung des Schirmrands kennen gelernt haben, findet sich unter dem letzteren ein schmaler Saum, in dem keine Muskelfibrillen gebildet werden, der somit die Muskelschicht der unteren Seite unterbricht und in die des Velum und der Subumbrella scheidet. Inmitten dieser Stelle verläuft der untere Nervenring (Taf. I. Fig. 1 und 7 nr²) dicht unter dem oberen. Zu seiner Untersuchung eignet sich am meisten *Cunina sol maris*, weniger ihrer Körpergrösse wegen, als wegen der rudimentären Beschaffenheit des Ringkanals, der bei *Cunina lativentris* die Beobachtung ausserordentlich erschwert, da er der Subumbrella fest aufhaftend nicht ohne Zerreißen des Präparats entfernt werden kann. Die folgenden Angaben beziehen sich daher vornehmlich auf die erstgenannte Meduse.

Wenn wir an einer in Osmium-Essigsäure macerirten und nachträglich gefärbten *Cunina* den oberen Nervenring durch Pinseln entfernen und die Schirmgallerte abziehen, darauf das so erhaltene Präparat von der ventralen Seite aus betrachten, so erblicken wir einen Strang (Taf. II. Fig. 3 nr²), der inmitten der muskelfreien Stelle dem Schirmrand parallel verläuft und ungefähr gleich weit von der Subumbrella wie von den Muskeln des Velum entfernt ist. Der Strang besteht aus kleinen rundlichen Zellen, die durch die Osmiumsäure auffallend gedunkelt sind und zu zwei, drei oder gar vier in einer Querreihe dicht neben einander lagern. Dieselben enthalten einen grossen runden oder ovalen Kern, der mit 1—2 kleinen Kernkörperchen ausgestattet und von einer dünnen Protoplasmaschicht umgeben ist, nicht selten begegnen wir auch zwei Kernen in einer Zelle.

Unter den geschilderten Zellen ziehen in der Richtung des Schirmrands undeutliche Faserbündel, über ihnen breitet sich die polygonale Zeichnung von Epithelzellen aus, die den Strang vollkommen bedecken. Nach beiden Seiten gehen die Epithelzellen in die des Velum und der Subumbrella über; sie theilen mit denselben die eigenthümlich körnige Beschaffenheit der Cuticula, unterscheiden sich aber von ihnen durch geringere Grösse.

Der geschilderte vom Epithel bedeckte Strang, in welchem wir den unteren Nervenring vor uns haben, lässt sich durch Abpinseln seines Epithelüberzugs frei legen und ohne Mühe in seine Elemente, die Nervenfasern und Ganglienzellen zerlegen. Erstere (Taf. II. Fig. 14) zeichnen sich durchgängig durch ihre bedeutende Dicke aus; die feinsten unter ihnen, die der Zahl nach am zahlreichsten vertreten sind, sind immer noch ansehnlicher als die dicksten Fibrillen der dorsalen Seite. Zwischen ihnen verlaufen starke Fasern, ähnlich den schon vom Radialstrang beschriebenen; sie sind zwar weniger zahlreich als die feinen Fibrillen, tragen aber gleichwohl durch ihre bedeutende Dicke ebenso viel wie diese zur Masse des Nervenrings bei; der Durchmesser ihres Querschnitts schwankt zwischen 1μ und $3,5\mu$. Die starken und feinen Fasern halten zwar im Allgemeinen die gleiche circuläre Richtung ein, durchflechten sich aber dabei in regelloser Weise. Sie bilden nur eine dünne Schicht, die unmittelbar auf der zu Grunde liegenden Stützlamelle sich ausbreitet.

Die Ganglienzellen setzen den bei der Betrachtung des Flächenbildes schon beschriebenen Strang zusammen. Sie besitzen der überwiegenden Mehrzahl nach nur zwei Fortsätze (Taf. II. Fig. 3 g und Fig. 16 a), welche dieselben Unterschiede der Dicke zu erkennen geben wie die Nervenfasern; thatsächlich sind sie Nichts als umschriebene Anschwellungen, die in den Verlauf der letzteren eingeschaltet sind und 1—2 Kerne umschliessen. Die Anschwellungen sind nur auf einer Seite der Nervenfaser entwickelt und bilden hier höckerartige Vorsprünge, während die Contour der anderen Seite glatt und unverändert vorüberzieht. Diese eigenthümliche Beschaffenheit wird verständlich, wenn man den Nervenring in Zusammenhang mit dem ihn bedeckenden Epithel

isolirt und das erhaltene Präparat von der Seite aus betrachtet; dann gewahrt man, dass alle Höcker gegen die untere Fläche des Epithels gerichtet sind und dass ein jeder derselben in einer besonderen Nische lagert, die von einer oder mehreren Epithelzellen gebildet wird. Letztere scheiden die unter ihnen liegenden gangliösen Elemente in ganz ähnlicher Weise ein, wie die Pigmentzellen der Retina die Stäbchen. Isolirte Epithelzellen zeigen daher (Taf. II. Fig. 15) noch die Vertiefungen, in denen die Ganglienzellen eingebettet waren und senden von ihrer Basis lange Bärte von Protoplasmafortsätzen aus, die sich in natürlicher Lagerung zwischen die Bestandtheile des Nervenrings einschieben.

Auf Querschnitten (Taf. II. Fig. 1 und 7 nr²) bemerkt man wenig von dem unteren Nervenring. Zwar ist es auffallend, dass in dem stumpfen Winkel, den das Velum und die untere Schirmfläche mit einander bilden, das Epithel so hoch und die Kerne so zahlreich sind; aber es lässt sich bei der Gleichförmigkeit, welche die gehärteten Präparate annehmen, nicht behaupten, welche Kerne dem Epithel zugehören und welche den Ganglienelementen. Auch die Querschnitte der dicken Fasern verschwinden in der gleichmässigen Körnelung des Präparats meistens vollständig.

Oberer und unterer Nervenring sind von einander durch die Stützlamelle des Velum getrennt. Dieselbe ist, wie wir schon früher hervorgehoben haben, an der entsprechenden Stelle von grosser Feinheit und reisst daher leicht ein. Hierbei bleibt der Nervenring bald am Schirmrand, bald am Velum hängen. Es fragt sich nun, in wieweit die durch die Membran bedingte Sonderung des Nervenrings in zwei Portionen eine vollständige genannt werden kann. Auf Querschnitten hat es oft den Anschein, als ob ab und zu Lücken vorhanden seien, ja als ob sogar Fasern von einer Seite zur anderen übertreten. Allein diese Bilder können wohl einen Zusammenhang wahrscheinlich machen, jedoch die Existenz desselben nicht beweisen. Die Stützlamelle ist zu fein, als dass sie nicht stellenweise, namentlich wo sie Falten bildet, selbst auf dünnen Schnitten übersehen werden könnte. — Auch Flächenansichten haben zu keinem Resultat geführt. Denn wenn man auch dahin gelangt ist, was sehr schwer fällt, die Membran, ohne sie zu zerreißen, vom oberen und unteren Nervenring vollständig zu reinigen, so ist sie doch so durchscheinend, dass es unmöglich ist, etwa vorhandene Oeffnungen zu erkennen. Da somit die Aeginiden höchst ungeeignete Objecte sind, um den Zusammenhang des oberen und unteren Nervenrings zu erkennen, verweisen wir auf die Darstellung der Geryoniden, bei denen wir in Bezug auf diesen Punkt weiter gekommen sind.

An die Schilderung des Centralnervensystems schliesst sich endlich die Frage nach seiner peripheren Ausbreitung, eine Frage, die unstreitig zu den allerschwierigsten in der Medusenorganisation gehört. Denn wenn wir von den starken Faserzügen in den Radialsträngen absehen, die wir beim oberen Nervenring besprochen haben und die wir aus mehrfachen Gründen auch als ehemalige und durch die Wanderung der Tentakel abgelöste Theile desselben betrachten können, sind wir nirgends stärkeren Nervenstämmen begegnet, die sich vom Nervenring abgezweigt hätten. In der That erfolgt auch die Ausbreitung des peripheren Nervensystems in einer ganz anderen, sehr eigenthümlichen Weise, auf die wir erst durch ein genaues Studium der Subumbrella aufmerksam geworden sind.

An der Subumbrella haben wir bei der allgemeinen Besprechung der Medusenorganisation zwei Schichten unterschieden, eine Lage circulärer, quergestreifter Muskelfibrillen und ein Plattenepithel, welches diese bedeckt und ursprünglich auch gebildet hat; zwischen beiden schieben sich die Elemente des Nervensystems ein. Wenn man die Subumbrella einer in Osmium-Essigsäure macerirten *Cunina* glatt ausbreitet, so gewahrt man unter dem Epithel und zum Theil zwischen

den Elementen desselben hin und wieder Zellen, die sich durch dunkle Färbung auszeichnen, einen oder zwei in Carmin besonders stark sich färbende Kerne enthalten und in Folge der genannten beiden Eigenthümlichkeiten leicht kenntlich sind (Taf. II. Fig. 3 g). Die Zellen senden feine Ausläufer aus, die sich zwischen Epithel und Musculatur oft auf grosse Strecken verfolgen lassen und an abgerissenen Fetzen macerirter Präparate häufig weit über den Rand hervorragen. Bald bildet die Zelle nur 2 derartige Ausläufer, bald eine grössere Anzahl (3—5). Die Ausläufer verästeln sich und geben feinsten Fädchen den Ursprung, die undeutlicher werden und schliesslich verschwinden, ohne dass sich über ihre Endigungsweise etwas Sicheres ermitteln liesse. Eine derartige sternförmige Zelle der Subumbrella ist in Figur 3 a auf Tafel II mit Hinweglassung der Muskelfasern und des Epithels dargestellt.

Benachbarte Zellen begegnen sich in ihrer Ausbreitung, wobei dann ihre Ausläufer sich an einander legen, um eine Zeit lang gemeinsam zu verlaufen; so entstehen feine aus 2—3 Fäserchen gebildete Stränge, die sich unter einander zu einem Netzwerk vereinen, dessen Knotenpunkte durch ein oder zwei Zellen bezeichnet werden. Wir haben es somit mit einem unter dem Epithel der Subumbrella gelegenen zarten Plexus zu thun, der sich den Plexusbildungen vergleichen lässt, wie sie in vielen Organen höherer Thiere als Endausbreitungen des Nervensystems beobachtet worden sind.

Das subumbrellare Zellennetz hängt mit dem unteren Nervenring zusammen, indem Ganglienzellen, welche dem letzteren dicht anlagern, mit einem Theil der Fortsätze in ihn einbiegen, mit einem anderen in den Plexus eintreten. Diese einfachste Art der Verbindung vollzieht sich im gesammten Verlauf des Nervenrings, ohne dass bestimmte Ausstrahlungspunkte in ihm kenntlich wären.

Gangliennetze, wie wir sie in der Subumbrella kennen gelernt haben, sind sehr wahrscheinlich in allen Organen des Körpers verbreitet, doch haben wir selbst sie nur noch in den Tentakeln beobachtet, und auch hier nur in sehr unvollkommener Weise. Zwischen dem Epithel, das sich durch Einlagerung concrementartiger Körperchen auszeichnet, und den dünnen glatten Muskelfibrillen finden sich kleine Zellen mit Ausläufern, die entweder einen rundlichen Körper besitzen oder — was noch häufiger der Fall ist — lang gestreckt sind, so dass sie fast Stäbchenform annehmen. Die letzteren Zellen enthalten einen ebenfalls lang gestreckten Kern und liegen dem Faserverlauf der Muskelfibrillen parallel. Leider ist es uns nicht geglückt, an ihnen ansehnlichere Fortsätze zu isoliren, welche ihre Natur als Ganglienzellen ganz sicher gestellt hätten.

Literatur. Die Aeginiden gehören zu den Medusen, bei denen schon von früheren Autoren ein Nervensystem beschrieben worden ist. Die ersten Angaben hierüber rühren von MC. CRADY (62 S. 75) her. Derselbe beschreibt bei jungen Cuninen, die er parasitisch im Magen von *Turritopsis* fand und später als Entwicklungsformen von *Cunina octonaria* erkannte, einen „zarten Faden, der zwischen den Magentaschen von Tentakelbasis zu Tentakelbasis ziehe und aus etwas verlängerten Zellen bestehe, an denen keine Contraktionen beobachtet worden seien. Vielleicht sei der Strang das Rudiment eines Nervenrings um den Magen“. Diese Beschreibung und die zugehörige Abbildung lassen es uns wahrscheinlich erscheinen, dass MC. CRADY einen Streifen protoplasma-reicher Zellen, den wir bei jungen Thieren am inneren Rand der Subumbrella hinlaufen sahen, für einen Nervenring gehalten hat, den Nervenring selbst kann er nicht vor Augen gehabt haben, da er den Strang in einiger Entfernung von den Sinneskörpern zeichnet.

Kurze Zeit darauf erschien die Arbeit von F. MÜLLER (69 S. 46) über *Cunina Koellikeri*. Bei dieser Meduse „rechnet er zum Nervensystem einmal einen matten am Saum der Randlappen

sich hinziehenden Streifen, in dem man zart contourirte Zellen unterscheidet, der bei den Randbläschen anschwillt und zur Concretion einen Strang abgiebt, und zweitens ein paar anscheinliche Wülste an der Basis jedes Tentakels, zu denen er wiederholt jenen andern Streifen glaubt verfolgt zu haben“. F. MÜLLER hat bei dieser Schilderung den Wulst des oberen Nervenrings und den Radialstrang mit seiner terminalen Anschwellung vor Augen gehabt, somit Organe, die entweder ganz oder doch wenigstens zum Theil dem Nervensystem angehören; indessen fehlen in seiner Darstellung die genaueren histologischen Angaben, welche allein die Deutung rechtfertigen können.

Die ausführlichsten Mittheilungen endlich über die Anwesenheit eines Nervensystems hat HAECKEL (37) bei *Cunina rhododactyla* gemacht. In dem von F. MÜLLER als Nervenring gedeuteten Strang unterscheidet HAECKEL zwei Theile: den eigentlichen Nerv und den Ringknorpel. Den letzteren schildert er als „einen schmalen cylindrischen etwas platt gedrückten Strang von ungefähr 0,03 Mm. Durchmesser, der an dem untersten Rand des Gallertmantels unmittelbar unter dem unteren Rand des Ringgefäßes liegt und dem äusseren Rand des Velum“ — (HAECKEL bezeichnet den freien Rand als den inneren) — „zur Insertion dient“; er soll aus kleinen Knorpelzellen bestehen, die durch geringe Mengen von Intercellularsubstanz getrennt sind. Erst in einer Furche des Knorpelrings zwischen diesem und dem Ringkanal nahe der Insertion des Velum soll der Ringnerv verlaufen und zwar als ein heller blasser feingestreifter Strang, der wegen seiner Feinheit nicht habe isolirt werden können. Als Ganglien im Ringnerv werden Anschwellungen gedeutet, die sich entsprechend den Sinneskörpern finden und auf ihrer Oberfläche lange Zellen mit starren Tastborsten tragen. Ausser Nerven, welche zu den Concretionen gehen, werden keine Seitenzweige des Ringnerven erwähnt und somit auch die von F. MÜLLER zum Nervensystem gerechneten Radialstränge und die Wülste an den Tentakeln davon ausgeschlossen.

In dieser Darstellung und in der zu ihr gehörigen Abbildung (Fig. 71 auf Taf. IX) ist die Lagerung des Nervenrings richtig bezeichnet. Dagegen können wir den Angaben über die Anwesenheit eines Knorpelrings nicht beistimmen. Was HAECKEL als solchen bezeichnet, sind offenbar die Sinnesepithelien, da Zellen, welche durch Ausscheidung von Intercellularsubstanz die Function von Stützgewebe übernommen hätten, bei keiner der von uns untersuchten Aeginiden am Mantelrand existiren.

c. Die Sinnesorgane der Aeginiden.

Mit dem oberen Nervenring der Trachymedusen stehen charakteristisch gebaute, in wechselnder Anzahl am Schirmrand vertheilte Organe im Zusammenhang, die schon seit langem bekannt sind, von Seiten der Forscher aber eine sehr verschiedenartige Deutung erfahren haben. Bald wurden sie für Augen, bald für Gehörorgane gehalten, ohne dass jedoch die eine wie die andere Auffassung eine sichere anatomische Begründung erfahren hätte. Aus Gründen, die erst später erörtert werden können, betrachten wir sie als Gehörorgane und unterscheiden nach ihrem Bau zwei Arten, offene Gehörorgane und geschlossene Gehörorgane oder Hörbläschen.

Die Gehörorgane der Aeginiden gehören der ersten Gruppe an und sind Fortsätze, die auf dem Nervenring aufsitzen und frei in das umgebende Wasser hervorragten. Sie bestehen aus zwei nur durch ein feines Stielchen mit einander verbundenen Abschnitten: einem basalen, der als eine locale Anschwellung des Nervenrings betrachtet werden kann, und einem peripheren, der dieser Anschwellung wie ein kleines Tentakelchen aufsitzt; jenen werden wir im Folgenden als Hörpolster (hp), diesen als Hörkölbchen (hk) bezeichnen.

Bei den einzelnen Arten, die wir untersucht haben, sind die Organe sehr verschieden gestaltet und verlangen daher eine getrennte Beschreibung. Die ursprünglichste Form besitzt zweifellos *Cunina lativentris*, ihr schliesst sich *Aeginopsis* aufs engste an, während sich *Cunina sol maris* weit von ihr entfernt. Die drei Arten sollen daher auch in der angegebenen Reihenfolge besprochen werden.

Bei *Cunina lativentris* sind die Gehörorgane je nach der Grösse und dem Alter des Thieres in sehr verschiedener Anzahl vorhanden. Bei dem grössten Exemplare, das wir haben untersuchen können und das einen Durchmesser von 1.5 Ctm. besass, zählten wir in dem Raum zwischen zwei Tentakeln 4—5 und, da die betreffende *Cunina* mit 12 Tentakeln versehen war, nahe an 60 beim ganzen Thier. Bei jüngeren Individuen ist sowohl die Zahl der Tentakeln als die Zahl der zwischen zwei Tentakeln stehenden Sinnesorgane eine geringere; so fanden sich z. B. bei der jüngsten von uns beobachteten *Cunina*, einer noch nicht 1 Mm. messenden Meduse, im Ganzen 4 Hörorgane und 4 Tentakeln vor. Jene sitzen auf dem Ringnerv an den Ursprungsstellen der Nesselstreifen, meistens vereinzelt, seltener paarweis vereint; im letzteren Falle steht eins dicht neben dem anderen. Zuweilen haben wir *Cuninen* beobachtet, bei denen die Duplicität die Regel war.

Das Gehörpolster (Taf. I. Fig. 2 und 3 hp) ist eine nicht sehr bedeutende Verdickung des Ringnervenzustes und geht allmählich ohne sich scharf abzusetzen in denselben über; es ist breiter in tangentialer als in radialer Richtung und bildet eine Art Sockel, von dessen Mitte sich das Gehörkölbchen (hk) erhebt. Dieses ist ein walzenförmiger Körper, der ungefähr doppelt so lang als breit ist und einem kleinen rudimentären Tentakel ähnelt. Sein basales Ende ist gegen das Gehörpolster tief eingeschnürt und hängt mit ihm nur mit Hilfe eines kurzen feinen Stielchens zusammen; sein freies Ende ist dagegen etwas verdickt und umschliesst meist zwei Concretionen (o), von denen die periphere gewöhnlich am grössten ist und neben denen sich dann und wann noch kleinere vorfinden. Die Concretionen, welche ihrer Function nach auch als Otolithen bezeichnet werden, brechen das Licht stark wie Oeltropfen, unterscheiden sich aber von diesen schon in der Form durch ihren undeutlich krystallinischen Bau, indem sie von hexagonalen Flächen begrenzt werden, die mit abgerundeten Kanten in einander übergehen. Sie lösen sich ohne Aufbrausen selbst in schwachen Säuren auf; schon dünne Osmiumsäure genügt, um sie nach einiger Zeit zu zerstören. Hierbei bleibt stets ein organisches Substrat zurück, in dem die wahrscheinlich aus einer Kalkverbindung bestehenden mineralischen Bestandtheile abgelagert waren; dasselbe bildet eine Blase mit dicken faltig geschrumpften Wandungen. Die Oberfläche des Gehörorgans ist mit Haaren (hh) bedeckt. Besonders erhebt sich vom Hörpolster ein Wald starrer Borsten von so beträchtlicher Länge, dass ihre Spitzen nahezu bis an das Ende des Gehörkölbchens reichen und letzteres von ihnen allseitig umfasst wird. Für gewöhnlich sind die Borsten etwas nach einwärts gekrümmt und unbeweglich, nur selten bemerkt man an ihnen schwache zitternde Bewegungen. Die vom Hörkölbchen entspringenden Haare kreuzen sich in ihrem Verlauf mit denen des Hörpolsters; sie sind kürzer und spärlicher wie diese, zeichnen sich aber immerhin noch durch Stärke und Länge vor den Flimmern des auf dem Nervenring befindlichen Sinnesepithels aus.

Eine genauere histologische Untersuchung des Gehörorgans ergibt, dass das Hörpolster von denselben Bestandtheilen gebildet wird wie der Nervenring. Betrachtet man bei einer mit Osmiumsäure und Carmin behandelten *Cunina* das Hörpolster von der Fläche, so erblickt man die polygonale Felderung, die durch das Sinnesepithel bedingt wird, und darunter die feinfaserigen Nervenzüge. Durch Maceration erhält man dieselben zarten Fibrillen und Ganglienzellen,

wie wir sie schon von anderen Stellen des Nervenrings kennen, und nur die Epithelzellen unterscheiden sich von den gewöhnlichen Sinneszellen durch ihre bedeutendere Länge und durch den Besitz der charakteristischen Hörhaare, die jedoch bei Macerationspräparaten meist abgefallen sind. Das Hörpolster ist somit nichts als eine Anschwellung des Nervenrings, die durch die Verlängerung der epithelialen Elemente und durch die Vermehrung der Nervenmasse bedingt ist.

Das Hörkölbchen (Taf. I. Fig. 2 und 3 hk) setzt sich aus zwei auch im frischen Zustand scharf und deutlich von einander geschiedenen Theilen zusammen: einem in der Axe verlaufenden cylindrischen Strang und einem die steifen Haare tragenden epithelialen Ueberzug. Der Axenstrang endet beiderseits abgerundet und umschliesst die schon besprochenen Concretionen, er wird wie die Axe eines soliden Tentakels von einer einzigen Reihe von Zellen gebildet, die wie die Stücke einer Geldrolle geschichtet sind oder sich keilförmig von links und rechts in einander schieben. Die meisten von ihnen sind nur wenig grösser als der von ihnen umschlossene Kern und in der Richtung von oben nach unten abgeplattet. Nur die zwei in der Spitze des Kölbehens gelegenen Zellen, in welchen sich die Concretionen (o) vorfinden, sind durch diese stark aufgetrieben; ihr Protoplasma ist auf eine dünne Schicht beschränkt, welche an Osmiumpräparaten den durch Auflösung der Concretion entstandenen Hohlraum umgiebt und in einer Verdickung einen Kern birgt.

Der besprochene Zellstrang wird von einer Membran umhüllt, die ihn vollkommen nach allen Seiten abschliesst. Dieselbe verlängert sich an der Basis des Hörkölbehens in ein feines Fädchen, das in das Hörpolster eintritt und, so lange dieses unversehrt ist, nicht weiter verfolgt werden kann. Dagegen gelingt es an Macerationspräparaten, Aufschluss über seine Endigungsweise zu erhalten. Zu dem Zweck empfiehlt es sich, ein kleines Stück des Schirmrands, an dem ein Gehörorgan sitzt, durch vorsichtiges Klopfen in seine Elemente zu zerlegen, am besten, indem man unter dem Mikroskop bei schwacher Vergrösserung den Erfolg der Isolirmethode controlirt. Man kann so nach und nach den Axenstrang aus seiner epithelialen Umhüllung vollkommen heraus-schälen und den gesammten Nervenring und die Zellen des Hörpolsters allmählich entfernen. Ist das Präparat geglückt, so bleibt von dem gesammten Organ Nichts weiter übrig, als der Axenstrang, umhüllt von seiner Membran, und das von letzterer entspringende Fädchen; man kann nunmehr nachweisen, dass letzteres an die Stützlamelle herantritt, welche den Ringkanal von den Nervenwulst trennt und mit derselben verschmilzt. Das Fädchen ist somit eine Verbindung zwischen den beiden Membranen, von welchen die eine den Axenstrang des Hörkölbehens, die andere den Ringkanal umscheidet.

Der Epithelüberzug des Hörkölbehens besteht hauptsächlich aus cubischen Elementen, nur über den Concrementzellen flacht er sich ab und bildet ein dünnes Häutchen, in dem die eingestreuten Kerne kleine Hervorwölbungen bedingen. Die cubischen Zellen tragen je ein starres Haar und gehen, wie sich durch Isolation (Taf. II. Fig. 4) ermitteln lässt, an ihrer Basis in 1—2 feine Fortsätze über, die rechtwinkelig zur Zellaxe umbiegen. Wahrscheinlich gehen dieselben in Nervenfibrillen über und treten durch den Stiel des Kölbehens in die Fasermasse des Hörpolsters; für diese Annahme spricht die feinfaserige Beschaffenheit, die der Stiel bei Behandlung mit Osmiumsäure erkennen lässt (Taf. I. Fig. 3).

Die wichtigsten der geschilderten Eigenthümlichkeiten kann man auf einen Blick an Querschnitten überschauen, vorausgesetzt, dass dieselben genügend dünn sind und dass sie — was noch wichtiger ist — den Sinneskörper seiner ganzen Länge nach gespalten haben. Wenn wir die Figur 2 auf Tafel I, die einen solchen Schnitt darstellt, betrachten, so sehen wir nach aussen —

in der Figur nach rechts — von den grossen blasigen Zellen des Ringkanals das Hörpolster und auf diesem das seiner Länge nach gespaltene Hörkölbchen. Ringkanal und Hörpolster werden durch eine Membran getrennt, die mit einer verdickten, durch Einlagerung eines Kerns ausgezeichneten Stelle in letzteres hineinragt und weiterhin in einen feinen und wie eine Linie erscheinenden Faden übergeht. Dieser Faden theilt das Polster in zwei ungefähr gleiche Theile und geht dann in die Membran über, welche das Epithel und die Axenzellen des Hörkölbchens von einander scheidet. Ziehen wir die Figur 1 derselben Tafel, die Abbildung eines Querschnitts von einer andern Stelle des Schirmrands, zum Vergleich heran, so ist ersichtlich, dass das Hörpolster aus denselben Theilen wie der Ringnerv besteht, dass dieselben aber in ihm eine bedeutende Volumszunahme erfahren haben. Nach aussen setzt sich das Sinnesepithel ziemlich scharf gegen das Epithel der dorsalen Velumseite ab, nach innen und oben dagegen geht es ganz allmählich in einen dicken Zellstrang über, der die auffallend dicke Gallertschicht bedeckt. Dieser Zellstrang, in dem einzelne Nesselzellen lagern, ist der Nesselstreifen, der ja jedesmal an der Basis eines Gehörpolsters entspringt und ebenfalls von Sinnesepithel gebildet wird. Die Dicke der Gallerte wird verständlich, wenn wir uns daran erinnern, dass jeder Zellstreif auf einem sattelartigen Vorsprung des Schirms sitzt. Schliesslich sei hier noch die Bemerkung angefügt, dass bei dem Präparat, das der Zeichnung zur Grundlage gedient hat, alle Borsten und Haare fehlten und dass auch die letzte Concrementzelle vom Schnitt zur Hälfte entfernt worden war.

Der geschilderte Bau der Gehörorgane wird um Vieles verständlicher, wenn wir ihre Entwicklung mit in Betracht ziehen. Zum Studium derselben ist *Cunina lativentris* ein sehr geeignetes Object, da, wie wir schon früher hervorgehoben haben, im Lauf des Wachstums eine beständige Vermehrung der Organe Statt findet. Wenn man junge Thiere in Osmiumsäure abtödtet und, am besten unter möglichst vollständiger Beseitigung der Gallerte, glatt ausbreitet, so kann man unter günstigen Umständen an einem Thier alle Entwicklungsstadien auffinden.

An einem Flächenpräparat der *Cunina* sieht man unmittelbar nach einwärts vom Nervenring einen breiten Streifen polygonaler Zellen dem Schirmrand parallel verlaufen (Taf. I. Fig. 4 r); es ist dies der von oben gesehene Ringkanal. An einer umschriebenen Stelle bildet das Epithel desselben einen kleinen Vorsprung, der in den angrenzenden Nervenring hervorragt und die trennende Membran vor sich ausstülpt. Diese Wucherung der Entodermzellen bedingt eine unbedeutende Erhöhung im Nervenring(nr). Wir haben hier die erste Anlage eines Gehörorgans vor uns und zwar entspricht der von Entoderm gebildete Höcker dem späteren Axenstrang des Hörkölbchens.

Bei älteren Entwicklungszuständen ist die Hervorwölbung des Nervenrings beträchtlicher geworden, die Wucherung des Entoderms hat sich abgeschnürt und es beginnt entweder in einer Zelle oder in mehreren die Abscheidung der Concretion. Nunmehr findet sich in dem Nervenring ein abgeschlossener Zellstrang, der aus einer geringeren oder grösseren Anzahl von Zellen besteht und in dem wir die Anlage für den Axenstrang des Hörklöppels nicht mehr verkennen können. Anfänglich liegt er der Membran zwischen Ringnerv und Ringkanal noch an (Fig. 5), später rückt er in die Höhe (Fig. 6) und hebt die ihn bedeckende Epithelschicht in dem Maasse empor, als er sich von seiner Ursprungsstelle entfernt. Ganz zuletzt erst sondert sich die bis dahin einheitliche Anlage des Gehörorgans in ihre beiden Bestandtheile: das Hörkölbchen und das Hörpolster.

Aus dem geschilderten Entwicklungsgang ist ersichtlich, dass der Axenstrang des Hörkölbchens aus dem Entoderm stammt. Eine Andeutung dieses Verhältnisses erhält sich dauernd in der Verbindung zwischen den Membranen, die den Ringkanal und den Axenstrang umhüllen.

Wenn wir von *Cunina lativentris* ausgehend uns zur Betrachtung der Gehörorgane bei *Aeginopsis mediterranea* wenden, so müssen wir gleich am Anfang die ausserordentliche Aehnlichkeit betonen, die hier zwischen beiden Arten besteht, eine Aehnlichkeit, die um so auffallender ist, je mehr sich in anderen Theilen der Organisation die genannten Medusen von einander entfernen. Im Allgemeinen sind es nur Unterschiede in der Form und Zahl, welche die Sinnesorgane der *Aeginopsis* von denen der *Cunina* unterscheiden.

Die Zahl der Gehörorgane ist bei *Aeginopsis* (Taf. X. Fig. 5 hk) eine bestimmte; acht derselben finden wir bei alten Thieren in regelmässigen Abständen auf den Schirmrand vertheilt und eben so viel sind schon bei jungen Individuen vorhanden; jedesmal zwei sitzen in dem Zwischenraum zwischen zwei Radialsträngen dem Ringnerv auf und in der Mitte zwischen ihnen bildet letzterer constant noch einen dritten Wulst (q), an dem jedoch kein Hörkölbchen zur Entwicklung kommt.

Die Gehörorgane der *Aeginopsis* (Taf. III. Fig. 6) sind im Vergleich zu denen der *Cunina lativentris* klein; dies gilt besonders von dem Hörkölbchen, weniger vom Hörpolster, welches sogar, wenn wir die Kleinheit des ganzen Thieres und die hiermit in Zusammenhang stehende Feinheit des Nervenrings in Betracht ziehen, verhältnissmässig stärker entwickelt ist als bei *Cunina*. Das Hörpolster (hp) ist ein stark gewölbter Hügel, der gleichbreit in tangentialer und radialer Richtung ist und mit steil abfallenden Rändern in den Nervenring übergeht; auf ihm befestigt sich ein kleines ovales Hörkölbchen (hk) mit Hülfe eines kurzen dünnen Stiels, der sich in das Innere des Hörpolsters einsenkt. Beide Theile des Hörorgans sind gleichmässig mit feinen Borsten bedeckt, die nur wenig länger und stärker sind als die Wimpern des Sinnesepithels auf dem Nervenring.

Die Hervorwölbung des Hörpolsters wird zum Theil wie bei *Cunina* durch eine Zunahme der Nervenfasern und eine Verlängerung der Sinnesepithelien bedingt, zum Theil muss sie auf eine Anschwellung des Zellstrangs, welcher bei *Aeginopsis* morphologisch den Ringkanal vertritt, zurückgeführt werden. Letztere bildet einen ansehnlichen Zellenhaufen im Centrum des Polsters, der sowohl durch Querschnitte (Taf. II. Fig. 2 r) zur Anschauung gebracht werden kann, als auch durch theilweises Abpinseln des Nervenrings bei macerirten Exemplaren. Im Uebrigen ist die histologische Beschaffenheit der nervösen Theile dieselbe wie bei *Cunina*.

Am Hörkölbchen können wir die schon bei *Cunina* unterschiedenen zwei Theile, den Axenstrang und den Epithelüberzug nachweisen. Der erstere besteht stets nur aus zwei Zellen, die namentlich an ihren rundlichen Kernen leicht zu erkennen sind und von denen die kleinere das untere, die grössere das obere Ende einnimmt. Die letztere enthält den stets einfachen Otolithen, einen rundlichen stark lichtbrechenden Körper (o), der sich von dem Otolithen der *Cunina lativentris* durch den Mangel der krystallinischen Beschaffenheit auszeichnet, dagegen sich ebenfalls in dünnen Säuren löst, indem er ein faltiges Häutchen als organisches Substrat hinterlässt. Die durch eine Membran vom Axenstrang getrennten Epithelzellen verlängern sich an ihrem basalen Ende in feine Fortsätze und besitzen in den unteren zwei Dritteln des Hörkölbchens eine cubische Gestalt, an der Spitze dagegen sind sie platte Gebilde, die einen dünnen Ueberzug über der Concrementzelle bilden.

Durch zweckmässige Behandlung macerirter Präparate sind wir zu Resultaten gelangt, die völlig mit den von *Cunina* geschilderten Verhältnissen übereinstimmen. Besonders heben wir hervor, dass es uns auch hier gelungen ist, den Zusammenhang der Membran des Hörkölbchens mit der Membran, welche die Anschwellung des rudimentären Ringkanals umhüllt, mit Sicherheit darzuthun (Taf. II. Fig. 2 a). Hat man durch Klopfen alle Theile des Nervenrings, des Hör-

polsters und das Epithel des Hörkölbchens entfernt, so kommt auch bei *Aeginopsis* ein feiner Faden zum Vorschein, an dessen einem Ende die beiden Zellen des Axenstrangs, umgeben von ihrer Umhüllung, aufsitzen, dessen anderes Ende in einer glockenförmigen Verbreiterung einen dem Gastrovascularsystem angehörigen Zellenhaufen umschliesst. Den gleichen Zusammenhang haben wir auf Querschnitten nachgewiesen (Taf. II. Fig. 2 β); dieselben sind den Zerzupfungspräparaten darin überlegen, dass sie zeigen, wie der Verbindungsfaden den Nervenring durchsetzt und halbt.

Die am Anfang erwähnten in Vierzahl vorhandenen Anschwellungen des Nervenrings, die genau die Mitte zwischen zwei Tentakeln einnehmen (Taf. III. Fig. 10), stimmen in ihrem Bau mit dem Hörpolster überein und unterscheiden sich somit nur durch den Mangel der Kölbchen von ausgebildeten Gehörorganen.

Die beiden Bestandtheile, welche wir bei *Cunina lativentris* und *Aeginopsis mediterranea* am Gehörorgan unterschieden haben, kehren bei *Cunina sol maris* in sehr veränderter Gestalt wieder. Die Umwandlungen, die das Organ erfahren hat, haben bei der genannten Meduse zu einer physiologischen Vervollkommenung geführt, die nicht allein in einer Vermehrung und höheren Ausbildung der Sinneszellen, sondern auch in einer fortgeschrittenen Individualisirung des gesamten Organs sich zu erkennen giebt.

Die Verbreitung der Gehörorgane (Taf. X. Fig. 6hk) ist dieselbe wie bei *Cunina lativentris*; bei jungen Thieren ist ihre Zahl eine geringe, sie nimmt im Laufe des Wachstums zu und wird bei grossen Exemplaren eine sehr beträchtliche. Bei den grössten Cuninen, die wir gefangen haben und die einen Durchmesser von 3 Cm. besaßen, beobachteten wir 4—6 (meist 5) Gehörorgane in einem Intertentacularraum, und da 16 Tentakeln vorhanden waren, mag sich die Gesamtzahl auf 80 belaufen haben. Wahrscheinlich kann dieselbe aber in einzelnen Fällen noch steigen, wie denn auch GEGENBAUR von Cuninen berichtet mit 18 Tentakeln und über 80 Gehörorganen.

Von den beiden Abschnitten ist der untere, das Hörpolster, am meisten verändert, indem er sich vom Nervenring abgeschnürt hat und einen selbstständigen Körper bildet. Auf denselben kann die Bezeichnung Hörpolster kaum noch Anwendung finden und soll er daher im Folgenden unter dem Namen Hörpapille beschrieben werden.

Die Hörpapille (hp) sitzt auf einer geringfügigen ganz allmählich verlaufenden Verdickung des Nervenrings und ragt über die Oberfläche des letzteren beträchtlich hervor. Von der Fläche gesehen (Taf. I. Fig. 9hp) ist sie am peripheren Ende wohl um die Hälfte breiter als an der Basis und besitzt daher eine umgekehrt conische Gestalt; weniger deutlich ist dies bei seitlicher Ansicht (oder auf dem Querschnitt Fig. 8 auf Taf. I), da in radialer Richtung die Verbreiterung des freien Endes eine geringere ist, was eine Abplattung der Kegelform zur Folge hat. Die der Basis des Kegels entsprechende freie Fläche der Papille ist muldenförmig ausgehöhlt, bald nur unbedeutend, bald aber auch so tief, dass das Ende die Gestalt einer flachen Glocke annimmt. Auch dies Verhältniss ist mehr in der Flächenansicht als bei Betrachtung von der Seite ausgeprägt. Vom Grund der Vertiefung entspringt das Hörkölbchen, ein namentlich im Verhältniss zur Hörpapille kleines Körperchen von birnförmiger Gestalt, dessen spitzes Ende dem Nervenring zugewandt ist und mit einem feinen Stiel in das Innere der Papille eindringt. Seine Oberfläche ist mit Haaren spärlich bedeckt. Dagegen ist die Papille dicht überzogen von einem Wald starrer langer Borsten, die von allen Punkten der Oberfläche auf kleinen Höckern entspringen, besonders reichlich von den Rändern der muldenförmigen Vertiefung. Die Borsten sind schwach gebogen, überragen das Hörkölbchen und neigen sich von allen Seiten über ihm zusammen; ihrer Function nach werden sie wohl als Hörhaare zu bezeichnen sein.

Die histologische Untersuchung der Papille weist in ihr sehr charakteristische Bestandtheile nach. Schon im frischen Zustand bemerkt man einen breiten feinfaserigen lichten Strang, der aus den Fibrillenzügen des Nervenrings entspringt und in das Innere der Papille eintritt (Taf. I. Fig. 9 n). In ihrer Mitte strahlt er aus, indem er namentlich nach beiden Seiten sich verbreitet. Der Strang wird bei Osmium-Carminbehandlung deutlicher und lässt in seinem Innern vereinzelte Kerne erkennen, welche zweifellos Ganglienzellen angehören, wenn es uns auch nicht geglückt ist, dieselben zu isoliren. Im Uebrigen besitzt die Papille sowohl im frischen Zustand als auch nach Carminosmiumbehandlung ein sehr gleichmässiges Ansehen. In der intensiv rothen Masse, die sie im gefärbten Zustand bildet, erkennt man nur mühsam eine Zusammensetzung aus sehr langen, fast linearen Zellen, die von der Mitte der Papille fächerartig ausstrahlen. Jede einzelne Zelle entspricht einem Höcker der Oberfläche und trägt eine starre Borste; ihr centrales Ende liegt nach dem Faserstrang zu, in den sie sich unmittelbar fortzusetzen scheint.

Von der Gestalt und Beschaffenheit der Zellen gewinnt man erst durch Isolationspräparate eine richtige Vorstellung. Dieselben gelingen sehr schwer, da die ganze Hörpapille von einer derben Cuticula überzogen ist, welche die einzelnen Bestandtheile fest vereinigt. An macerirten Cuninen, an denen alle Organe fast von selbst auseinanderfallen, bleiben die Elemente der Hörpapille im Zusammenhang und können nur mit Mühe von einander gelöst werden. Meist erhält man selbst bei lange fortgesetztem Zerpupfen und Zerklopfen nur einzelne Zellgruppen und äusserst selten völlig isolirte Zellen. Diese bestehen fast allein aus dem stäbchenförmigen sehr langen Kern, der von einer dünnen Schicht Protoplasma umhüllt wird (Taf. I. Fig. 10). Das periphere Ende hängt gewöhnlich fest an der Cuticula, das centrale verlängert sich in 1—2 feine Fortsätze, welche wahrscheinlich in den in der Axe der Papille verlaufenden Nervenstrang übergehen. Nach der Basis der Papille zu werden die Epithelzellen protoplasmareicher und breiter und vermitteln so allmählich den Uebergang zu den Sinneszellen, welche den Nervenring bedecken.

Das von der Hörpapille entspringende Hörkölbchen besteht, wie es namentlich Carminosmiumpräparate schön zeigen, aus zwei Theilen, der Axe und dem epithelialen Ueberzug. In ersterer können wir stets nur zwei Zellen nachweisen, eine kleinere im schmalen Abschnitt, eine grössere im kugelig verbreiterten Ende. Letztere umschliesst die Concretion (o) oder den Otolithen, einen stark lichtbrechenden Körper von undeutlich krystallinischer Beschaffenheit. Die hexagonalen Flächen des Krystalls gehen auch hier mit abgerundeten Kanten in einander über und sind oft so wenig ausgeprägt, dass man bei oberflächlicher Betrachtung glauben würde, einen einfach runden Körper vor sich zu haben. Neben dem grossen Krystall finden sich ab und zu 1—2 kleinere krystallinische Körperchen. Säuren lösen die Zelleneinschlüsse bis auf das ihnen zu Grunde liegende organische Substrat völlig auf. — Die Zellen des Epithels sind über der Concretion flache Plättchen und gehen nach der Basis zu allmählich in einige wenige cubische Elemente über.

Bei macerirten Sinneskörpern gelingt es auch bei der *Cunina sol maris* wie bei den übrigen Aeginiden, den epithelialen Ueberzug loszulösen, um die Axenzellen zu isoliren (Taf. II. Fig. 12). Dieselben werden von einer faserigen Membran umhüllt, welche da, wo die beiden Zellen aneinanderstossen, in einen Fortsatz übergeht. Der Fortsatz tritt in das Innere der Hörpapille ein und kann, wenn die Elemente derselben durch Maceration gleichfalls entfernt sind, noch weiter bis zur Membran verfolgt werden, welche dem Nervenring zur Unterlage dient. Es ist möglich, die Isolation so weit fortzusetzen, dass nichts übrig bleibt als diese Membran und der mit ihr durch den Fortsatz verbundene Axentheil des Hörklopfels. Ist bei der Isolation der Zellstrang, welcher den rückgebildeten

Ringkanal vorstellt, erhalten geblieben, so bemerkt man in ihm die Anschwellungen, die er entsprechend der Basis der Hörorgane bildet (r).

Wie bei den beiden anderen Aeginiden ist es uns auch bei *Cunina sol maris* geglückt Querschnitte anzufertigen, welche den Sinneskörper seiner ganzen Länge nach spalten. Da indessen die Resultate im Wesentlichen mit den von *Cunina lativentris* und *Aeginopsis mediterranea* erhaltenen übereinstimmen, genügt es hier einfach, auf die Abbildung (Figur 8. Tafel I) zu verweisen.

Wenn wir zum Schluss die Sinneskörper der genannten drei Aeginidenarten unter einander vergleichen, so können wir überall einen in den Grundzügen übereinstimmenden Bau nachweisen. An einer Stelle verdickt sich der Nervenring zu einem Wulst, dem Hörpolster, einem Haufen Sinneszellen, die mit besonders langen Haaren oder Borsten ausgestattet sind. Von diesem Wulst erhebt sich ein cylindrischer Körper, das Hörkölbchen, das aus Axenzellen und Rindenzellen besteht. Die ersteren entstammen aus dem Entoderm, wie bei *Cunina lativentris* die Entwicklung lehrt und bei den übrigen aus dem anatomischen Zusammenhang geschlossen werden kann, die letzteren sind Ektodermzellen.

In der Ausbildung der einzelnen Theile ergeben sich Verschiedenheiten. Auf der einen Seite steht *Cunina lativentris* mit wenig entwickeltem Hörpolster, dagegen mit einem ansehnlichen Hörklöppel, auf der anderen Seite steht *Cunina sol maris*. Hier ist das Hörpolster zu einer Hörpapille differenzirt, während der Hörklöppel rückgebildet erscheint, indem seine Grösse und die Zahl der ihn bildenden Elemente sich verringert hat. In letzter Hinsicht ist hervorzuheben, dass der entodermale Theil, die Axe, nur aus zwei Zellen sich zusammensetzt. *Aeginopsis* endlich nimmt in jeder Hinsicht eine vermittelnde Stellung ein. Das Hörpolster erinnert mehr an *Cunina lativentris*, der Hörklöppel dagegen ähnelt mehr dem der *Cunina sol maris*, und zwar besonders darin, dass nur zwei Axenzellen vorhanden sind.

Literatur. Da die Gehörorgane der Aeginiden zahlreich am Schirmrand vertheilt sind, eine beträchtliche Grösse erreichen und daher über die Oberfläche nicht unbedeutend hervorragen, so ist es begreiflich, dass sie verhältnissmässig früh die Aufmerksamkeit der Beobachter auf sich gelenkt haben. Schon ESCHSCHOLZ (26) hat sie bei einigen Arten wahrgenommen; denn wenn derselbe bei der *Aegina citrea* den Rand der Schirmlappen „mit vielen körnerartigen Zipfeln versehen“ sein lässt und ebenso bei *Cunina globosa* „drei körnerartige Zipfel am Rand eines jeden der 10 halbmondförmigen Lappen“ beschreibt, so kann er hiermit nichts Anderes als die Gehörkölbchen der genannten Medusen gemeint haben.

Die Angaben von ESCHSCHOLZ sind völlig unbeachtet geblieben, da derselbe sie nicht durch Zeichnungen erläutert hat und auch nicht auf die Beziehungen seiner „körnerartigen Zipfel“ zu den schon seit langem bekannten Randkörpern der Acraspeden aufmerksam geworden war; so kam es denn, dass die Gehörorgane der Aeginiden erst 15 Jahre später durch die Untersuchungen WILL's allgemein bekannt geworden sind. An der *Polyxenia flavescens* beobachtete WILL (86) die Gehörkölbchen und die in ihnen enthaltenen Concretionen und hebt bei der Schilderung des Baues hervor, dass jene „doppelte nah an einander liegende Randschatten“ besitzen. Dies letztere lässt sich wohl nur so erklären, dass WILL damals schon ein undeutliches Bild von der Zusammensetzung des Kölbchens aus einer Rinden- und Axenschicht erhalten hat. Der von WILL gegebenen Darstellung haben die zum Theil beträchtlich später erschienenen Untersuchungen KÖLLIKER's (51), LEUCKART's (58) und MC. CRADY's (63) nichts wesentlich Neues hinzugefügt; alle drei deuten die Körper als Gehörorgane und halten sie für Bläschen mit Otolithen, LEUCKART nennt sie geradezu Hörbläschen, MC. CRADY otolithic cysts.

Ausführlicher hat sich GEGENBAUR (32 und 33) mit den Gehörorganen der Aeginiden beschäftigt, die er mit dem indifferenten Namen der Randkörper bezeichnet, um die Frage nach ihrer functionellen Bedeutung unentschieden zu lassen. Da er die Otolithenzelle, welche am Ende eines stielartigen Fortsatzes (des Hörkölbehens) sich befindet, für ein Bläschen hält, stellt er den sitzenden Randbläschen der übrigen Medusen die der Aeginiden als gestielte gegenüber. Die Stielchen lässt er zumeist, da er auf die Anschwellung des Hörpolsters nicht aufmerksam geworden war, direct von der Oberfläche des Schirmands entspringen, nur bei den Arten, bei denen sich das Hörpolster zu der anscheinlicheren Hörpapille umgebildet hat, erwähnt er dieselbe als einen besonderen Theil des Randkörpers; so soll bei *Aegineta hemisphaerica* und *A. flavescens* „das Randbläschen auf dem breiten Ende einer umgekehrt conischen Papille sitzen“, bei *Aegineta sol maris* (unserer *Cunina sol maris*) soll diese „Papille glockenförmig sein und das längliche oder kolbige Bläschen aus der Vertiefung derselben, wie etwa der Schwengel einer Glocke, hervorragen“. Besonders wichtig aber ist die Angabe, dass die Papille der *Aegineta sol maris* „aus Zellen bestehe, von denen eine jede mit einer starken Wölbung über die Oberfläche hervorragt und regelmässig ein langes nach abwärts gerichtetes Wimperhaar trägt“. Es ist dies die erste Beobachtung der Hörhaare bei *Cunina*, wenn auch GEGENBAUR, ausgehend von der irrigen Auffassung, dass die Concrementzelle allein dem Hörbläschen der Mollusken gleichzusetzen sei, die physiologische Bedeutung der Wimpern verkannte.

Die Angaben GEGENBAUR's über die Anwesenheit von Wimpern auf der Hörpapille mancher *Cuninen* wurden von KEFERSTEIN und EHLERS (47) bestätigt und erweitert. Gleichzeitig theilten die genannten Forscher Genaueres über die schon von WILL angedeutete, später aber nicht weiter beachtete Zusammensetzung des Hörkölbehens aus zwei Theilen mit, indem sie den Axenstrang als einen „Kanal“ schildern, „der in den Hohlraum übergeht, welcher den Otolithen enthält“.

In Uebereinstimmung mit KEFERSTEIN und EHLERS unterschied FRITZ MÜLLER (69) in einer gleichzeitig erschienenen Arbeit über die *Cunina Koellikeri* zwei Theile an den „Randbläschen“, die er, „wenn sie überhaupt Sinnesorgane sind, für Augen hält“. Nach ihm „sind die Randbläschen der *Cunina* umgekehrt eiförmig, sitzen mit stielartig verdünnter Basis auf und haben meist eine einzige rundliche oder elliptische endständige Concretion; von der Basis zieht sich ein zartecontourirter, feinkörniger Strang zur Concretion, um sie becherförmig zu umfassen“. Dieser Strang soll von einer Anschwellung des Nervenrings herkommen, einem Wulst am Schirmand, der unserem Hörpolster entspricht.

Die ausführlichste Schilderung der Hörkölbehens hat endlich HAECKEL (37) in seiner Monographie der Rüsselquallen, in der er auch *Cunina rhododactyla* behandelt, gegeben. „Die Form des Randbläschens“, heisst es daselbst, „ist cylindrisch, am freien Ende abgerundet und in der Mitte mehr oder weniger ringförmig eingeschnürt. Die Wand des Randbläschens wird von Epithel gebildet, das aus sehr flachen Pflasterzellen besteht. Den Inhalt bilden dicht gedrängt polyedrische wasserhelle Zellen. In der Axe des Hörbläschens verläuft ein dünner blasser cylindrischer Strang, der Sinnesnerv; das äussere Ende des Bläschens nimmt ein Krystall ein, bis zu dessen Peripherie der Nerv zu verfolgen ist. Die Krystalle scheinen ihrer Form nach dem rhombischen Krystallsystem anzugehören.“ Das geschilderte Randbläschen soll einer Anschwellung des Nervenrings aufsitzen, die HAECKEL als Ganglienknotten beim Nervensystem bespricht, und die nach ihm aus sehr „blassen kugeligen Zellen bestehen, ähnlich denen im Randbläschen selbst, aber kleiner“. Durch die Axe des Ganglienknottens verläuft der Nerv. „Der Epithelialüberzug des Knottens besteht aus sehr kleinen kernhaltigen polygonalen Zellen. Jede derselben scheint ein sehr langes und feines starres Borstenhaar zu tragen, welches ungefähr ebenso lang oder länger als das Randbläschen ist. An der Basis

ist jede Borste ein wenig verdickt, am freien Ende läuft sie in eine kaum sichtbare Spitze aus.“ HAECKEL hält die Borsten für „Tastborsten, die vielleicht unmittelbar mit Nervenenden in Zusammenhang stehen“.

Der Fortschritt, der durch diese Darstellung früheren Arbeiten gegenüber gemacht worden ist, äussert sich einerseits in der genaueren Schilderung der Hörhaare und ihren Beziehungen zum Hörwulst, andererseits in der Beschreibung des Otolithen, dessen krystallinische Beschaffenheit zum ersten Mal hervorgehoben wird; dagegen ist die Unterscheidung von zweierlei Bestandtheilen im Axenstrang des Hörkölbehens: von kleinen polygonalen Zellen und einem centralen Nerv, eine irrthümliche, ebenso wie die Annahme einer Verlängerung des Nerven in das Innere des Nervenknötens (des Hörwulsts).

Ueber die Art und Weise, in welcher sich die Sinneskörper entwickeln, liegen nur ein paar kurze Angaben von MECZNIKOW (65) vor. Derselbe beobachtete an Knospensprösslingen der *Cunina rhododactyla*, dass „an jeder Magentase ein kleiner brustwarzenförmiger Anhang zu bemerken ist, welcher aus Entodermzellen bestehend, die Anlage des neuen Randkörperstrangs repräsentirt“. MECZNIKOW hat somit einen der wichtigsten Punkte in der Anatomie der Randkörper, den Bau und die Entwicklung des Axenstrangs richtig erkannt; um so mehr ist es zu verwundern, dass er in demselben Aufsatz die homologen Theile einer anderen Aeginide ganz anders entstehen lässt. Bei *Polyxenia flavescens* WILL (GEGENBAUR's *Aegineta flavescens*), deren Gehörorgane denen der *Cunina sol maris* gleichen, sollen „an einer dreitägigen Larve zwei höckerartige Rudimente, die sogenannten Sinnesbläschen, entstehen, welche weiter Nichts als Ektodermwucherungen seien; bald nach dem Auftreten der Rudimente käme in jedem derselben ein rundes blasses Körperchen zum Vorschein, in dem man die Anlage des späteren kugelförmigen sogenannten Otolithen erkennen könne“. Wenn wir nun auch selbst die Entwicklung des Organs bei *Cunina sol maris* nicht verfolgt haben, so glauben wir doch, gestützt auf den Bau desselben, behaupten zu können, dass die letztere Darstellung MECZNIKOW's nicht richtig sein kann, dass vielmehr auch hier die zwei Zellen des Axenstrangs aus dem Entoderm abgeleitet werden müssen.

2. Trachynemidae.

Die Familie der Trachynemiden, welche zuerst von GEGENBAUR (33) aufgestellt wurde, umfasste ursprünglich die Gattungen *Trachynema* und *Rhopalonema*. Wir vereinigen noch ferner mit ihr die *Agauriden*, die GEGENBAUR in seinem System den *Eucopiden* zugerechnet hat. Wir folgen hierin dem Vorgang von ALEX. AGASSIZ (2), HAECKEL (38) und MECZNIKOW (64), die auf die nahe Verwandtschaft, welche zwischen *Agaura* und *Trachynema* herrscht, schon hingewiesen haben. In ihrem ganzen Habitus zeigen die Trachynemiden eine grosse Aehnlichkeit mit manchen *Vesiculaten*, in deren Nähe sie auch GEGENBAUR gestellt hat; trotzdem besteht zwischen ihnen eine tiefe Kluft, wenn man ihre Entwicklung und den Bau einzelner wichtiger Organe in das Auge fasst. Während die *Vesiculaten* von *Hydroiden* aufgeammt werden, besitzen die Trachynemiden eine directe Entwicklung, wie GEGENBAUR (33) bei *Trachynema ciliatum* nachgewiesen hat. Sie schliessen sich hierdurch an die *Aeginiden* und *Geryoniden* an. Zweitens aber spricht sich diese Zusammengehörigkeit auch noch in der Beschaffenheit der Gehörorgane ganz unverkennbar aus.

Aus der Familie der Trachynemiden haben uns zwei Arten zur Untersuchung gedient: *Rhopalonema velatum* (GEGENBAUR) und *Agaura hemistoma* (Pér. Les.). Von diesen fanden

wir die letztere seltener und nie in geschlechtsreifem Zustand, erstere dagegen erhielten wir während des ganzen Winters in grosser Menge. Hierdurch und weil die eingefangenen Exemplare sich auf den verschiedensten Entwicklungszuständen befanden, wurde uns diese Species für unsere Untersuchung besonders werthvoll.

a. Die Anatomie des Schirmrands der Trachynemiden.

Die Glocke der Trachynemiden, welche bei Rhopalonema sehr flach, bei Aglaura sehr hoch gewölbt ist, wird an ihrem äusseren Rande von einem dicken Epithelwulst bedeckt, in dem sich zahlreiche Nesselzellen vorfinden (Taf. X. Fig. 1 und 2 w). Wir werden denselben daher im Folgenden als Nesselwulst bezeichnen. Ueber seine Mächtigkeit, seine Lage und histologische Beschaffenheit gewinnt man einen richtigen Einblick allein an feinen Durchschnitten durch den Mantelrand, die sich trotz der Kleinheit und Zartheit des Objectes bei einem geeigneten Einschlussverfahren nicht schwer gewinnen lassen (Taf. III. Fig. 1 und 2 w).

Der Nesselwulst wird von drei Flächen, einer unteren, einer inneren und einer äusseren begrenzt; die beiden ersteren sind mehr oder minder gerade und stossen etwa unter einem rechten Winkel zusammen, die äussere dagegen ist gekrümmt und zwar stärker bei Aglaura als bei Rhopalonema. Es hängt dies damit zusammen, dass bei jener (Taf. III. Fig. 1 w) der Nesselwulst überhaupt eine bedeutendere Stärke als bei dieser (Taf. III. Fig. 2 w) besitzt. Seine untere Fläche ruht bei beiden auf dem Anfangstheil des Velum, die innere grenzt an den Ringkanal (r) und den Rand der Schirmgallerte, die äussere ist frei und liegt in der Verlängerung der gewölbten Aussenfläche des Schirms. Sie ist besonders abwärts nach dem Velum zu mit vielen Flimmerhaaren bedeckt. An seinem oberen Rande geht der Nesselwulst in das einschichtige Plattenepithel der Glocke (d'), an seinem unteren Rande in die gleichfalls einschichtige Lage der platten Epithelzellen über, welche die Oberfläche des Velum (v) bedecken. Dieser Uebergang ist aber kein allmählicher, sondern erfolgt plötzlich, indem mit einer scharfen Linie der einschichtige Epithelüberzug einsetzt. Der Nesselwulst ist aus einer bedeutenden localen Wucherung des Ektoderms entstanden; er wird aus einem kleinzelligen Epithelialgewebe gebildet, welches durch und durch von kleinen Nesselkapseln (z) durchsetzt ist. Dieselben liegen meist in der Längsrichtung des Wulstes und gewahrt man daher in den dargestellten Figuren nur ihre Querschnitte. Da diese eigenthümliche Gewebsform auch bei den Geryoniden wiederkehrt, wo die zelligen Elemente eine beträchtlichere Grösse besitzen, so sei ihre genauere histologische Beschreibung auf diesen späteren Abschnitt verschoben.

Unterhalb des Nesselwulstes entspringt das Velum (v) nach aussen vom Ringkanal (r). Es bildet eine glatte Lamelle von solcher Feinheit, dass sich nur schwer ein Querschnitt durch sie anfertigen lässt. Gleichwohl sind an ihr vier gesonderte Lagen zu unterscheiden: Eine obere in der Verlängerung des Nesselwulstes liegende Lage dünner polygonaler Zellen, eine feine Stützlamelle, eine Schicht von Ringmuskelfibrillen und unter diesen wieder eine Decke von sehr platten Epithelzellen. Die beiden letztgenannten Schichten sind unterhalb des Nesselzellenwulstes, wo das Velum in die Subumbrella übergeht, verändert (Taf. III. Fig. 1—3. 5. 11 nr²). Es fehlt hier die Ringmuskellage, dagegen zeigt die Epithelschicht eine geringe Verdickung, so dass sie auf dem Durchschnitt eine leichte Hervorwölbung an der unteren Velumseite bedingt.

Die drei unteren Schichten des Velum finden sich in ähnlicher Weise in der Subumbrella wieder. Auf einer dünnen homogenen Stützlamelle liegt eine Schicht ringförmig angeordneter quergestreifter Muskelfibrillen (Taf. III. Fig. 1—3. 5 m') und auf diese folgt wieder ein sehr zartes

Plattenepithel (d^2). Zu diesen drei Schichten tritt aber in der Subumbrella noch ein neues Element hinzu in der Form von acht radial verlaufenden Faserzügen (Taf. X. Fig. 1 mr). Dieselben lassen sich bei *Rhopalonema* nach Behandlung mit Reagentien leicht nachweisen. Sie verlaufen unterhalb der acht Radialkanäle und zwar zwischen der Ringmuskulatur und dem Epithel der Subumbrella. Die wenig zahlreichen Fasern sind in einer Schicht angeordnet, sie sind von geringer Stärke und lassen keine Querstreifung erkennen. Befunde bei *Geryonia* sprechen dafür, dass die radialen Faserzüge glatte Muskeln sind.

Bei einer Untersuchung des Schirmands sind noch zwei weitere Organe, das Gastrovascularsystem und die Tentakeln, in den Kreis der Betrachtung zu ziehen. Die acht aus dem Magen entspringenden Radialkanäle (Taf. X. Fig. 1 und 2 rr), welche der Lamelle der Subumbrella von oben unmittelbar aufliegen, vereinigen sich am Schirmand zu einem ziemlich engen Ringkanal (r). Schon bei der Untersuchung des lebenden Objectes wird man denselben gewahr und bemerkt man, wie seine Wände mit lebhaft schwingenden Flimmern bedeckt sind. Der Ringkanal füllt den Winkel aus, in welchem Nesselwulst, Velum und Subumbrella zusammenstossen (Taf. III. Fig. 1—3. 5. 11 r). Er grenzt daher mit seiner unteren Wand an die Subumbrella, mit seiner Aussenwand an den Nesselwulst und wird von beiden durch eine zarte Stützlamelle getrennt. Seine obere und innere Fläche wird von der Gallerte des Schirms bedeckt. Die Epithelzellen des Ringkanals besitzen an seinen einzelnen Wänden eine sehr verschiedene Form und Beschaffenheit. Während sie an seiner oberen und unteren Wand dünne Plättchen von kaum messbarer Dicke darstellen, gewinnen sie nach innen und besonders nach aussen, wo sie an den Nesselwulst angrenzen, plötzlich an Höhe und nehmen Cylinderform an.

Die zweite Bildung des Schirmands, auf die wir noch einzugehen haben, die Tentakeln, gehören zu den systematisch wichtigen Charakteren der Trachynemiden, wie sie denn auch den Namen dieser Familie veranlasst haben. Mit einer festen Axe versehen, hängen sie starr am Mantelrande herab und zeigen eine nur äusserst geringe Contractilität. Sie schliessen sich hierin an die Aeginiden und an die Jugendformen der Geryoniden an.

Zahl und Form der Tentakeln ist bei *Aglaura* und *Rhopalonema* verschieden. Bei *Aglaura* beläuft sich ihre Zahl auf circa 32 (Taf. X. Fig. 2 ti und tr). Die meisten dieser Gebilde erreichen hier nur eine geringe Grösse und bilden kurze Stummel, die wenig über den Schirmand hervorragen. Sie entspringen oberhalb des Nesselwulstes (Taf. III. Fig. 11 t) in der Weise, dass zwischen der Tentakelwurzel und der Innenwand des Nesselwulstes eine tiefe Furche sich hinzieht. An Durchschnitten lässt sich deutlich nachweisen, wie die Zellen der Tentakelaxe (ta) mit dem Ringkanal (r) zusammenhängen, von dem sie auch genetisch abzuleiten sind. Die Zellen (ta) sind grosse blasige, pflanzenzellähnliche Gebilde mit wässerigem Inhalt, starren Membranen und wandständigem Kern. Sie sind wie die Stücke einer Geldrolle einreihig in der Tentakelaxe angeordnet. Die blasigen Knorpelzellen an der Wurzel liegen der oberen Wand des Ringkanals unmittelbar auf und da das Lumen des letzteren fast dasselbe wie von einer Knorpelzelle ist, so kann der Ringkanal (r) mit einer solchen (ta) leicht verwechselt werden. Zwischen den gleichsam verkümmerten Tentakeln sieht man meist auch einige wohl entwickelte von oft beträchtlicher Länge (Taf. X. Fig. 2 tr).

Bei *Rhopalonema* variiert die Anzahl der Tentakeln je nach dem Alter der untersuchten Individuen. Sehr junge Formen besitzen deren nur acht, je einen am Ende der acht Radialkanäle. Zu diesen primären radialen Tentakeln (Taf. X. Fig. 1 tr) treten im Laufe der Weiterentwicklung noch weitere acht hinzu, welche in der Mitte zwischen zwei Radialkanälen hervorwachsen

und daher als interradianale (ti) zu unterscheiden sind. Beim erwachsenen Thier beläuft sich daher die Zahl der Tentakeln auf 16. Wie in Zeit und Ort der Entstehung, so sind dieselben auch in ihrer äusseren Form verschieden. Die interradianalen Tentakeln erreichen nie die Länge der radialen, sie sind schwächer und schwellen in charakteristischer Weise an ihrem Ende keulenförmig an (Taf. X. Fig. 1 ti. Taf. III. Fig. 17). Die Tentakel nehmen wieder ihren Ursprung oberhalb des Nesselwulstes, aber in der Weise, dass ihre Wurzel von der inneren Seite des letzteren überzogen wird (Taf. III. Fig. 5). Ihr Axentheile, der von derbwandigen blasigen Knorpelzellen (ta) gebildet wird, hängt mit dem Ringkanal (r), wie Querschnitte lehren, durch einen kurzen Strang kleiner Entodermzellen zusammen. Die Knorpelzellen werden von einer dünnen Stützlamelle eingehüllt, auf deren Oberfläche der Länge nach feine Muskelfibrillen verlaufen. Das Ektoderm, welches dieselben bedeckt, ist einschichtig und aus cubischen Zellen zusammengesetzt.

Nach dieser vorläufigen Orientirung über den Bau des Schirmrands im Allgemeinen wenden wir uns zur genaueren Analyse der wichtigsten Bildungen desselben, des Nervensystems und der Sinnesorgane.

b. Das Nervensystem der Trachynemiden.

Für die Untersuchung des Nervensystems ist Rhopalonema vor Aglaura bei weitem vorzuziehen und gelten daher unsere Angaben, wenn nicht das Gegentheil besonders hervorgehoben ist, nur für diese Art. Wenn man eine Rhopalonema mit verdünnter Essigsäure oder besser noch mit Osmiumsäure wenige Minuten behandelt und bei starker Vergrößerung den Schirmrand betrachtet, so gewahrt man innerhalb des Nesselwulstes, seinem äusseren Rande parallel, einen feinfaserigen Strang, den oberen Nervenring. Ueber die genaue Lage, Form und Grösse desselben geben Durchschnitte durch Osmiumpräparate weiteren Aufschluss (Taf. III. Fig. 2. 3. 5). An diesen ist der Faserstrang (nr¹) als stark gebräunte, feinkörnige Stelle leicht erkennbar. Seine Stärke ist in Anbetracht der geringen Grösse des Thieres eine ziemlich bedeutende. Er liegt etwas nach einwärts vom unteren äusseren Rand des Nesselwulstes, nach unten wird er von der Stützlamelle des Velum begrenzt, sonst aber überall von Epithelzellen umgeben. Ein bis mehrere kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Hohlräume (f) werden fast an jedem Schnitt in der Umgebung des Nervenrings beobachtet.

Auch bei Aglaura gelang es uns, auf Durchschnitten das Vorhandensein des Faserstranges nachzuweisen (Taf. III. Fig. 1 und 11 nr¹). Er besitzt hier dieselbe Lage und etwa die gleiche Stärke wie bei Rhopalonema.

Trotz der Kleinheit des Objectes ist eine vollständige Isolation des oberen Nervenrings möglich. Wir verfahren hierbei in der Weise, dass von gut macerirten Exemplaren von Rhopalonema ein abgetrenntes Stück des Schirms auf dem Objectträger flach ausgebreitet, die Gallerte mit Nadeln von der Subumbrella, deren Stützlamelle genügenden Widerstand leistet, abgetrennt und mit dem Pinsel der Zusammenhang der Zellen des Nesselwulstes gelockert wurde. Längs des Schirmrands wurde darauf das Velum mit dem Rasirmesser abgeschnitten und der freigelegte und gelockerte Strang des oberen Nervenrings mit Nadeln von seiner Unterlage entfernt.

Wie aus Tafel III. Figur 19, der naturgetreuen Abbildung eines solchen Präparates, zu sehen ist, besteht der Nervenstrang aus zahlreichen feinsten Fibrillen, die kleine varicöse Anschwellungen erkennen lassen und durch Zerzupfen auf weite Strecken vollkommen isolirt werden können. Sie besitzen alle die gleiche Stärke, unterscheiden sich aber dadurch von einander, dass ein kleiner

Theil in seinem Verlauf eine spindelförmige Ganglienzelle (g) eingeschaltet zeigt. Dieselbe ist, wie alle Zellen im Körper der Trachynemiden, von sehr geringer Grösse.

Meist wird der Nervenstrang, nachdem er freigelegt ist, auf dem grössten Theil seiner Oberfläche noch von einer Epithellage überzogen, die sich nur schwer entfernen lässt. Es erklärt sich dies aus einem innigeren anatomischen Zusammenhang zwischen beiden Theilen. Wenn man sein Augenmerk auf vereinzelte Epithelzellen (Taf. III. Fig. 19 a und 20) lenkt, wie sie hier und da am Nervenring noch anhängen, so kann man die Basis derselben in einen feinen langen Ausläufer übergehen und diesen selbst in die Fibrillenmenge einbiegen sehen. Dass man es hier mit einer Epithel- und nicht mit einer Ganglienzelle zu thun hat, geht aus der Form mit Sicherheit hervor; denn die kleinen Zellen sind cubisch, ihr peripheres Ende ist abgestutzt und mit einer dünnen Cuticula versehen, entweder ist es gleich breit wie der Zellenkörper oder ein wenig verschmälert. Am meisten aber wird ihre epitheliale Natur dadurch bewiesen, dass eine Geissel am freien Ende in vielen Fällen vorhanden ist. Auch bei den Trachynemiden wird daher der Nervenring wie bei den Aeginiden auf einem Theil seiner Oberfläche von einem geisseltragenden Sinnesepithel überzogen. Auf dem Durchschnitt (Taf. III. Fig. 1—3. 5. 11 a) haben wir dasselbe an der Basis des Nesselwulstes an der Uebergangsstelle in das Velum zu suchen, wo der Nervenstrang am meisten der Oberfläche genähert ist und die Nesselzellen in sehr geringer Anzahl entwickelt sind.

An den Stellen, wo ein Tentakel entspringt, zeigt der Nervenring beachtenswerthe Veränderungen. Einige Fibrillenbündel (Taf. III. Fig. 19 n) lösen sich hier von ihm ab und bilden, indem sie durch Querszüge sich untereinander verbinden, eine Art Flechtwerk unter dem Epithel der etwas verdickten Tentakelbasis.

Der obere Nervenring ist indessen nur ein Theil des centralen Nervensystems der Trachynemiden. Wenn man an einem wie oben hergerichteten Präparat von seiner oberen Fläche den Nesselwulst und alle übrigen Theile durch Abpinseln entfernt, so wird man an der freigelegten Stelle unterhalb der Stützlamelle des Velum einen zweiten, aber ungleich schwächeren Faserzug, den unteren Nervenring, bemerken. Derselbe ist gleichfalls mit Präparirnadeln vollständig zu isoliren (Taf. III. Fig. 18). Er enthält eine weit geringere Anzahl feiner Nervenfibrillen, die zu einem bandartig dünnen Strang angeordnet sind, zeichnet sich aber dadurch vor dem oberen Nervenring aus, dass in seinen Verlauf eine grössere Anzahl von kleinen Ganglienzellen (g) eingeschaltet sind. Dieselben besitzen eine charakteristische Gestalt und Anordnung. Nach der Stützlamelle zu, der sie unmittelbar aufliegen, sind sie abgeplattet, dagegen bilden sie einen buckelförmigen Vorsprung gegen das dünne Plattenepithel, von welchem der untere Nervenring auf seiner freien Fläche überzogen wird. Fast alle Ganglienzellen verlängern sich nur in zwei feine Fortsätze, die von ihrer abgeplatteten Fläche nach entgegengesetzten Richtungen entspringen.

Auch an feinen Durchschnitten ist der bandförmig dünne Faserstrang, wenngleich weniger deutlich als das stärkere obere Bündel nachzuweisen (Taf. III. Fig. 2. 5. 11 nr²). Er nimmt gerade die Mitte in dem schon früher erwähnten Streifen ein, durch welchen die Ringmusculatur des Velum und der Subumbrella unterbrochen wird, und bedingt hier jene schwache Hervorwölbung des Epithels, welche an der unteren Seite des Velum gerade unterhalb des Nesselwulstes wahrzunehmen ist.

Ueber die weitere Verbreitung der Nervenfibrillen im Velum und in der Subumbrella erhielten wir bei den Trachynemiden keinen Aufschluss.

c. Die Sinnesorgane der Trachynemiden.

Die Trachynemiden, welche sich in allen ihren Bewegungen durch eine grosse Lebhaftigkeit auszeichnen, sind mit Sinnesorganen ziemlich reichlich ausgestattet. Wir haben hier Gehör- und Tastorgane auffinden und auf ihren Bau genau untersuchen können.

1. Die Gehörorgane beanspruchen in mehrfacher Hinsicht unser besonderes Interesse, da sie bei den einzelnen Gattungen der Trachynemiden in verschiedener Weise entwickelt sind und uns Formzustände darbieten, durch welche die Gehörorgane der Aeginiden und der Geryoniden als Endglieder einer Entwicklungsreihe unter einander verknüpft werden.

Aehnlich wie bei den Aeginiden sind die Gehörorgane von Aglaura beschaffen (Taf. X. Fig. 2 hk. Taf. III. Fig. 1 und 14 hk). Bei jungen Thieren sind deren vier vorhanden, bei älteren dagegen steigt ihre Anzahl auf acht. Sie liegen immer in der Mitte zwischen zwei Radialkanälen zwischen der Basis von zwei Tentakelstummeln. In ihrer Form gleichen sie am meisten den Hörkölbchen von Aeginopsis mediterranea, so dass wir ihnen den gleichen Namen geben werden. Wie dort, sind es kleine ovale Körperchen, die frei vom Schirmrand in das Wasser ragen (Taf. III. Fig. 14). Durch einen kurzen dünnen Stiel sind sie etwas oberhalb des Velum auf der freien Fläche des Nesselwulstes befestigt. Bei der mächtigen Entwicklung desselben können sie leicht vollständig verdeckt und daher übersehen werden.

Die Hörkölbchen werden in der bei Aeginopsis beschriebenen Weise von einem Axentheile und einem epithelialen Ueberzug gebildet. Der birnförmig beschaffene Axentheile führt in seinem abgerundeten Ende einen einzigen grossen, kugelförmigen Otolithen, der schon in dünnen Säuren sich auflöst. Er enthält Alles in Allem nur zwei Zellen, deren Kerne bei Reagentienbehandlung sichtbar werden; von diesen hat die am Ende des Kölbchens gelegene den Otolithen ausgeschieden. Beide Zellen werden zusammen von einer feinen Membran überzogen, die sich als dünner Faden in den Stiel hinein verlängert und auch in den Nesselwulst noch weiter verfolgt werden kann. Das Epithel des Hörkölbchens ist einschichtig, oberhalb des Concrementes stark abgeplattet, dagegen an den Seiten ringsum von cubischer Gestalt und hier mit langen Geisselhaaren versehen. Auch die Zellen des Nesselwulstes zeichnen sich in der Umgebung des Hörkölbchens durch den Besitz von solchen langen Geisselhaaren aus.

Ueber die Art und Weise, wie der Stiel des Hörkölbchens an dem Nesselwulst befestigt ist, haben wir an feinen Durchschnitten durch den Mantelrand von Aglaura weiteren Aufschluss erhalten (Taf. III. Fig. 1). An solchen liess sich feststellen, wie der dünne Faden, mit welchem die Membran des Axentheils sich in den Stiel verlängert, in den Nesselwulst selbst eindringt und mit der unter ihm gelegenen Stützlamelle verschmilzt, welche sich zwischen ihm (w) und den Ringkanal (r) einschiebt. Auf diesem Weg verläuft der Faden mitten durch den Nervenring (nr') hindurch und theilt denselben in eine kleinere obere und eine grössere untere Partie. Die Befestigung des Hörkölbchens findet daher auch hier vollkommen in der bei den Aeginiden beschriebenen Weise statt.

Bei allen im Laufe des Winters untersuchten Exemplaren von Aglaura hemistoma hatte kein einziges die Geschlechtsreife erlangt. Es wäre daher möglich, dass bei älteren Thieren am Hörkölbchen ähnliche Veränderungen eintreten könnten, wie wir solche sogleich von Rhopalonema nachweisen werden. Doch will uns dies unwahrscheinlich dünken, weil auch alle anderen Forscher, die Aglaura genauer untersucht haben, wie GEGENBAUR (33), LEUCKART (58) und ALEX. AGASSIZ (2) auch stets nur von „gestielten Randbläschen“ sprechen.

Die Gehörorgane von *Rhopalonema* sind bei jungen und älteren Thieren verschieden beschaffen. Sie sind dadurch für uns ein werthvolles Untersuchungsobject geworden, indem wir an einem reichen Material die Umbildungen, die allmählich mit der Grössenzunahme eintreten, Schritt für Schritt haben verfolgen können.

Bei sehr jungen Formen von *Rhopalonema*, die erst mit acht radialen Tentakeln versehen sind, finden sich am Schirmrand vier Hörkölbchen (Taf. III. Fig. 13) vor, die ganz die gleiche Form und Beschaffenheit wie bei *Aglaura* zeigen und daher nicht näher beschrieben zu werden brauchen; sie liegen in der Mitte von zwei Radialkanälen in der Weise, dass immer je ein Antimer übersprungen wird. Später, wenn bei dem Weiterwachsthum auch die acht interradialen Tentakeln hervorsprossen, werden noch vier weitere Hörkölbchen und zwar eins in jedem übersprungenen Antimer angelegt, so dass jetzt im Ganzen acht, je eins in der Mitte eines jeden Antimers, anzutreffen sind. Hier sind sie in geringer Entfernung von der Basis der interradialen Tentakeln auf der Oberfläche des Nesselwulstes befestigt (Taf. X. Fig. 1 hb). Die Anzahl acht, welche mit Constanz bei allen erwachsenen *Rhopalonemen* beobachtet wird, scheint nicht weiter überschritten zu werden.

An jungen Thieren, wo die zweite Generation der Hörkölbchen noch nicht hervorgesprosst war, haben wir in die Entstehung derselben einen Einblick gewinnen können. Wir erhielten hier Bilder, wo in der Mitte eines Antimers der Nesselwulst zu einem kleinen Hügelchen emporgewölbt war (Taf. III. Fig. 4). In der Mitte des Hügelchens war eine kleine Zellenpartie wahrzunehmen, die durch eine Membran von den sie bedeckenden Epithelzellen geschieden war und an ihrer Basis mit dem Epithel des Ringkanals zusammenhing. In einer Zelle an der Spitze der Axenpartie war ein kleines Concrement (o) ausgeschieden. Schon aus diesen Befunden geht hervor, dass die Entwicklung der Hörkölbchen bei *Rhopalonema* in ganz derselben Weise wie bei *Cunina* vor sich geht.

Bei älteren Thieren erleidet die primitive Form des Gehörorgans, welche ganz nach dem *Aeginidentypus* geschaffen ist, eine Reihe von Umbildungen, deren Endziel darin besteht, dass das Kölbchen in ein mit Flüssigkeit erfülltes Bläschen eingeschlossen wird. Die Umbildung lässt sich bei einer Anzahl verschieden alter Thiere in ihren einzelnen Stadien leicht beobachten und geschieht dieselbe in folgender Weise:

Rings im Umkreis des Hörkölbchens findet eine Wucherung der Zellen des Nesselwulstes statt und erhebt sich dieselbe in Form einer Ringfalte (Taf. III. Fig. 9). Es wird hierdurch ein von Epithelzellen gebildetes und mit weiter Oeffnung versehenes Grübchen (hg) geschaffen, an dessen Boden das Hörkölbchen (hk) befestigt ist. Mit dem otolithentragenden Ende ragt letzteres aus der noch weiten Oeffnung hervor. Bei noch älteren Thieren vertieft sich allmählich das Hörgrübchen. Die ringförmige Falte verlängert sich und wächst über das Kölbchen hinaus. Hierbei wird die vom Epithelrand umschlossene Oeffnung kleiner und kleiner (Taf. III. Fig. 12). Das Grübchen verwandelt sich so in ein Hörbläschen, das an seiner Fläche lange Zeit noch ein kleines Loch erkennen lässt. Erst beim geschlechtsreifen Thier schwindet auch dieses.

Bei erwachsenen *Rhopalonemen* finden wir daher am Schirmrand, zur Seite der interradialen Tentakeln, acht kleine Bläschen, die auf dem Nesselwulst befestigt sind (Taf. X. Fig. 1 hb. Taf. III. Fig. 3 hb). Nach unten und innen werden sie von diesem selbst begrenzt. Die äusseren und die seitlichen Wände dagegen springen frei vor und bestehen aus einer doppelten Lage flacher Epithelzellen, die zwischen sich eine feine Membran ausgeschieden zu haben scheinen und auf ihrer Oberfläche kleine Wimpern tragen (Taf. III. Fig. 12). Im Grunde des Bläschens erhebt sich auf dünnem

Stiel das kleine Hörkölbchen (hk); seine Haare haben sich stärker entwickelt, sie gleichen mehr starren Borsten und stossen mit ihren peripheren Enden an die gegenüberliegende Wand an, so dass man auf den ersten Blick zweifelhaft sein kann, ob sie von dieser selbst oder vom Kölbchen ihren Ursprung nehmen. Sie sind gewissermaassen wie Saiten im Flüssigkeitsraum ausgespannt.

Auf Durchschnitten lässt sich noch nachweisen, dass in unmittelbarer Nähe des Bläschens, ein wenig nach einwärts und unten von ihm der starke obere Nervenring verläuft (Taf. III. Fig. 3 nr⁴).

Literatur. Die Gehörorgane der Trachynemiden, über welche in der Literatur nur wenige und kurze Angaben vorliegen, sind wohl zuerst von LEUCKART (58) und GEGENBAUR (33) wahrgenommen worden. LEUCKART hat sie bei *Aglaura Peronii* und *Calyptra umbilicata* (*Rhopalonema*) beobachtet und bei ersterer als kurze und tentakelartige Fortsätze beschrieben, in deren äusseres kolbenförmiges Ende ein sphärischer Otolith eingebettet ist, der von einer dicht anliegenden Zelle umschlossen wird. Bewegungen hat er am Otolithen ebensowenig als bei anderen Scheibenquallen erkennen können. Trotzdem bezeichnet er den tentakelartigen Fortsatz, auf dessen morphologische Verwandtschaft zu den Randfäden er aufmerksam macht, als ein Hörbläschen.

GEGENBAUR, dessen Untersuchungen den von LEUCKART angestellten unmittelbar folgten, hat in seinem System der Medusen bei den Trachynemiden zwei Arten von Gehörorganen beobachtet. Die eine Form, welche bei *Aglaura* und *Trachynema* vorkommt, führt er als gestielte Randbläschen auf und unterscheidet sie durch dieses Beiwort von den am Schirmrand unmittelbar aufsitzenden runden Randbläschen von *Rhopalonema*.

Beide Forscher haben irriger Weise die tentakelartigen Bildungen bei *Aglaura* als Hörbläschen aufgefasst und sind hierdurch noch in den zweiten Fehler verfallen, dass sie das Hörkölbchen von *Aglaura* nicht dem ihm identischen Kölbchen, welches bei *Rhopalonema* in ein echtes Bläschen eingeschlossen ist, sondern dem letzteren selbst verglichen haben. Es erklärt sich dieser Irrthum aus dem Bestreben, die Randkörper der Medusen auf das Schema zurückzuführen, welches man sich, ausgehend von den Würmern und Mollusken, schon früher von den Gehörorganen wirbelloser Thiere gebildet hatte. Indem LEUCKART und GEGENBAUR die aus phosphorsaurem Kalk bestehenden Concremente der Medusen mit den Otolithen der Mollusken etc. für identisch hielten, entstand in ihnen unwillkürlich zugleich auch die Vorstellung, dass der Otolith wie dort in einen bläschenförmigen Raum eingeschlossen sein müsse. Sie verglichen daher die das Concrement bei *Aglaura* unmittelbar umschliessende Hülle, trotz des mangelnden Hohlraums der Wand der echten Hörbläschen von *Rhopalonema* und anderen wirbellosen Thieren. Für sie besteht ein Unterschied zwischen beiden nur darin, dass in dem einen Fall die Bläschen dem Schirmrand unmittelbar aufsitzen, in dem anderen Falle dagegen gestielt sind.

Von dieser irrthümlichen Vergleichung morphologisch ganz verschiedener Theile haben sich alle nachfolgenden Untersucher nicht frei machen können. So erklärt ALEX. AGASSIZ (2) die Gehörorgane von *Trachynema digitale*, welche wie bei *Aglaura* beschaffen sind, als Randbläschen (*marginal capsules*), die durch einen kurzen Stiel am Ringkanal befestigt sind.

Auch FRITZ MÜLLER (71) und HAECKEL (37), welche den Bau der bläschenförmigen Randkörper der Trachynemiden am genauesten untersucht haben, sind in der Auffindung der morphologischen Vergleichspunkte nicht glücklicher als ihre Vorgänger gewesen.

FRITZ MÜLLER beschreibt bei *Aglauropsis Agassizii*, einer von ihm neu entdeckten Art, ganz richtig, dass sich von dem Grund des Bläschens auf einem kurzen dünnen Stiel ein blasser, nicht hohler, birnförmiger Körper erhebt, der bis in die Mitte der Blase reicht und in dessen Ende ein

kugelig stark lichtbrechender Stein zur Hälfte eingesenkt ist. Gleichwohl hält er unter dem Einfluss der alten Anschauung das ganze bläschenförmige Gebilde für morphologisch gleichwerthig dem Hörkölbchen der Aeginiden, von welchem er es auf eine eigenthümliche Weise abzuleiten sucht.

Im anatomischen Befund stimmt HAECKEL, der *Rhopalonema umbilicatum* untersucht hat, mit FRITZ MÜLLER überein. Die einzelnen Theile deutet er wie bei *Geryonia*. Das verdickte otolithen-bergende Ende des Kölbchens, welches in der Mitte des geräumigen Randbläschens vorragt, erklärt er für ein Sinnesganglion und seinen verdünnten basalen Theil als einen die Bläschenwand von unten her durchbohrenden Sinnesnerv. Was HAECKEL als Sinnesganglion bezeichnet, sind nach unseren Untersuchungen die Hörzellen, der Sinnesnerv aber ist die fadenförmige Verlängerung des Axentheils, durch welche das Hörkölbchen mit der Stützlamele des Ringkanals zusammenhängt.

Beide Forscher erheben auf Grund ihrer Untersuchungen gegen die Deutung der Randkörper der Medusen als Gehörorgane Bedenken. Am entschiedensten äussert sich FRITZ MÜLLER und macht er namentlich mit Recht dagegen geltend, dass er und alle anderen Forscher keine Hörhaare nachgewiesen haben, und dass die Steine nicht wie bei den Mollusken und Rippenquallen in Schwingung versetzt werden können. Er stimmt daher der AGASSIZ'schen Auffassung bei, nach welcher die Randkörper der Medusen Augen sind (siehe Literatur über die Acraspeden) und erblickt in dem Concrement eine Linse. „Wenn die Hydroidquallen“, so äussert er sich, „überhaupt gegen Licht empfindlich sind, so muss dieses durch die Randbläschen zur Wahrnehmung gebracht werden. Das Licht muss an der Oberfläche der Blase, es muss zum zweiten Male an der Oberfläche des Steins gebrochen werden, es muss auf das Ende des die Kugel umfassenden Stieles stärker wirken, als auf jede andere Stelle der Qualle.“

Auf die Auffassungsweise von HAECKEL werden wir bei der Besprechung der Geryonidenliteratur erst näher eingehen.

Endlich ist noch ALLMAN (7) hier anzuführen, der sich gegen die Darstellung von FRITZ MÜLLER ausgesprochen hat. Er hält es für falsch, dass bei *Aglauropsis* der Otolith an einem Stielehen befestigt sein soll. Dieser Einwurf erklärt sich daraus, dass ALLMAN nur Gehörorgane von *Eucope*, die nach einem ganz anderen Typus gebaut sind, untersucht hat, und dass er eine Homologie der Gehörorgane der Medusen voraussetzt, die nicht vorhanden ist. Es ist dies ein Fehler, in welchen alle früheren Beobachter verfallen sind.

2. Tastorgane. Die zweite Art der Sinnesorgane, welche wir bei den Trachynemiden haben unterscheiden können, vermittelt die Tastempfindungen. Als sensibel haben wir wohl alle jene Hautstrecken zu bezeichnen, wo Epithelzellen sich finden, die auf ihrer Oberfläche mit einem Geisselhaar versehen sind und an ihrer Basis in eine Nervenfibrille übergehen. Das Epithel am Nesselwulst oberhalb des Nervenrings und die Flimmerzellen an den Tentakeln sind daher sensibel und können als Tastorgan allgemeinsten Art bezeichnet werden. Auch die Nesselzellen mit ihren Palpocils haben wir wohl hierher zu rechnen. Von diesen Bildungen, die allen Medusen in gleicher Weise zukommen und schon bei Besprechung des Nervensystems zum Theil ihre Erledigung finden, werden wir indessen im Folgenden absehen und nur auf jene Einrichtungen unser Augenmerk richten, die ein specifisches Gepräge tragen und daher als Tastapparate im engeren Sinne betrachtet werden können.

Derartige Tastapparate, mit welchen die Familie der Trachynemiden, wie keine andere Medusenabtheilung, reich versehen ist, finden sich sowohl längs des Schirmrands, als auch an den Tentakeln vor. Am Schirmrand bezeichnen wir dieselben wegen ihrer eigenthümlichen Form als Tastkämme.

Bei *Rhopalonema* sind die Tastkämme stets paarweise angeordnet. Je zwei liegen an der Basis der acht radialen und der acht interradialen Tentakeln (Taf. III. Fig. 17 k) und je zwei in den Zwischenräumen zwischen diesen (Taf. III. Fig. 15 k). Der Schirmrand ist daher im Ganzen mit 32 Paar oder mit 64 einzelnen Tastkämmen versehen. Dieselben bestehen aus kleinen Zellwucherungen am unteren Rand des Nesselwulstes, die nach aussen auf das Velum übergreifen und kleine zipfelförmig gestaltete Hervorragungen daselbst bedingen. Sie schneiden nach aussen mit einer graden Linie ab und tragen längs derselben etwa 20 lange starre Borsten, die dicht aneinander gedrängt und in einer Ebene angeordnet sind. Letztere lassen sich daher den Zähnen eines Kammes vergleichen.

Die borstentragenden Ränder der zipfelförmigen Vorsprünge verlaufen schräg zur Begrenzungslinie des Nesselwulstes in der Weise, daß die Ränder von je zwei zusammengehörigen Tastkämmen nach entgegengesetzten Richtungen blicken und in ihrer Verlängerung unter einem stumpfen Winkel sich schneiden würden. In Folge dessen sind auch die Tastborsten schräg zum Schirmrand gestellt und zwar divergiren sie hierbei an zwei zusammengehörigen Kämmen in sehr auffälliger Weise. In der Mitte von zwei divergirenden Borstenreihen erheben sich die radialen und interradialen Tentakeln (Taf. III. Fig. 17).

Ueber den feineren Bau der Tastkämme liess sich an Osmium- und an Macerationspräparaten Einiges ermitteln. Die zipfelförmigen Hervorragungen besitzen auf ihrer Oberfläche einen Ueberzug von platten polygonalen Epithelzellen (Taf. III. Fig. 8). Unter diesen bemerkt man eine Faserung, die in der Verlängerung der Borsten nach dem Nervenring zu verläuft. Die Faserung rührt von feinen spindelförmigen Zellen (a) her. Man kann sich dieselben klarer zur Anschauung bringen, wenn man bei einem flach ausgebreiteten Macerationspräparat die Zellen des Nesselwulstes zum Theil durch Pinseln vorsichtig entfernt. Hierbei trifft es sich, dass zuweilen auch von einem Tastkamm die oberflächliche Schicht der platten Epithelzellen abgestreift ist. Man wird jetzt feine fadenförmige Gebilde gewahr (Taf. III. Fig. 7 und 8 a), die in einer Schicht dicht neben einander parallel verlaufen und an ihrem peripheren Ende je ein dunkles Korn tragen, auf dem eine Tastborste befestigt ist. In verschiedener Entfernung vom Rande besitzen die feinen Fäden eine kleine Anschwellung mit einem ovalen Kern. Wir erblicken in diesen Gebilden Sinneszellen, die an ihrem Ende auf einer verdickten Cuticula, dem oben erwähnten glänzenden Korn, mit je einer langen Tastborste ausgerüstet sind. Mit ihrem centralen fadenförmigen Ende gehen sie wahrscheinlich — nachgewiesen konnte es von uns nicht werden — in den nahe vorüberziehenden Nervenring über.

Die Kenntniss, welche wir vom Bau der Tastkämme durch Untersuchung von Flächenbildern und an Macerationspräparaten gewonnen haben, konnte durch Anfertigung feiner Durchschnitte noch weiter vervollständigt werden. An einem derselben, der in Tafel III. Figur 2 dargestellt worden ist, sieht man, wie die äussere Contour des Nesselwulstes, die sonst nach dem Velum zu steil abfällt, plötzlich in der Nähe desselben umbiegt und nun in sanfter Neigung in dessen oberflächliche Zellschicht übergeht. Der so gebildete Epithelkeil (k) am äusseren Rande des Nesselwulstes ist der auf dem Durchschnitt getroffene Tastkamm. Es geht dies aus zwei steifen Borsten (i) hervor, die dem Rande des Keils aufsitzen. Von dem Ursprung des Kammes ist der Durchschnitt des oberen Nervenrings (nr') nur wenig entfernt. Bemerkenswerth sind noch an dem vorliegenden Präparat zwei in Osmiumsäure gebräunte fadenförmige Gebilde (a), die von der Basis der Tastborsten nach dem Nervenring verlaufen und der Stützlamelle des Velum dicht aufliegen. Es sind dies zwei von dem Schnitt getroffene Sinneszellen.

Dieselben Tastapparate, wie bei *Rhopalonema*, kehren auch am Schirmrande von *Aglaura hemistoma* in gleicher Form und Lage wieder (Taf. III. Fig. 16 k). Auch hier sind sie paarweise zur Seite der Tentakelstümpfe (t) angeordnet, indem ihre Borsten, deren Zahl uns eine beschränktere zu sein schien, nach entgegengesetzten Richtungen divergiren. In welcher Anzahl die Tastkämme bei *Aglaura* vorhanden sind, wurde nicht ermittelt.

Das Auftreten dieser eigenthümlichen Tastapparate, welche uns von keiner anderen Medusenabtheilung bekannt sind, ist ein neuer Beweis für die nahe Verwandtschaft zwischen den Aglauriden und *Rhopalonema*. Es bleibt weiteren Untersuchungen vorbehalten, festzustellen, inwiefern auch bei anderen Trachynemiden Tastkämme am Schirmrand vorkommen. Sollten dieselben allgemein in dieser Familie verbreitet sein, so würde hierin ein wichtiges systematisches Merkmal gegeben sein.

Der zweite Ort, wo besondere Tastapparate zur Entwicklung gelangen, sind bei *Rhopalonema velatum* die interradianalen Tentakeln (Taf. X. Fig. 1 ti). Ihr keulenförmig verdickter Endtheil ist in geringer Entfernung von seiner Spitze von einem Kranze starrer langer Borsten umgeben (Taf. III. Fig. 17 i). Dieselben erheben sich unter rechtem Winkel von der Oberfläche der Tentakeln und sind in drei alternirenden Reihen angeordnet. SCHÖN VON GEGENBAUR (33) und HAECKEL (37) sind diese Borsten bei *Rhopalonema* beobachtet und für Tastapparate erklärt worden. Sie finden sich aber nicht allein auf die Spitze des Tentakels beschränkt, sondern kommen auch noch an der Seite und der Basis desselben vor (Taf. III. Fig. 17 i). An der Seite der interradianalen Tentakeln verlaufen in gleichen Abständen drei Streifen vom Borstenkranz nach abwärts. Jeder Streifen ist etwa mit 2 – 3 Reihen alternirend stehender, etwas kleinerer Borsten besetzt. Endlich werden noch an der Basis des Tentakels, der von einem verdickten Epithelwall umgeben ist, lange steife Borsten beobachtet, die sich durch ihre Rigidität und grössere Länge von den Flimmerhaaren auf dem Sinnesepithel des Nesselwulstes unterscheiden.

An den Tentakeln von *Aglaura* fehlt der bei *Rhopalonema* beobachtete Borstenbesatz.

3. Geryonidae.

Unter den Trachymedusen zeigen die Geryoniden in ihrer Organisation den höchsten Ausbildungsgrad. Dies spricht sich sowohl in der Entwicklung eines Magenstieles und in dem Besitz hohler schlauchförmiger Tentakeln, als auch besonders in der Beschaffenheit ihres Nervensystems und ihrer Gehörorgane aus. Den feineren Bau dieser Familie, welcher in HAECKEL'S Monographie (37) eine so eingehende Bearbeitung gefunden hat, suchten wir an zwei Arten, die wir ziemlich häufig in den Monaten Februar und März antrafen, an *Carmarina hastata* (HAECKEL) und *Glossocodon mucronatum* (HAECKEL) genauer festzustellen. Es sind diese beiden Arten zugleich die Vertreter der beiden Unterfamilien, in welche man seit GEGENBAUR'S (33) Vorgang die Geryoniden gespalten hat. Dieselben unterscheiden sich in dem feineren Bau der einzelnen Organe, welche den Gegenstand dieser Abhandlung bilden, fast gar nicht von einander. Die Hauptunterscheidungsmerkmale beschränken sich auf die verschiedene Anzahl der Antimeren. Während bei *Carmarina hastata* 6 Radialkanäle, 6 Tentakeln, 6 Geschlechtsorgane und 12 Gehörbläschen vorhanden sind, treten dieselben Organe bei *Glossocodon* nur in der Vier- und Achtzahl auf. Wir werden daher im Folgenden die zwei untersuchten Arten gemeinsam beschreiben. Dabei sei hervorgehoben, dass unsere Schilderung hauptsächlich auf Präparaten beruht, die von *Carmarina hastata*, der grösseren und zur Untersuchung in vieler Hinsicht geeigneteren Art, gewonnen wurden.

a. *Die Anatomie des Schirmrands der Geryoniden.*

Der Schirmrand der Geryoniden ist durch eine ansehnliche Verdickung der dorsalen Epithellage ausgezeichnet (Taf. X. Fig. 3 w). Es entsteht hierdurch dieselbe Bildung, welche wir bei Rhopalonema und Aglaura aufgefunden und als Nesselwulst bezeichnet haben. Derselbe wird von drei Flächen begrenzt (Taf. IV. Fig. 2 w), einer unteren kleineren, welche dem Velum an seinem Ursprung aufliegt, einer inneren Fläche, welche zum Theil an den Ringkanal (r), zum Theil noch an die Gallerte des Schirmrands anstösst, und einer äusseren freien Fläche. Während die beiden ersteren ziemlich eben verlaufen und unter einem wenig stumpfen Winkel zusammenstossen, ist letztere mehr oder minder stark gekrümmt. Sie ist wie bei Rhopalonema nach dem Velum zu mit vielen Flimmerhaaren bedeckt.

Der histologische Bau des Nesselzellenwulstes ist wegen der bedeutenderen Grösse der Elementartheile bei den Geryoniden leichter als bei den Trachynemiden zu erkennen. Wir werden hier mit einer eigenthümlichen Gewebsform bekannt, welche wir in keiner anderen Thierabtheilung wieder antreffen. Am besten untersucht man dieselbe an Präparaten, die in einem Gemisch von Osmium- und Essigsäure macerirt worden sind. Durch Zerzupfen kann man die Zellen des Nesselwulstes dann leicht vollkommen isoliren und hierbei zwei verschiedene Formen unter ihnen unterscheiden. Zum grössten Theil besteht der Nesselwulst aus ovalen Zellen, die in einer eigenthümlich geschichteten Grundsubstanz eine Nesselkapsel und einen Kern bergen (Taf. IV. Fig. 12 z). Die ansehnlichen Kapseln sind cylinderförmig und der Länge nach schwach gebogen. Sie besitzen eine derbe doppelt contourirte Membran und einen in Osmiumsäure gebräunten Inhalt. In diesem erkennt man bei einem Theil der Kapseln den Nesselschlauch als einen stabförmigen, stark glänzenden Körper, bei einem anderen Theil dagegen vermisst man ihn. Der ovale Kern liegt der Mitte der cylinderförmigen Kapsel dicht an. Beide werden von einer in Osmiumsäure gebräunten Substanz umgeben. Dieselbe ist deutlich geschichtet und setzt sich aus feinen Lamellen zusammen, welche sich um den Kern und die Kapsel herumlegen. Die Zellen der zweiten Art (Taf. IV. Fig. 12 b) sind fadenförmig, enthalten einen ovalen Kern in der dicksten Stelle ihres Körpers und sind mit langen verzweigten Ausläufern versehen. Wir werden sie von den zuerst beschriebenen Gebilden, den Nesselzellen, als Stützzellen unterscheiden.

Die beiden Elemente des Nesselwulstes sind an feinen Querschnitten durch den Schirmrand weniger leicht gesondert wahrzunehmen, da an Präparaten, die in Osmiumsäure erhärtet sind, die Zellcontouren nicht deutlich werden; doch erhält man immerhin einen guten Einblick in ihre Lagerung und Anordnung (Taf. IV. Fig. 2, 9, 10, 11). Vor allen Dingen überzeugt man sich auf den Durchschnittsbildern von dem grossen Reichthum des Gewebes an Nesselkapseln (z). Dieselben liegen vom Grunde bis zur Oberfläche des Nesselwulstes dicht bei einander, indem sie bald quer, bald schräg, bald längs vom Schnitt getroffen sind. Hierbei zeigen sie eine Vertheilung in der Weise, dass die quergetroffenen Kapseln sich mehr in der Tiefe des Nesselwulstes, die längsgetroffenen dagegen mehr an der Oberfläche vorfinden. In ihrem Inhalt erkennt man den Nesselschlauch, wenn derselbe nicht fehlt, entweder als ein dunkles Korn oder als einen stabförmigen Körper, je nachdem die Kapsel quer oder längs vom Schnitt getroffen ist. Die Kerne der Nesselzellen und die concentrischen Schichten der Grundsubstanz sind auf den Durchschnitten deutlich zu sehen. Zwischen den dichtgedrängten Nesselzellen bleiben kleine Interstitien frei, welche von den an Macerationspräparaten aufgefundenen fadenförmigen Gebilden erfüllt werden. Diese durchsetzen den Wulst von seiner Oberfläche bis zu seiner Basis in senkrechtem Verlauf. An Durch-

schnitten werden sie nur dadurch kenntlich, dass Kerne sich vorfinden, welche nach ihrer ganzen Anordnung auf eine Nesselzelle nicht bezogen werden können.

Hervorzuheben ist endlich noch, dass auf der Stützlamelle, welche den Nesselwulst nach unten und innen abgrenzt, eine besondere Lage von kleinen Zellen vorhanden ist. Nach Analogie mit andern Gewebsformen haben wir sie als Matrixzellen für die über ihnen liegenden Theile zu betrachten. Durch fortgesetzte Theilung wird von ihnen ein Ersatz für die an der Oberfläche verbrauchten Nesselzellen geliefert. Für die oben beschriebene wechselnde Lage der Nesselkapseln, die in ähnlicher Weise auch bei anderen Hydroiden wiederkehrt, würde sich dann folgende Deutung ergeben. Die jüngst gebildeten sind horizontal zur Oberfläche gestellt, dann richten sie sich, indem sie in die Höhe rücken, allmählich auf und kommen endlich, ehe sie in Function treten, mit ihrer Längsaxe senkrecht zur äusseren Begrenzung des Wulstes zu stehen.

Auf Grund des hier festgestellten Baues scheint uns der Nesselwulst für den Organismus der Geryoniden eine doppelte Bedeutung zu besitzen. Einmal dient er bei seiner reichen Ausstattung mit Nesselzellen als ein wirksames Vertheidigungsorgan, zweitens scheint er uns aber auch noch dem Schirmrand als Stütze zu dienen. Die in überreicher Anzahl aneinander gefügten derbwandigen Nesselkapseln wirken gewissermaassen wie ein Knorpelgewebe. Auch die concentrisch geschichtete Substanz wird vielleicht eine grössere Festigkeit des Wulstes bedingen. Wenn diese Deutung richtig ist, dann wird es auch erklärlich, warum wir in zahlreichen Nesselkapseln einen Faden nicht auffinden konnten. In diesen hätten wir dann Gebilde zu erblicken, die ihre ursprüngliche Function, Vertheidigungswaffen zu sein, verloren hätten, dagegen noch als Stütze dem Organismus von Nutzen wären. Ferner würde die so beträchtliche Dicke des Wulstes sich besser begreifen lassen. Denn durch den an der Oberfläche stattfindenden Verbrauch von Nesselzellen scheint uns dieselbe nicht allein bedingt sein zu können.

Der Nesselwulst der Geryoniden ist als eigenthümliche Bildung schon früheren Beobachtern aufgefallen. FRITZ MÜLLER (67) erwähnt ihn als ziemlich undurchsichtigen gelblichen Saum, der dem Ringgefäss aufliegt und mehr oder weniger reichlich mit Nesselzellen bedeckt ist. Er glaubt ihn mit Wahrscheinlichkeit als Nervenring deuten zu dürfen. Im ersten Theil seiner Monographie der Geryoniden beschreibt HAECKEL (37) den Nesselwulst als einen breiten aus Nesselzellen gebildeten Ring, der den Schirmrand vom Velum trennt. Im zweiten Theil kommt er ausführlicher auf diese Bildung zu sprechen und unterscheidet er jetzt an ihr, indem er seine frühere Deutung aufgibt, zwei Theile, einen starken Knorpelring und ein denselben überziehendes dünnes Nessel-epithel. Den Knorpelring bezeichnet er als das Skelet des Schirmrands, er lässt ihn aus sehr kleinen Zellen bestehen, die durch ziemlich beträchtlich entwickelte homogene Grundsubstanz von einander getrennt sind. Die Abbildung HAECKEL'S vom Knorpelgewebe der Geryoniden ist von KÖLLIKER (52) in seinen *Icones histologicae* reproducirt worden. KÖLLIKER vergleicht nach eigenen Untersuchungen das Gewebe der zelligen Bindesubstanz der Hydrozoen, bemerkt aber hierzu, dass an den von ihm untersuchten Chromsäure- und Spirituspräparaten die Zellen nicht hinreichend gut erhalten waren. Diesen Angaben gegenüber zeigen unsere Querschnitte und Isolationspräparate, dass ein knorpeliges Skelet bei *Carmarina* und *Glossocodon* nicht vorhanden ist und dass ein stark verdickter mit Nesselzellen reichlich versehener Epithelwulst dafür gehalten wurde.

Das Velum, welchem der Nesselwulst mit seiner unteren Fläche aufliegt, besitzt bei den Geryoniden eine beträchtlichere Dicke, als bei den meisten Craspedoten, so dass brauchbare Durchschnitte hier leichter zu erhalten sind (Taf. IV: Fig. 2. 10. 11 v). Vom Nesselwulst setzt sich das Ektoderm (d') in dünner einfacher Schicht auf die Oberfläche des Velum fort. Die unter dem

Epithel liegende Stützlamelle (s) ist stärker als bei allen anderen von uns untersuchten Arten entwickelt. Sie lässt deutlich eine Zusammensetzung aus drei Schichten erkennen, aus einer mittleren dicken gallertartigen Schicht und zwei oberflächlichen, dünnen aber resistenteren Membranen. Nur unterhalb des Nesselwulstes und beim Uebergang in die Subumbrella ist sie stets von weit geringerer Stärke, auch wird sie hier von kleinen Oeffnungen durchbohrt, die bei Besprechung des Nervensystems weitere Erwähnung finden werden.

Bei Glossocodon und jungen Thieren von Carmarina ist die Stützlamelle glatt, bei grossen Exemplaren der letzteren hat sie sich dagegen in zahlreiche kleine Falten gelegt, die in einiger Entfernung vom Schirmrand parallel zu ihm verlaufen. Die Bedeutung dieser mit dem Alter eintretenden Faltenbildung ist darin zu suchen, dass hierdurch eine grössere Fläche zur Anbildung von Muskelfasern geschaffen wird. Letztere (m^2) liegen an der unteren Seite der Stützlamelle. Auch an ihnen treten mit dem Alter Veränderungen ein. Bei jungen Thieren besitzen die quergestreiften Fasern eine mehr runde Beschaffenheit, später dagegen nehmen sie Bandform an. Die dünnen Bänder, welche, je grösser die Carmarina ist, um so breiter werden, sind wie die Blätter eines Buches an einander gelagert, so dass sie senkrecht zur Stützlamelle stehen. Die Matrixzellen (d^2) der Muskelfaserlage haben wir in dem einschichtigen Epithelüberzug der unteren Seite des Velum zu suchen. Bei alten Thieren sind dieselben cylinderförmige Gebilde, sie erlangen hier eine beträchtlichere Höhe im Bereich der Furchen, welche durch die Faltenbildung der Stützlamelle entstanden sind, so dass die Unterfläche des Velum wieder eine glatte Beschaffenheit erhält.

In seiner Monographie der Geryoniden lässt HAECKEL (37), wie auch wir gefunden haben, das Velum aus vier Lagen zusammengesetzt sein. In der Deutung derselben ist er indessen in einem Punkte zu einem anderen Ergebniss gelangt. HAECKEL bezeichnet nämlich unsere Stützlamelle als eine Radialmuskelschicht und lässt daher im Velum zwei sich kreuzende Muskelfaserlagen vorhanden sein. Dass dies letztere nicht der Fall ist, hat gleich darauf KÖLLIKER (52) nachgewiesen, der von den vier Lamellen des Velum eine richtige Beschreibung gibt.

An der Stelle, wo das Velum an den Rand der Schirmgallerte anstösst, hängt seine Stützlamelle mit zwei weiteren dünnen, aber festen Membranen zusammen, die unter einem rechten Winkel auseinanderweichen (Taf. IV. Fig. 2). Die eine Membran überzieht die Innenseite des Nesselwulstes (w) und trennt ihn vom Epithel des Ringkanals (r). Von hier setzt sie sich möglicher Weise über die ganze Schirmoberfläche als Grundlage des dünnen Plattenepithels noch weiter fort. Doch konnte sie hier von uns weder auf Schnitten noch in anderer Weise deutlich dargestellt werden. Die zweite Membran dient der Subumbrella zur Unterlage und scheidet die Muskelschicht (m^1) derselben theils von der Schirmgallerte, theils von dem Epithel des Gastrovascularsystems (r^2). Die Membranen des Velum und der Subumbrella sind die festesten Theile im Medusenkörper, welche den Zusammenhalt der einzelnen Elemente bewirken. Namentlich bei Carmarina besitzen sie eine grosse Resistenz. An Macerationspräparaten gelingt es daher leicht, die Membranen als gesonderte Theile darzustellen, wenn man mit Pincette und Pinsel die Gallerte und die anhaftenden Epithelzellen entfernt. Auch auf feinen Durchschnitten erscheinen sie deutlich doppelt contourirt. Früheren Beobachtern sind diese Stützlamellen entgangen bis auf KÖLLIKER, der in seinen Icones histologicae (52) die Membranen und ihren Zusammenhang an einem Querschnitt durch den Schirmrand von Carmarina nachgewiesen hat.

An der unterhalb der Stützlamelle der Subumbrella befindlichen Musculatur haben wir zwei verschiedene Fasersysteme, ein circular und ein radial verlaufendes, zu unter-

scheiden. Das erstere ist am meisten entwickelt und besteht aus quergestreiften Muskelfibrillen, die in einer Schicht angeordnet sind. Die circulären Fasern liegen, wie am Velum, der untern Seite der Stützlamelle fest auf, so dass sie auch an macerirten Theilen sich nicht leicht ablösen lassen. Sie erstrecken sich continuirlich vom Schirmrand bis zum Ursprung des Magenstiels. An die Ringfaserlage des Velum schliessen sie sich jedoch nicht unmittelbar an, sondern werden von derselben, wie bei allen craspedoten Medusen, durch einen Streifen Epithel getrennt, in dessen Bereich keine Abscheidung von Musculatur stattgefunden hat (Taf. IV. Fig. 2. 10. 11). Es ist dieser Streifen breiter als die untere Fläche des Nesselwulstes, unter welchem er sich hinzieht und den er daher noch nach Innen und Aussen etwas überragt.

Die Ringmusculatur der Subumbrella ist nur in der Nachbarschaft des Schirmrandes eine vollständige, darüber hinaus ist sie im Bereich der Genitalblätter unterbrochen. An beiden Rändern derselben hören die Ringfasern plötzlich auf und schneiden mit einer gezackten Linie ab (Taf. V. Fig. 1 m). Dies Verhältniss wird leicht verständlich, wenn man den Bau und die Genese der Genitalblätter in Erwägung zieht. Denn wie wir an einem andern Orte zeigen werden, entstehen die männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte aus dem Epithel der Subumbrella an der untern Seite der Radialkanäle. Es kann daher hier nicht zu einer Anbildung von Muskelfasern kommen.

Die quergestreiften Fasern zeigen uns dieselben Eigenschaften wie am Velum. Bei jungen Thieren sind sie von mehr runder Gestalt, bei älteren werden sie dünne breite Bänder, die dicht an einander geschichtet sind und ihre schmale Seite dem Epithel, ihrer Matrix, zukehren.

Das weniger entwickelte zweite Fasersystem der Subumbrella ist allein auf die Umgebung der Radialkanäle des Gastrovascularsystems beschränkt. Hier findet sich an der untern Seite eines jeden ein unpaarer und ein paariger Zug von radialverlaufenden Muskelfasern. Der unpaare Muskelstrang nimmt gerade die Mitte der Unterfläche eines Radialkanals ein; er beginnt am Schirmrand und erstreckt sich bis zur Basis des Magenstiels, von hier an lässt er sich, wenn auch in geringerer Stärke, noch weiter bis an den Magen selbst verfolgen. Bei diesem Verlauf muss er natürlich auch die Genitalblätter, da sie an der untern Seite der sich erweiternden Radialkanäle entwickelt sind, in der Mitte durchsetzen und in eine linke und rechte Hälfte theilen. Diese Scheidung wird um so vollständiger, als auch im Bereich der radialen Muskelfasern weder Eier noch Spermatozoen zur Ausbildung kommen. Der Faserstrang lässt sich hier passend der Rippe in einem Blatte vergleichen. Besonders wird man zu diesem Vergleich an Osmiumpräparaten aufgefordert, an denen der unpaare Radialmuskel stark gebräunt wird, so dass er schon mit unbewaffnetem Auge in der Mitte des Genitalblattes leicht zu unterscheiden ist.

Die radialen Muskelfasern finden sich in der Nähe des Schirmrandes ventralwärts von der hier vollständig entwickelten Ringmusculatur. Von der Stelle an, wo das Genitalblatt beginnt und die Ringmusculatur unterbrochen ist, kommen sie selbst auf die Stützlamelle der untern Schirmseite zu liegen.

Die paarigen Faserstränge der Subumbrella begleiten auf beiden Seiten die Radialkanäle. Ihren Ursprung nehmen sie aber nicht, wie der unpaare Muskel, vom Ringkanal, sondern sie beginnen erst am proximalen Ende der Genitalblätter. Hierbei zeigen sie gerade das entgegengesetzte Verhalten wie der Mittelstrang. Während dieser immer schwächer wird, gewinnen sie dagegen mehr und mehr an Breite. Hierdurch treten an der Basis des Magenstieles je zwei benachbarte Bänder paarweise zusammen und verschmelzen zu einem einzigen breiten Muskelstreifen, der den Zwischenraum zwischen zwei Radialkanälen ausfüllt und als longitudinaler Stiel-

muskel von HAECKEL (37) beschrieben worden ist. Die unpaaren Stränge sowohl als der aus ihrer Vereinigung gebildete Stielmuskel ruhen überall auf der unteren Seite der Stützlamelle.

In seiner histologischen Beschaffenheit unterscheidet sich das radiale Fasersystem gar wesentlich von dem circulär verlaufenden. Während dieses deutlich quergestreifte Fibrillen enthält, besteht jenes aus langen, glatten, vollkommen homogenen Fasern. Sie sind überall gleichmässig stark, ziemlich glänzend, bräunen sich leicht in Osmiumsäure und sind in einer einfachen Schicht parallel neben einander angeordnet.

Bei dieser indifferenten Beschaffenheit zeigen die radialen Faserzüge eine oberflächliche Ähnlichkeit mit nervösen und bindegewebigen Theilen. Eine genauere Prüfung spricht jedoch sowohl gegen die Annahme, dass sie Nerven seien, wie gegen ihre Deutung als Bindegewebsfibrillen. Für nervös können wir die Fasern nicht halten, weil sie eine grössere Stärke und eine glattere Beschaffenheit als die aus dem Nervenring dargestellten Fibrillen besitzen, weil sie in zu grosser Masse im Verhältniss zum nervösen Centraltheil entwickelt sind und weil in ihrem Verlauf sich keine Ganglienzellen eingeschaltet finden. Von der Reihe der Stützsubstanzen dagegen müssen wir die Fasern schon aus dem Grunde ausschliessen, weil sie zwischen der Ringmusculatur und dem subumbrellaren Epithel, also mitten im Ektoderm ihren Weg nehmen und von der Stützlamelle der Subumbrella deutlich geschieden sind. Wenn schon diese negativen Instanzen für die musculöse Natur der Fasern sprechen, so lassen sich für dieselbe auch weiter noch mehrere positive Gründe geltend machen. Einmal gleichen die radialen Fasern den glatten musculösen Elementen, wie sie an den Tentakeln mancher Medusen gefunden werden. Besonders aber verdient bei der Beurtheilung der Umstand hervorgehoben zu werden, dass die radialen Stränge die einzigen faserigen Theile sind, welche am Magenstiel vorkommen. Wie nun die Beobachtung lehrt, zeichnet sich der Magenstiel durch seine ganz ausserordentliche Beweglichkeit aus, so dass wir die Anwesenheit einer starken Musculatur an ihm voraussetzen müssen. Hierdurch scheint uns die musculöse Natur der radialen Faserzüge sicher erwiesen zu sein.

Auf ihrer unteren Fläche wird die circulär und radial verlaufende Faserschicht von dem Epithel der Subumbrella überzogen. Dasselbe ist einschichtig und wird fast durchweg von grossen platten Zellen gebildet; nur unterhalb des unpaaren Radialmuskels nimmt es eine eigenartige Beschaffenheit an. Hier finden sich grosse cubische Zellen, die mit kleinen glänzenden Körnern dicht erfüllt sind.

Ueber den feineren Bau der Subumbrella der Geryoniden handeln HAECKEL (37), KÖLLIKER (52) und EILHARD SCHULZE (79). HAECKEL hat zuerst die zwei Fasersysteme in der Subumbrella nachgewiesen und in ihrer Lagerung genauer beschrieben. Doch ist es ihm, wie später auch EILHARD SCHULZE, verborgen geblieben, dass im Bereich der Genitalblätter die Ringmusculatur unterbrochen ist und dass sie ferner am Schirmrand in die Ringmuskelschicht des Velum nicht continuirlich übergeht, sondern durch einen breiten Epithelstreifen von ihr getrennt ist. Auf dies letztere Verhältniss hat KÖLLIKER in seinen *Icones histologicae* aufmerksam gemacht und dasselbe auf einem Querschnittsbild veranschaulicht. Bei Beschreibung des radialen Muskelsystems unterscheidet HAECKEL die paarigen und die unpaaren Bänder, giebt aber hinsichtlich ihres Verlaufs und ihrer histologischen Beschaffenheit eine abweichende Darstellung. So rechnet er die Radialfasern noch den quergestreiften Elementen zu und lässt sie zwischen der Stützlamelle und der Ringfaserschicht verlaufen. Nach unseren Beobachtungen dagegen sind sie glatt und schieben sich zwischen das Epithel der Subumbrella und die Ringfasern, soweit diese angelegt sind, ein.

Um die Anatomie des Schirmrandes zu vervollständigen, haben wir jetzt noch auf den Ringkanal und die mit ihm zusammenhängenden Gebilde, auf die Tentakeln und Mantelspannen einzugehen.

Der Ringkanal (Taf. X. Fig. 3 r. Taf. IV. Fig. 2 und 9 r) ist bei den Geryoniden von ansehnlicher Weite; er liegt in dem Winkel, der vom Nesselwulst und der Subumbrella gebildet wird, und ist von diesen durch die beiden Membranen getrennt, die mit der Stützlamelle des Velum unter rechtem Winkel sich verbinden. Das Epithel des Ringkanals ist, wie HAECKEL angiebt, an der oberen und unteren Seite verschieden beschaffen. Oben nach der Gallerte zu findet sich eine einfache Schicht sehr flacher geisseltragender Zellen (r^1). Die untere Wand dagegen zeigt hohe Cylinderzellen, deren Protoplasma von grossen Vacuolen durchsetzt ist (r^2).

Von dem Schirmrand entspringen bei Glossocodon 4, bei Carmarina 6 schlauchförmige Tentakeln (Taf. X. Fig. 3 tr). Dieselben dringen mit ihrer Basis mitten durch den Nesselwulst und münden mit ihrer centralen Höhle in den Ringkanal ein (Taf. IV. Fig. 5). Das Epithel, welches den Hohlraum des Tentakels auskleidet, geht unmittelbar in das Entoderm des Gastrovascularsystems über und ebenso hängt die Stützlamelle des Tentakels mit der Membran des Nesselwulstes zusammen.

Eine eigenartige und nur den Geryoniden zukommende Bildung sind die von HAECKEL als centripetale Mantelspangen (Taf. X. Fig. 3 y) beschriebenen Theile. Bei Glossocodon sind 8, bei Carmarina 12 Mantelspangen vorhanden. Ihre Anzahl ist also doppelt so gross als die der bleibenden Tentakeln, stimmt dagegen mit der Zahl der Larvententakeln überein, mit denen sie auch, wie HAECKEL (37) nachgewiesen hat, in genetischem Zusammenhang stehen. Wir sehen sie nämlich bei sehr jungen Formen schon als dünne Zellstränge angelegt, welche die am Schirm hinaufgestreckte Basis der Larvententakeln mit dem Schirmrand verbinden. Wenn diese später abgeworfen werden, bleiben sie auch beim erwachsenen Thier erhalten und können hier gleichsam als die Rudimente der abgeworfenen Tentakeln angesehen werden.

Die Mantelspangen entspringen zum Theil radial dicht neben den schlauchförmigen Tentakeln (Taf. II. Fig. 1 y), zum andern Theil in der Mitte zwischen diesen interrational. Sie steigen vom Nesselwulst aus eine Strecke weit an der Aussenfläche des Schirms empor, wo sie zur Hälfte in die Gallerte eingebettet sind; am Ursprung breit, verschmälern sie sich allmählich und enden zugespitzt. An den Mantelspangen (Taf. IV. Fig. 8 und 9) ist ein fester Axentheil (y) und ein demselben aufliegender Muskel- und Epithelstreifen (x) zu unterscheiden. Die Spangenaxe wird von Knorpelzellen gebildet, wie sie in ähnlicher Weise im Innern der soliden Tentakeln sich vorfinden. Nahe dem Schirmrand liegen sie zu zweit nebeneinander, nach dem Ende zu dagegen in einer einfachen Reihe. Die Festigkeit dieses Axentheils wird noch weiter dadurch erhöht, dass der Streifen der Knorpelzellen von einer derben Membran (s) umhüllt wird. Die Knorpelzellen stammen in derselben Weise wie bei den soliden Tentakeln von dem Epithel des Ringkanals ab. Es geht dies sehr deutlich aus dem in Taf. IV. Fig. 9 abgebildeten Durchschnitt hervor, auf dem der Axentheil (y) der Mantelspange an der Innenseite des Nesselwulstes herabsteigt und in das Epithel des Gastrovascularsystems unmittelbar übergeht.

Soweit die Mantelspange nicht in die Schirmgallerte eingebettet ist, wird ihre Stützmembran von einer dünnen Lage radial verlaufender Muskelfasern überzogen (Taf. IV. Fig. 8 m). Auf diese folgt dann weiter eine Lage cubischer Ektodermzellen (x), die am Schirmrand in den Nesselwulst übergehen und daher als Ausläufer desselben erscheinen. Auch hier finden sich zahlreiche Nesselzellen (z) vor. Die centripetalen Nesselstreifen, wie wir das Ektoderm der Mantelspangen bezeichnen wollen, grenzen sich an ihren Rändern scharf gegen die platten grossen Zellen ab, welche die Oberfläche des Schirms überziehen.

Von allen früheren Forschern hat allein HAECKEL die Mantelspangen genauer untersucht und ihre Bedeutung erkannt. Er beschreibt die Zusammensetzung derselben aus den oben genannten

Theilen. In zwei Punkten aber können wir seinen Angaben nicht beistimmen; erstens darin, dass er die Knorpelzellen der Mantelspangen mit dem Knorpelring, unserem Nesselwulst, und nicht mit dem Epithel des Ringkanals zusammenhängen lässt, und zweitens darin, dass er um das Knorpelskelet ein continuirliches Muskelrohr beschreibt, während in Wirklichkeit nur auf einer Seite ein Muskelstreifen sich vorfindet. —

b. Das Nervensystem der Geryoniden.

Unter allen von uns beobachteten craspedoten Medusen ist *Carmarina hastata* für das Studium des Nervensystems das am leichtesten zu handhabende und günstigste Object. Es liegt dies zum Theil an der beträchtlicheren Grösse dieser Meduse, theils aber ist es auch in dem Umstand begründet, dass die mächtige Entwicklung des Nesselwulstes die bessere Maceration und Isolirung des Nervenrings gar wesentlich erleichtert. Wir sind daher hier wohl am weitesten in den feineren Bau des Nervensystems und namentlich auch in seine periphere Verbreitung eingedrungen.

Der centrale Theil des Nervensystems ist bei *Carmarina hastata* nahe am Schirmrand auf der oberen und unteren Fläche des Velum gelagert und wird durch die Stützlamelle desselben deutlich in zwei Abschnitte, in den oberen und den unteren Nervenring zerlegt (Taf. IV. Fig. 2. 9—11 nr¹, nr²). Im frischen Zustand bleiben diese Theile dem Beobachter verborgen, da der Nesselwulst Alles verdeckt.

Um den oberen Nervenring, mit dessen Beschreibung wir zunächst beginnen wollen, gut zu übersehen, schneide man ein kleines Stück aus dem Schirmrand einer *Carmarina* aus, welche in früher angegebener Weise mit Essig-Osmiumsäure behandelt worden ist. Von dem auf dem Objectträger ausgebreiteten Präparat entferne man die Schirmgallerte. Dieselbe lässt sich mit zwei Nadeln von der Subumbrella, ohne diese zu verletzen, leicht ablösen und pflegt meist nur an der Stützlamelle des Nesselwulstes etwas fester zu haften. Dann trenne man das Velum in einiger Entfernung vom Schirmrand mit einem Rasirmesser ab. Jetzt gilt es noch vom Nesselwulst, der leicht in seine einzelnen Elemente auseinanderfällt, den nach oben gelegenen Theil mittelst eines feinen nassen Pinsels abzulösen. Wenn dieses geschehen ist, so gewahrt man schon mit unbewaffnetem Auge in dem auf der Stützlamelle des Velum noch anhaftenden Theil des Nesselzellengewebes einen braungefärbten Strang (Taf. V. Fig. 2 nr¹). Bei stärkerer Vergrösserung untersucht, zeigt derselbe eine feinfaserige Beschaffenheit. Auch lassen sich hier und da spindelförmige Zellen in dem Gewirr feiner Fibrillen erkennen, die parallel zum Schirmrand in gleicher Richtung, aber unregelmässig neben einander verlaufen.

Nach aussen wird der geschilderte Fibrillenstrang von einem Epithel (a) bedeckt, das sich von dem Gewebe des Nesselwulstes in jeder Hinsicht unterscheidet und wie bei den Aeginiden und Trachynemiden die Bedeutung eines Sinnesepithels besitzt. Dasselbe ist mit dem Fibrillenstrang ziemlich fest verbunden und bleibt daher an Macerationspräparaten auch dann noch haften, wenn man durch vorsichtiges Pinseln die gelockerten Zellen des Nesselwulstes schon entfernt hat. Auf seiner Oberfläche ist es mit langen Flimmerhaaren besetzt, die sich am besten an einem dem lebenden Thier entnommenen Stück des Schirmrands beobachten lassen. In seinem Bereich scheinen Nesselzellen fast ganz zu fehlen. Charakteristisch für das Sinnesepithel ist ferner seine kleinzellige Beschaffenheit, wodurch es sich von den umgebenden Ektodermzellen scharf abgrenzt. Wenn man es bei starker Vergrösserung von der Fläche betrachtet, so erblickt man kleine unregelmässige polygonale Felder, die freien Enden der mehr oder minder cylindrischen

in einer Schicht angeordneten Zellen. Zwischen den kleinen Polygonen fallen ferner gebräunte glänzende Körner von verschiedener Grösse auf. Beim Senken des Tubus lassen sich dieselben in die Tiefe weiter verfolgen, wobei sie an Dicke gewinnen. Es sind die spitzen Enden von Zellen, die zwischen den erstgenannten Gebilden liegen und in höherem Maasse von der Osmiumsäure gebräunt worden sind. Drittens endlich gewahrt man bei tiefer Einstellung des Tubus noch kleinere und grössere kugelig aussehende Zellen (g), die mit ihrem peripheren Ende die freie Fläche des Epithelstreifens nicht erreichen. Auch sie werden leicht dadurch kenntlich, dass ihr Protoplasma unter der Einwirkung der angewandten Reagentien ein graugrünes Colorit angenommen hat, während der Kern durch seine Rothfärbung hervortritt. Die grössten dieser letztgenannten Elemente liegen ganz am Rande des Nervenrings, da wo das Sinnesepithel in die platten Zellen der Velumoberfläche (m²) übergeht.

Die eben in situ betrachteten Theile des oberen Nervenrings kann man durch fortgesetztes Pinseln oder durch Zupfen mit den Präparirnadeln aus ihrer Umgebung vollständig isoliren und weiter in ihre histologischen Elementartheile zerlegen. Das Faserbündel löst sich dann in ein Gewirr feinsten Fibrillen auf, von welchen uns Figur 10 auf Tafel V eine naturgetreue Abbildung bietet.

Die Fibrillen sind durch die Osmiumsäure leicht gebräunt und haben eine ziemliche Resistenz gewonnen, so dass sie sich auf grosse Strecken, ohne zu zerreißen, vollkommen isoliren lassen. In ganzer Länge zeigen sie die gleiche Feinheit, davon abgesehen, dass hier und da kleine Körnchen ihnen anhaften. — Die Maceration des Nervenrings lässt sich auch in verdünnter Essigsäure allein vornehmen (Taf. V. Fig. 8^b). Die Fibrillen erhalten alsdann eine varicöse Beschaffenheit, indem sie sich in Folge eintretender partieller Quellung mit kleinen Knötchen von Strecke zu Strecke bedecken. Sie gewinnen hierdurch ein gleiches Aussehen wie die in entsprechender Weise behandelten Fibrillen markloser Nervenfasern von Wirbelthieren. Bemerkenswerth ist ferner noch ihre grosse Elasticität. Zwischen einem in zwei Theile auseinander gezogenen Bündel kann man ganz vereinzelt Fibrillen von so beträchtlicher Länge sich ausspannen sehen, dass sie mehrere Gesichtsfelder des Mikroskopes einnehmen (Taf. V. Fig. 8^b).

Ausser dem feinen Fasergewirr zeigt uns ein Zerpupfungspräparat noch zahlreiche kleine Ganglienzellen (Taf. V. Fig. 10 g). Dieselben sind entweder spindelförmig und verlängern sich an ihren beiden spitzen Enden in je eine Nervenfibrille oder sie besitzen die Form einer Halbkugel und lassen dann an ihrer platten Fläche nach entgegengesetzten Richtungen die zwei feinen Ausläufer entspringen.

Bei der Zerpupfung des oberen Nervenrings hebt sich meist das Sinnesepithel mit einer fester an ihm haftenden Fibrillenschicht vom übrigen Faserstrang ab (Taf. V. Fig. 11). In dieser Schicht (nr¹) sind die Fibrillen von noch grösserer Feinheit als die oben beschriebenen und sind inniger mit einander verschlungen, so dass eine vollständige Isolirung auf grössere Strecken schwieriger gelingt. Auch fehlen hier die Ganglienzellen. Zwischen dem Sinnesepithel und der ihm anhaftenden Fibrillenschicht lässt sich auf optischen Durchschnitten keine scharfe Grenze erkennen, vielmehr erhält man den Eindruck, als ob beide ineinander übergingen. Durch Zerpupfen sind die Epithelzellen des Nervenrings nicht leicht von einander zu trennen, da sie durch eine derbe Cuticula (c) an ihrem peripheren Ende untereinander zusammengehalten werden (Taf. V. Fig. 12 c). Schneller kommt man zum Ziel, wenn man kleine abgezupfte Stückchen durch schwaches, rasches Klopfen auf das Deckglas noch weiter in ihre feineren Elemente zerlegt. Durch das Studium derartiger Präparate auf verschiedenen Stadien der Isolirung haben wir uns die Gewissheit verschafft,

dass zwei in Form und Function von einander abweichende Zellen im Sinnesepithel enthalten sind. Wir bezeichnen dieselben als Stütz- und Sinneszellen.

Die Stützzellen finden sich am reichlichsten an der Grenze des Nesselwulstes und des Sinnesepithels. Hier sind es lange cylinderförmige Gebilde, welche die Osmiumsäure fast gar nicht reduciren, so dass sie hell und durchsichtig bleiben (Taf. V. Fig. 9). Sie bergen ihren ovalen Kern im peripheren Ende, nach der Basis zu zerfallen sie in mehrere sich gabelnde Fasern, welche wahrscheinlich bis an die Stützlamelle des Velum reichen. Für nervös können wir dieselben nicht halten, da sie einen von den übrigen Nervenfasern abweichenden Habitus besitzen. Die Cylinderzellen entsprechen im Ganzen den fadenförmigen Elementen, die wir schon früher als Stützzellen aus dem Nesselwulst beschrieben haben (Taf. IV. Fig. 12^b). Nach dem Velum zu nehmen sie an Zahl ab und werden dabei gleichzeitig bedeutend kürzer (Taf. V. Fig. 11 und 12 b).

Die zwischen ihnen eingebetteten Sinneszellen (a), welche durch Form und Beschaffenheit sich leicht von ihnen unterscheiden lassen, zeigen in ihrer Verbreitung gerade das umgekehrte Verhältniss, indem sie nach dem Velum zu gedrängter stehen. Wie gelungene Isolationspräparate lehren (Taf. V. Fig. 8^a, Nr. 5 und 6, Fig. 11 und 12 a), sind es kleine dünne Elemente von mehr oder minder spindelförmiger Gestalt, an welchen man meist drei deutlich gesonderte Abschnitte unterscheiden kann: den eigentlichen Zellkörper, einen peripheren und einen centralen Fortsatz. Der Zellkörper umschliesst den ovalen Kern und verschmälert sich rasch nach der Peripherie zu in einen dünnen Fortsatz, der bis zur Epitheloberfläche dringt und hier auf einem Flächenbild, wie es schon früher beschrieben wurde, als dunkel glänzendes Korn an Osmiumpräparaten zwischen dem Relief der Stützzellen sichtbar wird (Taf. V. Fig. 2). Sein Ende ist mit der Cuticula (c), welche das Sinnesepithel überzieht, verwachsen und trägt hier ein langes Haar, welches meistens auch an den isolirten Zellen noch erhalten war. Der centrale Fortsatz reicht bis zur Basis des Epithels und geht hier in zwei feine Fibrillen über, die gleich an ihrem Ursprung unter rechtem Winkel nach entgegengesetzten Richtungen umbiegen und sich in dem hier befindlichen dichten Fasergewirr des Nervenstrangs verlieren. Wegen ihrer Feinheit reissen sie meist in einiger Entfernung von ihrem Ursprung ab, zuweilen aber lassen sie sich doch auf grosse Strecken isoliren. Deswegen und weil sie in jeder Beziehung den Nervenfasern gleichen, stehen wir nicht an, sie selbst für solche zu erklären, und sind wir daher der Ansicht, dass zwischen ihnen und den unter ihnen liegenden Fibrillen des Nervenstrangs ein continuirlicher Zusammenhang stattfindet.

Im Allgemeinen besitzen die meisten Sinneszellen dieselbe Länge, zeigen dabei aber in ihrer Form die mannigfachsten Abweichungen, die dadurch bedingt sind, dass die Grössenverhältnisse der zwei Fortsätze, die wir haben unterscheiden können, vielfach schwanken. Beide stehen in einem Wechselverhältniss zu einander, indem eine grössere Länge des einen eine Verkürzung des andern hervorruft. Zuweilen sind die peripheren Fortsätze so lang, dass der Zellkörper mit dem Kern ganz an die Basis des Epithels herabgedrängt ist und der dritte Abschnitt, die centrale Verlängerung, vollständig fehlt. Die beiden Nervenfasern entspringen dann direct aus dem kernführenden Theil. Derartige Sinneszellen zeigen eine exquisit flaschenförmige Gestalt (Taf. V. Fig. 8^a, Nr. 5, Fig. 11 a). Im entgegengesetzten Fall fehlt der periphere Fortsatz. Der Kern liegt dicht an der Oberfläche des Epithels. Die Zelle sitzt mit breitem geisseltragendem Ende an der Cuticula an und verschmälert sich allmählich nach abwärts, sie gewinnt hierdurch eine mehr cylinderförmige Gestalt. Zwischen diesen beiden extremen und seltneren Fällen sehen wir die mannigfachsten Abstufungen, indem der Kern bald ganz in der Mitte, bald höher oder tiefer sich

befindet, wodurch die Zellen in verschiedener Weise spindelförmig beschaffen werden (Taf. V. Fig. 8^a. Nr. 6).

Ausser den soeben beschriebenen Gebilden, die den Haupttheil des Sinnesepithels ausmachen, trifft man in jedem Macerationspräparat auch noch vereinzelte Zellen, die sich durch eine besonders ansehnliche Grösse auszeichnen. Wie schon bei der Beschreibung der Situspräparate von uns erwähnt wurde, liegen sie besonders am Rande des Sinnesepithels, da wo dieses an das Epithel des Velum anstösst (Taf. V. Fig. 2). Im Ganzen gleichen sie in ihrer Form den kleineren Sinneszellen, doch ist die Sonderung in drei Abschnitte weniger bei ihnen ausgeprägt (Taf. V. Fig. 8^a. Nr. 1. 2. 4. 8. Fig. 10 a). In dem dicken Zellenleib ist ein grosser ovaler Kern eingeschlossen. Auf einem peripheren, bald breiteren, bald schmälern Fortsatz, der von einer Cuticula überzogen wird, erhebt sich ein einziges langes Haar. Das Bemerkenswertheste aber an dieser grossen Art von Sinneszellen sind ihre zwei centralen Ausläufer, die von einer ganz besonderen Mächtigkeit sind und sich daher leicht in grosser Ausdehnung ohne abzureissen aus dem Nervenstrang herausziehen lassen. Sie entspringen breit vom Körper und verschmälern sich ganz allmählich; hierbei theilen sie sich entweder mehrmals in secundäre Fäserchen oder sie geben von Stelle zu Stelle feine Seitenfädchen ab. Meist sind diese beim Auseinanderzupfen abgerissen. Doch zeigen dann noch kleine Höckerehen den Platz an, wo sie im unversehrten Zustand entsprungen sind. Die grossen Sinneszellen gehen daher, wie aus diesem Befund geschlossen werden muss, in zahlreiche feine Nervenfibrillen über.

Mit den grossen Sinneszellen sind andere, die wir für Ganglienzellen erklären müssen, zum Verwechseln ähnlich (Taf. V. Fig. 8^a. Nr. 7). Sie finden sich etwa gleich häufig im Nervenring vor, besitzen den gleichen grossen Kern und die dicken, langen und verästelten Ausläufer; sie unterscheiden sich aber durch ihre Lagerung, indem sie nur zum Theil in das Sinnesepithel hineinragen und an der Begrenzung der Oberfläche keinen Antheil nehmen. Dem entsprechend ist auch ihr peripheres Ende breit und kugelig abgerundet, was ihnen ein kolbenförmiges Aussehen verleiht. Dieser letztere Umstand, der Ausschluss der Zellen von der Oberfläche, ist für uns maassgebend gewesen, in ihnen nicht Sinnes-, sondern Ganglienzellen zu erblicken. Von Wichtigkeit ist es nun, dass sich auch vereinzelte Formen auffinden lassen, die auf ihrem kolbigen Ende noch einen kleineren oder grösseren Fortsatz tragen, mit dem sie weiter nach der Oberfläche vordringen, ohne diese indessen selbst zu erreichen. Dadurch gewinnen sie mit den Sinneszellen in Form und Lage eine noch grössere Uebereinstimmung. Wir müssen sie daher als Zwischenformen betrachten, als Zellen, die gewissermaassen noch in der Ausscheidung aus dem Epithelstratum begriffen sind.

Nachdem wir den oberen Nervenring in seinen einzelnen Bestandtheilen kennen gelernt haben, bleiben uns noch einige Verschiedenheiten hervorzuheben, die in seiner Beschaffenheit an jüngeren und älteren Thieren hervortreten. Bei kleineren Exemplaren von *Cararina* bilden alle Nervenfibrillen zusammen einen einzigen runden dicken Strang, der auf seiner Oberfläche von Sinnesepithel überzogen ist. Das Flächenbild auf Taf. V. Fig. 2 entspricht einem derartigen Entwicklungsstadium. Bei älteren Thieren dagegen ist der obere Nervenring ansehnlicher und breiter geworden und zerfällt jetzt deutlich in zwei Parteen: in ein Fibrillenbündel, das auf seiner nach aussen sehenden Fläche vom Sinnesepithel bedeckt wird, und in einen zweiten breiten Strang, der einwärts von ersterem näher dem Ringkanal liegt und fast allseitig vom Nesselgewebe begrenzt wird (Taf. IV. Fig. 11). In diesem zweiten Theil ist uns eine starke Faser aufgefallen, die etwas isolirt und am weitesten nach einwärts verläuft (Taf. V. Fig. 10). Sie besteht, wie eine feine

Längsstreifung andeutet, aus einer grösseren Anzahl parallel angeordneter Fibrillen, die inniger mit einander verbunden sind. In grösseren Abständen von einander treten in ihr ovale Kerne auf, um welche eine geringe Menge von feinkörnigem Protoplasma wahrzunehmen ist.

Als einen Anhang des centralen Nervensystems haben wir jetzt noch die Nesselstreifen zu betrachten, welche den Ektodermüberzug der centripetalen Mantelspangen bilden. An Macerationspräparaten kann man auch hier feine Fibrillen isoliren, die zwischen dem Epithel und den schon früher erwähnten stärkeren Muskelfasern nach dem Schirmrand hinziehen, wo sie wohl in den Nervenring einmünden. Auch gelang es uns zwischen den epithelialen Elementen Sinneszellen nachzuweisen, die auf ihrem peripheren Ende ein langes Haar besaßen und am centralen in eine feine Fibrille sich verlängerten. Die Nesselstreifen sind daher eine weitere Ausdehnung des Sinnesepithels des Nervenrings auf die Schirmoberfläche.

Einen ähnlichen Bau wie die Nesselstreifen scheint uns das Epithel der Tentakeln zu besitzen. Auf einem Querschnitt konnte ein kleines Fibrillenbündel beobachtet werden, das sich vom oberen Nervenring ablöste und durch das Nesselzellengewebe nach der Basis des Tentakels eine Strecke weit verfolgt werden konnte (Taf. IV. Fig. 5 n).

In derselben Weise, wie der obere, lässt sich auch der untere Nervenring (Taf. IV. Fig. 10 und 11 nr²) sowohl in situ als auch an Zerzupfungspräparaten untersuchen.

Um den unteren Nervenring in einem natürlichen Lageverhältniss zu seiner Umgebung zu erhalten, muss man bei der Präparation eines kleinen ausgeschnittenen Stückes vom Schirmrand zunächst in der schon früher angegebenen Weise verfahren. Dann entferne man aber durch vorsichtiges Abpinseln den Nesselwulst und den oberen Nervenring ganz vollständig. Desgleichen reinige man die obere Seite der Subumbrella, nachdem die Gallerte abgezogen ist, von dem Epithel des Ringkanals. Nach dieser Präparation kann man Velum und Subumbrella, die in einer Fläche ausgebreitet sind, entweder von ihrer dorsalen (Taf. V. Fig. 7) oder von ihrer ventralen (Taf. V. Fig. 4) Seite mit den stärksten Vergrösserungen untersuchen. Die wichtige Vereinigungsstelle der beiden Membranen ist so durchsichtig geworden, dass man auch feinere Verhältnisse recht gut erkennen kann.

Zunächst wird jedem Beobachter auffallen, dass an der unteren Seite des Velum in der Gegend, wo nach oben der Nesselwulst lag, ein gleichmässig breiter Streifen sich vorfindet, in dessen Bereich die Musculatur vollkommen fehlt. Die musculösen Ringfasern des Velum (m²) und der Subumbrella (m¹) sind hier in weiter Ausdehnung unterbrochen und schneiden jederseits mit einer scharfen Linie ab. Der Streifen ist breiter als die Basis des Nesselwulstes, welche er jederseits etwas überragt. Hierdurch ist schon deutlich die Gegend bezeichnet, wo sich der untere Nervenring (nr²) entwickelt hat. Derselbe besitzt nur etwa ein Drittel von der Breite des Streifens, auch verläuft er nicht ganz in der Mitte desselben, sondern ist mehr der Grenzlinie der Velummusculatur (m²) genähert; hier bildet er einen platten faserigen Strang, der an Mächtigkeit hinter dem oberen Nervenring weit zurücksteht. Die Faserung erkennt man am besten, wenn man das flach ausgebreitete Präparat von seiner oberen oder dorsalen Seite betrachtet (Taf. V. Fig. 7 nr²). Man sieht dann, dass zwischen feineren Fibrillen einzelne breitere Fasern sich hinziehen, und dass sehr zahlreiche Ganglienzellen (g) in ihren Verlauf eingeschaltet und besonders nach dem Rand zu dichter angehäuft sind. Auch beobachtet man noch zur Seite des Nervenstrangs nach der Subumbrella (m¹) zu isolirte Fibrillen und isolirte Ganglienzellen (g). Die letzteren zeichnen sich durch eine beträchtliche Grösse und eine bestimmte Anordnung aus, indem sie durch regelmässige Abstände von einander getrennt sind und zur Grenze der subumbrellaren Ringmusculatur parallel eine

Reihe bilden (Taf. V. Fig. 4). Von den grossen Ganglienzellen entspringen starke lange Ausläufer, die sich verzweigen und ihren Weg zur Subumbrella nehmen.

Die Theile des unteren Nervenrings werden, wie man am besten bei Betrachtung des Präparates von der unteren Fläche sieht, von einer dünnen Epithellage überzogen. Diese ist einschichtig und setzt sich aus platten polygonalen Zellen zusammen, von denen einige mit kleinen glänzenden Körnchen erfüllt sind (Taf. V. Fig. 4).

Eine vollständige Isolation der in situ beobachteten Elemente gelingt am unteren Nervenring noch leichter als am oberen (Taf. V. Fig. 6). Im Durchschnitt besitzen hier die Fibrillen eine grössere Dicke als auf der oberen Seite des Velum. Besonders charakteristische Bildungen aber sind einzelne Fasern von solcher Stärke, wie sie an anderen Orten sich nirgends zeigen. Sie sind $0,6 \mu$ breit, werden in Osmiumsäure gebräunt und bestehen aus einer nahezu homogenen Substanz, wie die Ganglienzellen selbst. Eine Längsstreifung, die auf eine Zusammensetzung aus Fibrillen hinweisen könnte, fehlt ihnen vollständig. Hie und da gehen seitlich kleine Fäserchen von ihnen ab, die in der Regel wegen ihrer Feinheit kurz abgerissen sind. Die meisten Nervenfibrillen eines Präparates sind mit Ganglienzellen (g) versehen, die durchweg protoplasmareicher und in grösserer Anzahl als im oberen Nervenring vorhanden sind. Die Ganglienzellen besitzen in Anpassung an die räumlichen Verhältnisse eine platte Fläche, mit welcher sie der Stützlamelle des Velum aufliegen, und eine andere halbkuglig gewölbte Fläche, welche durch die einschichtige Lage der abgeplatteten Epithelzellen von der Körperoberfläche ausgeschlossen ist. Von der flachen Seite entspringen die zwei nach entgegengesetzten Richtungen verlaufenden Nervenfibrillen. Auch die dicken für den unteren Nervenring so charakteristischen Fasern sind mit einer Anschwellung und mit einem grossen Kern in derselben ausgestattet.

Von den geschilderten Ganglienzellen sind diejenigen, welche ausserhalb des eigentlichen Nervenrings in der Nähe der Subumbrella sich vorfinden, nicht nur durch ihre Lagerung, sondern auch durch ihre Form und bedeutendere Grösse verschieden (Taf. V. Fig. 7 g). Es sind anscheinliche Gebilde von keulenförmiger Gestalt. Ihr verdicktes abgerundetes Ende, welches einen grossen runden Kern birgt, kommt dicht unter die Oberfläche zu liegen und wird hier von platten Epithelzellen umhüllt. Basalwärts verschmälern sie sich in einen Fortsatz, mit welchem sie senkrecht auf der Stützlamelle stehen, um sich dann zu gabeln in zwei unter rechtem Winkel abbiegende starke Ausläufer. Diese theilen sich in zahlreiche feinere Fibrillen.

Ferner nehmen noch an der Zusammensetzung des unteren Nervenrings einzelne Sinneszellen Theil (Taf. V. Fig. 6 a). Es sind dies mehr oder minder halbkuglige Gebilde, die mit flacher Basis der Stützlamelle aufsitzen und hier in zwei lange Nervenfibrillen übergehen. Ihre gewölbte Fläche verlängert sich in einen kurzen Fortsatz, welcher sich zwischen die platten Zellen des Ektodermüberzugs einschiebt, an die Oberfläche vordringt und hier mit einem langen, auch an den Isolationspräparaten noch wohl erhaltenen Geisselhaar versehen ist. Von dem haartragenden Fortsatz abgesehen, besitzen die Sinneszellen, wie eine Vergleichung lehrt, in Grösse, Form und Lage die grösste Aehnlichkeit mit den kleinen Ganglienzellen des unteren Nervenrings.

Bei unserer Darstellung haben wir bis jetzt das Verhältniss, in welchem der obere und untere Abschnitt des centralen Nervensystems der Medusen zu einander stehen, ganz unberücksichtigt gelassen. Werden beide durch die Stützlamelle des Velum vollständig getrennt oder findet irgend ein Zusammenhang zwischen ihnen statt? Die hier aufgeworfene Frage lässt sich durch eine zweckmässige Untersuchung von Macerationspräparaten beantworten, wenn man von der oberen und

unteren Seite des Velum Epithel und Nervenfibrillen durch Abpinseln entfernt. Jetzt gewahrt man in der allein zurückbleibenden Stützlamelle eine Reihe kleiner Fibrillenbündel (Taf. V. Fig. 2*), welche durch feinste Oeffnungen die homogene Grundsubstanz schräg durchsetzen. Sie sind dicht bei einander in einer Linie angeordnet, die nahe an der Muskelgrenze des Velum (m^2) und parallel zu ihr hinzieht. Dass die durchtretenden Fibrillen dem Nervensystem angehören, glauben wir daraus entnehmen zu können, dass sie von den oberen und unteren Nervensträngen bedeckt werden. Einen Zusammenhang mit letzteren haben wir dagegen nie beobachten können, da es uns nicht gelang, die durchtretenden Bündelchen feinsten Fibrillen auf grössere Ausdehnung zu isoliren. Stets waren sie in geringer Entfernung von der Durchtrittsstelle abgerissen.

Das Bild, welches wir uns bis jetzt mit Hülfe der angeführten Präparationsmethoden von der Lage der einzelnen Theile zu einander haben entwerfen können, erhält eine Bestätigung und weitere Ergänzung durch die Untersuchung feiner Querschnitte durch den in Osmiumsäure erhärteten Schirmrand. An Querschnitten, die von jungen Thieren angefertigt wurden (Taf. IV. Fig. 10), sieht man in dem Winkel, den der Nesselwulst mit dem Velum erzeugt, eine gebräunte feinkörnige Substanz (nr^1), die eine unregelmässig polygonale Figur bildet. Es ist dies der Durchschnitt des oberen Nervenfaserbündels. Abwärts liegt dasselbe der Stützlamelle (s) des Velum auf, nach innen und oben wird es vom Gewebe des Nesselwulstes, nach aussen von einer einfachen Zellenlage, dem Sinnesepithel (a), bedeckt. Vom Ringkanal ist der Nervenstrang um mehr als seine eigene Dicke entfernt (Taf. IV. Fig. 2).

Bei älteren Thieren hat sich die Form und Lage des oberen Nervenrings in mancher Beziehung verändert (Taf. IV. Fig. 11 nr^1). Auf dem Durchschnitt erscheinen zwei platte feinkörnige Streifen, die wir nach ihrer Lage als inneren und äusseren unterscheiden können. Von diesen ist der innere Streifen von der Oberfläche des Nesselwulstes weiter nach einwärts gerückt. Mit seiner unteren Seite liegt er glatt der Stützlamelle des Velum auf, sonst wird er überall vom Nesselzellengewebe umhüllt. Der zweite Streifen dagegen findet sich unmittelbar unter dem Sinnesepithel (a) und stösst mit dem ersten an seiner dünnen inneren Kante zusammen.

Auch der untere Nervenring (nr^2) ist auf dem Durchschnitt deutlich zu sehen als ein kleiner gebräunter feinkörniger Streifen dicht unterhalb des oberen Nervenrings an der Unterseite der Stützlamelle. Letztere ist zart und im Vergleich zu andern Stellen des Velum stark verdünnt. Auf vielen Schnitten sehen wir von dem einen zum andern Nervenring ein kleines Fibrillenbündel durch die Scheidewand hindurchtreten (Taf. IV. Fig. 11*).

So werthvoll die geschilderten Bilder für eine genauere Feststellung der Lagerungsverhältnisse sind, so wenig geeignet sind sie zur Erkennung feinerer histologischer Details, da bei der Erhärtung in Osmiumsäure Alles gleichmässig gerinnt und sich die Zellcontouren nur wenig oder gar nicht markiren. So lassen sich im Sinnesepithel auch die Formen der Sinneszellen nicht erkennen, ebensowenig die Ganglienzellen im Nervenstrang. Nur ihre Kerne gewahrt man in Mitten der feinkörnigen Substanz. Bemerkenswerth dagegen sind kleine vacuolige Räume, die constant sich in der Umgebung des oberen und des unteren Nervenrings vorfinden und sonst nirgends in den Medusengewebe von uns beobachtet wurden (Taf. IV. Fig. 2, 10, 11 f). Ueber ihre Bedeutung können wir nichts aussagen. Auch müssen wir es dahingestellt sein lassen, ob die Räume durch die Erhärtung hervorgerufene Kunstproducte oder normale Bildungen sind.

Wie das centrale Nervensystem der Geryoniden die höchste Stufe der Ausbildung unter den Trachymedusen erreicht, so sind auch die peripheren Nervenbahnen hier mehr als bei den übrigen differenzirt. Dies spricht sich namentlich in dem Umstand aus, dass besondere Nervenstämmchen

nachweisbar sind, welche einen gangliösen Endplexus mit dem am Schirmrand entwickelten Centraltheil verbinden.

Zum Studium des peripheren Nervensystems diente uns auch hier wieder die Subumbrella, während die Untersuchung des Velum uns keine Ergebnisse lieferte. Zur Herstellung tauglicher Präparate benutzten wir Geryoniden, die in einem Gemisch von Essigsäure und Osmiumsäure macerirt waren. Von einem grösseren ausgeschnittenen Stück der Subumbrella wurde die Gallerte vollständig abgelöst; wenn ein Theil des Radialkanals auf dem Präparate war, so wurde sein Entoderm mit dem Pinsel möglichst rein entfernt. Die zurückbleibende dünne Lamelle besteht jetzt nur noch aus der Stützmembran der Subumbrella, deren grosse Resistenz die Vornahme der angegebenen Manipulation gestattet, und den unter ihr gelegenen Theilen: der Musculatur, der Epithelschicht und den zwischen ihnen sich ausbreitenden nervösen Elementen.

Am besten beginnt man die Untersuchung mit den Radialkanälen. Hier verlaufen relativ ansehnliche Züge feiner Nervenfibrillen (Taf. V. Fig. 1 n). Dieselben lassen sich weiter an den Rand der Genitalblätter verfolgen, wo sie sich etwas nach einwärts von der Linie hinziehen, mit welcher die circulären Muskelfasern (m) plötzlich abschneiden. Sie liegen unmittelbar der unteren Seite der Stützlamelle auf und werden nach der Höhle des Schirms zu von einem dünnen grosszelligen Plattenepithel überzogen. Die Fibrillen gleichen in jeder Beziehung den aus dem oberen und unteren Nervenring beschriebenen. Sie sind zu kleinen Bündelchen angeordnet, die in geringer Entfernung von einander sich hinschlängeln. Indem von einem Bündel zum andern Fibrillen übertreten, bilden sie ein feinmaschiges Netzwerk. Zahlreiche Ganglienzellen (g) können in diesem Netzwerk nachgewiesen werden. Sie werden durch eine dunklere Osmiumfärbung und den Besitz von zwei oder mehr feinen Ausläufern gekennzeichnet.

Von den Fibrillenzügen entspringen seitlich kleinste Stämmchen, welche nach der Ringmuskellage zu umbiegen und mit Ganglienzellen zusammenhängen, die überall in der Subumbrella verbreitet sind (Taf. V. Fig. 1). Die Ganglienzellen können schon bei schwächerer Vergrößerung als kleine Zellen von wechselnder, oft sternförmiger Gestalt, sowie man einmal auf sie aufmerksam geworden ist, leicht wahrgenommen werden. Ganglienzellen und Nervenfibrillen der Subumbrella sind zwischen die Muskelfaserlage und deren Matrix, das grosszellige Plattenepithel, eingeschaltet. Sie werden daher nach oben von den quergestreiften Ringfasern, nach unten von dem Plattenepithel überzogen.

Die Ganglienzellen, die zuweilen mit zwei Kernen versehen sind, besitzen drei bis fünf Ausläufer, die sich noch weiter gabeln können, in kurzer Entfernung von der Zelle die Stärke zarter Nervenfibrillen annehmen und sich durch ihre ausserordentliche Länge auszeichnen (Taf. V. Fig. 1. 3. 5 g). Bei starker Vergrößerung konnten die einzelnen Fibrillen durch mehrere Gesichtsfelder verfolgt werden. Sie sind namentlich dadurch kenntlich geworden, dass sie stärker als andere Theile durch die Osmiumsäure geschwärzt werden. Auch trägt zu ihrer Erkennung nicht wenig der Umstand bei, dass sie fast stets eine radiäre Richtung einschlagen, mithin die circulären Muskelfasern (m) kreuzen.

Ueber die Vertheilungsweise der nervösen Elemente in der Subumbrella haben wir an zahlreichen Präparaten Folgendes ermitteln können.

Ausser den starken Fibrillenzügen, welche den Radialkanälen zu beiden Seiten folgen (Taf. V. Fig. 1 n), trifft man am Schirmrand auch hier und da auf vereinzelte kleinere Züge von 3—5 Nervenfibrillen, die in radialer Richtung nach der Schirmmitte zu verfolgen sind. In Tafel IV. Figur 14 ist solch ein Fibrillenzug, in welchem zugleich einige bipolare Ganglienzellen (g) enthalten sind,

aus der Nachbarschaft eines Centripetalkanals dargestellt. Vereinzelte Nervenfasern und Ganglienzellen begleiten ferner auch die radiären Muskelbänder, die unpaaren sowohl als die paarigen. Sie treten mit ihnen auf den Magenstiel über und bilden hier einen ziemlich dichten gangliösen Endplexus, der ganz so wie in der Subumbrella zwischen den glatten radialen Muskelfasern und dem sie überziehenden Plattenepithel liegt. In den übrigen Theilen der Subumbrella sind die Ganglienzellen in ziemlich weiten Abständen vertheilt, so dass einer jeden ein umfangreiches Gebiet zukommt. Meist finden sie sich vereinzelt vor, zuweilen aber lagern sie auch zu zweit dicht bei einander (Taf. V. Fig. 3). Ihre Hauptausläufer schlagen dann gewöhnlich die gleiche Richtung ein und nehmen auf grössere Strecken gemeinsam ihren Weg, wie es uns das in Figur 3 auf Tafel V dargestellte Präparat zeigt.

Zwischen benachbarten Ganglienzellen haben wir in einzelnen Fällen Anastomosen wahrgenommen (Taf. IV. Fig. 13), dagegen ist es uns nicht gelungen einen Zusammenhang mit den Muskelzellen nachzuweisen. Andere Methoden werden in Zukunft wohl auch hier noch zu positiven Resultaten führen.

Literatur. Ueber das Nervensystem der Geryoniden haben schon früher zwei Forscher, FRITZ MÜLLER (67 und 71) und HAECKEL (37), bestimmte Angaben gemacht. Ersterer äussert sich in einem Aufsatz „Ueber zwei neue Quallen von S. Catharina“ darüber folgendermaassen: „Bei *Liriope catharinensis* zieht sich um das Ringgefäss ein ziemlich undurchsichtiger gelblicher Saum, der namentlich nach aussen scharf contourirte, rundliche Zellen von 0,005 bis 0,008 Mm. Durchmesser zeigt und auf dem mehr oder weniger reichliche Nesselzellen liegen. An der Basis der Tentakeln und in der Mitte zwischen diesen Stellen zeigt er längliche Anschwellungen, denen die sogenannten Randbläschen aufsitzen. Mit aller Wahrscheinlichkeit ist er als Nervenring zu deuten; dafür spricht ausser den Randbläschen tragenden Anschwellungen, dass sich von jeder dieser Anschwellungen ein zarter, aber scharf begrenzter Strang nach oben verfolgen lässt, vier zur Basis der Tentakeln, vier zu Punkten, an denen das jüngere Thier dem erwachsenen meist vollständig fehlende Tentakeln getragen hat.“ In diesen Angaben hat FRITZ MÜLLER den ganzen Nesselwulst als Nervenring gedeutet, immerhin bezeichnet er zuerst ganz richtig die Gegend, wo man das Nervencentrum der Geryoniden zu suchen hat. Doch kann seine Deutung für nicht mehr als eine Vermuthung geschätzt werden. Es gilt auch hier, was schon bei den Aeginiden gesagt wurde: dass in seiner Darstellung die genaueren histologischen Angaben fehlen, welche bei den vorliegenden Verhältnissen allein die Deutung rechtfertigen können.

Den histologischen Nachweis von der Existenz eines Nervensystems hat HAECKEL in seiner Monographie der Geryoniden geliefert, indem er zum ersten Male in dem verdickten Randwulst der Medusenglocke zwischen nervösen und nicht nervösen Bestandtheilen unterscheidet. Nach seinen Untersuchungen, die an Zerzupfungspräparaten und an Durchschnitten angestellt wurden, besteht das Nervensystem bei *Glossocodon* sowohl als bei *Carmarina* aus einer Anzahl von Ganglienknotten, von denen mehrere Nervenstämmchen entspringen. Unter einander werden die Ganglien durch einen längsstreifigen Nervenring verbunden, welcher zwischen Ringkanal und Knorpelring längs des Schirmrands verläuft. „Derselbe wird oben vom Ringgefäss, unten vom Ringknorpel, aussen vom Gallertmantel und innen vom Velum verdeckt“, so dass er nirgends frei an die Oberfläche reicht. Die Ganglien liegen zum Theil am peripheren Ende der Radialkanäle, zum Theil interrarial. Sie erscheinen als ziemlich unregelmässige rundliche Knoten oder flache rundliche Hügel, von denen die sechs radialen etwas stärker gewölbt und umfangreicher als die interrarialen sind. Auf ihnen sitzen die Randbläschen unmittelbar wie auf einem Polster auf. Die Ganglienknotten enthalten in

einer feinkörnigen, detritusartigen Masse kleine und zarte unregelmässige Zellen von sehr verschiedener Grösse, welche zum Theil mit sehr feinen Nervenfasern zusammenhängen. Unter den isolirten Zellen kann man solche mit einem und zwei Fortsätzen öfter finden. Seltener lassen sich sternförmige Zellen isoliren, welche die Ansätze von mehreren abgerissenen Ausläufern zeigen.

Von den stärkeren radialen Ganglien gehen vier Nervenfasern ab: 1) Der erste und stärkste Nerv begleitet den Radialkanal in seiner ganzen Länge vom Schirmrand bis zum Magen. 2) Ein schwächerer geht durch die radiale Mantelspange zur Basis des radialen Nebententakels (bei jungen Thieren). 3) Ein dritter verläuft zum radialen Haupttentakel. 4) Der vierte kürzeste ist der breite bandförmige Sinnesnerv, welcher innerhalb des radialen Randbläschens zu beobachten ist. Jedes der schwächeren interradianen Ganglien giebt nur zwei Nervenstränge ab, nämlich 1) den breiten Sinnesnerv für das Randbläschen und 2) den Spangennerv für die marginale Mantelspange.

Von den aus den Ganglien entspringenden Nerven sind die stärksten die Radialnerven, welche als glatte, breite Bänder, begleitet von den unpaaren radialen Muskelbändern der Subumbrella, in der Mittellinie der unteren Wand der Radialkanäle verlaufen. Sie werden hier nur von dem dünnen Ringmuskelbelege und dem zarten Epithel der Subumbrella bedeckt. Sie lassen sich, namentlich während ihres Verlaufes durch die Mitte der Genitalblätter, leicht isoliren und dienen daher am besten zur Untersuchung der einzelnen faserigen Nervelemente. Diese sind einfache, unverzweigte, parallel gelagerte Fäden, die hier und da mit sehr kleinen stäbchenförmigen Kernen besetzt sind. Sie unterscheiden sich von den quergestreiften Muskelfasern durch ihre blasse, vollkommen homogene Beschaffenheit. Schwieriger ist es den Ringnerven zu isoliren und seine Nervenfasern noch im Zusammenhange mit den kleinen Ganglienzellen darzustellen.

Wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht, sind zwei bedeutsame Facta von HAECKEL ermittelt worden. Einmal hat er die Existenz eines am Schirmrand gelegenen faserigen, Ganglienzellen enthaltenden Strangs an Zerzupfungspräparaten und auf Durchschnitten nachgewiesen und zweitens hat er zwei fibrilläre Bänder in den Randbläschen entdeckt und für Sinnesnerven erklärt. Beide That-sachen haben wir durch unsere Untersuchung bestätigt. Dagegen können wir der detaillirten Beschreibung des Baues und der Lagerung der einzelnen Theile nicht in allen Punkten beistimmen. Ein Unterschied zwischen Ganglienknotten und Commissuren, wie ihn HAECKEL bei den Geryoniden geschildert hat, ist nicht vorhanden, vielmehr sind im ganzen Nervenring Ganglienzellen und Nervenfasern gleichmässig vertheilt. Ferner liegt der Strang überall dicht an der Oberfläche und wird von ihr nur durch ein einschichtiges Sinnesepithel geschieden; dagegen ist er vom Ringkanal und den Randbläschen durch einen nicht unbeträchtlichen Zwischenraum entfernt. Wenn wir von den paarigen Sinnesnerven der Gehörorgane absehen, die wir im folgenden Abschnitt besprechen werden, so erfolgt die periphere Ausbreitung des Nervensystems nicht durch gesonderte, von Ganglienknotten entspringende Nervenstämme, sondern durch einen in der Subumbrella überall verbreiteten gangliösen Plexus. Die starken Radialnerven, die HAECKEL zur Isolirung und Untersuchung der einzelnen faserigen Nervelemente besonders empfiehlt, da sie sich während ihres Verlaufes durch die Mitte der Genitalblätter mit leichter Mühe aus dem umgebenden Gewebe herausschälen lassen, sind unserer Ansicht nach die unpaaren Muskelbänder, welche wir auf Seite 53 beschrieben haben, und ebenso müssen wir die als Nervenprimitivfasern gedeuteten, einfachen, unverzweigten parallel gelagerten Fäden nach der von HAECKEL in Figur 72 gegebenen Abbildung für glatte Muskelfasern erklären, da an dem genannten Orte nur spärliche und nicht in Bündeln angeordnete Nervenfasern vorkommen, die ungleich schwieriger als am Nervenring aufzufinden und zu isoliren sind.

c. Die Sinnesorgane der Geryoniden.

Unter den drei Familien der Trachymedusen haben die Sinnesorgane bei den Geryoniden den morphologisch und physiologisch höchsten Grad ihrer Ausbildung erreicht. Während sie bei den Aeginiden und Trachynemiden am Schirmrand befestigt in das umgebende Medium hineinragen, sind sie hier in die Gallerte des Körpers eingesenkt und stellen runde, mit Flüssigkeit erfüllte Bläschen dar. Die Anzahl dieser bläschenförmigen Sinnesorgane, die wir im Folgenden kurzweg als Hörbläschen bezeichnen werden, ist beim erwachsenen Thier eine fest bestimmte. Bei *Glossocodon* und *Liriope* sind ihrer acht, bei *Carmarina* und *Geryonia* ihrer zwölf zur Entwicklung gekommen. Ihre Anzahl steht daher bei den genannten Medusen in einem bestimmten Verhältniss zu den Antimeren des Körpers, von denen sie gerade das Doppelte beträgt.

Die Hörbläschen sind bei *Carmarina* schon für das unbewaffnete Auge erkennbar. Zum Theil liegen sie am Ende der Radialkanäle des Gastrovascularsystems, zum anderen Theil in der Mitte zwischen denselben; sie werden daher als radiale und interradianale von einander unterschieden. Die ersteren findet man in geringer Entfernung von der Basis der schlauchförmigen Tentakeln, und zwar, wenn man die Medusenglocke von aussen betrachtet, zur linken Seite derselben (Taf. II. Fig. 1). Sie werden von den hier entspringenden centripetalen Mantelspangen (y), die schmaler als die Bläschen sind, nach aussen in der Weise bedeckt, dass ihr mittlerer Abschnitt verborgen ist und nur ihre Seitentheile durch die Gallerte hindurch zu sehen sind. Dasselbe gilt von den interradianalen Hörbläschen, die ebenso durch die schmäleren interradianalen Mantelspangen zum Theil geschützt sind.

Ueber die weiteren Lagebeziehungen des Hörbläschens zu den übrigen benachbarten Organen giebt der durch den Schirmrand angefertigte Querschnitt Aufschluss, der auf Tafel IV. Figur 9 abgebildet ist. Man gewahrt hier den hohen und dicken Nesselwulst (w), der an der Oberfläche des Schirms weit hinaufreicht und sich in das Nessel-epithel (x) der Mantelspange (y) verlängert. Diese selbst steigt einwärts von dem Nesselwulst nach dem Ringkanal (r) herab und ist auf dem Querschnitt der Zusammenhang ihrer blasigen Stützzellen mit dem Epithel des Gastrovascularsystems nicht zu übersehen. An der inneren Fläche der Mantelspange liegt das Hörbläschen (hb) mit seiner äusseren Wand zum Theil dicht an. Nach abwärts berührt es auf eine kurze Strecke die obere Epithellage des unter ihm verlaufenden Ringkanals. Nach innen und oben wird es überall von der Gallerte umgeben. Es ist daher allseitig so vollständig geschützt, wie es bei der Beschaffenheit des Medusenkörpers überhaupt nur möglich ist. In Folge dieser Lage ist das Sinnesorgan, wie aus dem Durchschnitt leicht zu ersehen ist, durch einen weiten Abstand von dem Nervenring (nr¹) getrennt, der auf dem Velum an dem Rand des Nesselwulstes gelegen ist.

Der feinere Bau des Hörbläschens lässt sich sowohl am frischen Object, als auch nach Behandlung mit Reagentien am besten in der Weise untersuchen, dass man mit der Scheere durch den Schirmrand einen radialen Durchschnitt anfertigt, auf welchem der zu untersuchende Theil enthalten ist. Man kann dann auch noch weiter unter dem Präparirmikroskop mit Nadeln das Bläschen bei einiger Vorsicht vollkommen unversehrt aus der Gallerte herausschälen.

An dem Gehörorgan haben wir die Bläschenwand und das von ihrer oberen Seite entspringende Hörkölbchen zu unterscheiden (Taf. IV. Fig. 1. 3. 4).

Die Bläschenwand besteht aus einer dünnen homogenen Membran, die auf dem Durchschnitt doppelte Contouren hat und von der Gallerte daher sich scharf absetzt. Sie ist nicht allseitig geschlossen, sondern besitzt etwas seitlich von der Stelle, wo das Gehörbläschen an die

Mantelspange anstösst, eine kleine Oeffnung, die an Isolationspräparaten und auf Durchschnitten nachzuweisen ist und im frischen Zustand durch das Nesselzellengewebe verschlossen wird (Taf. IV. Fig. 1 und 6). Am Rande der Oeffnung schien die Membran des Bläschens in die Stützlamelle des Schirmrands umzubiegen. Auf ihrer Innenfläche wird sie von einem ungemein dünnen Plattenepithel überzogen. Die Kerne der sehr grossen flachen Zellen werden nach Behandlung mit Reagentien sowohl bei der Betrachtung von der Fläche, als auch auf dem optischen Durchschnitt sichtbar, wo sie Vorsprünge in das Lumen des Bläschens bedingen. Zuweilen sind in ein oder zwei Epithelzellen in der Umgebung der Insertion des Hörkölbehens kleine Nesselkapseln eingeschlossen (Taf. IV. Fig. 3 z).

Ferner verlaufen noch an der Innenfläche der Wandung zwei dünne, bügel förmig gekrümmte Bänder von der oben erwähnten Oeffnung bis zum entgegengesetzten Pol des Bläschens (Taf. IV. Fig. 1. 3. 4 n). Sie können leicht übersehen werden, wenn man das Untersuchungsobject von der Schirmseite aus betrachtet. Bei dieser Lagerung verläuft das eine Band auf der rechten, das andere auf der linken Seite des Bläschens (Taf. IV. Fig. 1 n). Beide zusammen bilden einen Ring, der nur an ihrer Eintrittsstelle, wo die Membran die kleine Oeffnung besitzt, eine Unterbrechung erfährt. Die Bänder, welche eine nur geringfügige Verdickung der Wandung bedingen, kehren ihre Kante dem Beobachter zu. Weit besser sind sie daher zu unterscheiden und auf ihren feineren Bau zu untersuchen, wenn man das Hörbläschen von der Seite oder von oben sieht (Taf. IV. Fig. 3 und 4 n). Die Bänder erscheinen jetzt $1,2 \mu$ breit und lassen sich bis zur Insertion des Hörkölbehens verfolgen, wo sie beide umbiegen und gemeinsam in die Substanz desselben eindringen. Sie zeigen eine feine Längsstreifung, die bei Zusatz von Reagentien noch mehr an Schärfe gewinnt. Schon hieraus kann man auf eine feinfibrilläre Zusammensetzung der Bänder schliessen. Einen sicheren Beweis hierfür erhält man indessen erst durch die Untersuchung von Macerationspräparaten (Taf. IV. Fig. 6). An solchen kann man die Bänder (n) durch Zerzupfen von der Wand des Bläschens ablösen und in eine grössere Anzahl von Fibrillen zerlegen, welche an Feinheit und in ihrem Verhalten gegen Reagentien den aus dem Nervenring dargestellten Fibrillen gleichen. Auch vereinzelte bipolare Ganglienzellen findet man in dem Faserbündel vor (g). Wir haben daher in den beiden Bändern die Nerven des Gehörorgans vor uns. Ausser dem histologischen Befund spricht hierfür auch der Umstand, dass an Macerationspräparaten die beiden fibrillären Bänder sich noch auf eine grössere Strecke ausserhalb des Bläschens verfolgen, ja sogar mit Präparirnadeln aus dem Nesselwulst isoliren lassen, wobei nachgewiesen werden kann, dass sie nach dem Nervenring zu in die Tiefe verlaufen. Wenn dadurch auch ihr Zusammenhang mit demselben noch nicht wirklich dargethan ist, so möchte ein solcher doch bei Erwägung aller Verhältnisse kaum noch anzuzweifeln sein.

Der zweite und wichtigste Theil des Sinnesorgans, das Hörkölbchen (hk), zeigt einen ähnlichen Bau wie der gleichnamige Theil bei den Aeginiden und Trachynemiden. Er enthält daher einen Axentheil und eine denselben bedeckende Epithelschicht (Taf. IV. Fig. 1).

Der Axentheil ist birnförmig gestaltet und von dem Epithel durch eine zarte Membran abgegrenzt, die bei Behandlung mit Säuren und an Macerationspräparaten sicher nachzuweisen ist. Mit einem feinen Stiel ist der birnförmige Körper an die obere Bläschenwand angeheftet. Sein entgegengesetztes freies Ende birgt ein grosses ovales Concrement, einen Otolithen (o), der aus feinen concentrischen Schichten besteht, wie aus den zur Randcontour parallel verlaufenden Linien zu schliessen ist. Die Form des Concrements ist nicht vollkommen regelmässig, indem an der Längsseite des Ovals die Oberfläche eingebuchtet ist. In dünnen Säuren lösen sich die Salze

desselben leicht auf, ohne dass Luftblasen sich entwickeln und scheinen sie hiernach phosphorsaurer Kalk zu sein. Nach der Auflösung bleibt ein geringer Rest organischer Substanz mit einem ovalen Kern zurück. Der übrige Theil des birnförmigen Körpers beläuft sich auf eine einzige kleine Zelle, in der zuweilen auch kleine Concretionen, Nebenotolithen, beobachtet werden.

Die Epithelschicht des Hörkölbehens ist auf den einzelnen Seiten sehr verschieden dick und aus verschieden geformten zelligen Elementen zusammengesetzt (Taf. IV. Fig. 1 und 9). Seine freie Endfläche und seine der Subumbrella zugewandte Seite wird von platten cubischen Zellen überzogen, von denen zuweilen eine oder mehrere mit einer Nesselkapsel und einem Palpocil versehen sind; dagegen bildet das Epithel auf dem Theil, welcher der Mantelspange zugekehrt ist, ein dickes Polster, und zeichnet sich noch weiter dadurch aus, dass es auf seiner Oberfläche lange, steife Haare (h) trägt, welche mit ihrem peripheren Ende an die gegenüberliegende Bläschenwand anstossen. Dieselben sind am besten von der Seite des Bläschens, an welcher der Hörnerv verläuft, oder von oben zu sehen (Taf. IV. Fig. 3 und 4 h). Dagegen werden sie bei allen anderen Lagen entweder durch den Otolithen oder durch die Mantelspange mehr oder minder verdeckt.

Um die Form der das Polster bildenden Zellen zu ermitteln, verwandten wir Thiere, die in einem Gemisch von Osminm- und Essigsäure macerirt worden waren, lösten an diesen die Hörbläschen aus der Gallerte heraus und trennten durch Zerzupfen das Hörkölbehchen von seinem Ansatzpunkte ab. Hierbei bleiben mit ihm die Hörnerven, die sich von der Bläschenwand abheben, in Zusammenhang (Taf. IV. Fig. 6). Wenn man an einem derartigen Präparat durch Klopfen auf das Deckgläschen die Epithelzellen in ihrer Verbindung etwas gelockert hat, so kann man deutlich verfolgen, dass die Nervenfibrillen zwischen der Stützlamelle und den Epithelzellen eindringen und in die Basis der letzteren übergehen. Durch weiter fortgesetztes Klopfen kann man eine vollständige Isolation der zelligen Elemente mit den zu ihnen gehörigen Nervenfibrillen herbeiführen. Eine Reihe derart gewonnener vortrefflich conservirter Formen ist auf Tafel IV unter der Figurenbezeichnung 7 zusammengestellt.

Wie eine Vergleichen ergiebt, variiren die einzelnen Zellen in ihrer Grösse unter einander oft um das Doppelte, ein Verhältniss, das auch in der Form geringe Modificationen bedingt. Die kürzeren Zellen zeigen eine mehr gleichmässige Cylinderform und verdünnen sich etwas nach ihrer Basis zu. Die längeren dagegen besitzen ihren grösseren Durchmesser an der Basis, welche den Kern führt, und gehen nach der Peripherie zu in einen etwas schmälern Fortsatz über. Ihre Form ist daher mehr eine flaschenförmige. In natürlicher Lage wechseln die beiden Zellarten auf einem optischen Durchschnitt so mit einander ab, dass die längeren flaschenförmigen sich mit ihrem halsartigen Theil zwischen die kürzeren cylindrischen hineinschieben. Die Kerne sind daher in zwei verschiedenen Zonen angeordnet. Die periphere Endfläche der Zellen ist von einer dünnen Cuticula (c) überzogen, welche einen festeren Zusammenhalt der Elemente bedingt und daher ihre Isolation etwas erschwert. Von der Cuticula erhebt sich ein langes Haar, das auch an den Isolationspräparaten wohl erhalten war.

An ihrer Basis verlängern sich die Zellen in zwei Fortsätze, in einen kürzeren und einen zweiten, der bei gut gelungener Isolation um das zwei- bis vierfache den Zellkörper übertrifft. Es gleicht dieser Ausläufer in jeder Beziehung einer feinen Nervenfibrille. Ob dies auch für den andern kürzeren Fortsatz gilt, müssen wir dahingestellt sein lassen. Vielleicht dient dieser nur dazu, die Zelle an die unterliegende Stützmembran zu befestigen.

Die auf den vorhergehenden Seiten gegebene Schilderung passt in gleichem Maasse auf die Gehörbläschen von *Camarina* und von *Glossocodon*. Beide stimmen im feineren Bau Punkt für

Punkt mit einander überein. Nur in der Grösse weichen sie von einander erheblich ab, da der Durchmesser eines Bläschens von *Carmarina* (Taf. IV. Fig. 1 und 3) denjenigen von *Glossocodon* (Taf. IV. Fig. 4) um das Mehrfache übertrifft. Von ersterer eignen sich daher die Gehörorgane besser zur Untersuchung auf Durchschnitten und zur Behandlung mit Reagentien, dagegen ist *Glossocodon* zu empfehlen, wenn man die Theile in ihrer natürlichen Lage sich zur Anschauung bringen will.

Literatur. Die Gehörorgane der Geryoniden sind von den ersten Beobachtern derselben, von KÖLLIKER (50), LEUCKART (58) und GEGENBAUR (32 und 33) in ziemlich übereinstimmender Weise beschrieben worden. Sie werden als ziemlich grosse vollkommen geschlossene, nicht flimmernde Blasen oder Kapseln aufgeführt, deren Innenwand an einem kurzen Stiel noch ein zweites kleineres Bläschen trägt. Letzteres birgt einen grossen runden Otolithen und ausserdem zuweilen, wie LEUCKART bei *Geryonia exigua* fand, noch mehrere kleinere Hilfsotolithen. GEGENBAUR hebt noch hervor, dass die Concretion von einer Membran überzogen und durch sie gegen das Lumen des Bläschens abgeschlossen ist. Er betrachtet dieselbe als Zellenmembran und lässt den Otolithen in der Secretionshöhle einer Zelle entstanden sein, die mit der Wand des Randbläschens bald mehr bald minder stielförmig verbunden ist. Gegenüber anderen Forschern hebt GEGENBAUR hervor, dass bei der Bewegungslosigkeit des Otolithen ein grosser Theil der Analogie hinwegfalle, nach welcher man die bläschenförmigen Randkörper der Medusen mit den Gehörorganen der Acephalen und Cephalophoren in gleiche Reihe stellt.

Von der Auffassung, welche sich die früheren Beobachter über die morphologische Beziehung der Gehörorgane der Geryoniden zu denen der übrigen Medusen gebildet haben, gilt dasselbe, was bei den Trachynemiden bereits hervorgehoben wurde. Sie haben irriger Weise die bläschenförmigen Gebilde mit dem Otolithen bergenden Endtheil des Hörkölchens der Aeginiden verglichen.

Unter dem Einfluss dieser Anschauung ist FRITZ MÜLLER (71) zu einer eigenthümlichen Ableitung der Randbläschen der Trachymedusen von einer gemeinsamen Grundform verleitet worden. Als Ausgangspunkt wählt er das Randbläschen von *Cunina*, dessen endständiges Concrement er von einem blassen Strang, unserem Axentheile, becherförmig umfasst und durch ihn mit der Basis verbunden sein lässt. Um die bei den Geryoniden vertretene Form der Randbläschen zu erhalten, denkt er sich den Strang verkürzt und dadurch das Concrement ins Innere der Blase zurückgezogen. Die Randkörper von *Aglauropsis* führt er als eine Bildung auf, die in der Mitte zwischen dem bei *Cunina* und dem bei *Liriope* zu beobachtenden Verhalten steht. Das Verfehlte dieser ganzen Art der Vergleichung geht aus den bei *Rhopalonema* ermittelten entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen zur Genüge hervor. Dass FRITZ MÜLLER mit AGASSIZ (3 und 4) die Randbläschen der Medusen als Augen deutet, wurde schon früher erwähnt.

Einen bedeutenden Fortschritt in der feineren Anatomie der Randbläschen von den Geryoniden führte HAECKEL (37) in seiner Monographie herbei. Gegen FRITZ MÜLLER hebt derselbe hervor, dass die Randbläschen, die er auch Sinnesbläschen nennt, allseitig von der Schirmgallerte umschlossen werden, dann macht er zum ersten Male auf die zwei längsstreifigen Bänder an der Innenfläche der Bläschenwand aufmerksam und deutet sie als zwei Sinnesnerven. Nach Zusatz von Reagentien lässt er in ihnen zahlreiche feine stäbchenförmige Kerne sichtbar werden und nimmt er daher eine Zusammensetzung aus zarten und stellenweise mit kleinen Kernen besetzten Fasern an. Ferner ist HAECKEL in den Bau des Hörkölchens von *Carmarina* weiter als die früheren Forscher eingedrungen, indem er die zellige Beschaffenheit desselben nachweist. Er bezeichnet es als inneren Nervenknotten oder als Sinnesganglion. Dasselbe besteht nach seiner Untersuchung aus

dichtgedrängten kleinen Ganglienzellen, die von einer zarten, aber doppeltcontourirten Membran umhüllt sind und das Concrement allseitig umgeben. Die an der Bläschenwand verlaufenden zwei Nerven treten zusammen in das Sinnesganglion ein, indem sie sich durchflechtend ein Chiasma bilden. „Ihre gekreuzten Fasern“, führt HAECKEL weiter an, „strahlen in der Weise zwischen den Zellen des Kapselinhalts pinselförmig aus, dass die obere Hälfte des Concrements von einem kegelförmigen, nach unten offenen Fasermantel umgeben ist. Vielleicht stehen die Enden der Nervenfasern mit den Zellen im Zusammenhang. Doch habe ich mir darüber keine Gewissheit verschaffen können.“ „Bisweilen schien das ganze Concrement von einer Faserhülle umgeben zu sein.“

Endlich lässt HAECKEL das Randbläschen der Geryoniden mit seiner Basis einem Ganglion des Nervenrings unmittelbar aufsitzen und beschreibt hier an der Innenseite der Bläschenwand ein Polster von rundlichen und spindelförmigen blassen Zellen. Er hält dasselbe für eine im Innern des Bläschens gelegene und unmittelbar mit dem ausserhalb darunter liegenden Nervenknotten verbundene Anhäufung von Nervenzellen und bezeichnet es als Basalganglion, aus welchem nach rechts und links die zwei Sinnesnerven austreten.

Durch unsere Untersuchungen haben wir den Einschluss der Bläschen in die Schirmgallerte, das Vorhandensein der zwei faserigen Sinnesnerven und die zellige Zusammensetzung des Hörkölbechens bestätigen können. In anderen Punkten sind wir zu abweichenden Resultaten gekommen. So fehlen nach unseren Beobachtungen in den Nervenfasern stäbchenförmige Kerne. An dem Hörkölbechen, dem Sinnesganglion HAECKEL's, ist ein Axentheil und eine einschichtige Epithellage zu unterscheiden, welche der Hauptsache nach aus haartragenden Zellen besteht. Die umhüllende zarte Membran ist die Cuticula der Epithelschicht. Das Hörbläschen ist vom Nervenring durch einen grösseren Abstand entfernt, und ebenso konnte ein Basalganglion von uns nicht wahrgenommen werden.

Bei der Deutung der Function der Randbläschen tritt HAECKEL der Ansicht derer entgegen, welche in ihnen Gehörorgane erblicken wollen. Zwischen den Randbläschen der Medusen und den Hörbläschen der Würmer und Mollusken bestehe im feineren Bau eine sehr wesentliche Differenz. Auch die Deutung als Auge verwirft er, indem er geltend macht, dass das oft unregelmässig geformte Concrement, zumalen wenn noch Nebenconcremente vorhanden sind, nicht als Linse functioniren könne. HAECKEL ist der Ansicht, dass bei den niederen Thieren wesentlich andere Sinnesempfindungen (als bei den höheren) zu Stande kommen, von deren eigentlicher Qualität wir uns keine bestimmte Vorstellung machen können; er hält es für sehr wahrscheinlich, dass die Empfindungen der Licht- und Schallwellen, für welche bei den höheren Thieren verschiedene Organe differenzirt sind, bei den niederen an ein und dasselbe Sinnesorgan in unvollkommener Ausbildung gebunden vorkommen. Als ein solches „gemischtes Sinnesorgan“, über dessen eigentliche Function wir uns natürlich vorläufig jeder bestimmteren Vermuthung enthalten müssen, möchte er auch die Randbläschen der Geryoniden etc. betrachtet wissen.

Unsere Ansicht von der functionellen Bedeutung dieser Gebilde werden wir erst im allgemeinen Theil im Zusammenhang auszuführen und zu begründen versuchen.

II. Vesiculatae.

Unter dem Namen Vesiculatae vereinigte HAECKEL (38) alle mit Randbläschen versehenen Medusen mit Ausschluss der Trachymedusen. Wir behalten die Gruppe und den Namen bei, da wir der Ansicht sind, dass durch letzteren ein systematisch sehr bedeutsames Merkmal in den Vordergrund der Charakteristik gestellt wird. Wie wir später noch näher erörtern werden, sind die Hörbläschen der Vesiculaten ebenso typisch, wenn auch anders gestaltet, als die Gehörorgane der Trachymedusen.

Die Unterscheidung von Familien innerhalb der Gruppe hat mit grösseren Schwierigkeiten zu kämpfen, als bei den Trachymedusen. Einmal fehlen so wesentliche Verschiedenheiten, wie sie bei letzteren wenigstens zwischen den Geryoniden und Aeginiden bestehen, dann aber sind auch die unterscheidenden Merkmale in sehr unregelmässiger Weise vertheilt. Wir haben daher Abstand genommen, dieser Schilderung die Eintheilung in Familien zu Grunde zu legen, und werden es vorziehen, alle von uns untersuchten Arten gemeinsam zu besprechen und dabei die Besonderheiten einer jeden getrennt hervorzuheben. Wir hatten Gelegenheit folgende verschiedene Formen zu beobachten: *Phialidium viridicans* (LEUCKART), *Obelia polystyla* (*Eucope polystyla* GEGENBAUR), *Mitrocoma Annae* (HAECKEL), *Octorchis Gegenbaui* (HAECKEL), eine nicht näher zu bestimmende *Eucheilota* (MC. CRADY) und endlich die grosse schöne *Aequorea Forskalea* (AGASSIZ *Medusa aequorea* Forskål). Am genauesten von diesen Formen konnte die *Aequorea Forskalea* untersucht werden. Sie wird deswegen auch im Folgenden die Grundlage für unsere Darstellung geben, zumal bei der Schilderung des Nervensystems.

a. Die Anatomie des Schirmrands der Vesiculaten.

Der Schirmrand aller Vesiculaten besitzt eine glatte Contour und bildet einen mehr oder minder auffälligen Wulst, dessen an das Velum angrenzende Oberfläche mit einem Streifen von hohem Flimmerepithel bedeckt ist. Das von ihm entspringende Velum ist meist von geringer Breite und auch bei den grösseren Arten, wie *Mitrocoma* und *Octorchis*, ganz ausserordentlich dünn, so dass es schwer fällt, auf einem Querschnitt die vier Schichten, aus denen es sich zusammensetzt: das obere und untere Epithel, die Stützlamelle und die Muskelschicht, nachzuweisen. Nur *Aequorea* macht hier eine Ausnahme; bei derselben nehmen die sonst platten Epithelzellen eine mehr cubische Beschaffenheit an, namentlich aber ist die Stützlamelle gut ausgebildet und sogar in der Nähe des Schirmrands, wo sie sich wie auch bei anderen Medusen, verdünnt, auf Querschnitten deutlich zu erkennen. Sie verbindet sich hier in der schon von den Trachymedusen geschilderten Weise mit einer der Subumbrella zur Stütze dienenden Membran und einer zweiten, die die Oberfläche der Gallerte auf der dorsalen Seite überzieht. Die Festigkeit aller dieser Membranen macht die *Aequorea* zu einem für die Untersuchung des Nervensystems ebenso günstigen Object, als es *Carmarina* unter den Trachymedusen ist.

Die Muskelschicht des Velum wird von der Subumbrella durch einen Saum geschieden, innerhalb dessen, wie wir schon bei den Trachymedusen beschrieben haben, die muskulösen Elemente fehlen (*Aequorea* Taf. VI. Fig. 2 und 3; *Octorchis* Taf. VII. Fig. 13; *Mitrocoma* Taf. VII. Fig. 14). Derselbe liegt zum Theil im Bereich des Velum, zum Theil im Bereich der Gallertscheibe und ist namentlich bei *Aequorea* von ansehnlicher Breite. Die nach Innen von ihm folgende Subumbrella (*m'*) ist eine muskulöse Membran, die nicht die ganze untere Schirmfläche über-

zieht, sondern in grösserer oder geringerer Entfernung vom Schirmrand mit einer scharfen Linie abschneidet. Sie besteht aus quergestreiften Muskelfibrillen, die meist drehrund und sehr schmal sind und nur bei *Octorchis* eine von oben nach unten abgeplattete und dem entsprechend verbreiterte Gestalt besitzen. Die Muskelfibrillen verlaufen ausnahmslos kreisförmig dem Schirmrand parallel und kreuzen hierbei die Radiärkanäle, die bei *Aequorea* bis zu 50 vorhanden sind, bei allen übrigen constant in Vierzahl auftreten. Nur da wo die bandförmigen Geschlechtsorgane in der unteren Wand der Radiärkanäle zur Entwicklung kommen, ist die Subumbrella durch diese unterbrochen; wie wir es genauer von *Carmarina*, bei der ähnliche Verhältnisse vorliegen, geschildert haben, hören die Muskelfibrillen hier an beiden Seiten mit zugespitzten Enden in einer geraden Linie auf.

Der feinere Bau der Subumbrella ist bei den einzelnen Arten wesentlich verschieden. Bei *Phialidium* und *Octorchis* bilden die Muskelfibrillen eine platte Schicht auf der ihnen zur Unterlage dienenden Stützlamelle und werden nach aussen von einer einzigen Lage Epithelzellen bedeckt. Bei *Mitrocoma* (Taf. VII. Fig. 14 m¹) und *Aequorea* (Taf. VI. Fig. 2 m¹) dagegen legt sich die Muskellamelle in Falten, wodurch eine Vermehrung der muskulösen Elemente bedingt wird; gleichzeitig scheidet die Musculatur sammt ihren Matrixzellen aus dem Ektoderm aus und bildet ein eigenes vom Epithel getrenntes Stratum. Dies Verhalten ist am meisten bei *Aequorea* ausgeprägt. Legen wir hier einen Querschnitt durch die Subumbrella, so finden wir nach der Gallerte zu zunächst die Stützlamelle; auf diese folgen die Querschnitte der Muskelfibrillen, die in einer gewellten oder vielfach im Zickzack geknickten Linie angeordnet sind; weiter treffen wir auf eine ziemlich ansehnliche Schicht protoplasmareicher Zellen, die überall die durch die Faltung der Muskellage hervorgerufenen Einbuchtungen ausfüllt; den Abschluss nach aussen endlich bildet das Epithel, bestehend aus platten Zellen, die jedesmal an der Stelle, wo sie den Kern tragen, einen starken buckelartigen Vorsprung besitzen und mit einer dicken gekörnten Cuticula bedeckt sind. Die Epithelzellen werden von den unterliegenden Zellen, welche die Matrix der Muskelfibrillen zusammensetzen, durch eine scharfe und deutliche Linie getrennt; dieselbe entspricht wahrscheinlich einer Membran, die sich zwischen beide Lagen einschiebt.

Die Ausscheidung der Musculatur aus dem Epithel ist bei *Mitrocoma* noch nicht so weit gediehen wie bei *Aequorea*, nur in der Gegend des Ringkanals ist hier eine Differenzirung des Ektoderms in Epithel- und Muskelzellen eingetreten, in einiger Entfernung vom Schirmrand lässt sich dieselbe nicht mehr nachweisen. Hier liegen die Epithelzellen unmittelbar den Muskelfibrillen auf und besitzen wie bei anderen Medusen zugleich die Function von Matrixzellen der Musculatur und von Elementen, welche die Grenzschicht des Organismus bilden.

Unmittelbar auf der Stützlamelle der Subumbrella lagert am Schirmrand der Ringkanal. Derselbe ist bei *Phialidium* und *Obelia* sehr fein und beim lebenden Thier nur dann zu erkennen, wenn sein Lumen geöffnet ist und in demselben die strudelnden Bewegungen der Geisselzellen sichtbar sind. Auf dem Querschnitt (Taf. VII. Fig. 7 und 8 r) bildet er eine feinkörnige Masse, in der einzelne Zellkerne lagern; eine Oeffnung ist in ihm dann nicht zu erkennen. Ansehnlicher ist der Ringkanal bei den übrigen untersuchten Vesiculaten, besonders bei *Mitrocoma* (Taf. VII. Fig. 14) und *Aequorea* (Taf. VI. Fig. 2). Bei den beiden letztgenannten füllt er den Wulst, welchen der Schirmrand bildet, aus und lässt in vortrefflicher Weise die Unterschiede der Epithelformen erkennen, die wir schon früher hervorgehoben haben. Ueberall wo die entodermale Auskleidung an die Gallerte grenzt (r¹), besteht sie aus kleinen cubischen Zellen, hingegen aus hohen blasigen Gebilden an den Stellen, wo sie entweder der Subumbrella aufliegt oder sich mit dem Epithel des Randwulstes berührt (r²).

Dem Ringkanal sitzen direct die Tentakeln auf. Dieselben sind bei den Vesiculaten mannigfaltiger gestaltet, als bei irgend einer anderen Medusengruppe, namentlich ist hervorzuheben, dass bei den meisten Arten wesentlich verschiedene Formen der Tentakeln gleichzeitig und dauernd neben einander vorkommen, was sonst nirgends der Fall zu sein pflegt. Im Allgemeinen können wir unter den Tentakeln zweierlei Arten unterscheiden, hohle, schlauchförmige und solide, stabartige. Erstere finden sich, mit Ausnahme der *Obelia polystyla*, bei allen von uns untersuchten Vesiculaten und können als blinde Aussackungen des Ringkanals betrachtet werden. Sie beginnen mit einer bulbösen Anschwellung, die sich in einen dünneren, ganz ausserordentlich contractilen Schlauch, den Tentakelfaden, verlängert. Bei *Octorchis Gegenbauri* (Taf. X. Fig. 11) und *Eucheilota* (Taf. X. Fig. 13) sind acht derartige Tentakeln vorhanden, vier derselben sitzen an der Einmündung der Radiärkanäle und sind somit radial (tr), die vier anderen sind interradial (ti) und entspringen ungefähr in der Mitte zwischen zwei radialen Tentakeln. Bei den übrigen mit vier Radiärkanälen versehenen Vesiculaten, *Phialidium viridicans* und *Mitrocoma Annae*, treffen wir ebenfalls vier radiale Tentakeln. Dagegen ist die Zahl der interradianen eine bedeutendere, bei *Phialidium* beträgt dieselbe 8—12 (Taf. X. Fig. 10), bei *Mitrocoma* steigt sie sogar auf 76 (Taf. X. Fig. 8), so dass hier im Ganzen 80 hohle Tentakeln vom Schirmrand entspringen. Bei *Aequorea* endlich (Taf. X. Fig. 9) fällt mit der grossen Anzahl der hier vorhandenen Radiärkanäle die Unterscheidung von radialen und interradianen Tentakeln wenigstens beim erwachsenen Thier weg; bei den von uns untersuchten Exemplaren waren sogar doppelt so viel Radiärkanäle vorhanden, so dass nur jedem zweiten derselben ein Tentakel entsprach. Den Radiärkanälen gegenüber, welche mit keinem Tentakel correspondirten, erhoben sich vom Schirmrand starkgewölbte Höcker, die sich ebensowohl als Entwicklungsstadien, als auch als Rudimente von Tentakeln deuten lassen und als Tentakelstümpfe bezeichnet werden sollen. Dieselben bedingen auf der Oberfläche des Randwulstes hohle Vorsprünge, deren Binnenraum eine Ausstülpung des Ringkanals ist, und tragen auf ihrer Spitze je eine kleine Papille, welche sich dem Tentakelfaden vergleichen lässt, wie der Höcker selbst dem Tentakelbulbus.

Zwischen den hohlen Fangfäden existiren bei manchen Vesiculaten noch kleinere Ausstülpungen des Ringkanals, die von HAECKEL (36) den Namen „Tentakelwarzen“ erhalten haben. Die Tentakelwarzen sind kleine kegelförmige Erhebungen, die auf ihrer Spitze mit langen schmalen Nesselkapseln gespickt sind und hier constant in ihrem Epithel schwarze Pigmentkörner enthalten. Bei *Aequorea* lagern sie einzeln jedesmal in dem Zwischenraum zwischen einem Tentakel und einem Tentakelstumpf und stimmen in Zahl demgemäss mit den Radiärkanälen überein (Taf. X. Fig. 9 tw). Bei *Eucheilota* (Fig. 13) treten 4—5 Tentakelwarzen zwischen je zwei Tentakeln, 8—10 somit zwischen zwei benachbarten Radiärkanälen auf; bei *Octorchis* (Fig. 11) endlich war ihre Zahl eine etwas grössere und betrug 12—14 in einem Interradialraum. Die übrigen Arten sind nicht mit den Tentakelwarzen ausgestattet.

Während die schlauchförmigen Tentakeln in ihrem Innern einen Hohlraum umschliessen, der mit dem Lumen des Ringkanals communicirt, wird die Axe der soliden von einem Strang grosser blasiger Zellen gebildet, die allein aus einer Wucherung des Entodermepithels entstanden sind. Bei *Obelia* sind die soliden Tentakeln die einzigen Anhänge des Schirmrands (Taf. X. Fig. 7). Wie schon der Artname *polystyla* andeutet, ist ihre Anzahl eine namentlich im Verhältniss zur Kleinheit des Organismus sehr bedeutende, so dass vom Schirmrand aus einer dicht neben dem andern sich erhebt. Bei dem grössten Exemplar waren ungefähr 80 völlig ausgebildete Tentakeln vorhanden, während kleine Anlagen darauf hindeuteten, dass noch fortwährend eine Vermehrung stattfindet.

Die Axe des Tentakels (Taf. VII. Fig. 1 t) besteht aus cubischen Entodermzellen, die wie Pflanzenzellen aussehen und in einer einzigen Reihe angeordnet sind. An der Basis des Tentakels springt die Axe jedesmal mit einer Zelle in das Innere der Schirmhöhle vor. Hier verdickt sich auch der sonst dünne epitheliale Ueberzug und bildet eine dem Schirmrand aufsitzende bulböse Anschwellung der Tentakelwurzel.

Während bei *Obelia polystyla* allein solide Tentakeln vorhanden sind, fehlen dieselben bei *Aequorea* und *Phialidium* vollkommen; bei allen übrigen vesiculaten Medusen treten sie dagegen gleichzeitig mit den hohlen Formen auf und werden hier, da sie hinter diesen an Grösse bedeutend zurückstehen und auch niemals so regelmässig gestellt sind, als Nebententakeln (tn) bezeichnet. Ueberall besitzen sie die gleiche Gestalt, sie sind feine Fäden, die sich sehr in die Länge ziehen können und bei der Contraction korkzieherartig eingerollt werden. An der Basis sind sie nur wenig verdickt, dagegen an der Spitze in sehr charakteristischer Weise fuchsschwanzartig verbreitert. Ihre Axe besteht aus einer Reihe Zellen, die je nach dem Contractionszustand bald mehr lang gestreckt cylindrisch, bald mehr verbreitert scheibenförmig erscheinen, nur an der Basis sind zwei Zellenreihen neben einander vorhanden. Das Epithel bildet einen dünnen Ueberzug, in dem hier und da lange schmale über die Oberfläche hervorragende Nesselkapseln eingestreut sind; am freien Ende des Tentakels verdickt es sich, bedeckt sich mit langen Flimmern und umschliesst zwei Reihen von grossen Nesselkapseln, die eine Art Nesselknopf, ähnlich wie bei den Fangfäden der Siphonophoren, bilden und vornehmlich die fuchsschwanzartige Verbreiterung der Tentakeln bedingen. Die geschilderten Nebententakeln sind bei *Mitrocoma* (Taf. X. Fig. 8) in der Zahl von ungefähr 240 gleichmässig am Schirmrand vertheilt, so dass drei auf jeden Zwischenraum zwischen zwei Haupttentakeln kommen; bei *Octorchis Gegenbauri* (Fig. 11) stehen sie jedesmal an der Basis einer Tentakelwarze, ohne jedoch so zahlreich wie diese zu sein; bei *Eucheilota* (Fig. 13) endlich sind sie zu Gruppen von 6—8 an den Basen der Haupttentakeln vereint.

Bei den genannten drei Arten gelangen weiterhin noch Tentakeln zur Beobachtung, die sich von den geschilderten nur durch den Mangel der Nesselkapseln und der fuchsschwanzartigen Verbreiterung am peripheren Ende unterscheiden, sich im Uebrigen aber in gleicher Weise korkzieherartig einzurollen vermögen; sie sind wohl nur als Entwicklungszustände der ersteren zu deuten.

Während bei den Trachymedusen und Ocellaten Anhänge des Schirmrands nur auf der oberen Seite desselben in der Form von hohlen und soliden Tentakeln zur Entwicklung kommen, finden sich solche bei einer Anzahl Vesiculaten auch auf der unteren oder subumbrellaren Seite; hier bilden sie kleine Kegel oder zungenförmige Vorsprünge, die wir im Folgenden als Subumbrellapapillen bezeichnen werden. Dieselben sind von uns bei *Aequorea Forskalea* (Taf. X. Fig. 9 u) und *Octorchis Gegenbauri* (Fig. 11 u) beobachtet worden. Bei ersterer liegen sie noch innerhalb des muskelfreien Saums jedesmal unter den Einmündungen der Radialkanäle, mit denen sie in gleicher Anzahl vorhanden sind. In ihr Inneres dringt eine Ausstülpung des Ringkanals ein, welche auf der Spitze mittels einer ansehnlichen Oeffnung nach aussen mündet. Letztere kann namentlich auf Querschnitten mit aller Sicherheit nachgewiesen werden; zugleich fällt an denselben auf, dass die Wimpern des Gastrovascularsystems alle am Rand der Oeffnung nach aussen gewandt sind, was es wahrscheinlich erscheinen lässt, dass hier beim lebenden Thier ein Ausströmen des Inhalts des Ringkanals stattfindet. Bei *Aequorea* öffnet sich somit das Gastrovascularsystem nicht allein durch den Mund, sondern auch an zahlreichen Stellen des Schirmrands.

Die schon von HAECKEL (36) wahrgenommenen Subumbrellapapillen von *Octorchis* entsprechen in ihrer Lagerung den Tentakelwarzen, so dass überall da, wo eine solche sich auf der oberen

Seite erhebt, auf der Subumbrellaseite sich eine Papille befindet. Wie bei *Aequorea* fallen sie noch in das Bereich des muskelfreien Randsaums. Sie scheinen ganz von Entodermzellen erfüllt zu sein und keine Oeffnung zu besitzen. In das Epithel der Oberfläche sind stets einige Nesselzellen eingelagert.

Die Subumbrellapapillen sind bei den Vesiculaten ziemlich verbreitet. A. AGASSIZ (2) hat sie unter dem Namen der Tentakelsporne bei einer ganzen Anzahl Arten beschrieben, sie sollen hier an der Basis der Tentakeln nach einwärts vorspringen und bei *Zygodactyla*, *Rhegmatodes* und *Aequorea* hohl sein, bei *Lafoea* und *Ptychogena* aus grossen durchsichtigen Zellen bestehen. Vielleicht gehören auch hierher die von GEGENBAUR (33) bei *Thaumantias mediterranea* beobachteten „stumpfen, aus grossen hellen Zellen gebildeten starren Fortsätze, die mit dem horizontal liegenden Theil der Randhaut verwachsen sind“. Die genauesten Angaben über die Subumbrellapapillen verdanken wir MECZNIKOW (64), der bei *Zygodactyla* zum ersten Mal ihr Lageverhältniss zum Velum richtig erkannte und auf die Oeffnung an der Spitze der Papille aufmerksam machte.

b. Das Nervensystem der Vesiculaten.

Das Nervensystem der Vesiculaten zeigt im Allgemeinen eine grosse Uebereinstimmung mit dem der Trachymedusen; wie bei diesem können wir an ihm einen centralen am Schirmrand gelegenen und einen peripheren Abschnitt unterscheiden, und an ersterem wiederum eine Zusammensetzung aus zwei Portionen, dem oberen und unteren Nervenring, nachweisen. Immerhin haben sich bei einer genaueren Untersuchung einige Besonderheiten ergeben, die sich auf einen geringeren Ausbildungsgrad des Organsystems zurückführen lassen. — Unsere Beobachtungen wurden vornehmlich an *Aequorea Forskalea* angestellt, da die anderen Arten — zum Theil wegen ihrer Kleinheit — sich als ungünstig erwiesen; die folgende Darstellung geht daher von der genannten Meduse aus und nur anhangsweise werden die übrigen Arten, so weit sie Verschiedenheiten zeigen, berücksichtigt werden; wie bei den Trachymedusen beginnen wir mit der Betrachtung des oberen Nervenrings.

Bei der allgemeinen Besprechung des Schirmrands hatten wir hervorgehoben, dass derselbe bei *Aequorea* durch die starke Ausbildung des Ringkanals wulstförmig verdickt ist und dass er ferner auf seiner Oberfläche eine lebhafte Flimmerung erkennen lässt. Letztere beginnt an dem Ursprung des Velum und erstreckt sich bis auf die Höhe des Wulstes; sie findet sich somit ungefähr in der Ausdehnung, in welcher die Wandung des Ringkanals dem Epithel der Schirmoberfläche fast unmittelbar anliegt, indem sich zwischen beide nur eine dünne Stützlamelle einschiebt (Taf. VI. Fig. 2 und 3). Soweit die Flimmerung reicht, besitzt das Epithel eine von der Umgebung abweichende Beschaffenheit. Während die Convexität des Schirms von platten, das Velum von cubischen Zellen bedeckt ist, sind im Bereich der zwischenliegenden Strecke die Epithelzellen cylindrische Gebilde von um so beträchtlicherer Feinheit, als die Elementartheile der Aequoriden sich an und für sich schon durch geringe Grösse auszeichnen. Von der Fläche betrachtet (Taf. VI. Fig. 14) bilden ihre freien Enden ein zierliches Mosaik, wie es nicht feiner die Sinnesepithelien der Säugethiere zu erkennen geben. Die kleinen das Mosaik zusammensetzenden Vielecke sind verschieden gross; ihre Durchmesser schwanken zwischen $0,15-0,4\ \mu$; zwischen ihnen zerstreut lagern vereinzelte Nesselkapseln (z); am spärlichsten sind dieselben in der Nähe des Velum, während von hier aus nach der Schirmoberfläche hin ihre Zahl zunimmt. Am Rand des flimmernden Epithelstreifens wandeln sich die Zellen allmählich, wenn auch innerhalb einer schmalen Zone, in die breiteren Elemente der Schirm- und Velumoberfläche um.

Auf Querschnitten durch den Schirmrand erscheint der geschilderte Epithelstreifen verdickt (Fig. 1—3 und 5). Die Verdickung ist am geringsten auf der Höhe des Ringkanals und nimmt von hier aus nach dem Velum hin allmählich zu; dicht über dem Velum ist sie ganz besonders ausgeprägt, so dass die hier gelegene Epithelpartie in dem flimmernden Randsaum einen hervorragenden schmalen Wulst bildet; derselbe ist nicht an allen Stellen gleich deutlich, namentlich ist er an der Basis der Tentakeln so gut wie gar nicht gegen die Umgebung abgesetzt.

Wie sehr auch die Dicke der Epithelschicht wechselt, so besteht dieselbe gleichwohl überall nur aus einer einzigen Lage von Zellen, nur die Kerne derselben ordnen sich in verschiedenen Schichten an. Anfänglich bilden sie auf dem Querschnitt gesehen nur eine Reihe, später zwei, ja innerhalb des an das Velum grenzenden Wulstes sogar drei Reihen über einander. Aus Macerationspräparaten durch Klopfen oder durch Zerzupfen isolirt zeigen die Epithelzellen die Eigenthümlichkeiten, die wir schon bei den Trachymedusen vom Sinnesepithel des Nervenrings kennen gelernt haben. Sie sind dünne fadenförmige Körper, in denen der Kern eine bald mehr dem peripheren, bald mehr dem centralen Ende genäherte Anschwellung hervorruft (Taf. VI. Fig. 12 und 15). Am feinsten und längsten sind sie in der Nähe des Velum, und werden von hier aus nach dem Schirm zu kürzer und breiter. Die centralen Enden verlängern sich in feine, namentlich an guten Macerationspräparaten in grosser Länge erhaltene Fortsätze; gewöhnlich besitzt eine Zelle nur 1—2 derselben, seltener eine grössere Anzahl. Die peripheren Enden tragen je ein langes feines Geisselhaar und werden von einer starken Cuticula überzogen, welche eine Isolirung einzelner Zellen sehr erschwert. Gewöhnlich erhält man daher Gruppen von Zellen, die mit ihren peripheren Enden noch fest vereinigt sind, während ihre feinen Ausläufer wirt nach allen Richtungen hin auseinanderstrahlen.

Die Verdickung, welche die Ektodermis am Schirmrand erfährt, erklärt sich nur zum Theil aus der soeben geschilderten Beschaffenheit der Epithelzellen, zum Theil muss sie auf die Anwesenheit zahlreicher, unter diesen verlaufender Nervenfibrillen zurückgeführt werden. Auf dem Querschnitt fallen dieselben nur innerhalb des auf dem Ursprung des Velum lagernden Wulstes auf und erscheinen hier als eine körnige Masse, die zwischen den Epithelzellen und der Stützelamelle lagert und zeitweilig vereinzelte Kerne umschliesst (Fig. 1 und 5 nr⁹). Gleiche Resultate ergiebt das Studium von Flächenbildern (Fig. 14). Wenn man den Schirmrand einer Aequorea flach ausbreitet, so gewahrt man nach Behandlung mit Osmiumsäure schon ohne weitere Präparation einen dunklen faserigen Strang, der dicht an der Ursprungsstelle des Velum entlang läuft und unter dem Epithel liegt. Entfernt man dann weiterhin das letztere stellenweis durch Pinseln, so sieht man da, wo das Epithel erhalten geblieben ist, an den Rändern ein Gewirr von feinen Fasern hervortreten, die sich zu einem circular verlaufenden Strang durchflechten. Derselbe ist jedoch, wie Pinselpräparate lehren, nur ein Theil, wenn auch der Haupttheil des Nervenrings, da noch ausserhalb des Strangs feine Fäserchen an den Rissstellen unter dem Epithel hervortreten. Solche Fäserchen finden sich soweit als die Verdickung des Ektoderms am Schirmrand sich ausbreitet, wenn sie auch seltener werden, je mehr wir uns von dem Velum entfernen.

Wir können somit bei Aequorea einen in radialer Richtung sehr ausgedehnten, flächenhaft verbreiterten Ringnerven nachweisen, der sich nur am Rand zu einem anschaulicheren Strang verdickt. In diesem Punkt ist eine nicht unwesentliche Abweichung von dem Verhalten, welches wir bei den Trachymedusen kennen gelernt haben, gegeben, da bei diesen die Fibrillenmasse zu einem einzigen dicken Bündel am Schirmrand zusammengedrängt ist. Am auffallendsten sind diese Unterschiede bei einem Vergleich der Querschnittsbilder, welche die Trachymedusen, z. B. eine *Cunina*, einerseits und die Aequoreen andererseits ergeben. Wo bei *Cunina* (Taf. I. Fig. 1 und 7) ein starker

durch Ringnerv und Sinnesepithel hervorgerufener Wulst verläuft, findet sich bei *Aequorea* eine verhältnissmässig geringfügige Anschwellung; während aber jener sich scharf gegen das Epithel der Schirmoberfläche absetzt, geht diese in eine sich erst allmählich verflachende verdickte Schicht über.

Als Bestandtheile des oberen Nervenrings lassen sich bei *Aequorea* ohne grosse Mühe Nervenfibrillen und Ganglienzellen durch Zerzupfen isoliren (Taf. VI. Fig. 17). Erstere sind zumeist von ausserordentlicher Feinheit, letztere besitzen einen spindelförmigen Körper, in dem ein bis zwei auffallend kleine Kerne liegen. Durch ihre Gestalt wie durch die Beschaffenheit ihrer Kerne unterscheiden sie sich von den Ganglienzellen der Trachymedusen, die durch besonders grosse Zellkerne und einen mehr kugeligen Körper sich auszeichnen. Auch sind sie in viel grösserer Zahl vorhanden, als wir beim oberen Nervenring der Trachymedusen gefunden haben. Im Uebrigen sind auch hier wieder die meisten Ganglienzellen bipolar und nur einige senden drei oder mehr Fortsätze aus.

Was schliesslich noch das Verhältniss anlangt, in dem Nervenring und Sinnesepithel zu einander stehen, so haben wir einen innigen Zusammenhang beider sowohl auf Querschnitten, als auf Zerzupfungspräparaten nachweisen können. Beim Zerzupfen erhält man dann und wann Stücke des Nervenrings im Zusammenhang mit dem Epithel und kann, wenn letzteres genügend zerfasert ist, beobachten, dass die feinen Ausläufer der Epithelzellen sich den Fasern des Nervenrings beimischen (Taf. VI. Fig. 12). Das Gleiche lassen sehr feine Querschnitte erkennen. Figur 13 auf Tafel VI stellt einen Theil eines Schnittes durch den Nervenring dar. Die Faserzüge des letzteren erscheinen auf ihm als eine körnige Masse, in dieselbe treten die Fortsätze der langen Epithelzellen (a), deren Wimperhaare noch zum Theil erhalten sind; im Nervenring selbst lagern zwei Kerne, welche den hier sich vorfindenden Ganglienzellen (g) angehören.

Von den übrigen Vesiculaten war es uns nur noch bei *Mitrocoma* möglich Zerzupfungspräparate anzufertigen und Ganglienzellen, Nervenfasern und Epithelzellen, wenn auch in einer viel unvollkommeneren Weise als bei *Aequorea*, zu isoliren (Taf. VII. Fig. 18 a); bei den anderen Medusen haben wir uns darauf beschränkt die Anwesenheit eines Nervenrings an Flächenansichten durch Osmiumsäurebehandlung nachzuweisen und seine Lagerung auf Querschnitten genauer festzustellen. Bei *Obelia polystyla* haben wir in Anbetracht der durch die geringe Körpergrösse bedingten Schwierigkeiten auch auf Querschnitte verzichtet und stützt sich somit unsere Ansicht, dass auch hier ein Nervenring vorhanden ist, ausschliesslich auf die Beobachtung eines faserigen Zugs, der dem Schirmrand entlang unter dem Epithel verläuft.

Alle nach Ausschluss von *Aequorea* übrig bleibenden, von uns untersuchten Vesiculaten stimmen in dem Punkt überein, dass der vom oberen Nervenring und dem Sinnesepithel gebildete Randsaum sich gegen die Umgebung schärfer abgrenzt und zugleich schmaler ist, als bei *Aequorea*. In demselben Maasse als die Breite abnimmt, nimmt der Dickendurchmesser zu, so dass hierdurch der obere Nervenring dem der Trachymedusen mehr und mehr ähnlich wird. Bei einem Theil, bei *Octorchis Gegenbauri* (Taf. VII. Fig. 13) und *Phialidium viridicans* (Taf. VII. Fig. 7), steht diese Veränderung im Zusammenhang mit der geringen Breite, welche bei den genannten Arten der Ringkanal besitzt; bei *Mitrocoma Annae* dagegen ist das nicht der Fall; wie erwähnt, ist bei dieser Meduse (Taf. VII. Fig. 14) der Ringkanal sehr gross, gleichwohl ist der Nervenwulst scharf abgegrenzt und schmal, so dass er kaum bis zur halben Höhe des Ringkanals heraufreicht.

Ähnliche Verhältnisse, wie wir sie im Obigen für den oberen Nervenring von *Aequorea* kennen gelernt haben, kehren bei dem unteren wieder; wie jener auf der oberen Seite des Schirmrands einen breiten Saum mit einer dünnen Lage bedeckt, so ist auch dieser flächenhaft aus-

gebreitet, was sich umsomehr bemerkbar macht, als er auch bei anderen Medusen, wie den Geryoniden und Aeginiden, nicht gerade aus dicken Faserzügen besteht. Demgemäss ist denn auch die charakteristische muskelfreie Stelle auf der unteren Seite des Schirmrands mehr als sonst ausgebildet, weniger auf Seiten des Velum als auf Seiten der Subumbrella, welche letztere erst in ziemlicher Entfernung von dem Rand, entsprechend der Mitte des sehr breiten Ringkanals, beginnt (Taf. VI. Fig. 2).

Im frischen Zustand ist der untere Nervenring nicht wahrnehmbar; und auch nach Behandlung mit Osmiumsäure gelingt der Nachweis nur dann, wenn zuvor das Präparat gut zubereitet war. Zu dem Zweck muss man, was nur bei macerirten Thieren möglich ist, den oberen Nervenring durch Pinseln entfernen, weiterhin die Gallerte im Zusammenhang abziehen und schliesslich auch noch das Präparat vom Epithel des Ringkanals reinigen. Zunächst fällt dann die veränderte Beschaffenheit des Epithels auf, welches aus viel kleineren Zellen besteht, als das der Subumbrella (Taf. VI. Fig. 10 und 11 nr²). Die Zellen besitzen meist eine in radialer Richtung verlängerte Form und sind nur wenig grösser, als der von ihnen umschlossene Kern. Unter dem Epithel liegt eine dünne Schicht feiner blasser Fasern, in der man nach Carminfärbung und bei Anwendung stärkerer Vergrösserungen kleine runde oder ovale Kerne bemerkt. Letztere sind schwer zu erkennen, namentlich im Verhältniss zu Cnina und Carmarina, bei welchen sie, wie wir früher gesehen haben, sofort die Aufmerksamkeit des Beobachters auf sich lenken. Die Fasern sind am dichtesten in der Mitte des muskelfreien Saums. Hier ordnen sie sich zu Bündeln, die circulär dem Schirmrand parallel ziehen, einen gewellten Verlauf einhalten und ab und zu sich mit einander verbinden oder aus einander weichen. Im Uebrigen lassen sich die einzelnen Bestandtheile des Faserzugs nicht genauer erkennen, da sie sich zu dicht mit einander berühren.

Den geschilderten Haupttheil des unteren Nervenrings trennt von dem Rand der Subumbrella eine schmale Zone, in welcher die Elemente weniger dicht bei einander lagern. Hier durchkreuzen sich feine, isolirt verlaufende Fibrillen und bilden ein lockeres Geflecht, das auf der einen Seite an die Subumbrella, auf der anderen Seite an den Hauptstrang des Nervenrings anstösst; es ist am schönsten zu sehen, wenn ein Spalt im darüber liegenden Epithel durch das Herriichten des Präparats entstanden ist, wie es Figur 11 auf Tafel VI zeigt, wodurch die Nervenfasern stellenweis freigelegt worden sind. Ferner finden sich hier Ganglienzellen mit mehreren Ausläufern, die zum Theil in die Subumbrella, zum Theil in den Nervenring übertreten; die Gestalt dieser Zellen lässt sich bei genauer Einstellung des Mikroskops ermitteln, da sie eine vereinzelte Lagerung einnehmen (Fig. 11 g); bei allen übrigen Theilen dagegen bedarf es einer völligen Isolation, um über ihre Formen Klarheit zu bekommen.

Die Isolation der Nervenfasern und Ganglienzellen stösst bei der ganz ausserordentlichen Feinheit der Elemente auf vielfache Schwierigkeiten und kann nur durch Zerklopfen von abgezipften Fetzen des unteren Nervenrings herbeigeführt werden. Die Bestandtheile, die man auf diesem Wege erhält, sind viel mannigfaltiger, als es beim oberen Nervenring der Fall war. Wie bei den Trachymedusen mischen sich zwischen die feinen Fibrillen, welche die Hauptmasse des unteren Nervenrings ausmachen, zahlreiche starke Fasern, deren Durchmesser bis zu $0,4 \mu$ betragen kann. An den von uns untersuchten Präparaten zeigten sie eine schwach ausgeprägte faserige Beschaffenheit, die vielleicht auf eine fibrilläre Structur zurückzuführen, vielleicht aber auch nur als eine Folge der Behandlung mit Reagentien anzusehen ist. Besonders gross aber ist der Reichthum an Ganglienzellen (Taf. VI. Fig. 6); wie auch sonst sind dieselben zumeist bipolar, doch trifft man gar nicht selten auch auf Zellen, bei denen man 3—4 Fortsätze nachweisen kann,

einmal sogar konnten wir ein Exemplar mit fünf Ausläufern isoliren, von denen einer sich in seinem Verlauf abermals theilte. Diese multipolaren Ganglienzellen haben wir zum grössten Theil in den Theil des Nervenrings zu verlegen, der an die Subumbrella grenzt. — In der Stärke der Ausläufer herrschen dieselben Unterschiede, wie in der Stärke der Nervenfasern. Ein grosser Theil der Ganglienzellen steht mit jenen breiten Fasern im Zusammenhang, die wir oben erwähnt haben, und bildet im Verlauf derselben höckerartige Vorsprünge, die nach dem Epithel zu gerichtet sind; ein anderer Theil wiederum bildet nur feinste Fibrillen.

Das den unteren Nervenring bedeckende Epithel besteht aus zweierlei Zellformen. Die eine derselben (Taf. VI. Fig. 7a) zeigt die eigenthümliche Beschaffenheit, die wir bei den Aeginiden zuerst kennen gelernt haben. Die Zellen besitzen im Grossen und Ganzen eine cubische Gestalt mit einer gewölbten Oberfläche, die von einer deutlichen Cuticula überzogen wird; auf ihrer unteren Seite bilden sie protoplasmatische Fäden und Platten, die sich zwischen die Elemente des Nervenrings einschieben und namentlich die Ganglienzellen umschneiden. Sie erfüllen somit gleichzeitig die Function eines Stütz- und Deckepithels. Die zweite Art der Epithelzellen (Taf. VI. Fig. 8a) ist viel seltener und daher leicht zu übersehen. Ihr Bau deutet darauf hin, dass sie mit dem Nervenring in Zusammenhang stehen und dem Sinnesepithel zugerechnet werden müssen. Diese Zellen sind klein von Gestalt, fast nicht grösser als der Kern, den sie umschliessen; sie senden feine Fortsätze aus, die sich nicht selten in ihrem Verlauf mehrfach verästeln. Ihr freies Ende verlängert sich in ein dünnes, hellglänzendes Spitzchen, von dem ein feines kurzes Haar entspringt. Diese Sinneszellen lagern vereinzelt zwischen den Deckzellen und lassen sich auch auf Querschnitten erkennen, indem auf denselben ab und zu ein feines Haar über die Oberfläche der Cuticula hervorragt, welches einer darunter gelegenen Sinneszelle entspricht (Taf. VI. Fig. 5a). Im Uebrigen zeigen Querschnitte vom unteren Nervenring sehr wenig, da es nirgends zu einer Anhäufung von stärkeren Nervenbündeln kommt. Nur an sehr feinen Schnitten gewahrt man kleine mattgraue runde Kreise und ab und zu in ihnen ein oder zwei Kerne. Es sind dies die durchschnittenen stärkeren Fasern und die in sie eingeschalteten gangliösen Anschwellungen.

In das Bereich des unteren Nervenrings fällt die Subumbrellapapille, jener schon früher besprochene Zapfen, der durch eine Ausstülpung des Ringkanals entsteht und auf seiner Spitze eine Ausmündung desselben trägt. Die Papille ist auf ihrer Oberfläche von einem Cyliinderepithel bedeckt, unter dem zahlreiche Ganglienzellen lagern. Auch hier können wir im Epithel zwischen Sinnes- und Deckzellen unterscheiden. Die ersteren (Taf. VI. Fig. 8β) stimmen in ihrem Bau ganz mit den von anderen Stellen des unteren Nervenrings geschilderten Elementen überein. Der kleine, meist nur einen Kern umschliessende Zellkörper trägt ein einziges Haar und verlängert sich an seinem centralen Ende in nervöse Fortsätze, deren Zahl eine ansehnliche ist und bis zu sechs betragen kann; die Zellen finden sich häufiger, als es sonst im unteren Nervenring der Fall ist. Die Deckzellen (Taf. VI. Fig. 7β) dagegen besitzen keine Härchen und keine Nervenausläufer; in ihrem Bau gleichen sie den Deckzellen des unteren Nervenrings, von denen sie sich nur durch geringere Breite und grössere Höhe unterscheiden. An ihrer Basis bilden sie ebenfalls faserige Fortsätze, mit denen sie die unter ihnen hinziehenden Ganglienzellen und theilweise auch die gleichfalls etwas tiefer gelegenen Sinneszellen umhüllen. Erstere sind nicht so zahlreich wie im unteren Nervenring, sind meist bipolar und senden nur sehr feine Ausläufer aus, während stärkere Nervenfasern völlig fehlen. Wie man auf Querschnitten erkennt, sind die Sinneszellen vereinzelt oder zu Gruppen zwischen den Deckzellen vertheilt; da ihre Körper kleiner sind als die der letzteren, ragen die Sinneshaare isolirt oder büschelweise aus grübchenartigen Vertiefungen im Epithel hervor.

Dem Gesagten zu Folge besitzt das Ektoderm, welches die Subumbrellapapille bedeckt, im Grossen und Ganzen die gleiche Beschaffenheit, wie das Ektoderm innerhalb des muskelfreien, dem Nervenring entsprechenden Randsaums und kann somit nach Lage und Beschaffenheit als ein Theil desselben angesehen werden. Die Vermehrung der Sinneszellen auf der Oberfläche der Papille steht offenbar mit ihrer Hervorwölbung im Zusammenhang, da durch dieselbe eine für das Empfinden sinnlicher Eindrücke günstigere Lagerung geschaffen wird.

Ueber den Bau des unteren Nervenrings bei den übrigen Vesiculaten haben wir, mit Ausnahme von *Mitrocoma*, keine Beobachtungen angestellt. Bei letzterer Meduse zeigten einige, wenn auch unvollkommene Isolationspräparate, dass feinere und dickere Nervenfasern hier unter dem Epithel verlaufen (Taf. VII. Fig. 18 β). Querschnitte, die wir ausser *Obelia* von allen Medusen (*Phialidium* Fig. 7 und 8; *Octorchis* Fig. 13; *Mitrocoma* Fig. 14 auf Taf. VII) angefertigt haben, constatirten überall die wichtige Thatsache, dass sich zwischen Subumbrella und Velum eine Lage von Epithelzellen findet, welche keine Muskeln bilden, in deren Bereich somit zweifellos ein unterer Nervenring zur Entwicklung kommt.

Um die Ausbreitung des peripheren Nervensystems bei den Vesiculaten zu verfolgen, haben wir, ausgehend von unseren Beobachtungen über die Trachymedusen, die Subumbrella zum Untersuchungsobject gewählt. Wie wir bei der allgemeinen Besprechung der Organisation hervor gehoben haben, besitzt dieselbe innerhalb der Gruppe einen verschiedenen Bau, je nachdem die Muskellage vom Epithel aus gebildet wird und demgemäss direct unter diesem liegt oder das Product einer besonderen Zellschicht ist, die sich zwischen Epithel und Musculatur einschiebt. Dem entsprechend gestaltet sich auch die Anordnung des gangliösen Plexus der Subumbrella bei den einzelnen Vesiculaten verschieden.

Da wo die Muskeln unmittelbar unter dem Epithel liegen, wie z. B. bei *Octorchis* und *Phialidium*, den beiden von uns untersuchten Arten, ist die Anordnung dieselbe wie bei den Trachymedusen. Wer die Subumbrella der letzteren kennt, wird mit einiger Aufmerksamkeit die gleichen vielverzweigten Zellen (Taf. VII. Fig. 6 von *Phialidium*, Fig. 21 von *Octorchis*) wiederfinden wie dort, wenn er die mit Carmin-Osmium behandelte Subumbrella von der Gallerte in continuo abzieht und flächenhaft ausbreitet. Die Zellen liegen zwischen Epithel und Muskelschicht; wie alle Zellen der Vesiculaten sind sie sehr klein und ist dies der einzige Punkt, der die Untersuchung etwas erschwert. Einen Zusammenhang mit dem unteren Nervenring haben wir nicht beobachten können, da wir gezwungen waren die Untersuchung an in Spiritus erhärtetem Material vorzunehmen, an dem sich der den Nervenring verdeckende Ringkanal nicht entfernen liess.

Die Ausscheidung der Muskelzellen aus dem Epithel ist am vollständigsten bei *Aequorea* durchgeführt, wir haben deshalb diese Meduse benutzt, um die Lagerung zu studiren, welche die Ganglienzellen bei der veränderten Beschaffenheit der Subumbrella einnehmen. Bei *Aequorea* findet sich der Plexus zwischen dem Epithel und der Zellschicht, welche die Muskelfasern bildet. Um ihn sichtbar zu machen, muss man zunächst die Subumbrella von der Gallerte abziehen. Dieselbe ist eine an und für sich wenig durchsichtige Lage, da sie sich aus der mehrfach gefalteten Muskelfaserschicht, der dicken myogenen Zelllage und dem Epithel zusammensetzt; ihre Undurchsichtigkeit wird aber noch vermehrt, indem eine von Radialkanal zu Radialkanal ziehende Lage trüber cubischer Entodermzellen an ihr hängen bleibt. Entodermzellen- und Muskelzellenschicht greifen mit Falten in einander und sind daher schwer zu trennen. Dagegen kann man sie im Zusammenhang von der darüber liegenden Epithelmembran ablösen. Letztere ist im isolirten Zustand ein zartes Häutchen (Taf. VI. Fig. 9) von körnig streifiger Beschaffenheit. Zellgrenzen lassen sich in ihr nicht nach-

weisen und nur die zahlreich zerstreuten Kerne lassen die zellige Zusammensetzung erkennen. Um die Kerne herum ist eine grosse Menge Zellsubstanz angehäuft; es entstehen so auf der äusseren Seite der Epithelmembran rundliche, scharf umschriebene Höckerchen, oder flache hügelige Erhebungen, die ganz allmählich sich in die Umgebung verlieren. Auf der Innenseite des Epithels liegen die Ganglienzellen, wie es schien, in der ganzen Subumbrella gleichmässig zahlreich verbreitet. Sie sind sehr kleine spindelige oder sternförmige Körper (Fig. 9 g) mit ein oder zwei Kernen und meist zahlreichen langen Ausläufern, die sich in ihrem Verlauf nicht selten ein- oder zweimal verästeln und dabei so zart werden, dass sie nicht weiter verfolgt werden können. Leichter als bei anderen Medusen gelingt es die Ganglienzellen, die der unteren Fläche des Epithels nur locker anhaften, vollständig zu isoliren (Fig. 11) oder an den Rändern abgezupfter Epithelstücken ihre frei hervorragenden Fortsätze aufzufinden. Auch der Zusammenhang mit dem unteren Nervenring ist an guten Präparaten nicht schwer nachzuweisen; er wird durch die lockere Faserlage, die am Rand des Hauptstrangs des unteren Nervenrings verläuft, und durch die multipolaren Ganglienzellen, die in diese Faserlage eingestreut sind, an allen Punkten des Schirmrands in gleichmässiger Weise vermittelt.

Literatur. Wenn wir von P. J. v. BENEDEN (10) absehen, welcher die Geschlechtsorgane einer Obelia für Ganglien hielt, ein Irrthum, der schon kurze Zeit später von DÉSOR (21) und KROHN (54) berichtigt wurde, so ist LOUIS AGASSIZ (3) der erste, welcher bei einer Vesiculate ein Nervensystem beschrieben hat. Bei Tiaropsis diademata lässt er dasselbe einen dünnen Nervenstrang bilden, der nach innen vom Ringkanal — hierbei haben wir uns die Meduse mit eingeschlagenem Velum zu denken — am Rand der Scheibe verläuft; mit dieser kurzen Schilderung hat AGASSIZ schon damals im Allgemeinen das Richtige getroffen. — Von diesen Angaben AGASSIZ's beeinflusst, hat dann später MC. CRADY (63) eine ähnliche Schilderung vom Nervensystem einer Eucheilota gegeben; es soll bei dieser Meduse in Gestalt eines gefärbten Strangs auftreten, der dem Schirmrand folgt und grössere Anschwellungen an der Basis der Tentakeln, kleinere, entsprechend den Sinnesbläschen, bildet. Aus dieser Darstellung, sowie aus der zugehörigen Abbildung geht jedoch mit Sicherheit hervor, dass MC. CRADY nicht wie AGASSIZ den Nervenring, sondern das verdickte untere Epithel des Ringkanals vor Augen gehabt hat.

Auch bei zwei nicht näher bestimmten Eucopiden wurde von HENSEN (41) und LEUCKART (59) ein Nervenring aufgefunden; ersterer beschränkt sich auf die Bemerkung, „dass er für die Existenz eines Nervensystems im Sinne von AGASSIZ einstehe“; letzterer dagegen ist ausführlicher; er will sich auf das Bestimmteste von der Anwesenheit eines besonderen, neben dem Ringgefäss verlaufenden Randfadens überzeugt haben. Die Anschwellungen, die dieser Randfaden an der Anheftungsstelle der Randkapseln und Tentakeln zeige, sollen aus Zellen von ziemlich indifferentem Charakter bestehen, während die dazwischen ausgespannten Commissuren eine Längsstreifung erkennen liessen.

Diese sich auf Eucopiden beziehenden Angaben HENSEN's und LEUCKART's wurden von CLAUS (18) und ALLMAN (7) bestritten. CLAUS giebt die Existenz „einer zarten Zellenlage, welche den Schirmrand in ganzem Umfang begleitet“, zu, will dieselbe aber nicht als Nervenring gedeutet wissen, sondern als einfaches Epithel, da sie mit dem Epithel der Tentakeln continuirlich zusammenhänge und ausserdem Nesselzellen erzeuge. Ebenso hat ALLMAN namentlich aus der Untersuchung der Eucopiden die Ueberzeugung gewonnen, dass der scheinbare Strang nur eine Ektodermsschicht ist, die unmittelbar auf der distalen Seite des Ringkanals liegt und den äussersten Schirmrand bildet, während die angeblichen Ganglien nur Ektodermverdickungen an der Basis der Sinnesbläschen seien.

Ganz neuerdings endlich hat HARTING (40) eine Eucopide (?) auf ihr Nervensystem untersucht; er ist überrascht über die Leichtigkeit, mit der sich der Nervenring ohne Weiteres nachweisen liess, und schildert und bildet ihn ab als einen namentlich nach kurzer Osmiumbehandlung scharf hervortretenden Zug äusserst feiner Fasern, die zum Theil in die Sinnesorgane einbiegen.

c. Die Gehörorgane der Vesiculaten.

Die Gehörorgane der Vesiculaten besitzen in ihrem Aussehen eine grosse Aehnlichkeit mit den Hörbläschen der Geryoniden und mancher Trachynemiden und sind daher in den Schilderungen früherer Forscher nicht genauer von denselben unterschieden worden. In der That aber sind sie morphologisch vollkommen verschiedene Bildungen, insofern sie sowohl nach einem anderen Typus gebaut sind, als auch eine andere Verbindungsweise mit dem Nervenring und eine andere Lagerung erkennen lassen. Auch innerhalb der Gruppe ergeben sich bei einer genaueren Untersuchung der einzelnen Arten erheblichere Differenzen in der Beschaffenheit der Organe, als die in der Literatur vorliegenden Angaben erwarten lassen, indessen berühren dieselben nicht die Grundzüge des Baus, sondern lassen sich darauf zurückführen, dass die Organe auf verschiedenen Stufen der Ausbildung eines allen gemeinsamen Typus stehen geblieben sind. Wir können somit auch bei den Vesiculaten eine Entwicklungsreihe in der Vervollkommnung der Hörorgane nachweisen, wie wir es in ähnlicher Weise schon für die Trachymedusen gethan haben. Am Anfang der Entwicklungsreihe stehen unter den von uns untersuchten Medusen die Organe von *Mitrocoma Annae*, welche daher hier auch an erster Stelle besprochen werden sollen.

Die Gehörorgane liegen nach aussen vom Nervenring und gehören somit schon dem Velum an und zwar dem an den Schirmrand grenzenden Anfangstheil desselben. Jedesmal ein Organ findet sich in dem Zwischenraum zwischen zwei schlauchförmigen Haupttentakeln, nicht immer genau in der Mitte, sondern bald mehr dem einen, bald mehr dem anderen genähert (Taf. X. Fig. 8 hb). Da nun die Zahl der Haupttentakeln sich bei einer geschlechtsreifen *Mitrocoma* auf 80 beläuft, so sind auch im Ganzen ungefähr 80 Gehörorgane vorhanden.

Das Aussehen der Organe verändert sich ganz ungemein beim Wechsel der Lagerung, je nachdem sie mehr von oben, von unten oder von der Seite betrachtet werden. Die Ansicht von oben verschafft man sich am besten, wenn man aus einem in Osmiumsäure getödteten Thier einen Theil des Schirmrands herauschneidet, flach ausbreitet und das Velum unter der Schirmgallerte hervorzieht. Bei dieser Lagerung des Organs würde man meinen, ein ovales, vollkommen geschlossenes Bläschen zu erblicken, dessen Längendurchmesser dem Schirmrand parallel verläuft und ungefähr doppelt so gross ist, als der Breitendurchmesser (Taf. VII. Fig. 10). Das Bläschen schmiegt sich dicht an den Nervenring (nr¹) an, ja drängt sich sogar etwas in ihn hinein und zwingt so die Fibrillenzüge, etwas nach der Schirmgallerte zu auszuweichen. In gleicher Weise, wie der Ringnerv nach innen, beschreiben die Muskelfasern des Velum auf der anderen Seite einen Bogen nach aussen. — Kehrt man jetzt die Meduse um, ohne im Uebrigen die Lagerung zu verändern, so überzeugt man sich, dass der Binnenraum des scheinbaren Bläschens nach unten keineswegs geschlossen ist, sondern sich hier breit nach aussen öffnet. Die Stelle der Communication liegt zwischen Schirmrand und Velum und wird um so deutlicher, je mehr man letzteres nach aussen hervorzieht. Demnach ist das Organ kein Bläschen, sondern vielmehr eine grubenförmige Vertiefung auf der unteren Seite des Velum, die auf der oberen naturgemäss eine entsprechende hügelartige Hervorwölbung bedingt. — Eine Ansicht des Gehörorgans von unten, wie wir sie eben geschildert

haben, bei mässig hervorgezogenem Velum, ist in Figur 11 auf Tafel VII abgebildet; zu derselben haben wir noch zu bemerken, dass auf ihr nur die an den Gallertschirm angrenzende Wand dargestellt, dagegen die nach dem Velum zu liegende Wand, sowie dieses selbst weggelassen ist, da die beiden letztgenannten Theile das Innere des Organs verdecken würden. Auf der Figur ist die in tangentialer Richtung besonders weite Mündung der Grube sichtbar.

Noch überzeugendere Bilder erhält man durch Querschnitte, die in radialer Richtung durch das Organ geführt sind (Taf. VII. Fig. 14); dieselben zeigen, dass die Membran, welche die obere Wand des scheinbar vom Velum vollkommen abgeschnürten Körpers bildet, nichts als ein Theil des Velum selbst ist, dass dagegen eine Membran, welche den Abschluss nach unten bedingen würde, völlig fehlt. Wir werden daher die Gehörorgane der *Mitrocoma* im Folgenden als Hörgruben bezeichnen und an denselben eine proximale, dem Schirmrand angehörige und eine distale, in der Verlängerung des Velum liegende Wand, ferner eine untere concave und eine obere convexe Seite unterscheiden.

Da die Wand der Hörgrube im Wesentlichen nur ein Theil des Velum ist, so setzt sie sich natürlich auch aus denselben Schichten wie dieses zusammen, mit Ausschluss der Ringmusculatur, welche am Rand der Einsenkung aufhört. Wir können somit an der Hörgrube ein oberes und unteres Epithel (d^1 und d^2) und eine zwischen beiden liegende Stützlamelle (s) nachweisen. Letztere ist eine dünne Membran, die noch innerhalb der proximalen Wand der Hörgrube in die Stützlamelle der Subumbrella übergeht, ohne im Uebrigen Besonderheiten zu zeigen; die beiden Epithelschichten dagegen verlangen eine genauere Besprechung.

Das dorsale Epithel ist eine Lage grosser Cylinderzellen, die von derben Membranen umgeben sich gegenseitig polyedrisch abplatten. Von der Fläche gesehen (Taf. VII. Fig. 10 d^1 auf der rechten Seite) bilden sie ein Mosaik polygonaler Figuren von ungefähr 1μ Durchmesser, das einige Aehnlichkeit mit der Facettirung eines Arthropodenauges hat; auf dem Querschnitt (Taf. VII. Fig. 10 d^1 links, Fig. 11 d^1 , Fig. 14 d^1) stehen sie wie Pallisaden eine dicht neben der anderen. Ihr Inhalt besteht zum grössten Theil aus einer wasserklaren Flüssigkeit, welche das Protoplasma auf eine dünne Rindenschicht zusammendrängt; in derselben und zwar meist im basalen Ende der Zelle liegt der Kern, der in das Lumen der letzteren einen kleinen Vorsprung bildet. Da die Wände benachbarter Zellen mit einander verschmelzen, so entsteht eine Bildung, die man völlig einer gedeckelten Bienenwabe vergleichen kann. Die geschilderte Modification des Epithels ist auf den Umkreis der Hörgrube beschränkt und schneidet ebensowohl gegen das Epithel des Nervenrings wie gegen das des Velum scharf und ohne vermittelnde Uebergänge ab.

Das Epithel auf der concaven unteren Fläche der Gehörgrube ist ein Theil der Epithelschicht, welche einerseits die Subumbrella, andererseits die untere Seite des Velum bedeckt. Es ist der bei weitem wichtigste Bestandtheil des ganzen Organs und wird von dreierlei verschiedenen Zellformen gebildet: Concrementzellen, Sinneszellen und einfachen Epithelzellen.

Die Concrementzellen (o) fallen am meisten in die Augen; es sind blasige Gebilde, die den Epithelzellen der oberen Seite im Allgemeinen gleichen, sie aber an Grösse bedeutend übertreffen. Ihr wahrscheinlich flüssiger Inhalt wird von einer doppelt contourirten Membran umschlossen und enthält eine fettglänzende Concretion suspendirt, ein Körperchen von unregelmässig kugeligem Gestalt, das als Otolith zu deuten ist und stets an einer Stelle der Oberfläche eine kleine nabelartige Vertiefung besitzt. Wenn man nach letzterer die Lagerung der Körperchen in der Zellflüssigkeit bestimmt, so ist dieselbe in den einzelnen Fällen sehr verschieden. In dünnen Säuren löst sich die Concretion nach einiger Zeit auf und hinterlässt ein feines Häutchen, das an

dem freien Ende der Zelle befestigt ist. Ebendasselbst kann man durch Färbung in Carmin einen kleinen ovalen Kern nachweisen.

Die Concrementzellen finden sich in grosser Anzahl zu 10—20 in einer Gehörgrube vor; sie nehmen die tiefste Stelle der muldenförmigen Einsenkung ein und ordnen sich meistens in zwei Reihen an, die dem Schirmrand parallel verlaufen; zuweilen bemerkt man sogar Ansätze zu einer dritten Reihe, die dann distal von den beiden übrigen liegt. Weder Zellen noch Concretionen sind in einer Gehörgrube von gleicher Grösse und zwar finden sich die anscheinlichsten in der Mitte der proximalen oder ersten Reihe; von hier aus werden sie nach beiden Seiten kleiner, so wie auch die Elemente der zweiten und dritten Reihe geringere Grösse besitzen. Zwischen die ausgebildeten Concrementzellen schieben sich vereinzelte abortive Bildungen, blasige Körper, deren Inneres keinen Otolithen beherbergt. Da die Zellen einer Gehörgrube auf einen kleinen Raum zusammengedrängt sind, schliessen sie seitlich dicht aneinander und bilden so ein ganz ähnliches Gewebe, wie wir es vom Epithel der convexen Seite schon kennen gelernt haben.

Die Reihen der Concrementzellen scheiden die Sinnesgrube in einen distalen und einen proximalen Theil. Ersterer ist von einem einfachen Plattenepithel bedeckt, das sich in das Epithel der unteren Velumseite fortsetzt. Von demselben unterscheidet es sich dadurch, dass es die Fähigkeit Muskelfasern zu erzeugen verloren hat, es ist dem entsprechend protoplasmaarm und bildet einen sehr dünnen unscheinbaren Ueberzug. Der proximale Theil der Hörgrube enthält die Sinneszellen.

Die Hörzellen sind bei *Mitrocoma* schwieriger als bei irgend einer anderen Meduse zu beobachten, da sie nicht allein von grosser Feinheit sind, was bei allen Vesiculaten der Fall ist, sondern ausserdem noch von dem bienenwabenartigen Epithel der oberen Seite verdeckt werden. Wir haben sie untersucht, indem wir frisch in dünner Osmiumsäure abgetödtete Thiere in der oben geschilderten Weise ausbreiteten und von oben betrachteten; zuvorige Carminfärbung ist sehr empfehlenswerth, da sich die Hörzellen ziemlich stark imbibiren, das blasige sie bedeckende Epithel dagegen vollkommen farblos bleibt. Sieht man an einem derartig hergerichteten Präparat genau von oben auf die Hörgrube, so erblickt man eine ungefähr $0,4\ \mu$ dicke Lage kleiner auf dem optischen Querschnitt cubisch erscheinender Zellen (Taf. VII. Fig. 10 h). Dieselben bedecken die an den Nervenring grenzende Wand der Grube und sind demnach Zellen, die in einer Flucht sich in das Deckepithel des unteren Nervenrings fortsetzen, wie dies namentlich auch auf Querschnitten (Taf. VII. Fig. 14) nachzuweisen ist. Durch Veränderung der Einstellung des Mikroskops kann man die Zellenlage continuirlich bis an die erste Reihe der Concrementblasen heran verfolgen (Taf. VII. Fig. 19 h) und sehen, wie hier die einzelnen Elemente scharf abgeschnitten alle in einer Linie enden. An jede Blase treten 3—5 Zellen, im Ganzen stehen daher, da ungefähr 10 Concrementblasen die erste Reihe bilden, 40 Zellen in einer einzigen Phalanx. Von dem Ende jeder Zelle entspringt ein Hörhaar, das an der Wand der Concrementblase herabsteigt und sich der Krümmung derselben aufs Innigste anschmiegt. Bei der Betrachtung von oben kann man natürlich diesen Verlauf der Haare nicht auf einmal überblicken, vielmehr sieht man nur die Querschnittsbilder der letzteren als hellleuchtende Punkte auf der proximalen Seite der Concrementzelle, die bei oberflächlicher Einstellung (Fig. 19) am Ende der Hörzellen liegen, je mehr man den Tubus senkt, um so weiter sich von diesen entfernen (Fig. 10). Auf jede Concrementblase kommen entsprechend der Anzahl der Hörzellen 4—5 derartige Hörhaare, welche sie von unten umgreifen und somit gleichsam eine Art Trage für sie bilden.

Die Reihe der Hörzellen lässt sich deutlicher zur Anschauung bringen, wenn man an Macerationspräparaten durch Pinseln das blasige Epithel der oberen Seite entfernt. Leider werden

bei diesem Verfahren die Elemente aus ihrer natürlichen Lage gebracht und der Zusammenhang der Concrement- und Sinneszellen gelöst, ferner bleiben die Hörhaare nicht erhalten, wenigstens war dies bei den von uns untersuchten Präparaten nicht der Fall. Dafür gewinnt man eine genauere Kenntniss von der Form der Hörzellen und der an sie grenzenden Epithelzellen, zumal wenn man noch weiterhin durch fortgesetztes Zerzupfen die gesammte Epithellage der proximalen Seite der Hörgrube im Zusammenhang ablöst und durch vorsichtiges Klopfen in ihre einzelnen Bestandtheile zerlegt.

Im Zusammenhang isolirt bildet das Epithel (Taf. VII. Fig. 20) eine Lage kleiner cubischer Zellen, die kaum grösser sind als die von ihnen umschlossenen Kerne und an tingirten Präparaten daher eine nahezu gleichmässig gefärbte Masse darstellen. Die ganze Lage schliesst mit einem schwach gekrümmten Rand ab, welchem entlang die Reihe der Hörzellen angeordnet ist. Diese besitzen ebenfalls einen kleinen cubischen Körper mit grossem Kern, verlängern sich aber weiterhin noch in einen dünnen spatelartigen Fortsatz, der sich häufig umlegt und dann von der Seite gesehen wie ein feines Fädchen erscheint. Die Fortsätze grenzen sich gegen den Körper der Zelle mit einer scharfen Linie ab und sind am längsten an den in der Mitte der Reihe gelegenen Hörzellen, welche zugleich an die grössten Concrementblasen stossen, von hier aus werden sie nach beiden Seiten hin kleiner.

Nur mit grosser Mühe ist es uns gelungen, einzelne der Hörzellen völlig zu isoliren, da sie sowohl unter einander als auch mit dem cubischen Epithel fest zusammenhängen (Fig. 20 β). Dieselben verlängerten sich an dem vom spatelförmigen Fortsatz abgewandten Ende in eine feine Spitze, ohne dass es uns jedoch geglückt wäre, von derselben eine Nervenfibrille ausgehen zu sehen.

In welchem Verhältniss stehen nun die durch Isolationen gewonnenen Resultate zu den Bildern, welche die Betrachtung einfacher Situspräparate ergeben hat? — Bei der Erörterung dieser Frage müssen wir sehr bedauern, dass an den Macerationspräparaten die Hörhaare nicht mehr erhalten waren, dass es somit nicht möglich war, durch directe Beobachtung die Stelle des Zellkörpers zu bestimmen, von der jene entspringen. Dieser Punkt aber ist für die Beurtheilung der Gestalt der Sinneszelle von der grössten Bedeutung.

Am meisten Wahrscheinlichkeit hat die auch sonst durch Beobachtungen bei *Otorechis* und *Aequorea* gestützte Annahme für sich, dass die scharfe Grenze, welche den eigentlichen Zellkörper und den spatelförmigen Fortsatz von einander trennt, der hellen Linie entspricht, die an Situspräparaten als Ende der Zelle erscheint und von der aus das Hörhaar entspringt, und dass ferner der Fortsatz als ein Theil der Zelle anzusehen ist, der im Situspräparat nicht beobachtet wurde und der sich zwischen die Wand der Concrementzelle und die Stützmembran einschiebt. Dieser Annahme zufolge wäre der Fortsatz keineswegs das periphere freie Ende der Zelle, für das man ihn auf den ersten Blick wohl halten möchte, sondern als solches wäre die kleine über dem Kern gelegene Fläche anzusehen, deren eine Kante an die Lage cubischer Zellen stösst, deren andere Kante sich mit der Concrementblase berührt und dem Hörhaar zum Ursprung dient. So würden wir denn zu folgender Vorstellung vom Bau der Hörzelle gelangen. Die Hörzelle ist eine Zelle von cubischer Gestalt, deren centrales auf der Stützlamelle liegendes Ende sich auf einer Seite in einen dünnen Fortsatz verlängert und mit diesem sich unter die Wand der Concrementzelle schiebt, auf der andern Seite dagegen in einen Nervenfortsatz übergeht. Im Gegensatz zu dem stark verbreiterten centralen Ende ist das periphere schmal und trägt da, wo es die Concrementzelle berührt, das Hörhaar. Durch diese Deutung der Beobachtungen wird die eigenthümliche Stellung der Hörzellen und Hörhaare zu den Concrementzellen verständlich und lässt sich die Anordnung des

gesamten Hörapparats unmittelbar aus einem Zustand ableiten, wo die Elemente desselben neben einander als indifferente Epithelzellen lagerten.

Die besprochene Phalanx der Hörzellen tritt nur an die erste Reihe der Concrementblasen heran, die zweite und dritte Reihe der letzteren steht dagegen, wie wir uns an Situsbildern wie an Macerationspräparaten auf das bestimmteste versichert haben, mit keinerlei Elementen in Zusammenhang, welche eine Hörempfindung vermitteln könnten, namentlich fehlen die charakteristischen Hörhaare, die sonst der Wand der Concrementblasen aufliegen. Die Blasen der distalen Reihen können somit höchstens als Hilfsapparate angesehen werden, welche die Function der in der proximalen Reihe stehenden verstärken.

Was die Bedeutung des so eigenthümlichen, auf die obere Seite der Hörgrube beschränkten Cylinderepithels anlangt, so hat Herr Professor W. MÜLLER, dem wir gelegentlich unsere Präparate zeigten, die gewiss ganz zutreffende Ansicht geäußert, dass die blasigen derbwandigen Zellen der gewölbten Fläche zur Stütze dienen und dadurch ein Einsinken derselben bei den Contractionen des Velum verhindern.

Literatur. Ueber die Gehörorgane der *Mitrocoma* liegt zur Zeit allein eine kurze Notiz vor, welche HAECKEL in seiner als vorläufige Mittheilung erschienenen „Beschreibung neuer eraspedoter Medusen“ gegeben hat. „Randbläschen“, heisst es daselbst, „80, je eines in der Mitte zwischen zwei Haupttentakeln, von 0,15 mm. Durchmesser und von sehr eigenthümlichem Bau, den ich an einem andern Orte beschreiben werde und der sich am nächsten an die entsprechenden Verhältnisse von *Tiaropsis* anzuschliessen scheint.“

Wenn wir die einzige genauere Beschreibung der Gehörorgane von *Tiaropsis*, die von AGASSIZ (3 und 4) gegeben worden ist, vergleichen, so lässt es sich wohl kaum bezweifeln, dass hier in der That die gleichen Bildungen vorliegen, wenn wir von dem Pigmentfleck absehen, der bei *Tiaropsis* noch ausserdem vorhanden ist, bei *Mitrocoma* dagegen fehlt. AGASSIZ bezeichnet das Organ als ein zusammengesetztes Auge und schildert es als einen querovalen dicken Körper, der mit einem breiten und dicken Stiel auf der Scheibe aufsitzt und aus zwei Schichten besteht. Die äussere Schicht soll mit der äusseren Schicht der Scheibe zusammenhängen und aus einer einzigen Lage von grossen hyalinen, breiten, scharf polygonalen Zellen bestehen, die innere dagegen soll die ganze Breite, Dicke und Länge des Organs ausfüllen und sich in die innere Wand der Scheibe (das Entoderm) fortsetzen; die Zellen sollen zu durchsichtig sein, um mit gewöhnlichen Systemen erkannt zu werden. Der eigentliche optische Apparat bestehe aus 14 in einer halbmondförmigen Reihe angeordneten Linsen, deren jede von einer Zellwand umschlossen sei.

Diese von AGASSIZ gegebene Darstellung ist zweifellos in den wichtigsten Punkten eine verfehlte. Keinenfalls ist das Organ bei *Tiaropsis* ein solider Körper, sondern jedenfalls enthält es einen Hohlraum, bei dem es allein fraglich erscheinen kann, ob er nach unten geschlossen ist und somit ein Bläschen bildet, wie wir es bei den übrigen Vesiculaten kennen lernen werden, oder ob er wie bei *Mitrocoma* sich nach unten öffnet und Grubenform besitzt; ebenso sicher ist es, dass das Sinnesepithel des Hohlraums nicht mit dem Entoderm zusammenhängt. Geben uns somit die Angaben AGASSIZ's gerade über den Punkt, auf den es am meisten ankommt, über die Beschaffenheit des Hohlraums keinen Aufschluss, so lässt doch ein Merkmal von untergeordneter Bedeutung, die Bildung des oberen Epithels, es uns wahrscheinlich erscheinen, dass *Tiaropsis* sich der *Mitrocoma* und nicht den übrigen Vesiculaten anschliesst, dass es Hörgruben nicht Hörbläschen besitzt. Das obere Epithel zeigt bei *Tiaropsis* dieselbe blasige Beschaffenheit wie bei *Mitrocoma*. Es deutet dies auf eine nahe Verwandtschaft beider Arten hin.

Die hier ausgesprochene Vermuthung gewinnt noch mehr an Sicherheit, wenn wir Beobachtungen des jüngeren AGASSIZ (2) zum Vergleich heranziehen. Derselbe theilt in seinem Catalogue of the Museum of comparative Zoology mit, dass die gleichen zusammengesetzten Augen wie bei *Tiaropsis* ausserdem noch bei der Gattung *Halopsis* vorkommen. Von den beiden zu dieser Gattung gehörenden Arten stimmt eine, die *H. cruciata*, in ihrem gesammten Bau so ganz ausserordentlich mit *Mitrocoma Annae* überein, dass es sich wohl kaum rechtfertigen lässt, sie generisch von derselben zu trennen. Nicht allein dass der ganze Habitus derselbe ist: die gleiche Form der Glocke, des Magens, der Geschlechtsorgane, es kehren auch dieselben zwei Arten der Tentakeln wieder, und als einziger Unterschied bleibt nur die geringere Zahl der Gehörorgane, welche 12 im Ganzen beträgt, und die geringere Zahl der Concretionen — 4 bis 5 — in einem Bläschen. In diesem Punkt stimmt aber die zweite *Halopsis*-art, die *Halopsis ocellata*, mit ihren 96 Gehörorganen, in denen jedesmal 12 bis 14 Otolithen in zwei Reihen angeordnet sind, mit *Mitrocoma* überein; sie unterscheidet sich von dieser sowohl wie von *Halopsis cruciata* durch die Anwesenheit von 16 Radialkanälen. Aus dieser Vergleichung ergiebt sich, dass *Mitrocoma* eine Mittelform zwischen *Halopsis cruciata* und *H. ocellata* ist. Dies macht es denn weiterhin sehr wahrscheinlich, dass die Gehörorgane wohl nicht allein in ihrem äusseren Ansehen, sondern auch in ihrem feineren bei *Halopsis* noch nicht genauer untersuchten Bau einander gleichen werden.

Auf Grund aller der hier kurz mitgetheilten Erwägungen sind wir zu der Ueberzeugung gelangt, dass die Grubenform der Gehörorgane nicht auf *Mitrocoma* beschränkt ist, sondern auch bei anderen Vesiculaten, wie bei *Tiaropsis* und *Halopsis*, auftritt. Wir betonen zum Schluss noch einmal, dass es sehr leicht geschehen kann, dass bei der Betrachtung von oben Gehörgruben für Hörbläschen gehalten werden; ein solcher Irrthum liegt um so näher, als bisher nur Hörbläschen bekannt waren, jeder Beobachter daher an die Untersuchung zunächst wohl mit der vorgefassten Meinung herangang, derartige Organe zu finden.

Während die Gehörorgane bei *Mitrocoma* grubenartige Vertiefungen sind, bilden sie bei allen übrigen von uns untersuchten Vesiculaten vollkommen geschlossene Bläschen, die in ihrem Bau im Wesentlichen mit einander übereinstimmen, so dass wir uns darauf beschränken können, nur von einer Art — wir wählen hierzu *Aequorea Forskalea* — eine genauere Beschreibung zu geben. Im Anschluss an dieselbe werden wir dann noch kurz die Eigenthümlichkeiten hervorheben, welche für die übrigen Arten charakteristisch sind und sich im Grossen und Ganzen allein auf Lagerung, Zahl und Form der Organe beziehen.

Die *Aequorea Forskalea* (Taf. X. Fig. 9hb) zeichnet sich durch die aussergewöhnlich grosse Zahl der Hörbläschen aus; in jedem Intertentakularraum stehen 10—15 derselben, so dass man ihre Gesamtzahl, da an 50 Tentakeln vorhanden sind, nahezu auf 600 wird schätzen können. Je nach der Zahl ihrer Concretionen sind sie von sehr verschiedener Grösse und Form. Die kleinsten Hörbläschen mit nur einer Concretion besitzen einen Durchmesser von 0,06 mm. und sind von mehr oder minder kugelige Gestalt; die grössten dagegen, welche 5 oder 6 Otolithen umschliessen, sind oval, wobei der längste Durchmesser des Ovals dem Schirmand parallel verläuft und ungefähr 0,13 mm. beträgt. Beide Formen sind selten, während mittelgrosse Bläschen mit 2 bis 4 Concretionen am meisten vertreten sind.

Die Hörbläschen sind häufig zu zweien oder dreien einander genähert; dies führt zu Zwillingbildungen, wie sie bei *Aequorea* gar nicht selten sind, indem zwei Bläschen so dicht an einander rücken, dass die zugekehrten Wandungen zum Theil mit einander verschmelzen und ein

einzigster ovaler Körper entsteht, dessen Binnenraum durch eine Scheidewand untergetheilt wird (Taf. VII. Fig. 12).

Wie die Hörgruben von *Mitrocoma*, so liegen auch die Hörbläschen von *Aequorea* auf dem Anfangstheil des Velum nach aussen vom Nervenring. Letzterem sind sie so dicht angedrückt, dass die Nervenfasern aus ihrer Bahn gelenkt werden und etwas nach der Seite des Schirms hin ausbiegen müssen. Der am Schirmrand verlaufende Hauptstrang des Nervenrings wird, man könnte fast sagen, von der Seite zusammengepresst, was eine erhebliche Dickenzunahme zur Folge hat. Letzteres kann man besonders an Querschnitten (Taf. VI. Fig. 5) nachweisen, auf denen fast der gesammte Raum hinter dem Sinnesbläschen, zwischen ihm und dem Ringkanal, von Nervenmasse ausgefüllt erscheint.

Bei der Beschreibung des feineren Baues haben wir an den Hörbläschen drei Schichten zu unterscheiden, die schon im frischen Zustand erkennbar sind, noch deutlicher aber auf Querschnitten oder an Macerationspräparaten hervortreten. Die Schichten sind von aussen nach innen aufgezählt 1) das äussere Epithel (d^1), 2) die Stützmembran (s), 3) das innere Epithel (d^2).

Das äussere Epithel besteht aus kleinen platten Zellen und bedeckt die Oberfläche, so weit dieselbe frei zu Tage liegt. Da sich nun unterhalb das Velum befindet und auf der proximalen Seite die Fibrillenbündel des Ringnerven hinziehen, so sind es allein die obere, die distale und die beiden seitlichen Flächen, die von Epithel überzogen sind.

Die Stützlamelle ist eine dünne, aber sehr feste Membran, die mit dem gleichnamigen Gebilde des Velum in Zusammenhang steht. An feinen Querschnitten, die genau durch die Mitte des Hörbläschens gelegt sind (Taf. VI. Fig. 5s), kann man verfolgen, wie die Stützlamelle des Velum bis nahe an den Schirmrand herantritt, dann, noch bevor sie denselben erreicht hat, unter einem sehr spitzen Winkel umbiegt und in der distalen Wand des Bläschens emporsteigt. Hier wird sie zur Stützlamelle des letzteren; als solche trennt sie zunächst äusseres und inneres Epithel von einander, weiterhin in der proximalen Wand das innere Epithel vom Sinnesepithel und von den Faserzügen des Nervenrings; schliesslich verschmilzt sie mit der schon oben besprochenen Membran, die sich zwischen dem Nervenring und dem Ringkanal befindet. Ueberblicken wir diesen Verlauf, so ist klar, dass die Stützlamelle für sich allein kein vollständig geschlossenes Bläschen bilden würde; vielmehr würde in den Binnenraum hinein eine in der unteren Wand gelegene Oeffnung führen, die zwischen der Umbiegungsstelle und der Insertion der Membran erhalten bleibt.

Die besprochene Oeffnung lässt sich sehr schön an Macerationspräparaten erkennen (Taf. VI. Fig. 4), wenn man durch Abpinseln des Epithels der oberen und unteren Seite die Stützlamelle des Velum und den benachbarten Theil des Gallertschirms blosslegt. An der Grenze beider sitzen dann die ebenfalls ihres Epithelüberzugs beraubten Hörbläschen als kleine dünnwandige Säckchen, deren Membran, da die geschrumpfte innere Epithelauskleidung sich von ihr zurückgezogen hat, vollkommen isolirt ist und als ein faltiges kaum doppelt contourirtes Häutchen erscheint. Sehr deutlich ist hierbei die Oeffnung, welche von unten in das Innere des Säckchens führt, um so deutlicher, als durch sie ein Zellstrang tritt, der das Binnenepithel des Hörbläschens mit dem Epithel der unteren Schirm- und Velumseite verbindet. Derartige Macerationspräparate stellen es ausser Zweifel, dass die Stützlamelle des Hörbläschens und die Stützlamelle des Velum ein und dieselbe Membran bilden, dass erstere nur ein von unten hervorgestülpter Theil der letzteren ist, der sich an seiner Basis ein wenig abgeschnürt hat.

Das auf der inneren Seite des Hörbläschens gelegene Epithel setzt sich aus denselben Bestandtheilen, welche die untere Fläche der Hörgrube von *Mitrocoma* auskleiden, zusammen; wir

haben somit nach einander die Concrementzellen, die indifferenten Epithelzellen und die Sinneszellen zu besprechen.

Die Concrementzellen (Taf. VII. Fig. 22) sind grosse blasige Körper mit einer derben Membran, mit spärlichem Protoplasma und einem im basalen Abschnitt gelegenen Kern. Da sie nicht wie bei *Mitrocoma* dicht zusammengedrängt sind, können sie ungehindert ihre Gestalt entfalten, ohne sich durch gegenseitigen Druck abzuplatten; demgemäss entspringen sie mit breiter Basis unmittelbar auf der Stützlamele und ragen mit ihrem stark gewölbten freien Ende in das Lumen des Bläschens hinein. Im peripheren Ende der Zelle liegt die Concretion, ein birnförmiges, stark lichtbrechendes Körperchen, das bei Behandlung mit Säuren nur einen geringen organischen Rückstand hinterlässt. Die Concretion ist stets in der Weise befestigt, dass ihr verbreitertes Ende nach der Basis der Zelle gewandt ist, das mässig zugespitzte dagegen in das Lumen des Hörbläschens vorspringt und dabei von der Membran der Zelle eingefasst wird.

Wo eine Concrementzelle in einem Hörbläschen vorhanden ist, liegt dieselbe der Oeffnung in der Stützlamele gegenüber; eine grössere Anzahl dagegen vertheilt sich ziemlich unregelmässig, wenn auch im Allgemeinen in der Art, dass eine dem Schirmrand parallele Reihe entsteht. Distalwärts von dieser Reihe ist die Innenwand des Bläschens von sehr dünnen indifferenten Epithelzellen gebildet, dagegen lagern proximalwärts von ihr die wichtigen Bestandtheile; die Hörzellen und ein dickes aus Ganglien- und Sinneszellen gebildetes Polster. Letzteres werden wir zunächst einer genaueren Besprechung unterziehen.

Bei der Schilderung der Stützlamele haben wir hervorgehoben, dass durch die in ihr befindliche Oeffnung ein starker Zellstrang eintritt, der von dem Epithel der unteren Schirmfläche, genauer gesagt, vom Epithel des unteren Nervenrings herkommt (Taf. VI. Fig. 10 nz). Auf Querschnitten (Fig. 5 nz) erscheint derselbe als ein Pfropf, der das Lumen der Oeffnung vollständig verschliesst und eine Strecke weit in das Innere des Bläschens sich fortsetzt, um auf der Seite des Nervenrings eine dicke Zellenlage zu bilden. Diese Zellenlage fällt schon im frischen Zustand, wenn man genau von oben auf ein Hörbläschen blickt, als eine Anschwellung am Grunde desselben auf (Taf. VII. Fig. 12 np); sie zeichnet sich an Carmin-Osmiumpräparaten durch einen grossen Reichthum kleiner rundlicher Kerne aus; bei Anwendung macerirender Reagentien (Taf. VI. Fig. 4) löst sie sich in zahlreiche feinste Nervenfasern und Ganglienzellen auf, die nach dem Lumen des Bläschens zu von kleinen cubischen Epithelzellen bedeckt sind und beim Zerzupfen als ein Büschel feinsten Fibrillen durch die Oeffnung der Stützlamele hervortreten. Die meisten Ganglienzellen sind bipolar und nur wenige sind mit drei oder vier Ausläufern versehen.

An die Anschwellung am Grund des Bläschens schliessen sich mehrere Reihen kleiner rundlicher Zellen, die fast nur von dem Kerne gebildet werden und gemeinsam eine einschichtige Lage zusammensetzen. Sie reichen bis an die Basis der Concrementblasen heran, um hier mit den Hörzellen abzuschliessen. Einzelne Nervenfasern lassen sich über die basale Anschwellung hinaus bis in die geschilderte Zellschicht verfolgen, ohne dass es jedoch gelungen wäre, ihren Zusammenhang mit Hörzellen nachzuweisen.

Die Hörzellen vertheilen sich in der Weise auf die einzelnen Concrementblasen, dass 6—8 auf der proximalen Seite einer jeden in einem flachen Bogen gestellt sind. Sie sind Gebilde von ganz ausserordentlicher Feinheit und im frischen Zustand kaum sichtbar; erst bei genauer Untersuchung mit starken Systemen bemerkt man einen breiten scheinbar feinfaserigen Streifen, der in der proximalen Wand des Bläschens bis an die Basis der Concrementblasen hinzieht und allen 6—8 Hörzellen zusammen genommen entspricht. Bei Osmiumsäurebehandlung wird der Streifen

etwas deutlicher und lässt eine Zusammensetzung aus Zellen erkennen, die die Gestalt schmaler viereckiger Plättchen besitzen und mit ihren Rändern dicht an einander gefügt sind; Kerne von ovaler Form treten in ihnen erst bei Carminfärbung hervor (Taf. VII. Fig. 12 h).

An den Concrementblasen enden die Hörzellen alle in einer Linie mit einer hellglänzenden Contour; jede einzelne trägt hier ein starkes Haar, das ganz in der Weise, wie wir es von *Mitrocoma* schon geschildert haben, der Oberfläche der Concrementblase sich anschmiegt und der Wölbung derselben entsprechend gebogen ist. Das Haar ist im frischen Zustand schon nachweisbar, am deutlichsten aber zu sehen, wenn das Concrement in Osmiumsäure gelöst ist. Bei der Betrachtung von oben erscheint es auch hier wiederum auf dem optischen Durchschnitt als ein helleuchtender Punkt und lässt sich als solcher durch Wechseln der Einstellung bis an den Kranz der Hörzellen heran verfolgen; nur sein unterster umgebogener Abschnitt lässt sich auf einmal überblicken.

Auch auf Querschnitten ist es uns einmal gelungen, eine Ansicht der Hörhaare zu erhalten. In den Querschnitt, welcher in Figur 5 auf Tafel VI dargestellt und der genau durch die Mitte eines Hörbläschens gelegt ist, haben wir vom nächstfolgenden Schnitt die Hörzellen eingezeichnet. Dieselben tragen ausnahmslos noch ihre bogenförmig gekrümmten Hörhaare, dagegen sind die zugehörigen Concrementblasen durch den Schnitt entfernt worden, was indessen nur zur Deutlichkeit des Bildes beiträgt.

An Macerationspräparaten lassen sich die Hörzellen nur mühsam durch lange fortgesetztes Klopfen isoliren (Taf. VI. Fig. 16 α und β). Ihre Gestalt erinnert vollkommen an die bei *Mitrocoma* geschilderte. Der eigentliche Zellkörper ist klein und ebenso breit als hoch; auf der Seite, mit der er an die nächste Reihe der Epithelzellen stösst, verlängert er sich in eine feine Spitze, auf der anderen dagegen sendet er einen dünnen platten Fortsatz aus. Gegen diesen setzt sich der Körper mit einer scharfen Kante ab, die bei seitlicher Ansicht der Zelle (β) einen Vorsprung bildet, auf dem Flächenbild (α) dagegen wie eine hellglänzende Leiste erscheint. Die Vorsprünge der einzelnen Zellen bilden gemeinsam eine fortlaufende Linie. — Die Hörhaare waren leider nirgends erhalten, so dass auch hier der Ursprung nicht direct beobachtet werden konnte; indessen kann es hier noch weniger fraglich sein als bei *Mitrocoma*, dass die hellglänzende Leiste der scharfen Contour entspricht, mit welcher auf dem Situspräparat die Zellen an den Concrementblasen abschneiden, und dass somit an jener die Ursprungsstellen der Hörhaare zu suchen sind (cf. Tafelerklärung VII).

Ueberblicken wir zum Schluss noch einmal die Schilderung, welche wir vom Bau der Sinnesbläschen von *Aequorea* entworfen haben, so ergibt sich eine ganz ausserordentliche Aehnlichkeit im feineren Bau mit den Gehörgruben der *Mitrocoma*. Vornehmlich sind die morphologisch und physiologisch wichtigsten Bestandtheile, die Concrement- und Hörzellen, bei beiden Arten isolirt fast kaum von einander zu unterscheiden. — Die Aehnlichkeit im feineren Bau gewinnt noch weiter dadurch an Bedeutung, dass die Lagerung und die Beziehungen zu umliegenden Theilen bei den Organen der beiden Medusen dieselben sind. Hierbei kommen namentlich zwei Punkte in Betracht, 1) dass die Organe nach aussen vom Nervenring liegen und 2) dass die Sinneszellen durch eine Membran vom oberen Nervenring getrennt werden, dagegen mit dem unteren in directem Zusammenhang stehen. Wir können es somit als ein feststehendes Resultat der anatomischen Untersuchung betrachten, dass die Hörbläschen von *Aequorea* und die Hörgruben von *Mitrocoma* einander homolog sind.

Der auf den ersten Blick bedeutsam erscheinende Unterschied, dass die Hörorgane bei der ersteren nach unten geschlossen sind, bei der letzteren dagegen weit geöffnet, stellt sich ebenfalls bei einer genaueren Untersuchung als unwichtig heraus. Dies geht namentlich aus dem Verhalten

der Stützlamelle hervor, welches bei *Aequorea* das gleiche ist wie bei *Mitrocoma*, indem die Stützlamelle bei ersterer ebenfalls auf der unteren Seite eine Oeffnung besitzt. Durch diesen Nachweis wird der hervorgehobene Unterschied auf eine Verschiedenheit im Ausbildungsgrad der Organe zurückgeführt und dadurch erklärt, dass sich bei *Mitrocoma* die ursprünglichere Form des Gehörgans, die Form der Gehörgrube, erhalten hat, während es bei *Aequorea* zu einer Abschnürung gekommen ist.

Die regellose Vertheilung der Hörbläschen bei *Aequorea* hat bei den übrigen Vesiculaten einer gesetzmässigen Anordnung derselben Platz gemacht. Hand in Hand hiermit geht eine Reduction der Zahl, welche bei den Gattungen *Eucheilota* und *Octorchis* am meisten ausgesprochen ist.

Eucheilota besitzt 16 Hörbläschen, die sich in regelmässigen Abständen auf den Schirmrand vertheilen. Da die Zahl der Haupttentakeln sich auf acht beschränkt, vier radiale und vier interradianale, so liegen in jedem Intertentakularraum zwei Bläschen (Taf. X. Fig. 13 hb). Dieselben sind von ovaler Gestalt und mit ihrer Hauptaxe dem Schirmrand parallel gestellt; ein jedes von ihnen umschliesst vier, seltener fünf kugelige Concretionen, die in einer Reihe derartig angeordnet sind, dass zwei bei der Ansicht von oben dem Beobachter zugewandt sind, während die beiden anderen von der Seite gesehen werden (Taf. VII. Fig. 16 und 17). An die Concrementzellen treten fünf breite mit Hörhaaren (hb) versehene Hörzellen (h) heran, welche schwer zu sehen sind, da das äussere Epithel (d') nicht sehr durchsichtig ist. Es wird von cubischen relativ grossen Zellen gebildet, von denen eine jede auf ihrem peripheren Ende eine lebhaft schwingende Geissel trägt. Von der Fläche gesehen, ergeben die Zellen eine polyedrische Zeichnung in ähnlicher Weise, wie die entsprechenden Gebilde auf der Gehörgrube der *Mitrocoma*; sie besitzen jedoch nicht die blasige Beschaffenheit der letzteren, sondern sind Zellen mit grossem Kern und reichlichem Protoplasma.

Noch geringer als bei *Eucheilota* ist die Zahl der Gehörbläschen bei *Octorchis Gegenbauri* (Taf. X. Fig. 11 hb), indem nur ein Bläschen in einem Intertentakularraum liegt, während die Zahl der Haupttentakeln sich wie dort auf acht beläuft. In der querovalen Gestalt stimmen die Bläschen mit denen von *Eucheilota* überein, sind aber grösser und von dem unterliegenden Velum schärfer abgeschnürt wie diese; ausserdem enthalten sie eine grössere Anzahl von Concrementzellen, die gewöhnlich zu acht vorhanden sind. Letztere besaßen bei dem einzigen Exemplar, was wir untersuchen konnten, eine sehr regelmässige Anordnung; alle standen einander paarweis genähert in einer einzigen dem Schirmrand parallelen Reihe, welche das Bläschen in zwei annähernd gleiche Theile zerlegte; die Concretionen waren wie die von *Aequorea* birnförmig gestaltet und wurden vom peripheren Zellende fest umschlossen. An jede Concrementzelle treten bei *Octorchis* 6—8 Hörzellen heran, deren Hörhaare gut zu sehen sind, weil die Bläschenwand dünn ist und nur von einem unscheinbaren Epithel überzogen wird. Wie bei *Aequorea* gelang es uns auch hier, die Hörhaare auf Querschnitten (Taf. VIII. Fig. 5) nachzuweisen, im vorliegenden Fall sogar im Zusammenhang mit den Concrementzellen. Zugleich wurden wir darauf aufmerksam, dass die Hörzellen sich über den Ursprung der Haare hinaus in Fortsätze verlängern, die sich unter die Concrementzellen einschieben. Diese Fortsätze entsprechen zweifellos den spatelförmigen Fortsätzen bei *Mitrocoma* und *Aequorea*, es ist daher diese Beobachtung ein weiterer Fingerzeig, dass die von uns oben entwickelte Auffassung vom Bau der Hörzellen der Vesiculaten eine richtige ist. Leider hatten wir von *Octorchis* kein Macerationsmaterial, so dass wir den Bau der Hörzellen im isolirten Zustand nicht untersuchen konnten.

Da acht Concrementzellen vorhanden sind und mit jeder sich über acht Hörzellen verbinden, so mögen auf jedes Hörbläschen ungefähr 60 der letzteren kommen. Dieser aussergewöhnlich grossen

Anzahl entspricht die bedeutende Stärke der von Ganglienzellen und Nervenfasern gebildeten Anschwellung am Grund des Hörbläschens, welche sich bei keiner anderen der von uns untersuchten Medusen so gut nachweisen lässt; das Epithel auf der Oberfläche der Anschwellung ist mit Flimmern bedeckt, was vielleicht auch bei anderen Vesiculaten der Fall ist, von uns jedoch nur hier beobachtet wurde (Taf. VII. Fig. 3 und 4 np).

Die Hörbläschen von *Obelia polystyla* und *Phialidium viridicans* stimmen in ihrem Bau so sehr überein, dass wir sie hier gemeinsam besprechen können; wir gehen auf ihre Schilderung noch einmal näher ein, da sie bei weitem am geeignetsten sind, um sich über den Bau der Hörbläschen bei den Vesiculaten zu orientiren, namentlich aber geeignet, um die Hörhaare und Hörzellen zu sehen.

Bei beiden Arten sind die Bläschen sehr klein, bei *Phialidium* 50 μ , bei *Obelia* sogar nur 30 μ gross. Bei letzterer sind sie stets in Achtzahl vorhanden und liegen hier an der Basis der Tentakeln distalwärts von denselben (Taf. VII. Fig. 1. Taf. X. Fig. 7). Nach innen von ihnen springt in das Lumen der Schirmglocke jener schon früher erwähnte Höcker vor, der aus einer einzigen Zelle besteht und an der Basis eines jeden Tentakels sich vorfindet. Bei *Phialidium* (Taf. X. Fig. 10) wechselt die Zahl mit dem Alter des Thieres. Sehr junge Exemplare besitzen acht Bläschen, erwachsene geschlechtsreife Individuen dagegen bis zu 32; da nur halb so viel Tentakeln angelegt sind, so finden sich gewöhnlich zwei Sinnesbläschen in einem Intertentakularraum. Im Lauf des Wachstums kommen jedoch mannigfache Unregelmässigkeiten vor, indem in einem Intertentakularraum die Vermehrung der Sinnesbläschen eine verlangsamte oder eine beschleunigte sein kann. Man kann so an demselben Thier zwischen zwei Tentakeln an verschiedenen Stellen des Körpers ein, zwei oder drei Sinnesbläschen wahrnehmen.

Normaler Weise enthalten die Sinnesbläschen nur einen Otolithen, doch haben wir vereinzelt bei *Phialidium* eine Art Zwillingsbildung beobachtet. In diesen Fällen (Taf. VII. Fig. 5) war das Bläschen der Quere nach beträchtlich verlängert und zerfiel durch eine bisquitförmige Einschnürung in zwei unvollständig von einander getrennte Abschnitte, von denen ein jeder einen Otolithen umschloss. Da sich die Zwillingsbildung allein in einem Intertentakularraum vorfand, in dem sonst zwei Gehörorgane vorzukommen pflegen, so liegt es nahe, sie sich aus Verschmelzung der Anlagen zweier Bläschen entstanden zu denken.

Das äussere Epithel (Taf. VII. Fig. 1. 2. 15 d¹) bildet einen namentlich bei *Obelia* verschwindend dünnen Ueberzug und ist nur an den Kernen zu erkennen, die hier und dort über die Oberfläche nach aussen hervorragen. Das Gleiche gilt von dem inneren Epithel (d²), dessen Kerne in entsprechender Weise in das Lumen des Bläschens vorspringen.

Die blasige Concrementzelle (o) erhebt sich mit breiter Basis von der Innenwand des Hörbläschens und zwar gegenüber der Stelle, an der letzteres dem Schirmrand aufsitzt (Fig. 8). In ihrem peripheren Ende, welches in den Hohlraum hineinragt, umschliesst sie den sphärischen Otolithen, während ein rundlicher Kern in der Seitenwand der Zelle lagert. Sinneszellen (h) sind 4—7 vorhanden, ihre Zahl ist gewöhnlich grösser bei *Phialidium* als bei *Obelia*. Sie sind im frischen Zustand leichter als bei den übrigen Medusen zu erkennen und besitzen dann eine feinfaserige Beschaffenheit, so dass man sie für eine dünne Lage von Fibrillen halten könnte, die vom Nervenring an die Otolithenblase herantreten. An letzterer hören die Zellen alle in einer Linie mit einem glänzenden Contour auf, von dem aus die Hörhaare leicht zu finden sind. Bei der Betrachtung von oben entspricht jeder Hörzelle ein leuchtender Punkt, jedesmal der optische Querschnitt eines Haares. Bei *Obelia* sieht man daher gewöhnlich vier, bei *Phialidium* meist sechs

solche Punkte genau an den Stellen, wo die Hörzellen die Concrementblase berühren (Taf. VII. Fig. 2 a hh). Stellt man dann tiefer ein, so erblickt man die gleiche Zahl heller Punkte, doch diesmal in einiger Entfernung von den Hörzellen, da die Membran der Concrementblase jetzt entfernter liegt (β); schliesslich erhält man den untersten umgebogenen Theil des Haares zur Ansicht (γ). Alle Bilder, welche successive beim Wechsel der Einstellung entstehen, sind in den Figuren 2 a— γ von einer *Obelia* wiedergegeben.

Die geschilderten Sinnesbläschen von *Obelia* und *Phialidium* entfernen sich unter allen von uns untersuchten Vesiculaten am meisten von den Hörgruben der *Mitrocoma*. Immerhin sind die Unterschiede, wenn wir von dem einen Hauptmerkmal absehen, dass diese offene, jene geschlossene Organe sind, von keiner grossen Bedeutung; sie äussern sich darin, dass die Zahl der Otolithen eine Beschränkung erfahren hat und zugleich eine gesetzmässige geworden ist. In dieser Hinsicht lassen sich die Hörbläschen der Eucopidenfamilie wohl als die höchstentwickelten betrachten.

Ob mit den beschriebenen Formen die Mannigfaltigkeit, welche die Hörorgane bei den Vesiculaten in ihrem Bau zu erkennen geben, erschöpft ist, müssen wir dahingestellt sein lassen; fast will es uns aber scheinen, dass dem nicht so sei. Wir halten es für wahrscheinlich, dass noch primitivere Bildungen vorhanden sind als die Hörgruben der *Mitrocoma*; vielleicht existiren noch Medusen, bei denen isolirte Concrementzellen im Epithel des unteren Nervenrings zerstreut vorkommen. Den Nachweis von derartigen ersten Anfängen eines Gehörorgans haben wir vielleicht von einer genaueren Untersuchung derjenigen Vesiculatenfamilien zu erwarten, bei denen bisher keine Hörbläschen beobachtet worden sind, wie bei den Thaumantiaden s. str., den Melicertiden u. s. w.

Literatur. Die Hörbläschen der Vesiculaten wurden von M. Sars (77) entdeckt, der zum ersten Male bei einer *Thaumantias* (?) multicirrhata acht Randkörper auffand. Im Laufe der nächsten zehn Jahre mehrten sich die Beobachtungen. MILNE EDWARDS (23) beschrieb die Organe bei der *Aequorea violacea*, KÖLLIKER (50), v. BENEDEN (10) und KROHN (53) von jungen *Obelien*, WILL (86) und FORBES (29) von einigen Eucopiden und Geryonopsiden. Hinsichtlich des Baues beschränkten sich die meisten Beobachter auf die Angabe, dass dem Schirmrand Bläschen aufsitzen, die je nach den einzelnen Arten ein oder mehrere stark lichtbrechende Körperchen umschliessen. KÖLLIKER, KROHN und WILL machten ausserdem noch darauf aufmerksam, dass die Körperchen sich in Säuren lösen und daher wahrscheinlich aus kohlen-saurem Kalk bestehen; VAN BENEDEN dagegen erkannte, dass die Concretion noch von einem besonderen Bläschen umschlossen sei; nach ihm sind bei *Obelia* zwei Bläschen in einander geschachtelt, von denen das innere den kugeligen Körper umschliesst; dass letzteres — die Concrementzelle — mit der Wand des grösseren Bläschens fest verbunden ist, blieb dem belgischen Forscher verborgen. Bei der Deutung der Function der Organe gingen die Ansichten auseinander. Während v. BENEDEN zweifelhaft war, ob er die Organe für Augen oder Hörbläschen, die Concremente für Linsen oder für Otolithen halten sollte, erklärte sich KÖLLIKER und WILL mit Bestimmtheit für die Deutung als Gehörorgane, indem sie die Aehnlichkeit des Bläschens mit den Hörbläschen der Mollusken und die in beiden Fällen gleiche chemische Zusammensetzung der Concretionen hervorhoben. BUSK (14) dagegen sprach sich in einer einige Jahre später erschienenen kurzen Abhandlung dahin aus, dass die Randkörper der Vesiculaten wie die der übrigen Medusen sich noch am ehesten als Augen betrachten liessen.

Ein weiterer Fortschritt in der Kenntniss der Gehörorgane der Vesiculaten wurde durch den Nachweis herbeigeführt, dass das von v. BENEDEN beschriebene den Otolithen enthaltende Bläschen nicht frei im Innern des Hörbläschens schwebt, sondern von der Wand desselben entspringt. Nach LEUCKART (58) sind die Organe bei *Phialidium* „rundliche Kapseln mit einem sphärischen Otolith,

der fest und unbeweglich in eine eigene zweite Zellenhülle eingebettet und an den äusseren Rand der Kapsel befestigt ist“; ebenso konnte GEGENBAUR (32 und 33) „bei mehreren Thaumantiasförmigen Medusenarten den Einschluss der Concretion in eine besondere Zelle und deren bald mehr bald minder stielförmige Verbindung mit der Wandung des Randkörperhohlraums“ constatiren. Beide Forscher vergleichen die Hörbläschen der Vesiculaten mit denen der Geryoniden und schreiben beiderlei Gebilden denselben Bau zu; das Irrthümliche dieses Vergleichs liegt jedoch mehr in einer unrichtigen Beurtheilung des Baues des Geryonidenbläschens, als in einer unvollständigen Kenntniss der Organe der Vesiculaten. Mit LEUCKART und GEGENBAUR stimmen ferner KEFERSTEIN und EHLERS (47 und 48) überein, indem sie angeben, dass von der „äusseren Wand der Randbläschen bei *Eucopa polystyla* (*Obelia polystyla*) nach innen ein Zapfen vorragt, der den runden Otolithen trägt“.

Während von den genannten Autoren sich LEUCKART bestimmt für die KÖLLIKER'sche Deutung der Bläschen als Gehörorgane erklärt, bezeichnet LOUIS AGASSIZ (4) letztere in seinen fast zu gleicher Zeit gemeinsam mit JAMES CLARK herausgegebenen *Contributions to the Nat. Hist.* mit gleicher Bestimmtheit als Augen, indem er den Concretionen die Function von Linsen beimisst. Hierbei bleibt jedoch die anatomische Schilderung der Organe von *Clytia volubilis* und *Obelia commissuralis* in so fern hinter den Angaben LEUCKART's, GEGENBAUR's u. A. zurück, als sie der Zelle, welche die Concretion in ihrem Innern birgt, mit keinem Wort Erwähnung thut.

Bei der Discussion über die Function der Randbläschen wurde gegen die Auffassung KÖLLIKER's stets der vollkommen berechtigte Einwand erhoben, dass noch keine Hörhaare beobachtet worden seien. Dieser Einwand schien eine Zeit lang durch eine kurze Notiz, die HENSEN (41) in seine Studien über das Gehörorgan der Decapoden einschaltete, beseitigt zu sein. Der genannte Forscher giebt hier in einer Anmerkung folgende Schilderung von dem Hörbläschen einer nicht näher bestimmten Eucopide. „In den zahlreichen Otolithensäcken fand sich an der centralen Seite eine verdickte Stelle, als verdickte Epithelschicht zu deuten. Von hier aus sah man sehr feine Haare nach einem Steine zu strahlen, der in der Mitte des Sackes lag. Der Stein aber war in einer inneren Blase, die er nicht ganz ausfüllte, und an die eine Seite dieser Blase gingen noch wieder Haare heran.“ „Die Härchen waren zwar sehr blass und wenig lichtbrechend, jedoch schon mit Oberhäuser Syst. 8 und allen Stiplinsen zu erkennen.“

Vergleichen wir diese Angaben mit den Resultaten unserer Untersuchung, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass HENSEN die Hörhaare nicht gesehen hat. Die feinen Linien, die zum Theil an den Otolithen, zum Theil an die Otolithenblase herantreten und als blasse Härchen gedeutet wurden, sind wahrscheinlich die Grenzcontouren der Hörzellen; die verdickte Epithelschicht, von welcher die Haare entspringen sollen, ist Nichts anderes als die am Grund des Bläschens befindliche aus Ganglien- und Epithelzellen gebildete Anschwellung, von welcher die Hörzellen ausgehen. Da HENSEN die Hörbläschen allein von oben betrachtete, hat er auch die Befestigung der Concrementzelle an der Wand nicht beobachten können; dies erklärt, wesshalb er seine Resultate mit denen GEGENBAUR's, LEUCKART's u. A. nicht hat in Uebereinstimmung bringen können.

Die Darstellung HENSEN's ist zwar zum Theil in die Lehrbücher übergegangen (vergl. CLAUSS: Zoologie, GEGENBAUR: Grundzüge der vergl. Anat.), hat aber von Seiten der meisten Forscher, die sich mit dem Gegenstand näher beschäftigt haben, Widerspruch erfahren. F. MÜLLER (71), der in der physiologischen Deutung mit AGASSIZ übereinstimmt, hebt mit Recht hervor, dass die Concrementblase sich an der Wand des Organs befestige, geht jedoch im Uebrigen bei seiner Polemik von der falschen Voraussetzung aus, dass die Randkörper der Vesiculaten dieselben Bildungen seien wie die der Trachymedusen, und bestreitet daher unberechtigter Weise die Bläschennatur der

Concrementzellen. Fast gleichzeitig giebt auch HAECKEL (37) auf Grund ausgedehnterer Untersuchungen eine Kritik der HENSEN'schen Beobachtungen. HAECKEL ist gleichfalls der Ansicht, dass die Organe der Vesiculaten in den wichtigsten Punkten denen der Trachymedusen gleichen; in der Concrementzelle erblickt er das Homologon des Gehörkölbchens der Geryoniden (Sinnesganglion nach HAECKEL), die bei letzteren von ihm nachgewiesenen zwei Nervenstämme sollen bei den Eucopiden durch einen unpaaren Nerven vertreten sein, „der wie ein Stiel das die Concretion umschliessende Sinnesganglion trage“. Ferner geht aus der Schilderung von Octorchis (36) hervor, dass HAECKEL auch die Anschwellung am Grund der Hörbläschen beobachtet hat; er beschreibt dieselbe als ein „Zellpolster, auf welchem 6—10 glänzende Kugeln sitzen, jede in ein zartwandiges Bläschen eingeschlossen“. Indem nun HAECKEL eine Umdeutung des HENSEN'schen Bildes versucht, „führt er die von HENSEN als Härchen aufgefassten feinen blassen Linien auf die Fasern des Sinnesnerven und die beiden äussersten Härchen auf die Contouren des Nerven zurück“. Der hier referirten Darstellung HAECKEL's können wir in zwei Punkten nicht beistimmen, einmal dass er die Summe der Hörzellen für einen Sinnesnerv hält, zweitens dass er die als eine einfache Zelle anzusehende Concrementblase als Ganglion bezeichnet.

Gegen HENSEN hat sich weiterhin auch ALLMAN ausgesprochen, zuerst auf der British Association im Jahr 1867 (6), später ausführlicher in seiner Monographie der Tubulariden (7). Nach ihm sind die Randbläschen kleine structurlose Kapseln, die zum grossen Theil von einer kugeligen weichen Masse (pulp) erfüllt sind, in dem distalen Pole der letzteren befindet sich eine tiefe scharf umschriebene Aushöhlung und in dieser die runde stark lichtbrechende Concretion, die Oberfläche zeigt 12—15 oft kaum sichtbare zarte Streifen, welche ungefähr in gleichen Abständen einen meridionalen Verlauf einhalten. Am distalen Pole enden sie genau mit dem Rand der Aushöhlung und können von hier aus eine Strecke nach dem anderen Pole verfolgt werden. Diese meridionalen Streifen entsprechen offenbar den Linien, die HAECKEL für Fasern der Sinnesnerven, wir für die Grenzen der Hörzellen halten; damit stimmt denn auch überein, dass sie ALLMAN den von HENSEN fälschlich als Haare gedeuteten Bildungen vergleicht. Ist unsere Annahme richtig, so würde an der Schilderung, noch mehr aber an der Abbildung der meridionalen Streifen nur das Eine auszusetzen sein, dass ALLMAN sie auf allen Seiten der Otolithen zeichnet, während ja die Hörzellen auf die proximale Seite des Hörbläschens beschränkt sind. Was ferner den Bläscheninhalt anlangt, so ist klar, dass ALLMAN die das Lumen erfüllende Flüssigkeit für eine pulpöse Masse, die Otolithenzelle dagegen für einen Hohlraum in derselben gehalten hat; dies erklärt dann, wesshalb der englische Forscher sich gegen KEFERSTEIN und EHLERS ausspricht, welche die Concrementzelle als Stiel des Otolithen bezeichnen.

Bei der Beurtheilung der Function der Organe nimmt ALLMAN eine neutrale Stellung ein; die Analogie mit den Hörbläschen der Mollusken, sagt er, sei keinesfalls so gross, um den fraglichen Organen die Bedeutung von Gehörorganen beizumessen, da sich in ihrer Structur mindestens ebenso nahe Beziehungen zur Licht- wie zur Tonempfindung ausdrückten.

Die neueste Untersuchung des Gehörorgans einer Vesiculate stammt von HARTING (40), der eine irrigerweise als Eucopide bestimmte Eucheilota oder eine Geryonopside vor Augen gehabt zu haben scheint. HARTING lässt den Nervenring in das Innere des Bläschens eindringen und hier ein Polster bilden; die Fasern dieses Polsters, das offenbar der basalen Epithelverdickung HENSEN's entspricht, hält er mit Unrecht für die HENSEN'schen Hörhaare. Da er keinen Zusammenhang zwischen dem Nervenknäuel und den Otolithen, die an der Innenwand des Bläschens umschlossen von einem kleinen durchsichtigen Säckchen liegen, hat nachweisen können, will er sich hinsichtlich der Function

der Organe nicht entscheiden, zumal da es nicht ausgemacht sei, ob nicht die Medusen Sinnesorgane von ganz anderer Qualität besäßen.

Schliesslich haben wir noch zwei Arbeiten zu erwähnen, die der Zeit ihres Erscheinens nach vor ALLMAN's Tubularidenmonographie fallen, die wir aber erst hier besprechen, da sie in keiner Beziehung zu der durch HENSEN angeregten Streitfrage stehen; es sind dies des jüngeren AGASSIZ Catalog des Museums für vergleichende Zoologie (2) und HINCKS British Zoophytes (43). Hinsichtlich der Anatomie der Hörbläschen sind beide Arbeiten von keinem Belang, wie daraus schon zur Genüge hervorgeht, dass in keiner auch nur der Befestigungsweise der Concretion gedacht wird. AGASSIZ's Catalog ist in so fern von Interesse, als er über die Zahl der Sinnesbläschen und der in ihnen enthaltenen Concretionen bei den einzelnen Arten zahlreiche Angaben enthält. Wie sein Vater hält auch er an der Ansicht fest, dass die Bläschen Augen seien, während HINCKS die Frage als eine offene behandelt.

III. Ocellatae.

Die formenreiche Abtheilung der Ocellaten schliesst sich an die Vesiculaten durch ihre gemeinsame Abstammung von Hydroidpolyphen am nächsten an, unterscheidet sich aber von ihnen sowohl durch die verschiedene Beschaffenheit der Hydroidengeneration, als auch durch mehrere anatomisch wichtige Charaktere. Während die Vesiculaten von den Campanulariden aufgezäumt werden, bilden die Ammenformen der Ocellaten die Tubulariden. Als die wichtigsten Merkmale in anatomischer Hinsicht sind die Lage der Geschlechtsorgane am Magen und der Mangel von besonderen Gehörorganen hervorzuheben, die wir bis jetzt bei allen besprochenen Medusenfamilien vorgefunden haben. Nie kommt es hier zur Entwicklung von besonderen Concrement- oder Otolithenzellen. Anstatt dessen treten in reicher Verbreitung an der Basis der Tentakeln pigmentirte Stellen, die sogenannten Augenflecke auf, wegen deren HAECKEL der ganzen Abtheilung, den Oceaniden GEGENBAUR's, den Namen der Ocellaten beigelegt hat. Systematisch erscheinen indessen diese Ocelli den drei oben hervorgehobenen Charakteren gegenüber von geringerer Bedeutung, da sie einmal zahlreichen Arten fehlen und zweitens auch anderen Medusen, wie namentlich vielen Acraspeden zukommen.

Aus den zahlreichen Familien der Ocellaten haben wir nur zwei Formen, eine Bougainvillide und eine Oceanide, die *Lizzia Koellikeri* (GEGENBAUR) und die *Oceania conica* (ESCH) beobachtet und haben wir die erstgenannte Art einer genaueren histologischen Analyse unterworfen.

a. Die Anatomie des Schirmrands von *Lizzia*.

Der Schirmrand von *Lizzia* erinnert in seiner Beschaffenheit an die bei den Vesiculaten besprochenen Verhältnisse. Der Ektodermüberzug des Schirms gewinnt hier plötzlich ein verändertes Aussehen. An Stelle der sonst überall verbreiteten grossen und platten Epithelzellen, von denen man gewöhnlich kaum mehr als den Kern erkennen kann, tritt ein breiter Streifen eines hohen einschichtigen Epithels, das dicht mit Flimmerhaaren bedeckt ist und von den unterliegenden Theilen durch eine homogene und dünne Stützlamelle geschieden wird (Taf. VIII. Fig. 11a).

An den unteren Rand dieses flimmernden Epithelstreifens setzt sich das ungemein zarte Velum an, welches aus den schon mehrfach besprochenen vier Lamellen besteht. Eine eigenthümliche Er-

scheinung konnten wir hier an der lebenden *Lizzia* beobachten. Die auf der Oberfläche des Velum liegenden Zellen erheben sich zu sehr verschieden gestalteten, bald mehr buckelförmigen, bald conischen Fortsätzen, die wieder mit Spitzchen und Zäckchen besetzt sind. Letztere kommen und verschwinden und auch die Fortsätze selbst ändern in mannigfaltigster Weise ihre Gestalt. Die Epithelzellen zeigen uns so in auffälligster Weise amöboide Bewegungserscheinungen, die auch sonst schon im ganzen Stamme der Coelenteraten und bei niederen Würmern an verschiedenen Zellelementen beobachtet worden sind. Die zarte Stützlamelle des Velum spaltet sich an ihrem Ansatz am Schirmrand und geht hier einerseits in die Stützlamelle des flimmernden Epithelstreifens, andererseits in diejenige der Subumbrella über, wo sie der Ringmusculatur zur Grundlage dient.

Die Subumbrella besitzt bei *Lizzia* eine eigenartige Beschaffenheit, welche auf die Verbreitung des peripheren Nervensystems, wie wir später sehen werden, nicht ohne Einfluss ist. Sie besteht aus einer an der unteren Seite der Glocke überall gleichmässig entwickelten Ringfaserschicht, die in geringer Entfernung vom Schirmrand beginnt und mit der Musculatur des Velum daher nicht continuirlich zusammenhängt. Die circulären Muskelfasern sind deutlich quergestreifte breite Bänder (Taf. VIII. Fig. 16). Abweichend von den früher beschriebenen Medusen sind sie auf ihrer der Schirmhöhle zugekehrten Fläche nicht von einer deutlich gesonderten Epithelschicht bedeckt, vielmehr sind nur hie und da ovale Kerne wahrzunehmen, die sich den Muskelfasern innig anschmiegen und beim Zerzupfen eines Subumbrellastückchens mit ihnen im Zusammenhang isolirt werden. Wahrscheinlich ist dieses Verhältniss in der Weise zu erklären, dass die Epithellage der Subumbrella endothelartig dünn geworden ist und dass daher die Zellcontouren bei den angewandten Reagentien nicht deutlich geworden sind. Die Kerne der Epithelzellen hätten wir dann in den ovalen, den Muskelfibrillen anliegenden Kernen zu suchen.

Eine andere Beschaffenheit zeigt die Subumbrella in der Umgebung der vier Radialkanäle. Unter denselben lässt sich gleichfalls die Ringmusculatur in continuo verfolgen. Sie nimmt aber hier nicht an der Begrenzung der Aussenfläche Theil, sondern wird noch von einer feinen radiärstreifigen Zellenlage überzogen (Taf. VIII. Fig. 14). Um sich ein klares Bild von der Verbreitung dieser Lage zu machen, breite man ein Antimer einer in Osmium-Essigsäure macerirten *Lizzia* flach aus. Es fallen dann sofort die radiärstreifigen Züge in die Augen, die sich mit glatten scharfen Rändern von den übrigen Theilen der Subumbrella absetzen. Sie beginnen ziemlich breit am Ringkanal und verschmälern sich nach dem Mittelpunkt der Glocke zu in der Weise, dass ihr Rand eine bogenförmige Contour erhält; stets aber bleiben sie um ein mehrfaches breiter als die Radialkanäle, welche sie beiderseits überragen. Durch Zerzupfen lässt sich die radiärstreifige Lage in einzelnen Stücken von der Ringmusculatur der Subumbrella als dünnes Häutchen abziehen (Taf. VIII. Fig. 14). Sie ist aus platten Epithelzellen zusammengesetzt, deren Grenzen sich schwer unterscheiden lassen; dagegen sind die querovalen Kerne an gefärbten Präparaten gut sichtbar. Ausserdem verlaufen in dem dünnen Häutchen noch feine glänzende glatte Fasern in geringen Abständen von einander. Die Meisten sind einander parallel gerichtet, einige aber treffen die anderen unter spitzem Winkel und scheinen mit ihnen zu verschmelzen. Ob diese glatten Fasern nur locale Verdickungen des Zellhäutchens darstellen oder ob sie vielleicht musculöser Natur sind, darüber haben wir uns kein sicheres Urtheil bilden können. Die vom Zellhäutchen bedeckte Lage der quergestreiften Muskelfibrillen (m) ist noch mit besonderen vereinzelt Kernen versehen.

Die verschiedene Beschaffenheit, die nach den mitgetheilten Befunden die Subumbrella unterhalb der Radialkanäle annimmt, wird wohl auf denselben Umbildungsprocess zurückgeführt werden müssen, den wir unter den Vesiculaten bei *Aequorea* und *Mitrocoma* kennen gelernt haben. Im

Bereiche des Gastrovascularsystems sind bei *Lizzia* diejenigen Zellen, welche die quergestreiften Ringfasern gebildet haben, aus dem Epithelüberzug ausgeschieden. Dadurch ist überall wo dieser Process stattgefunden hat, noch ein besonderes leicht ablösbares Epithelhäutchen über der kernhaltigen Ringmusculatur entstanden. Im ganzen übrigen Theil der Subumbrella ist dagegen eine solche Ausscheidung nicht eingetreten, vielmehr sind hier die endothelartig abgeplatteten Zellen, wie bei den meisten Medusen, Epithel- und Muskelzellen zugleich geblieben.

Dem Schirmrand entlang verläuft unmittelbar unter dem flimmernden Epithelstreifen der Ringkanal, der bei *Lizzia* von ansehnlicher Weite ist (Taf. VIII. Fig. 11 r). In regelmässigen Abständen zeigt er acht erweiterte Stellen, von denen sich vier am Ende der Radialkanäle, vier andere aber zwischen denselben interradianal vorfinden. Hier ist in den Entodermzellen reichlich ein rothbräunliches Pigment abgelagert, so dass acht Flecken am Rande entstehen, die schon dem unbewaffneten Auge auffallen. An den erweiterten Stellen des Ringkanals nehmen die Tentakeln ihren Ursprung; dieselben sind in einer für die *Lizzien* charakteristischen Weise auf acht Büschel, vier radiale und vier interradianale zusammengedrängt (Taf. VIII. Fig. 15). In jedem Büschel nimmt ihre Anzahl mit dem Alter des Thieres zu und beläuft sich bei grossen geschlechtsreifen Exemplaren auf etwa 15. Die Tentakeln eines Büschels sind in einer Ebene am Schirmrand befestigt und berühren sich an der Basis mit ihren Seitenflächen, von hier weichen sie in geringem Grade fächerförmig auseinander. Sie besitzen eine feste Axe von grossblasigen, derbwandigen Zellen, die an der Basis in zwei Reihen angeordnet sind, dann aber in einer Reihe wie die Stücke einer Geldrolle sich folgen. Die Basis der Tentakeln ist daher ein wenig verdickt. Auch dringt ganz in ihren Anfang ein kleiner Fortsatz des Ringkanals ein, dessen Wandungen mit rothbraunen Pigmentkörnchen erfüllt sind.

b. Das Nervensystem der *Ocellaten*.

Zur Untersuchung des Nervensystems ist *Lizzia* ein nicht ungeeignetes Object, da bei der gruppenweisen Vertheilung der Tentakeln grosse Strecken des Randes tentakelfrei sind. Es gelang uns daher den Nervenring sowohl in situ zu beobachten, als auch in seinen feineren Bau weiter einzudringen. Ueber seine Lage wollen wir uns zunächst auf einem Durchschnitt durch den Schirmrand orientiren. Wie aus der Figur 11. Taf. VIII. zu sehen ist, liegt nach Aussen von dem weiten Ringkanal (r) der flimmernde Epithelstreifen (a) des Mantelrandes. Beide Theile sind nur durch eine feine Stützlamelle von einander geschieden. Nach oben ist der Epithelstreifen gegen das nicht flimmernde Plattenepithel der Schirmoberfläche scharf abgegrenzt, nach unten schneidet er mit der Insertion des Velum ab. Hier ist es nun, wo der Epithelstreifen am meisten verdickt ist und auf dem Durchschnitt einen kleinen Wulst bildet. Der Wulst wird dadurch bedingt, dass unterhalb des Epithels zwischen ihm und der Stützlamelle sich noch eine feinkörnige gebräunte Masse (nr) vorfindet, der Durchschnitt des oberen Nervenrings. Derselbe liegt daher gerade über der Insertion des Velum nach aussen vom Ringkanal, von dem er nur durch die Stützlamelle geschieden ist.

Durch Abpinseln oder Zerzupfen mit Präparirnadeln haben wir den Nervenring mit dem ihn bedeckenden Epithel, in dem wir auch hier wieder ein Sinnesepithel kennen lernen werden, weiter isolirt. Von der Fläche betrachtet zeigt letzteres ein zierliches Mosaik, das durch die Enden der kleinen Cylinderzellen gebildet wird. Unter ihm erscheint bei etwas tieferer Einstellung des Tubus eine Lage feiner Fasern, zwischen welchen hie und da auch einzelne spindelförmige Zellen auftreten. Noch lehrreichere Bilder bietet der freigelegte Strang, wenn er sich so gelagert hat, dass

die Epithellage von der Seite erblickt wird (Taf. VIII. Fig. 13). Auf dem optischen Durchschnitt überzeugt man sich dann, dass die Cylinderzellen (a) des flimmernden Epithelstreifens von der Faserlage sich nicht scharf abgrenzen, vielmehr mit verschmälelter Basis in dieselbe unmittelbar übergehen. Die einzelnen Elemente des Nervenrings, Fasern sowohl als Zellen können durch Zerzupfen oder durch Zerklopfen vollständig isolirt werden. An einem derartigen Präparat verdient vor Allem die ungleiche Stärke der Nervenfibrillen hervorgehoben zu werden. Der Hauptmasse nach sind es feinste varicöse Fibrillen von kaum messbarer Stärke, dazwischen finden sich einige gröbere Fasern, die seitlich dünne Aestchen abgeben, welche meistens wegen ungenügender Maceration kurz abgerissen sind (Taf. VIII. Fig. 12 c). Die Ganglienzellen, die in geringer Anzahl im Verlauf der Nervenfibrillen, namentlich der stärkeren vorkommen, besitzen eine langgestreckte spindelförmige Gestalt und sind wie alle Zellen der Ocellaten von sehr geringer Grösse. Die Isolation aller dieser Theile gelingt, wie die Figuren 12 c und 13 zeigen, auf sehr grosse Strecken hin. Hierbei kommen auch isolirte Zellen aus dem Sinnesepithel mit langen Ausläufern nicht selten zur Beobachtung (Taf. VIII. Fig. 13 a). Zum Theil sind dieselben von kurz cylindrischer Gestalt mit breitem peripheren Ende, das von einer Cuticula überzogen wird, zum Theil sind sie mehr spindelförmig beschaffen mit verdickter, kernführender Mitte und einem peripheren und centralen spitzen Fortsatz. Beide Zellarten alterniren im Epithellager mit einander, beide sind an ihrem basalen Ende mit langen feinen varicösen Ausläufern versehen, die von einer Nervenfibrille nicht zu unterscheiden sind, beide tragen auf ihrer Cuticula ein feines Geisselhaar.

Ob ausser dem oberen Nervenring auch noch ein unterer vorhanden ist, müssen wir bei *Lizzia* unentschieden lassen. Während bei den Trachymedusen und Vesiculaten ein solcher isolirt werden konnte, wollte uns dies hier nicht glücken, weil der Ringkanal auf dem unter ihm liegenden Theil der Subumbrella, der kritischen Stelle, fest anhaftet. Für sein Vorhandensein möchte indess die grosse Uebereinstimmung in allen übrigen Verhältnissen geltend zu machen sein, sowie auch besonders der Umstand, dass die Ringmuskulatur an der Unterfläche des Schirmrandes und der Ansatzstelle des Velum fehlt. — Einige weitere Beiträge zur Kenntniss des peripheren Nervensystems der Medusen wurden durch die Untersuchung der Subumbrella und der Tentakelbasis von *Lizzia* gewonnen. An beiden Orten konnten Ganglienzellen mit langen Ausläufern nachgewiesen werden. In der Subumbrella sind dieselben auf die oben beschriebenen radiärgestreiften Partien beschränkt, welche unterhalb der vier Radialkanäle verlaufen (Taf. VIII. Fig. 14 g), fehlen dagegen überall da, wo die Ringmuskulatur direct an die Oberfläche tritt. Die Ganglienzellen sind schon, wenn auch undeutlich, bei Durchmusterung der flach ausgebreiteten Subumbrella zu beobachten; doch gewinnt man erst deutlichere Bilder dann, wenn man das faserige Epithelhäutchen von der Ringmuskulatur abzieht. Die Ganglienzellen, welche zwischen beiden Lagen eingebettet sind, bleiben meist auf der erstgenannten Lamelle haften. Am zahlreichsten finden sie sich unmittelbar unter den Radialkanälen, wo sie nach Entfernung des Epithels des Gastrovascularsystems zu bemerken sind. Die Ganglienzellen sind ziemlich klein, trotzdem aber durch ihre starke Bräunung in Osmiumsäure nicht schwer aufzufinden, sie besitzen entweder eine sternförmige oder eine mehr spindlige Gestalt und verlängern sich in drei und mehr feine varicöse Ausläufer, die in verschiedenen Richtungen die sie bedeckenden Faserlagen kreuzen und hier und da Seitenfädchen abgeben (Taf. VIII. Fig. 12 b). Oft konnten sie in beträchtlicher Länge verfolgt werden, namentlich wenn alle Theile des Präparates durch das Zerzupfen etwas gelockert waren. Auch trafen wir nicht selten ziemlich vollständig isolirte Ganglienzellen, die aus einem zerzupften Stückchen der Subumbrella zum Theil herausgezerrt waren.

Aehnliche Elemente wie in der Subumbrella kommen auch in dem Epithelüberzug der Tentakelbasis vor. Bei Maceration in sehr verdünnter Essigsäure zerfällt hier das Epithel in dreierlei Arten von Zellen: in Muskel-, Nessel- und Ganglienzellen. Die ersteren, welche an Zahl überwiegen, bestehen aus einem epithelialen Theil und einer Lage Muskelfibrillen (Taf. VIII. Fig. 17). Der epitheliale Theil ist von cubischer Form und auf seiner peripheren Fläche, mit welcher er nach aussen hervortritt, von einer dünnen Cuticula bedeckt. Nach der Basis zu breitet sich das Protoplasma flach aus und hat hier eine Lage feiner quergestreifter Muskelfibrillen, den contractilen Theil der Epithelzelle, ausgeschieden. Die Fibrillen haften unmittelbar auf der Stützlamelle des Tentakels. Zwischen diese Elemente sind in geringer Anzahl auch kleine sternförmige Ganglienzellen eingebettet, die mit zahlreichen und langen Ausläufern versehen sind (Taf. VIII. Fig. 12 a). Die Ausläufer sind an den Essigsäurepräparaten hie und da mit kleinen Knötchen besetzt; sie theilen sich zuweilen in zwei oder mehr feine Seitenästchen. Alles in Allem gleichen sie den in der Subumbrella als Ganglienzellen bezeichneten Gebilden, mit welchen sie auch in ihrer Lagerung übereinstimmen. Denn sie befinden sich nach Aussen von der Muskelfibrillenlage und sind hier von den protoplasmatischen Körpern der Epithelzellen in der Weise überzogen, dass sie von den peripheren verbreiterten Enden derselben umschlossen und von der Oberfläche ganz ausgeschlossen werden.

Literatur. Angaben über ein Nervensystem bei den Ocellaten hat schon im Jahre 1849 L. AGASSIZ (3) in seiner Beschreibung von *Sarsia* und *Bougainvillia* gemacht. Er hebt hier besonders hervor, dass die Medusen einen eigenartigen Typus des Nervensystems besitzen, der von allen den Typen verschieden ist, welche bis jetzt im Thierreich erkannt worden sind, denn es fehlen besondere Nervenfasern und Ganglienknotten. Das Nervensystem besteht einzig und allein, indem die Gewebe noch wenig differenzirt sind, aus sensibeln ovalen Zellen. Diese Zellen bilden in fünf bis sechs Reihen angeordnet einen Nervenring am unteren Rand der Glocke, indem sie dem Laufe des Ringgefässes folgen. Sie verbinden die einzelnen Ocelli untereinander und schwellen unter ihnen zu einem kleinen Knoten an, der eine Art von Ganglion bildet. Von hier nehmen Radialäste ihren Ursprung, die an der Innenwand der Glocke nach einwärts von den Radialkanälen verlaufen und sich am Ursprung des Magenstiels unter einander zu einem zweiten Nervenring verbinden, von welchem rücklaufende interradiale Nerven entstehen.

KEFERSTEIN und EHLERS (47) haben diese Angaben von AGASSIZ nicht bestätigen können und halten die von ihm beschriebenen Nerven für „Falten des Schwimmsackes oder der Gallertglocke oder für die scharfen aus Zellen gebildeten Contouren der Radialkanäle“.

AGASSIZ selbst hat später in seinem grossen Werk über die *Aculephren* der Vereinigten Staaten (4) seine Darstellung vom Nervensystem der Medusen zurückgenommen und erklärt, dass dieselbe auf einer irrigen Deutung beruhe. Dem gegenüber müssen wir hervorheben, dass der von AGASSIZ entdeckte Zellstrang am Rande der Schirnglocke mit unserem Nervenring und dem ihn bedeckenden Sinnesepithel wohl identisch ist, dass dagegen die von ihm gemachten Beobachtungen bei der mangelhaften Erkenntniss der histologischen Zusammensetzung der Theile zu der Deutung eines Nervensystems nicht berechtigen.

Genaueres über den Nervenring der Ocellaten hat allein F. EILHARD SCHULZE (79) bei *Sarsia tubulosa* ermittelt. Er beschreibt hier nach unten und etwas nach aussen vom Ringkanal einen bandförmigen Strang, welchen er für einen Nervenring hält. Derselbe besteht aus 6—8 gleichmässig dicken, mässig stark lichtbrechenden Fasern. Zwischen oder an diesen wurde eine grosse Menge ovaler Kerne bemerkt, welche von wenig körniger Masse umgeben waren.

c. Die Sinnesorgane der Ocellaten.

Wie schon am Eingang hervorgehoben wurde, entbehren die Ocellaten der Gehörorgane und werden für diesen Mangel zum Theil wenigstens durch den Besitz scharf umgrenzter Pigmentflecke entschädigt, die sich im Ektoderm des Körpers entwickelt haben. Dieselben werden ziemlich allgemein als Augen von primitiver Beschaffenheit gedeutet und demgemäss als Ocelli oder Augenflecke bezeichnet. Durch unsere Untersuchung ihres feineren Baues glauben wir diese Auffassung noch weiter begründen zu können.

Während die Gehörorgane am Rande des Schirmes angebracht sind, ist der gewöhnliche Sitz der Ocelli die Basis der Tentakeln. Bei *Lizzia Koellikeri*, die wir zunächst betrachten werden, befinden sie sich an der unteren ventralen Seite derselben am Ende des früher schon erwähnten dickeren basalen Abschnitts. Sie sind daher vom Schirmrand durch einen ziemlich beträchtlichen Abstand getrennt (Taf. VIII. Fig. 15 oc). Der Abstand fällt bei den 15 Tentakeln, die zu einem Büschel gehören, verschieden gross aus. Am beträchtlichsten ist er bei den in der Mitte gelegenen und nimmt von hier nach beiden Seiten hin allmählich ab. Hierdurch werden die Ocelli, da sie an allen Tentakeln entwickelt sind, in einer regelmässigen bogenförmigen Linie angeordnet. Diese verschiedene Stellung erklärt sich aus dem verschiedenen Alter und der verschiedenen Grösse der Tentakeln. Die mittleren sind die zuerst gebildeten und daher auch die grössten, die seitlichen dagegen sind erst successive auf späteren Entwicklungsstadien hervorgesprosst und besitzen demgemäss auch eine etwas geringere Grösse. Die Lage der Ocelli an der unteren Seite würde für ihre Verwerthung als Sehorgane eine wenig günstige sein, wenn die Tentakeln, wie bei den meisten Medusen, vom Schirmrand nach abwärts herabhängen. Dies ist aber bei *Lizzia* nicht der Fall, vielmehr werden, wenn das Thier ruhig im Wasser schwebt, alle Tentakeln eines Büschels nach oben gehalten, so dass sie an der Aussenwand der Schirmglocke eine Strecke weit emporsteigen, mit ihren Enden dann umbiegen und bogenförmig nach abwärts hängen. Hierdurch kommen die Ocelli vollkommen frei nach Aussen an den Schirmrand zu liegen, den sie in acht Halbbogen garniren.

Ueber den anatomischen Bau der Ocelli lässt sich Folgendes feststellen. Wenn man einen isolirten Tentakel bei stärkerer Vergrösserung betrachtet und hierbei so wendet, dass der Ocellus seitlich zu liegen kommt (Taf. VIII. Fig. 10), so bemerkt man, dass der dünne einschichtige Epithelüberzug am Ende des basalen Tentakelabschnitts sich plötzlich bedeutend verdickt und zu einem kleinen Hügel anschwillt, auf dessen Höhe der braunrothe Pigmentfleck (oc) eingebettet ist. Auf seiner Oberfläche ist der Epithelhügel in der Umgebung der pigmentirten Stelle mit langen Geisselhaaren besetzt, die auch sonst an der Basis des Tentakels überall verbreitet sind. Die in seiner Mitte gelegenen Zellen grenzen sich von den übrigen als rundlicher Körper ab. Die peripheren Enden dieser Zellen sind es, in welchen sich kleinere und grössere braunrothe Pigmentkörnchen abgelagert haben. Im Pigmentfleck selbst fällt ein kleiner linsenförmiger durchsichtiger Körper (l) auf, der in einer Grube eingebettet ist und nach Aussen mit convexer Fläche vorspringt. Die genannten Theile sind auch bei Betrachtung der Ocelli von der Oberfläche wohl zu unterscheiden. Auf der Höhe des Hügels erscheint der linsenförmige Körper als runder heller Fleck, der von einem Pigmentring umgeben ist, dann folgt in geringer Entfernung wieder eine kreisförmige Contour, die Grenze zwischen den enger zusammengehörigen Epithelzellen der Mitte des Hügels und den nach Aussen liegenden Zellen.

Um den Augenfleck in seine einzelnen Bestandtheile zu zerlegen, wurde ein Tentakelbüschel in 0,2 % Essigsäure macerirt und unter dem Präparirmikroskop zerzupft. Hierbei kann der Ocellus

aus der hügelartigen Ektodermverdickung als kugelförmiges Gebilde vollständig herausgeschält werden. Eine weitere Isolirung muss dann noch bei der Kleinheit des Objectes durch vorsichtiges Klopfen auf das Deckglas herbeigeführt werden. Dieselbe ergibt, dass der Ocellus aus dreierlei Elementen zusammengesetzt wird, die wir als Pigmentzellen, Sehzellen und Ganglienzellen beschreiben werden (Taf. VIII. Fig. 9). Die Pigmentzellen (p) sind cylinderförmig und namentlich dadurch ausgezeichnet, dass sie ein breites peripheres Ende besitzen, welches mit rothbraunen Pigmentkörnern dicht angefüllt ist. Die Basis in welcher der Kern liegt, verschmälert sich und geht in einen dünnen Fortsatz über. Als Sehzellen (se) bezeichnen wir fadenförmige Gebilde, die etwa in ihrer Mitte eine spindelförmige Anschwellung mit einem ovalen Kern enthalten. Hierdurch wird der Zellenfaden in einen centralen und peripheren Abschnitt zerlegt. Die peripheren Fortsätze wechseln in ihrer Länge, je nachdem die Kerne der Sehzellen der Oberfläche des Ocellus bald näher bald ferner liegen; sie schieben sich zwischen die Pigmentzellen hinein, und dringen mit ihrer Spitze bis an die Oberfläche vor. Die centralen Fortsätze sind sehr fein und bleiben nur selten in grösserer Ausdehnung erhalten. Die vollständige Isolation der Pigment- und Sehzellen gelingt nicht leicht, da sie mit ihren peripheren Enden an einer dünnen aber festen Cuticula ansitzen. Meist erhält man kleinere Zellenbündel, deren einzelne Bestandtheile peripher durch die Cuticula noch zusammengehalten werden, central dagegen radienartig auseinander weichen. Drittens haben wir an den Macerationspräparaten noch kleine sternförmige Zellen (g) mit zahlreichen feinen Ausläufern angetroffen. Sie scheinen uns an der Basis der vorhergenannten zu liegen. Wegen ihrer Uebereinstimmung mit den Ganglienzellen der Subumbrella und der Tentakelbasis glauben wir sie auch als solche deuten zu müssen.

Der in der Mitte des Ocellus eingebettete durchsichtige Körper (l) kann gleichfalls vollständig isolirt werden. Er bildet eine kleine schwach biconvexe Scheibe, und wird daher eine Ablenkung und Sammlung der durchgehenden Lichtstrahlen bewirken müssen. Morphologisch kann er nichts anderes sein als eine verdickte Stelle in der dünnen Cuticula, von welcher der Epithelhügel und Ocellus überzogen wird.

Die zweite der von uns untersuchten Ocellaten, die *Oceania conica* (Taf. X. Fig. 12) ist gleichfalls mit zahlreichen Pigmentflecken (oc) versehen, welche an den Tentakeln sitzen. Tentakeln und Pigmentflecke wachsen an Zahl mit dem Alter des Thieres. Bei sehr jungen Exemplaren sind deren nur vier, je einer am Ende der vier Radialkanäle (rr) entwickelt, später sprossen in den Interradien vier weitere hervor und auf einem dritten Stadium endlich beläuft sich ihre Anzahl auf 16. Vielleicht kann auch diese Summe noch weiter überschritten werden. Die jungen Tentakeln werden als kleine Höcker angelegt, in welche ein Fortsatz des Ringkanals eindringt. Schon früh tritt in ihrer Oberfläche eine kleine pigmentirte Stelle auf. Im ausgebildeten Zustand sind sie an ihrer Basis bulbösartig verdickt (Taf. VIII. Fig. 7). Sie sitzen der dicken Mantelgallerte schräg auf, indem die Aussenwand des Bulbus weit kürzer als die innere ist. Ihr Ektodermüberzug besteht aus langen dünnen Cylinderzellen und setzt sich derselbe auf die Schirmoberfläche als ein schmaler mit Nesselzellen dicht besetzter Streifen fort (Taf. X. Fig. 12x. Taf. VIII. Fig. 7x). An den entwickelten Tentakeln findet sich der Ocellus (oc) dicht über der Stelle, wo die Aussenwand des Bulbus an den Schirmrand sich ansetzt und der Nesselstreifen beginnt. Diese Lagerung, welche der von *Lizzia* beschriebenen gerade entgegengesetzt ist, erklärt sich aus der verschiedenen Haltung der Tentakeln. Während dieselben bei *Lizzia* an der Aussenwand der Glocke nach oben emporgehalten werden, hängen sie bei *Oceania* nach abwärts herab. In dem einen wie in dem andern Falle kommt der Ocellus frei nach aussen zu liegen. Bemerkenswerth ist das Fehlen eines besondern linsenförmigen

Körpers bei *Oceania*. Das Sehorgan steht daher hier, wenn anders die Deutung eine richtige ist, auf einer niederen morphologischen Entwicklungsstufe. Von dem Fehlen der Linse abgesehen, ist die histologische Zusammensetzung des Ocellus die gleiche wie bei *Lizzia* (Taf. VIII. Fig. 8). Auch hier trifft man an Macerationspräparaten cylinderförmige mit schwarzbraunem Pigment erfüllte Zellen (p) und feinere fadenförmige Sinneszellen (sc), deren periphere Fortsätze von ersteren allseitig umhüllt werden.

Die Augenflecke, deren feineren histologischen Bau wir an zwei Arten, *Oceania conica* und *Lizzia Koellikeri*, soeben kennen gelernt haben, sind in der grossen formenreichen Ocellatenabtheilung weit verbreitet. Entweder sind sie einfache circumscripte Ansammlungen von Pigment im Ektoderm, oder dieselben sind dadurch, dass noch ein lichtbrechender Körper hinzutritt, höher entwickelt. Wir haben daher Ocellen mit und ohne Linse zu unterscheiden. Ueberall ist ihr Vorkommen auf die Basis der Tentakeln und zwar meist auf die dorsale Seite beschränkt. In allen Fällen wo sie an der centralen Seite sich vorfinden, werden die Tentakeln am Schirmrand nach oben getragen. Pigmentflecke ohne Linse besitzen zum Beispiel die verschiedenen Arten von *Syncoryne*, *Corymopsis*, *Turris*, *Bougainvillia* u. s. w. Dagegen sind mit der höher entwickelten Ocellenform *Cladonema*, *Clavatella* und *Eleutheria* versehen. Hier scheint die Linse noch deutlicher ausgebildet zu sein, als bei der von uns untersuchten *Lizzia Koellikeri*. Die Farbe des Pigmentes wechselt in den Ocellen nach den einzelnen Arten und ist bald eine rothe, bald eine rothbraune oder schwarze. Wie die Hörbläschen werden auch die Ocellen schon früh im Laufe der Entwicklung angelegt. Schon an den kleinen am Stöckchen noch festsitzenden Medusen sind sie deutlich wahrzunehmen. Gewöhnlich ist ihre Anzahl hier eine geringe und erst mit dem Alter wächst sie in demselben Maasse wie die Tentakeln zunehmen.

Nicht alle Medusen der Ocellatenabtheilung sind indessen mit Pigmentflecken versehen. Eine grosse Anzahl von Arten, wie die sich ablösenden Glocken von *Gemmaria*, *Perigonus*, *Corymorpha* u. s. w. entbehren derselben. Ebenso scheinen die Hydroiden mit festsitzenden medusoiden Geschlechtsglocken niemals Ocelli an diesen zu entwickeln, eine Thatsache, die wir für die Hörbläschen gleichfalls schon hervorzuheben hatten (vergleiche ALLMAN (7)).

Literatur. Wenn wir jetzt noch einen Blick auf die Literatur dieses Gegenstandes werfen, so scheint die Deutung der Pigmentflecke der Medusen als Augen durch EHRENBURG (24) veranlasst worden zu sein in seiner Untersuchung über *Aurelia aurita*, die bei den Acraspeden noch besprochen werden wird. Bei jungen noch festsitzenden Medusensprösslingen von *Syncoryne* hat zuerst LOVEN (61) an der Basis der Randfäden vier glänzend rothe Pigmentflecke beobachtet und als Augen bezeichnet, indem er sich auf EHRENBURG beruft, der „dergleichen Organe bei *Acalephen* und *Echinodermen* als Augen zu deuten gelehrt habe“. Nach ihm beschrieben STEENSTRUP (82) und SARS (78) bei ihren Untersuchungen über den Generationswechsel der Medusen Pigmentflecke bei noch anderen jungen Sprösslingen von Hydroiden. SARS macht bei der Gelegenheit darauf aufmerksam, dass die jungen Medusen immer nach der dem Lichte zugekehrten Seite des Glases hinschwimmen, er mochte das Glas drehen wie er wollte. „Es zeige dies, dass sie die Einwirkung des Lichtes empfinden; ob die Empfindung aber den vier braunrothen Punkten, die LOVEN für Augen halte, zugeschrieben werden könne, müsse er dahin gestellt sein lassen.“

Eine weitere Stütze erhielt die Deutung der Pigmentflecke als Sehorgane der Medusen durch QUATREFAGES 1842 (74). Bei *Eleutheria* machte derselbe die Entdeckung, dass in dem Pigmenthäufchen an der Basis eines jeden Tentakels eine vollkommen durchsichtige Linse eingebettet sei, die nothwendigerweise das Licht sammeln müsse. Nach Ermittlung dieser Thatsache scheint es ihm

unmöglich zu sein, die Ansicht noch zurückzuweisen, dass das von ihm beschriebene Organ ein Sehwerkzeug, ein wahrhaftes Auge sei. Kurze Zeit nach dem Aufsatz von QUATREFAGES, dessen Angaben später durch KROHN (56) und CLAPARÈDE (17) bestätigt wurden, beobachtete DUJARDIN (22) auch in den Augenflecken von *Cladonema* lichtbrechende Körper.

Durch die Beobachtungen zahlreicher Forscher wurde die weite Verbreitung der Ocellen innerhalb der Medusenabtheilungen jetzt immer mehr festgestellt. So fand GEGENBAUR (32) Gelegenheit, auf die systematische Bedeutung dieser Bildungen zuerst die Aufmerksamkeit zu lenken. In seinen Bemerkungen über die Randkörper der Medusen weist er nach, dass die Pigmentflecke und Hörbläschen in ihrem Vorkommen sich gegenseitig ausschliessen, so dass dadurch zwei leicht abgrenzbare Gruppen von Familien formirt werden, die bei der Systematik der Medusen recht gut zu verwerthen seien. Als Medusen mit Pigmentflecken bezeichnet er die Familien der Oceaniden und Thaumantiaden, als solche mit Hörbläschen die Geryoniden, Aeginiden, Aequoriden. Zugleich berichtigt er eine Angabe von FORBES, nach welcher bei *Oceania turrita* an der Basis eines jeden Tentakels ein Otolithenbläschen combinirt mit einem scharlachrothem Ocellus vorkommen solle. Das vermeintliche Bläschen ist hier nichts anderes als der flimmernde Hohlraum des Gastrovascularsystems in der bulbösartig angeschwollenen Tentakelbasis.

Die von GEGENBAUR angebahnte Trennung hat darauf HAECKEL (38) in seiner generellen Morphologie durchgeführt, indem er die mit Randbläschen versehenen Medusen als besondere Ordnung der Vesiculaten der Ordnung der Ocellaten oder Augenfleckmedusen gegenüberstellte. Auch wir haben diese Eintheilung unserer Untersuchung zu Grunde gelegt, obwohl man jetzt meist die Medusen nach der Hydroidengeneration zu classificiren pflegt.

In allerneuester Zeit hat über den Ocellus der Tubulariden noch ALLMANN (7) gehandelt, der ihm in seiner Monographie einen besondern Abschnitt unter den Sinnesorganen widmet. Seinen Untersuchungen zufolge besteht der Ocellus aus sehr kleinen Zellen, von denen jede mit Pigment erfüllt ist und zu denen zuweilen noch ein lichtbrechender Körper sich hinzugesellt. Die Function desselben lässt er dahin gestellt sein.

B. Acraspeda.

Die zweite Hauptabtheilung der Medusen, die Acraspeden, weichen von den Craspedoten so wesentlich in der Ausbildung fast aller Organsysteme ab, dass, je genauer wir in ihre Organisation eindringen, um so schärfer sich die Grenze zwischen beiden ziehen lässt. Schon ältere Forscher, wie ESCHSCHOLZ und FORBES, haben dies herausgefunden und haben die auch noch jetzt gerechtfertigte Zweitheilung der Medusen eingeführt. Aber Beide waren in dem Auffinden der Hauptunterscheidungscharaktere nicht glücklich, ESCHSCHOLZ (26), indem er nach dem angeblichen Fehlen oder Vorkommen der Geschlechtsorgane die Medusen in *Discophorae phanerocarpae* und *cryptocarpae* trennte, FORBES (29), indem er von den Randkörpern ausgehend die Abtheilungen der *Steganophthalmata* und *Gymnophthalmata* schuf. Zwar sind die beiden Abtheilungen der genannten Forscher durchaus naturgemässe, aber ihre Eintheilungsprincipien, welche auf noch mangelhafter anatomischer Kenntniss beruhen, sind nicht haltbar. Auf eines der wichtigsten unterscheidenden Merkmale in der Medusenorganisation hat zuerst GEGENBAUR (33) aufmerksam gemacht, indem er die Beschaffenheit des Schirmrandes als die Eigenschaft bezeichnet, „welche mit aller Schärfe die Medusen in grössere Abtheilungen scheidet und mit welcher sich zugleich tiefer gehende physiologische und anatomische Unterschiede verbinden“. Hiermit hat GEGENBAUR, wenn wir von der Entwicklungsgeschichte absehen, nach unserer Ansicht den Hauptunterschied im Bau der beiden altbegründeten Abtheilungen, welchen er jetzt den Namen der Craspedoten und Acraspeden beilegt, berührt.

Die hohe Bedeutung, welche dem Schirmrand in der Organisation der craspedoten Medusen zukommt, haben wir auf den vorhergehenden Seiten schon genugsam würdigen lernen. Sie besteht, wenn wir die einzelnen Momente noch einmal kurz zusammenfassen, darin, dass am Schirmrand eine Anzahl der wichtigsten Organsysteme in typischer Weise zusammentreten. Velum und Subumbrella, Ringkanal und Nervenring berühren sich hier in einer kreisförmigen Begrenzungslinie. In diesem Merkmal stimmen Trachymedusen, Vesiculaten und Ocellaten mit einander überein. Bei den Acraspeden dagegen vermissen wir überall entweder die obengenannten Organe, oder wenigstens das bei den Craspedoten als gesetzmässig wiederkehrende Lageverhältniss derselben. Schon äusserlich zeigt uns der Schirmrand eine abweichende Beschaffenheit. Während er bei den Craspedoten ganzrandig ist (Taf. X. Fig. 1—13), ist er hier stets ausgezackt oder gelappt (Taf. X. Fig. 14—19). Dieser schon äusserlich hervortretende Unterschied erhält eine grössere Bedeutung dadurch, dass ein Mangel anatomisch wichtiger Organe mit der Lappung des Schirmrandes verbunden ist, der Mangel eines Velums, eines Ringkanals und eines Nervenrings. Zwar besitzen einige Acraspeden, wie *Aurelia*, in der Nähe des Randes an der Unterfläche des Schirms eine schmale muskulöse herabhängende Haut. Dieselbe kann aber nicht als ein Homologon des Velum bezeichnet werden, da sie andere Lagebeziehungen aufweist, da sie nicht unmittelbar am Schirmrand und an der Aussenseite eines Ringkanals befestigt ist. Aehnliches gilt vom Ringkanal. Auch bei einzelnen Acraspeden sehen wir die Radialkanäle durch Anastomosen ringförmig untereinander verbunden. Aber dieser Pseudoringkanal entspricht in seiner Lage nicht demjenigen der Craspedoten, indem er nie vollkommen den Schirmrand einnimmt. Auch ist er, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, eine secundäre Bildung, die erst spät dadurch entsteht, dass die primitiven Magentaschen Seitenzweige bilden und vermittelt derselben untereinander in Verbindung treten.

Wie wichtig die Beschaffenheit des Schirmrandes für die Gesamtorganisation der Medusen ist, das geht so recht deutlich auch aus dem Einfluss hervor, welchen die Lappenbildung bei den Acraspeden auf die Entwicklung des Nervensystems ausübt. Während bei den Craspedoten es zur Anlage eines geschlossenen Nervenrings kommt, fehlt ein solcher, wie schon jetzt hervorgehoben werden mag, bei den Acraspeden. Das Nervensystem setzt sich bei ihnen aus einer Anzahl von einander getrennter Anlagen zusammen. Hiermit lässt sich gleichzeitig zwischen einem Centraltheil desselben und ihm angefügten Sinnesorganen eine noch weniger scharfe Grenze als bei den Craspedoten ziehen. In jeder Beziehung treten uns daher hier ganz neue und eigenartige Verhältnisse entgegen, die besonders dadurch von Interesse werden, dass sie uns mit noch primitiveren Zuständen als den bereits besprochenen bekannt machen. Auf den Gang unserer Darstellung ist dies nicht ohne Einfluss geblieben. Während wir früher das Nervensystem und die Sinnesorgane in getrennten Capiteln besprochen haben, werden wir sie von jetzt ab wegen ihrer geringen morphologischen Sonderung gemeinsam behandeln. Eine kurze Beschreibung des Schirmrandes wird auch hier ihrer Untersuchung vorausgeschickt werden.

Von acraspeden Medusen haben wir während unseres Winteraufenthaltes in Messina vier Arten, *Nausithoë albida*, *Pelagia noctiluca*, *Phacellophora camtschatica* und *Aurelia aurita* kennen gelernt. Von denselben standen uns die beiden erstgenannten in hinreichender Menge zur Verfügung, während wir von den letzteren nur je ein Exemplar haben erhalten können. Die in unseren Meeren seltene *Charybdea* hatten wir keine Gelegenheit uns zu verschaffen, was wir um so mehr bedauern, als hier vielfach abweichende Verhältnisse vorliegen. Nach den Beschreibungen anderer Forscher werden wir diese Lücke in unserer Untersuchung auszufüllen versuchen.

In der folgenden Darstellung haben wir es für zweckmässig befunden, die einzelnen Arten der Acraspeden nach der Beschaffenheit ihrer Randkörper in drei Gruppen zu besprechen. Die erste derselben wird allein durch *Nausithoë* repräsentirt; zu der zweiten rechnen wir alle übrigen Acraspeden nach Ausschluss der *Charybdeiden*, welche die dritte Gruppe bilden.

I. *Nausithoë albida* (Gegenbaur).

Nausithoë, welche von KÖLLIKER (51) entdeckt, aber erst von GEGENBAUR (33) ausführlicher untersucht wurde, ist die kleinste der sonst allgemein zu einer sehr ansehnlichen Grösse heranwachsenden Acraspeden. In ihrem ganzen Habitus zeigt sie eine grosse Aehnlichkeit mit der *Ephyra*, der Jugendform der grossen Scheibenquallen. LOUIS AGASSIZ (4) sprach daher die Vermuthung aus: es möchte *Nausithoë* keine besondere Art, sondern nur der Jugendzustand einer *Pelagia* sein, eine Vermuthung, die als unbegründet bezeichnet werden muss; denn einmal legten die von uns eingefangenen Exemplare reichlich reife Eier ab, die sich auch zu entwickeln begannen, und zweitens sind sie auch in ihrem anatomischen Bau erheblich anders als die erwachsenen *Pelagien* und als ihre Jugendformen gestaltet.

Der Schirmrand von *Nausithoë* (Taf. X. Fig. 17) ist in 16 zungenförmige Lappen zerfallen, welche aus Gallerte bestehen und von einer Lage dünner, platter Zellen auf ihrer oberen und unteren Seite überzogen werden. Die Einkerbungen, welche die Lappung des Schirms bedingen, sind nicht gleich tief, sondern in der Weise angeordnet, dass tiefere mit weniger tiefen alterniren. Am Grunde der ersteren nehmen die acht Tentakeln (t) ihren Ursprung, am Grunde der letzteren

sind die sogenannten Randkörper (sk) angebracht. Da wir diese für die Centraltheile des Nervensystems glauben deuten zu müssen, so führen wir für sie den Namen Sinneskörper ein und bezeichnen dementsprechend die Einkerbung, in welcher sie liegen, als Sinnesbucht und die an ihrer Seite entspringenden Randlappen als Sinneslappen (sl). Von der Sinnesbucht unterscheiden wir die tiefere Einkerbung als Tentakelbucht.

In Folge der Lappung des Schirmrandes ist das Gastrovascularsystem in einer für die Acraspeden besonders charakteristischen Weise entwickelt. Vom Magen aus entspringen weite taschenförmige Fortsätze, welche bis zu den Einbuchtungen des Schirmrandes reichen. Sowohl am lebenden Thiere als auch an gefärbten Präparaten sind sie nicht leicht wahrzunehmen, da sie von platten Zellen ausgekleidet werden. Nach GEGENBAUR (33) sollen ihrer nur acht vorhanden sein, welche zur Basis der Sinneskörper verlaufen und hier sich gabeln, um mit je einem Ast in die zwei zusammengehörigen Sinneslappen einzudringen. Auf Durchschnitten haben wir indessen noch acht weitere kleinere Fortsätze des Gastrovascularsystems nachweisen können, welche bis zur Insertion der Tentakeln vordringen. Im Ganzen gehen daher vom Magen 16 Taschen aus. Ein dieselben verbindender Ringkanal fehlt.

Ebenso fehlt ein Velum und auch die Ringmusculatur (m) der Subumbrella ist in anderer Weise als bei den Craspedoten entwickelt. Sie beschränkt sich auf ein breites Band, das etwas nach einwärts von der Basis der Sinneslappen liegt und sich von einer Tentakelbucht zur anderen quer hinüberzieht. Die äussere Begrenzung des Bandes bildet daher ein achtseitiges Polygon, dessen Ecken den Tentakelbuchten entsprechen, und dessen Seiten den Sinneskörpern gegenüberliegen und durch einen geringen Abstand von ihrer Basis getrennt sind. Die Musculatur besteht aus feinen quergestreiften Fibrillen, die auf ihrer unteren Fläche von einem cubischen Epithel überzogen sind, das von dem übrigen Plattenepithel der Subumbrella verschieden ist, dagegen demjenigen der Tentakeln vollständig gleicht.

In den tiefen Einkerbungen des Schirmrandes an den Ecken des vom Ringmuskel gebildeten Polygons entspringen die acht soliden Tentakeln von Nausithoë. Ihr Axentheil zeigt grossblasige dem Entoderm entstammende Zellen. Ihr Ektoderm liegt einer dicken Stützlamelle auf und setzt sich aus einer Schicht von Muskelfibrillen und einer einfachen Lage von cubischen Epithelzellen zusammen. Diese letzteren gehen nach einwärts in die Epithelbekleidung des Muskelrings der Subumbrella über, dagegen findet sich zwischen der Tentakelbasis und dem Sinneskörper, welche beiden durch den vorspringenden Sinneslappen (sl) getrennt werden, nur einfaches Plattenepithel vor; es fehlt somit bei Nausithoë der Streifen Sinnesepithel, der bei allen Craspedoten in so charakteristischer Weise die am Schirmrand gelegenen Organe verbindet.

Die acht Sinneskörper (sk), zu deren Betrachtung wir jetzt übergehen, sind schon mit unbewaffnetem Auge als kleine weisse Pünktchen zu bemerken; unter dem Mikroskop betrachtet bilden sie zwischen zwei zusammengehörigen Sinneslappen einen zungenförmigen Vorsprung, an dem man einen einfacher gebauten basalen Theil von einem peripheren unterscheiden kann (Taf. IX. Fig. 5).

Der basale Theil besitzt die Gestalt eines stark gewölbten Hügels mit steil abfallenden Wänden. In seinem Inneren enthält er eine geräumige Höhle, die mit dem Gastrovascularsystem zusammenhängt und wie dieses eine lebhaft Flimmerung aufweist (Taf. IX. Fig. 2 ga). Die Wänden des Sinneshügels lassen drei verschiedene Schichten erkennen, ein inneres und ein äusseres Epithel und eine zwischen beiden liegende Stützsubstanz.

Das innere Epithel oder das Entoderm ist einschichtig und mit Flimmern bedeckt (Taf. IX. Fig. 2 en). An der dorsalen Wand (δ) des Sinneskörpers besteht es, wie im grössten

Theil des Gastrovascularsystems, aus grossen platten Zellen. Von da an nimmt es an Höhe zu und erreicht seine grösste Dicke auf der ventralen Fläche des Hohlraums, wo sich flimmernde Cylinderzellen finden.

Die mittlere Schicht (s) ist am anschnlichsten in der dorsalen Wand (d) entwickelt. Sie besteht hier aus einer dicken Gallertschicht, der directen Fortsetzung der Gallerte des Schirmrandes. In den übrigen Theilen des Hügels ist sie auf eine dünne Stützlamelle reducirt, die eine etwas resistenter Beschaffenheit angenommen hat.

Die dritte Schicht oder das äussere Epithel ändert wie das Entoderm seinen Charakter auf den verschiedenen Seiten des Sinneskörpers. Dorsalwärts findet sich dasselbe Plattenepithel (d'), welches auch die ganze Schirmoberfläche überzieht. Seitlich dagegen und besonders ventralwärts verdickt sich der Epithelüberzug (a) ganz bedeutend und übertrifft hier das ventrale, gleichfalls verdickte Entoderm noch um das zwei- und dreifache an Höhe. Er ist auf seiner ganzen Oberfläche mit einem dichten Wald langer abstehender Haare bedeckt, die man am besten bei Beobachtung des lebenden Objectes erkennt. Das Epithel setzt sich aus sehr langen und feinen Elementen zusammen, welche, wie Macerationspräparate lehren, bald mehr cylinderförmig, bald mehr spindelförmig gestaltet sind (Taf. IX. Fig. 10 und 11). Die schmalen Cylinderzellen sind mit einem breiten peripheren kernführenden Ende versehen, verschmälern sich basalwärts und gehen in einen oder in zwei Fortsätze über. Die spindelförmigen Zellen dagegen, welche an Zahl überwiegen, bergen den Kern in dem mittleren verdickten Theil und zeigen einen dünnen peripheren und centralen Fortsatz; von diesen ist je nach der höheren oder tieferen Lage des Kerns bald der eine, bald der andere länger oder kürzer. Der centrale Fortsatz ist sehr fein und reisst leicht ab. An guten Macerationspräparaten indessen lässt er sich in einer Länge isoliren, welche die Dicke des Epithelüberzugs übertrifft. Er muss daher unter dem Epithel sich umbiegen und auf der mittleren Stützlamelle weiter verlaufen. Hier findet sich auch eine Faserschicht vor, die bei der kleinen *Nausithoe* sehr dünn, bei anderen *Acraspeden* dagegen mächtiger entwickelt ist. Auf ihrer Oberfläche sind die Epithelzellen von einer ziemlich resistenten Cuticula überzogen, von der sie sich schwer ablösen. Beim Zerzupfen trifft man sie daher meist zu Büscheln vereint und zwar mit ihren peripheren Enden verbunden, mit den centralen dagegen pinselförmig auseinanderweichend. Jede einzelne Epithelzelle ist mit einer sehr langen Geissel versehen.

Das so charakteristisch beschaffene Epithel des Sinneskörpers nimmt nach der Basis und nach der dorsalen Wand an Höhe etwas ab, doch geht es nicht in das Plattenepithel continuirlich über, von welchem die untere und obere Fläche des Schirms überzogen wird, grenzt sich vielmehr mit einem scharfen Rande überall gegen dasselbe ab. Auch hört die Wimperung an dieser Grenzlinie auf.

Es bleibt uns jetzt noch im Ektodermüberzug, den wir seiner ganzen Beschaffenheit nach als Sinnesepithel in Anspruch nehmen müssen, eine besonders modificirte Stelle zu beschreiben übrig, die bisher ganz unerwähnt gelassen worden war. Es ist dies ein runder pigmentirter Fleck, der am Uebergang der ventralen in die distale Fläche des Hügels an der Stelle liegt, wo das Ektoderm die grösste Dicke erreicht (Taf. IX. Fig. 2 und 5 oc). In seiner Mitte ist bei seitlicher Betrachtung ein sehr kleiner heller linsenartiger Körper (l) wahrzunehmen; der pigmentirte Fleck gleicht daher dem Ocellus von *Lizzia* und ist wie dieser als ein primitives Sehorgan zu deuten. Die Zellen, welche zum Ocellus gehören, sind gemeinsam von den übrigen Elementen des Ektoderms deutlich abgegrenzt und haften auch an Macerationspräparaten fester aneinander; sie bilden einen nahezu kugeligen Körper, der sich aus dem Epithel herauschälen lässt. Im Uebrigen

gleichen sie in ihrer Form den sie umgebenden Zellen. Sie sind daher, wenn wir den Ocellus in seine feineren Elemente zerlegen, theils cylindrisch, theils spindel- oder fadenförmig gestaltet (Taf. IX. Fig. 13). Die cylindrischen Gebilde enthalten allein die braunen Pigmentkörnchen abgelagert, die peripheren Enden der spindelförmigen Zellen dagegen bleiben pigmentfrei und dringen zwischen den Cylinderzellen und von ihnen allseitig eingehüllt bis zur Oberfläche vor. Endlich waren noch auf Durchschnitten an der Basis des Pigmentflecks unmittelbar über der Stützlamelle Kerne wahrzunehmen (Taf. IX. Fig. 2 g). Dieselben mögen wohl Zellen angehören, die von der Oberfläche des Ektoderms ganz ausgeschieden sind und vielleicht die Bedeutung von Ganglienzellen besitzen.

Von dem Basaltheil des Sinneskörpers nehmen zwei Bildungen ihren Ursprung, welche wir als Hörkölbchen (hk) und Hörfalte (sf) bezeichnen wollen. Das Hörkölbchen, dessen äussere Form schon durch den Namen gekennzeichnet wird, ist mit einem dünnen Stiel an der distalen freien Fläche des Sinneshügels ventralwärts von der Hörfalte befestigt (Taf. IX. Fig. 2). Es zeigt in seinem feineren Bau eine grosse Uebereinstimmung mit den gleichnamigen Gebilden, die am Schirmrand der Aeginiden in einem früheren Capitel beschrieben worden sind. Es besteht daher aus einem mittleren Theil, der Axe, und einem Ektodermüberzug. Der Axentheil ist am freien Ende kugelig angeschwollen und birgt in demselben ein grosses Concrement (o), das von vielen kleinen polygonalen Flächen begrenzt wird. Nach dem Stiel des Kölbenhens zu liegen ihm meist noch einige sehr kleine unregelmässig geformte Concremente an. Diese sowohl als das grosse lösen sich schon in sehr verdünnten Säuren auf. Nach ihrer Entfernung werden im kugelig erweiterten Theil des Hörkölbhens zwei Kerne sichtbar, welche den nur in Zweizahl vorhandenen Concrementzellen angehören. Von diesen geht die unterste in einen dünnen körnigen Faden über, der in der Mitte des dünnen Stieles verläuft und an seinem Ursprung mit dem Epithel des Gastrovascularsystems zusammenhängt. Der Axentheil wird von einer deutlich doppelt contourirten Membran umhüllt, die in die Stützlamelle des Sinneshügels übergeht. Das ihn bedeckende Epithel wird auf seiner ventralen Seite und über dem concrementhaltigen Theil von dünnen platten Zellen gebildet, auf der dorsalen Seite dagegen geht es in hohe und feine Cylinderzellen über. Letztere sind insgesamt mit langen und starren Haaren besetzt, während solche an anderen Stellen der Oberfläche des Kölbhens nur spärlich sich finden.

Von der dorsalen und zum Theil auch der seitlichen Wand des Sinneshügels entspringt die Hörfalte (Taf. IX. Fig. 2 und 5 sf). Sie wölbt sich über das Ende des kolbenförmigen Körpers und umschliesst ihn vom Rücken und der Seite vollständig. Der Körper kommt so in eine nach unten offene Nische zu stehen, aus der er allein durch die ventrale halbkreisförmige Oeffnung nach abwärts herausgedrängt werden kann. Die umhüllende Falte ist eine directe Verlängerung der dorsalen Wand des Sinneshügels und besteht gleich dieser aus einer dünnen Lage der Schirmgallerte, welche von einem zarten Plattenepithel überzogen wird. Im Plattenepithel liegen hie und da Gruppen kleiner Nesselzellen.

Bei der Untersuchung der lebenden Nausithoë erblickt man den Sinneskörper gewöhnlich nur von seiner dorsalen oder ventralen Seite (Taf. IX. Fig. 5). Bei dieser Lagerung erhält man in die Verbindung des Hörkölbhens mit dem Basaltheil keinen Einblick, da seine Insertionsstelle durch den vorspringenden Rand des undurchsichtigen Sinneshügels (sh) verdeckt wird. Auch kann die ventrale Oeffnung in der Hörfalte bei der hohen Durchsichtigkeit des ganzen Gebildes leicht übersehen und so die Vorstellung wachgerufen werden, als läge das Hörkölbchen in einem geschlossenen Bläschen, wie dies frühere Forscher gelehrt haben. Ein weit klareres und vollstän-

digeres Bild erhält man bei seitlicher Ansicht des Sinneskörpers (Taf. IX. Fig. 2). In diese Lagerung kann man das zu untersuchende Object bringen, wenn man eine in dünner Osmiumsäure getödtete Nausithoë oder ein kleines Randstück derselben in der Weise zusammenlegt, dass der Umschlag gerade zwischen zwei zusammengehörige Läppchen in die Sinnesbucht fällt. Die Begrenzung der Nischenöffnung und die Befestigung des Kölbchens sind dann deutlich zu sehen. Auch feine Querschnitte, die sich leicht gewinnen lassen, führen zu demselben Ergebniss.

Von den Sinneskörpern von Nausithoë, welche KÖLLIKER (51) bei der Diagnose der von ihm untersuchten Art nur kurz erwähnt, hat bis jetzt allein GEGENBAUR (32) eine ausführlichere Darstellung gegeben. Er schildert den Sinnes Hügel als einen gelblich gefärbten vorstehenden Wulst, der auf seiner Höhe einen dunklen Pigmentfleck mit lichtbrechendem Körper trägt. Bei der Beschreibung des peripheren Theils des Sinneskörpers hat er die ventrale Oeffnung in der Hörfalte übersehen. Er betrachtet daher die offene Nische als einen geschlossenen mit Wimpern ausgekleideten Hohlraum, vergleicht denselben der Ampulle des Pelagienrandkörpers und lässt ihn wie dort mit dem Gastrovascularsystem zusammenhängen. Das Hörkölbchen bezeichnet er als „ein kleines, dem Anschein nach an den gelblichen Wulst befestigtes Säckchen“, welches „ein mit Krystallen erfülltes Bläschen, das Analogon des Krystallsackes der Pelagien umschliesst“.

Nach GEGENBAUR haben nur noch KEFERSTEIN und EHLERS (47) die Sinneskörper von Nausithoë untersucht und haben hierbei die Angaben desselben bestätigt.

II. *Pelagia noctiluca* (Pér. Les.). *Phacellophora camtschatica* (Brandt). *Aurelia aurita* L.

Zu der zweiten Gruppe von Acraspeden, die wir nach der Form der Sinneskörper aufgestellt haben, gehören unter den von uns untersuchten Arten *Pelagia*, *Phacellophora* und *Aurelia*. Unter diesen schliesst sich *Pelagia* in ihrem Bau und Habitus so nahe an Nausithoë an, dass man beide in der Familie der Pelagidae vereint hat. Wie bei Nausithoë ist der Schirmrand durch acht tiefere und acht seichtere Einkerbungen, die mit einander alterniren, in 16 Sinneslappen zerfallen (Taf. X. Fig. 18 sl). Der Unterschied in der Tiefe der Einkerbung ist indessen hier ein so bedeutender, dass die Zusammengehörigkeit von je zwei Sinneslappen schon bei oberflächlicher Betrachtung sofort auffällt. Man wird daher die Beschaffenheit des Schirmrandes vielleicht besser noch in der Weise schildern, dass man von acht grösseren Lappen spricht, deren jeder wieder an seinem freien Rande in zwei kleinere Lappen untergetheilt ist. Zwischen den grossen Lappen, in den sogenannten Tentakelbuchten, entspringen acht lange Fangfäden (t), die indessen nicht wie bei Nausithoë solid, sondern wie bei allen übrigen Acraspeden hohl und schlauchförmig sind. In den Buchten zwischen je einem Paar von Sinneslappen sind die acht Sinneskörper angebracht. Nach den 16 Einkerbungen des Randes zu verlängert sich der Magen in 16 Taschen, von diesen sind die acht nach den Sinnesbuchten zu verlaufenden die grössten und weitesten, sie geben am Rande drei schmalere Fortsätze ab, einen mittleren unpaaren, der für den Sinneskörper bestimmt ist, und zwei seitliche, die in die Sinneslappen hineindringen. Die acht übrigen Taschen sind schmaler und verlängern sich gleichfalls in die Sinneslappen und ausserdem noch in die hohlen Tentakeln. Ein Velum und ein dem Rande entlang laufender Streifen von Sinnesepithel fehlt. Die Ringmusculatur der Subumbrella zeigt die bei Nausithoë beschriebene Anordnung.

Die acht Sinneskörper (Taf. IX. Fig. 4 und 6) sind, wie bei allen grossen Scheibenquallen, von ziemlich ansehnlicher Grösse und können leicht mit unbewaffnetem Auge durch die umhüllende Gallertsubstanz als gelblich-weiße Körper wahrgenommen werden. Sie liegen nicht frei in der Sinnesbucht wie bei *Nausithoë albida*, sondern zeigen im Gegentheil hier und ebenso bei den weiter zu beschreibenden Arten eine versteckte Lage, ein Verhältniss, durch welches FORBES (29) veranlasst wurde, die *Acraspeden* als *Steganophthalmata* zu bezeichnen. Ihre versteckte Lage wird dadurch herbeigeführt, dass sie durch drei Fortsatzbildungen des Schirmrandes allseitig eingehüllt werden. Von der oberen Scheibenfläche aus sind die Sinneskörper gar nicht zugänglich, hier werden sie von einer aus Gallertsubstanz gebildeten Lamelle (δ) überragt, welche nach oben die Basis der beiden Sinneslappen verbindet und dergestalt den Einschnitt zwischen ihnen weniger tief erscheinen lässt. Aber auch nach der unteren Fläche des Schirms zu ist die Lage der Sinneskörper eine ziemlich geschützte. Zwei zarte Falten (Taf. IX. Fig. 4 sf) entspringen hier von den unteren inneren Rändern der Sinneslappen und legen sich von links und rechts zum Theil über einander. Gemeinsam mit der oberen Lamelle begrenzen sie einen röhrenförmigen Hohlraum, der nur an seinen beiden Enden eine kleine Oeffnung besitzt. Um die Sinneskörper von unten frei zu legen, muss man die beiden Falten mit zwei Präparirnadeln auseinanderschlagen.

Den hier beschriebenen Fortsatzbildungen des Schirmrandes, welche wir auch bei anderen *Acraspeden* in mannigfach veränderter Weise wieder antreffen werden, wollen wir fortan besondere Namen beilegen, die obere Lamelle werden wir als Deckplatte (δ) und die zwei an der unteren Seite vorspringenden Falten als Sinnesfalten (sf) bezeichnen. Sie bestehen alle aus der gleichen Gallertsubstanz wie der Schirm und sind auf ihrer Oberfläche von einer einschichtigen Lage von Ektodermzellen überzogen.

Der Sinneskörper (sk) selbst ist bei *Pelagia* einfacher als bei *Nausithoë* gebaut. In seiner äusseren Form lässt er sich einem gekrümmten Finger vergleichen (Taf. IX. Fig. 6). Er entspringt mit verdünnter Basis in der Bucht zwischen den zwei Sinneslappen von der unteren Fläche der Deckplatte (δ); unmittelbar an seinem Ursprung krümmt er sich rechtwinklig um, so dass er parallel zu der Fläche, an welcher er befestigt ist, zu liegen kommt. Durch eine leichte Einkerbung wird er in einen kurzen kolbig verdickten Endtheil und in einen grösseren basalen Abschnitt zerlegt. Von diesen ist der erstere solid und im Innern mit kleinen glänzenden Krystallen (o) dicht erfüllt, der letztere dagegen umschliesst eine Ausstülpung des Gastrovascularsystems (ga). Dieselbe hängt mit dem mittleren der drei Fortsätze zusammen, in welche die nach der Sinnesbucht verlaufende Magentasehe zerfällt (Taf. X. Fig. 18). Der mittlere Fortsatz reicht nämlich in die Deckplatte bis zur Insertion des Sinneskörpers und dringt von hier durch eine kleine Oeffnung in der Ansatzstelle in das Innere desselben ein, das er bis zu dem mit Krystallen erfüllten Endabschnitt aushöhlt.

Bei der histologischen Untersuchung der Sinneskörper haben wir dieselben drei Schichten wie bei *Nausithoë* zu unterscheiden: ein äusseres Epithel, eine mittlere Stützsubstanz und die nach Innen von ihr gelegenen Zellen des Entoderms.

Das äussere Epithel bildet über dem mit Krystallen erfüllten Endtheil eine einfache Lage platter Zellen, nach dem basalen Abschnitt zu verdickt es sich rasch und geht hier in ein sehr hohes Cylinderepithel über, das auf seiner ganzen Oberfläche mit langen Geisselhaaren bedeckt ist. Am Ursprung des Sinneskörpers nimmt es wieder an Höhe ab und hängt hier mit dem dünnen Zelhäutchen, welches die Gallerte bekleidet, zusammen. Die Zellen des hohen Cylinderepithels (Taf. VIII. Fig. 3) zeichnen sich durch eine grosse Feinheit aus, so dass man die stärksten Vergrösserungen bei ihrer Untersuchung anwenden muss. Auf ihrer Oberfläche werden sie von einer feinen Cuticula

überzogen, wodurch ein festerer Zusammenhalt der einzelnen Elemente auch an Macerationspräparaten herbeigeführt wird. Die einzelnen Zellen besitzen, je nachdem ihre Kerne näher oder entfernter zur Oberfläche liegen, bald eine cylindrische, bald eine spindelförmige Gestalt (Taf. IX. Fig. 7. 8. 12); an ihrer Basis gehen sie, wenn sie gut isolirt sind, in feine varicöse Ausläufer über, die sich oft in beträchtlicher Länge erhalten zeigen. Die Ausläufer sind theils einfach, theils gabeln sie sich nach ihrem Ursprung, theils sind sie mit mehreren secundären Aestchen besetzt. Sie biegen unter der Epithellage um und verlaufen unter derselben auf der Stützlamelle. Unter einem zerzupften kleinen Epithelstückchen (Taf. IX. Fig. 7) gewahrt man daher bei seitlicher Lagerung ein dichtes Gewirr feinsten sich verschlingender Fäserchen oder Fibrillen. Es gleicht dieses Bild in vieler Hinsicht demjenigen, welches ein Epithelstückchen bietet, das vom oberen Nervenring der Craspedoten abgezupft ist. Auch an feinen Durchschnitten durch einen in Osmiumsäure erhärteten Sinneskörper ist die von den basalen Verlängerungen der Epithelzellen gebildete Fibrillenlage als eine besondere dünne Schicht nachzuweisen (Taf. VIII. Fig. 3n). Sie erscheint auf dem Durchschnitte als ein feinkörniger gelbbraun gefärbter Streifen, der sich zwischen die helleren Epithelzellen und die Stützlamelle einschiebt.

Die Mittelschicht, welche aus Stützsubstanz besteht, scheidet die zum Entoderm und Ektoderm gehörenden Theile von einander (Taf. IX. Fig. 6s). In den einzelnen Abschnitten des Sinneskörpers zeigt sie eine verschiedene Mächtigkeit. Soweit das Plattenepithel reicht, erscheint sie als eine dünne, aber resistente Membran, welche unmittelbar den Krystallhaufen umschliesst. Nach abwärts verdickt sie sich und erreicht etwa die gleiche Dicke, wie das äussere Cylinderepithel. Sie ist vollkommen homogen und durchsichtig und gleicht der Gallerte des Schirms, mit dem Unterschied vielleicht, dass sie eine grössere Dichtigkeit als diese besitzt. Von dem Entoderm aus dringen feine Fädchen oder Röhrechen in sie hinein, welchen wohl die Bedeutung von Ernährungskanälchen zukommt.

Die innere Schicht (en) wird, soweit sie den zum Gastrovascularsystem gehörigen Hohlraum auskleidet, von einer einfachen Lage schmaler und hoher Cylinderzellen zusammengesetzt. Auf ihrer ganzen Oberfläche ist sie mit lebhaft schwingenden Flimmerhaaren bedeckt. Im Endtheil des Sinneskörpers dagegen ist die innere Schicht eine solide Masse, die vollständig mit zahlreichen, kleinen Concrementen (o) erfüllt ist. Dieselben liegen so dicht bei einander, dass sie bei durchfallendem Licht einen schwarzen Fleck hervorrufen; bei auffallendem Licht dagegen kreidigweiss erscheinen. Der Concrementhaufen ist allseitig scharf umgrenzt, so dass frühere Forscher ihn als ein mit Krystallen erfülltes Säckchen beschrieben haben. Dies ist insofern nicht richtig, als sich abwärts nach dem Hohlraume zu eine besondere Membran nicht nachweisen lässt. Nur nach dem Ektoderm zu ist eine solche in der Form der schon früher beschriebenen Stützlamelle vorhanden. Wenn man den Ueberzug des Concrementhaufens mit Nadeln anritzt, so tritt sein Inhalt zum Theil in das umgebende Medium heraus und zertheilt sich in demselben, so dass man die einzelnen Bestandtheile jetzt besser erkennen kann. Die Concremente sind mit wohl entwickelten Kanten versehen und zeigen eine deutlich krystallinische Beschaffenheit; meist sind sie von nadelförmiger oder prismatischer Gestalt. In verdünnten Säuren, selbst in Osmiumsäure sind sie löslich, ohne hierbei Gasblasen zu entwickeln, und gleichen sie hierin den Concrementen, welche in den Hörorganen der Craspedoten auftreten. Nach der Auflösung der Krystalle bleibt ein spongiöses Gewebe zurück, über dessen histologische Eigenschaften feine Querschnitte weitere Aufschlüsse geben (Taf. VIII. Fig. 4). Dasselbe wird von grösseren und kleineren vacuoligen Räumen (o) durchsetzt, in welchen die durch Säuren aufgelösten Concremente enthalten waren. Die Räume sind von einander durch

Scheidewände getrennt, die aus einer feinkörnigen Substanz bestehen und etwa den einzelnen Vacuolen entsprechend Kerne eingebettet enthalten. Nach abwärts geht dieses spongiöse Gewebe ohne scharfe Grenze in die Epithelschicht über, von welcher der Hohlraum des Sinneskörpers ausgekleidet wird. Es ist daher genetisch als eine Bildung des Entoderms zu betrachten, in gleicher Weise wie die Concrementzellen in den Hörkölbehen der Trachymedusen, deren Abstammung vom Entoderm bereits von uns nachgewiesen wurde.

An die Beschreibung der ausgebildeten Sinneskörper mögen sich einige Angaben über frühere Entwicklungszustände anreihen, die wir an kleinen Ephyraformen haben beobachten können, die während des Winters und Frühjahrs in grosser Zahl neben den geschlechtsreifen Pelagien auftraten. Die jungen Ephyren (Taf. X. Fig. 15) von etwa 5 Millimeter Umfang bilden eine flache Scheibe, die durch tiefe breite Einschnitte, die späteren Tentakelbuchten, in acht Lappen zerlegt ist. Jeder Lappen, der eine breite taschenförmige Aussackung des Gastrovascularsystems (ga) empfängt, zerfällt selbst wieder an seinem freien Rand in zwei kleinere Sinnesläppchen (sl). Tentakeln sind noch nicht angelegt, dagegen sind die Sinneskörper (sk) schon wohl entwickelt und bilden einen kleinen fingerförmig gestalteten Fortsatz in der Bucht zwischen zwei Sinnesläppchen (Taf. IX. Fig. 1 und 3). Vor Allem ist nun hier hervorzuheben, dass die Lage der Sinneskörper noch eine vollkommen freie ist und an die Verhältnisse erinnert, welche wir bei Nausithoë auch am erwachsenen Thiere vorgefunden haben. Indessen kann man schon jetzt an der Form des Schirmrandes den Vorgang errathen, durch welchen auf späteren Entwicklungszuständen die Umhüllung der Sinneskörper zu Stande kommt. Bei etwas älteren Ephyraformen sieht man von der Verbindungsstelle der beiden Sinnesläppchen eine Falte (f) ausgehen, die von oben die Basis des kleinen Sinneskörpers zudeckt. Durch die mächtige Entwicklung derselben entsteht später die Deckplatte, welche den Grund der Sinnesbucht von der Schirmoberfläche aus unzugänglich macht. Zweitens ist schon jetzt an der unteren und inneren Seite eines jeden Läppchens eine vorspringende Kante (sf) zu bemerken. Durch die weitere Ausbildung der letzteren werden die zarten Sinnesfalten gebildet, die sich von links und rechts ventralwärts zusammenlegen und dadurch einen cylinderförmig gestalteten Hohlraum abgrenzen.

Die kleinen Sinneskörper zeigen eine von den Verhältnissen, die wir beim erwachsenen Thiere kennen gelernt haben, darin abweichende Gestaltung, dass sie nicht nur in ihrem peripheren, sondern auch in ihrem basalen Theile eine solide Beschaffenheit besitzen. Sie werden noch ganz von einer Wucherung des Entoderms ausgefüllt, in welcher sich bräunliche Pigmentkörnchen wie in allen Zellen des Gastrovascularsystems eingebettet finden. Im peripheren Theil ist schon eine grössere Anzahl prismatischer Krystalle entwickelt; an die Basis des Sinneskörpers grenzt die oben beschriebene Aussackung (ga) des Magens dicht an und schiebt in dieselbe noch einen kleinen Fortsatz hinein, durch dessen weiteres Vordringen später die Aushöhlung des basalen Abschnitts herbeigeführt wird. Auf ihrer Oberfläche sind die Sinneskörper mit einem geisseltragenden Cylinderepithel überzogen, welches sich von dem Plattenepithel der Umgebung deutlich absetzt. Wie hieraus zu ersehen ist, sind die Abänderungen, die noch eintreten müssen, um diese Jugendform in die bleibende überzuführen, geringfügiger Art und beschränken sich hauptsächlich darauf, dass noch zahlreichere Krystalle ausgeschieden werden und dass die Aushöhlung des Sinneskörpers bis zum Krystallhaufen selbst vorschreitet.

Mit Pelagia zeigen die zwei weiteren von uns untersuchten Arten, Phacellophora und Aurelia, welche die Vertreter zweier besonderer Familien, der Sthenonidae und der Aureliae sind, eine grosse Aehnlichkeit sowohl in der äusseren Form als auch in dem feineren Bau ihrer Sinnes-

körper. Diese Aehnlichkeit ist so bedeutend, dass nur geringfügige Differenzen eine Unterscheidung überhaupt ermöglichen. Die Sinneskörper besitzen auch hier etwa die gleiche Grösse und die gleiche Form eines gekrümmten Fingers wie bei *Pelagia* (Taf. VIII. Fig. 6. Taf. IX. Fig. 15). In ihrem verbreiterten, durch eine Ringfurche etwas eingeschnürten Endtheil umschliessen sie einen kugligen Haufen zahlreicher nadelförmiger Krystalle. Bei allen dringt bis zum Krystallhaufen ein schlauchförmiger Fortsatz des Gastrovascularsystems (ga) ein. Auch die histologischen Verhältnisse sind im Allgemeinen die gleichen, so dass wir hinsichtlich derselben auf *Pelagia* verweisen können. Nur *Aurelia* zeigt uns noch zwei Besonderheiten (Taf. VIII. Fig. 3. 4. 6). Erstens treten in der Mittelschicht des Sinneskörpers, welche Entoderm und Ektoderm von einander trennt, kleine sternförmige Zellen (e) mit verästelten Ausläufern auf, wie sie auch sonst sich in der Schirmgallerte von *Aurelia* finden. Zweitens hat sich an einer umschriebenen Stelle in den Ektodermzellen Pigment abgelagert, so dass ein kleiner Ocellus (oc) entstanden ist. Derselbe liegt an der dorsalen Seite des Sinneskörpers am Beginn des kolbig verdickten und mit Krystallen erfüllten Endtheils (Taf. VIII. Fig. 6). Er besitzt keinen besonderen linsenförmigen Körper und ist daher dem von *Oceania* beschriebenen Augenfleck gleich gebildet.

Auffälligere Unterschiede zwischen *Pelagia* einerseits, *Phacellophora* und *Aurelia* andererseits werden dagegen durch die verschiedene Anzahl der Sinneskörper und durch die Art und Weise veranlasst, wie diese durch Fortsatzbildungen des Schirmrandes umhüllt werden. Die Anzahl der Sinneskörper beläuft sich bei *Aurelia* auf acht, bei *Phacellophora* dagegen auf das Doppelte. In ihrer Lagerung ergeben sich im Verhältniss zu *Pelagia* ziemlich abweichende Verhältnisse, die durch eine verschiedene Lappung des Schirmrandes bedingt sind.

Bei *Phacellophora* (Taf. X. Fig. 16) ist der Schirmrand in 16 grössere und 16 kleinere Lappen zerfallen, die mit einander alterniren. Von diesen tragen die grösseren (tl) in einiger Entfernung vom Rande auf ihrer unteren Fläche ein Büschel von neun langen schlauchförmigen Tentakeln (t), und werden wir sie daher als Tentakellappen bezeichnen. Die mit ihnen alternirenden kleinen Lappen sind an ihrem Ende durch eine Einkerbung abermals in zwei Läppchen (sl) untergetheilt, die wie zwei Flügel auseinanderweichen und nach ihrer Lagerung den Sinnesläppchen von *Pelagia* und *Nausithoë* entsprechen. Es geht dies daraus hervor, dass in der Bucht zwischen ihnen der Sinneskörper liegt, der schon mit unbewaffnetem Auge als gelbes Korn wahrzunehmen ist. Derselbe wird in ähnlicher Weise wie bei *Pelagia* allseitig durch Faltenbildung des Schirmrandes eingehüllt (Taf. IX. Fig. 15). Nach oben wird er von einer dicken Lamelle bedeckt, an deren unterer Fläche er selbst seinen Ursprung nimmt. Ventralwärts legen sich zwei Sinnesfalten (sf) schützend über ihn her. Während die Deckplatte sich zwischen der Basis der Sinnesläppchen (sl) ausspannt, gehen die beiden Falten vom unteren inneren Rand derselben aus.

In noch höherem Maasse als *Phacellophora* weicht *Aurelia* in der Bildung ihres Schirmrandes von *Pelagia* ab (Taf. X. Fig. 14). In systematischen Werken wird die flache Scheibe gewöhnlich als achtlappig bezeichnet und wird sie auf den ersten Blick auch wohl stets einen solchen Eindruck hervorrufen. Die in die Augen fallenden Lappen (tl) sind sehr breit, wenig gekrümmt und durch sehr seichte Einkerbungen von einander geschieden. Sie sind mit zahlreichen, sehr kurzen Tentakeln versehen und entsprechen daher in ihrer Bedeutung den 16 Tentakellappen von *Phacellophora*. Bei genauerer Untersuchung sind aber in den seichten Einkerbungen zwischen ihnen noch weitere acht Paare von verhältnissmässig sehr kleinen Läppchen (sl) aufzufinden, die dadurch sich auszeichnen, dass sie jedesmal einen Sinneskörper umschliessen (Taf. VIII. Fig. 1 und 2). In ihrer äusseren Form lassen sie sich einem Flügel vergleichen; sie sind nicht horizontal, sondern

senkrecht zur Schirmoberfläche gestellt und legen sich mit ihren Breitseiten dicht aneinander. An ihrem Ursprung sind sie mit ihren oberen Rändern unter einander durch eine Lamelle (*l*) verbunden, welche der bei *Pelagia* und *Phacellophora* beschriebenen Deckplatte entspricht. Dieselbe zeigt bei *Aurelia* eine charakteristische Beschaffenheit, indem sie nach oben sich zu einem ovalen Polster verdickt, welches in radialer Richtung auf den Schirm selbst noch übergreift und über seine Oberfläche hervorspringt. Auf seinem vordersten Abschnitt ist das Polster noch einmal zu einem kleinen halbkugeligen Körper (Taf. VIII. Fig. 1 und 2*) hervorgewölbt, der sich durch eine Furche an seiner Basis vom übrigen Theil abgrenzt und ausserdem noch auf seiner proximalen Fläche eine grubenförmige Vertiefung besitzt. Gerade unterhalb dieser Vertiefung ist der Sinneskörper (*sk*) an der Unterfläche der polsterförmig gestalteten Deckplatte befestigt. Er kommt daher auch bei *Aurelia* in eine Art Nische zu liegen, die nach oben von dem vorderen zu einem halbkugeligen Körper verdickten Theil des Polsters und seitlich von den sich aneinander schmiegenden Sinneslappchen gebildet wird.

Ein Einblick in die hier beschriebenen Verhältnisse lässt sich schon bei Betrachtung des Schirmandes von der Fläche oder bei seitlicher Ansicht eines ausgeschnittenen Stückes gewinnen. Weiteren Aufschluss über Form und Lage der einzelnen Theile liefern dann ausserdem noch in radialer Richtung angefertigte Querschnitte (Taf. VIII. Fig. 6).

Wie in der Lappung des Schirmandes, so ergeben sich auch in der Beschaffenheit des Gastrovascularsystems wichtige Unterschiede zwischen *Pelagia* und zwischen *Phacellophora* und *Aurelia*. Anstatt taschenförmiger Ausstülpungen des Magens finden wir hier eine grössere Anzahl von schmäleren, radiär verlaufenden Kanälen vor, die sich zum Theil nach der Peripherie zu dichotomisch gabeln und in der Nähe des Randes durch ein schmales Ringgefäss untereinander verbunden werden (Taf. X. Fig. 14 und 16). Dasselbe verläuft in einiger Entfernung nach einwärts von den Sinneskörpern und giebt hier einen Ast ab, der sich alsbald in drei Stämmchen theilt: einen unpaaren mittleren und zwei seitliche (Taf. VIII. Fig. 2 und 15). Der unpaare dringt in die Deckplatte und von da in den Sinneskörper ein, die zwei seitlichen nehmen ihren Weg zu den Sinneslappchen. Alle drei entsprechen mithin den drei Fortsätzen, mit welchen die acht nach der Sinnesbucht reichenden Magentaschen von *Pelagia* enden.

Es bleibt uns jetzt noch die so verschiedenartige Lappung des Schirmandes zu erklären, welche bei der grossen Uebereinstimmung in Bau und Form der Sinneskörper unsere Aufmerksamkeit besonders auf sich ziehen muss. Wenn wir die bei *Pelagia*, *Phacellophora* und *Aurelia* (Taf. X. Fig. 14, 16, 18) beschriebenen Bildungen unter einander vergleichen, so finden wir bei allen drei als typisch wiederkehrende Theile die Sinneslappchen vor, welche bei einer Vergleichung den Ausgangspunkt bilden müssen. Die Homologie derselben ergibt sich sowohl aus ihrer übereinstimmenden Lage zum Sinneskörper, als auch aus ihrer Beziehung zum Gastrovascularsystem, das hier bei allen drei *Acraspeden* mit drei Fortsätzen endet. Während aber bei *Pelagia* die Sinneslappchen von beträchtlicher Grösse sind und allein den gelappten Rand zusammensetzen, haben sie bei den zwei anderen Arten an Umfang verloren und nehmen nur geringen Antheil an der Umgrenzung des Schirms. Am abweichendsten von *Pelagia* (Taf. X. Fig. 18) ist hierin *Aurelia* (Taf. X. Fig. 14) beschaffen, während *Phacellophora* (Taf. X. Fig. 16) gleichsam verbindend zwischen beide zu stehen kommt. Mit der geringeren Ausbildung der Sinneslappchen haben sich zwischen ihnen als eine neue Bildung und gewissermassen zum Ersatz die Tentakellappen (*tl*) entwickelt. Dieselben können, wenn sie auf die bei *Pelagia* gegebene Einrichtung zurückgeführt werden sollen, mit nichts anderem als den Tentakelbuchten verglichen werden.

Was schon die Vergleichung lehrt, darüber giebt uns die Entwicklungsgeschichte von Aurelia, die durch L. AGASSIZ (4) ziemlich vollständig bekannt geworden ist, einen viel sicherern Aufschluss. Sie zeigt uns, dass auch Aurelia aus einer Ephyra sich entwickelt, die mit der Pelagienephyra die grösste Aehnlichkeit besitzt (Taf. X. Fig. 15). Der flache Schirm ist durch tiefe Einschnitte gleichfalls in acht Lappen zerfallen. Diese theilen sich wieder an ihrem Ende in zwei Sinneslappchen, zwischen denen die acht Sinneskörper als kleine Höcker frei zu Tage liegen.

Bei Pelagia erhält sich nun diese primitive Lappung des Schirmrandes auch beim erwachsenen Thiere mehr oder minder, und sprossen nur acht Tentakeln in den Einschnitten zwischen den acht Paar Sinneslappchen, den Tentakelbuchten, hervor. (Wir müssen daher diese Art als eine Ausgangsform für die übrigen Acraspeden betrachten.) Bei Aurelia aber tritt eine weitgehende Metamorphose des Schirmrandes ein, die sich auf ein sehr ungleiches Wachsthum der einzelnen Theile zurückführen lässt (Taf. X. Fig. 19). Die acht Paar Sinneslappchen (sl) nämlich wachsen verhältnissmässig nur langsam weiter. Dagegen beginnt die eingebuchtete Randstrecke zwischen ihnen sich weit rascher zu entwickeln und einen besonderen lappenförmigen Vorsprung (tl) zu bilden, an dessen Unterseite sich kleine Tentakeln (t) anlegen. Bald sind diese Tentakellappen so weit hervorgewachsen, dass sie auf gleiche Höhe mit den acht Paar Sinneslappen zu liegen kommen und mit ihnen alternirend den nun 16lappigen Schirmrand zusammensetzen. Auf diesem Stadium besitzt die kaum einen Zoll grosse Aurelia, von der ungleichen Anzahl der Lappen abgesehen, in der Bildung des Schirmrandes die grösste Aehnlichkeit mit der erwachsenen Phacellophora (vergleiche Taf. X. Fig. 16 und 19). Mit der weiteren Grössenzunahme schwindet aber auch diese Aehnlichkeit. Die acht Tentakellappen gewinnen mehr und mehr durch stärkeres Wachsthum das Uebergewicht über die Sinneslappchen, bis diese endlich ganz in den Hintergrund gedrängt werden. So kommt es, dass beim erwachsenen Thier (Taf. X. Fig. 14) der Schirmrand nur aus den acht sehr breiten tentakeltragenden Lappen zu bestehen scheint. Erst bei sorgfältigem Zusehen wird man in den Buchten zwischen ihnen auch die acht Paar relativ kleiner Sinneslappchen gewahr, die im Vergleich zu früher und zu Pelagia uns gleichsam als rudimentäre Organe erscheinen.

Wenn wir jetzt am Schluss dieses Abschnittes noch einen Blick auf die übrigen von uns nicht beobachteten Acraspeden werfen, so zeigen uns die Untersuchungen von AGASSIZ, HAECKEL, GRENACHER, BRANDT u. s. w., dass überall in der Form und dem Bau der Sinneskörper eine grosse Einförmigkeit herrscht. Auch findet bei allen Arten eine Umhüllung derselben von zwei Sinneslappchen, wie bei Pelagia, Phacellophora und Aurelia, in mannigfach modificirter Weise Statt. Verschiedenheiten lassen die einzelnen Familien der Acraspeden unter einander in der Anzahl der Sinneskörper erkennen, welche zu acht, zwölf oder sechzehn am Schirmrand auftreten können. Am weitesten verbreitet ist die Zahl acht. Sie findet sich bei den Nausithoidae, Pelagidae, Cyanidae, Aureliae, Rhizostomidae, Cepheidae, Cassiopeidae und Crambessidae; mit zwölf Sinneskörpern sind allein die Polyclonidae und mit sechzehn die Sthenonidae (Phacellophora und Heccadecoma) versehen.

Literatur. Von den Sinnesorganen der Medusen sind die Randkörper der Acraspeden, da sie durch ihre ansehnlichere Grösse auch dem unbewaffneten Auge sichtbar sind, am frühesten bekannt geworden und haben den älteren Zoologen zu den verschiedensten Deutungen Veranlassung gegeben. Schon OTTO FRIEDRICH MÜLLER (66) beschreibt in seiner Zoologia Danica am Schirmrand von Aurelia aurita am Ende von acht radial verlaufenden Kanälen acht hohle Körper, deren Enden mit einer schwärzlichen pulverigen Substanz erfüllt sind. Da er letztere öfters in das Wasser (wahrscheinlich durch Verletzung bei der Präparation) austreten und sich zertheilen sah, so deutet

er sie als Excremente, die acht Kanäle für Därme und unsere Sinnesorgane für die acht After der Meduse. Nach ihm hat GAEDE (31) wieder die Randkörper bei *Aurelia aurita* beobachtet und gefunden, dass die körnige aus sechseckigen Partikelchen bestehende Substanz in eine feine Haut eingeschlossen ist und nur durch ein Zerreißen derselben austreten kann; er verwirft daher die Deutung MÜLLER's, ohne indessen eine andere an ihre Stelle setzen zu können. Auch EYSENHARDT (27) spricht in seiner genauen Anatomie von *Rhizostoma* nur von acht räthselhaften Körpern. Er beschreibt über ihnen ganz richtig eine ovale Verdickung der Schirmgallerte, unsere Decklamelle, und in derselben eine längliche Grube. ROSENTHAL (76) betrachtet die von O. F. MÜLLER entdeckten Gebilde als Schleim absondernde Organe. Er macht auf die erdige Beschaffenheit der Concremente aufmerksam und da er dieselben sich nicht in Schwefelsäure auflösen sah, erklärt er sie für Sandkörnchen. ESCHSCHOLZ (26) führt den Namen „Randkörper“ ein; er lässt die Organe, in welchen der durch die Kanäle hingeleitete Nahrungssaft eine Umänderung erleiden soll, die Stelle der Leber vertreten. TILESIIUS (83) nennt sie Schirmrandbläschen und erblickt in ihnen Respirations- und Excretionsorgane, die Nachts „einen matten Phosphorschein aushauchen“. OKEN (73) möchte in ihnen Ansätze zu Rippen wie bei den Rippenquallen sehen.

Die hier gegebenen kurzen Referate zeigen deutlich, wie sich die älteren Beobachter in ihrem Urtheil über die Function der Randkörper nicht haben einigen können. Erst EHRENBURG (24) hat in seiner Abhandlung „über die Acalephen des rothen Meeres und über den Organismus der Medusen der Ostsee“, eine Wendung in dieser Frage herbeigeführt. Er findet, dass die von ROSENTHAL beschriebenen Krystalle in Säuren löslich sind, und schliesst daraus, dass sie nicht aus Kieselerde, sondern aus kohlensaurem Kalk bestehen; ferner entdeckt er, dass der Randkörper von *Aurelia* auf seiner dorsalen Fläche mit einem rothbraunen Pigmentfleck versehen ist. Diese beiden Beobachtungen werden für EHRENBURG bei seiner Deutung maassgebend. Während er früher annahm, dass die Randkörper der Medusen zu einem männlichen Zeugungsapparate gehörten, weil sie bei den Contractionen des Schirms immer in die Nähe der Eierstocksöffnungen gebracht würden, erklärt er sie jetzt für Sinnesorgane, den Pigmentfleck für ein Auge, die verdickten Epithelpartieen für Markknoten und Augennerven, die umhüllenden Theile für eine Augenkapsel. Diese Ansicht sucht er unter Anderem dadurch zu begründen, dass eine Ansammlung von Kalkkrystallen bei Thieren häufig in der Nähe von Nervensubstanz stattfinden solle (Kalksäcke an den Rückenmarkswurzeln der Frösche).

Die von EHRENBURG ausgesprochene Deutung fand bei einem Theil der Forscher Anklang, bei anderen Widerspruch. So hält BRANDT (12) in seiner Beschreibung der von MERTENS beobachteten Schirmquallen die Annahme, dass die Randkörper Augen seien, wohl für sicher. Ferner zeigt SARS (78), dass schon bei den von der Strobila sich ablösenden Ephyrae von *Aurelia* die von EHRENBURG als Augen bezeichneten Theile in den tiefen Einschnitten des Schirms entwickelt sind, und dass ein jeder Randkörper auch bereits an seiner Spitze den gelbrothen Pigmentfleck trägt. Dagegen sprechen sich MILNE EDWARDS und DESHAYES (57) gegen EHRENBURG aus: „rothes Pigment sei kein Auge; es sei ein Cirkelschluss, weisse Partien als Ganglien und Nerv zu bezeichnen, weil sie an einem Pigmentfleck endeten“.

Einen neuen Gesichtspunkt führte KÖLLIKER (50), ausgehend von den damals bekannt gewordenen Gehörbläschen der Mollusken, in das Studium der Randkörper ein. Er beschreibt sie als birnförmige Bläschen, die an einem Ende ein Häufchen Krystalle von kohlensaurem Kalk und an ihren inneren Wänden Flimmerhaare besitzen. Ihren Binnenraum lässt er irriger Weise nicht mit dem Gastrovascularsystem zusammenhängen, sondern durch ein rundes Loch an der oberen Fläche

der Scheibe direct nach Aussen münden. Indem KÖLLIKER in der Deutung der Pigmentflecke der Ansicht EHRENBURG's sich anschliesst, hierbei aber hervorhebt, dass nur wenige Discophoren Pigmentflecke besitzen, wirft er zugleich die Frage auf, was für eine Bedeutung man den Krystallhaufen oder da wo keine Augen sich finden, den Randkörpern zuschreiben solle? „Die Thatsache des Vorkommens von Augen“, heisst es in seiner kurzen Abhandlung, „und höchst wahrscheinlich von Nerven und einem Ganglion an dieser Stelle des Leibes einiger Medusen zeigt uns schon die Möglichkeit, dass andere Sinnesorgane, wenn sie bei diesen Thieren sich finden sollten, wohl an dieser Stelle vorkommen könnten, und in der That, je mehr man über die Structur dieser bis dahin räthselhaften Organe nachdenkt, um so plausibler erscheint es, in den Krystalle umschliessenden Kapseln Gehörbläschen zu sehen. Bedenken wir, dass die einfachste Form des Gehörorgans, wie uns die Entwicklungsgeschichte und vergleichende Anatomie lehrt, ein mit Concrementen von kohlensaurem Kalk gefülltes Bläschen ist, an dem ein Nerv sich verzweigt, so steht wahrlich meiner Deutung nur das im Wege, dass man die Nerven der Kapsel der Randkörper noch nicht gefunden hat, worauf aber bei unserer sonstigen mangelhaften Kenntniss des Nervensystems dieser Thiere Niemand grosses Gewicht legen wird.“

In demselben Jahre wie KÖLLIKER erklärte auch WILL (85 und 86) in einem Schreiben aus Triest, dass die Randkörperchen der Medusen, wenigstens nach seinen Untersuchungen an *Cephea*, Gehörorgane sind. — Die KÖLLIKER'sche Ansicht brach sich jetzt rasch Bahn. So wurden in SIEBOLD's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie die Randkörper im Capitel über Sinnesorgane abgehandelt und als Gehörwerkzeuge deswegen bezeichnet, weil „die in den Kapseln enthaltenen und durch Säuren brausend löslichen Krystalle den Otolithen der höheren Thiere vergleichbar seien“.

Bei dem Bestreben die Randkörper der *Acraspeden* als Hörbläschen zu deuten, war in der anatomischen Kenntniss ihres Baues ein Rückschritt darin gemacht worden, dass KÖLLIKER die Communication des Binnenraums mit dem Darmkanal in Abrede gestellt hatte. Dieser Irrthum wurde schon nach kurzer Zeit in den Arbeiten von HUXLEY, LEUCKART und GEGENBAUR berichtigt. GEGENBAUR, welcher sich am meisten mit dem Bau und der vergleichenden Anatomie der Sinnesorgane der Medusen beschäftigt hat, weist an *Pelagia* nach, dass der Hohlraum des Randkörpers, den er Ampulle nennt, eine Ausstülpung des Gastrovascularsystems ist und dass eine nach Aussen communicirende Oeffnung fehlt. Die zahlreichen, auf einen Haufen zusammengedrängten Krystalle lässt er von einer Membran allseitig umhüllt sein. Das so entstandene Gebilde bezeichnet er als das Krystallsäckchen und vergleicht er dieses allein den Gehörbläschen der Mollusken und den Randbläschen der *craspedoten* Medusen. Er weicht somit bei der Deutung der einzelnen Theile wesentlich von KÖLLIKER ab, der die Ampulle des Randkörpers gemeinsam mit dem Krystallhaufen als Hörbläschen aufgefasst hat. Ueber die Function der Organe selbst giebt GEGENBAUR kein bestimmtes Urtheil ab. Zu den Sinnesorganen möchte er sie gerechnet wissen, weil sie erstens mit augenähnlichen Bildungen vicariirend auftreten und zweitens nur bei den freilebenden Medusen vorkommen, bei den sessilen Geschlechtsgemmen aber fehlen. Dass Gehörwerkzeuge vorliegen, erscheint ihm zweifelhaft, weil in dem Krystallsack der *Acraspeden* und den Randbläschen der *Craspedoten* keine Flimmerung zu beobachten ist und die Otolithen daher bewegungslos sind, während sie bei den Hörbläschen der Wirbellosen durch Cilien in zitternde Bewegung versetzt werden.

Eine sehr abweichende Beschreibung und Deutung erfuhren die Randkörper der *Acraspeden* in dem im Jahre 1862 erschienenen Medusenwerk von AGASSIZ und CLARK (4). Sie werden hier als zusammengesetzte Augen bezeichnet. Diese Deutung läuft aber nicht auf die früher von EHRENBURG gegebene hinaus. Nicht der Pigmentfleck ist das Auge, wie die meisten Forscher seitdem

angenommen haben, sondern das als Krystallsäckchen gedeutete Gebilde. CLARK, welcher die genauere histologische Untersuchung des Organs übernommen hatte, empfiehlt zum Studium jugendliche Aurelien. Er betrachtet das Krystallsäckchen als Facettenauge, den unterliegenden Theil als Augensiel, die einhüllenden Theile des Schirms als Augenlappen. Bei der mikroskopischen Untersuchung entdeckt er einen hochentwickelten Bau am Facettenauge. Das Plattenepithel auf dem Krystallsäckchen bildet nach ihm eine Cornea, die Krystalle sind Linsen; auch Augenkammern mit Humor aqueus, eine Membrana pupillaris, und ein Corpus vitreum fehlen nicht. Wie gänzlich haltlos diese Angaben sind, die nur aus einer von vornherein befangenen Anschauungsweise entsprungen sein können, geht schon aus der Darstellung unserer eigenen Beobachtungen zur Genüge hervor.

Von jetzt ab sehen wir die Randkörper der Acraspeden bald als Auge, bald als Hörorgane aufgeführt werden. FRITZ MÜLLER erklärt sich für die Deutung CLARK's, wenn die von ihm gegebene Darstellung die richtige sei. HAECKEL führt die Randkörper der Crambessiden, die er freilich nicht mikroskopisch hat untersuchen können, als acht in Einschnitten des Schirmrandes (Augenbuchten) gelegene Augen auf und bezeichnet zwei sie einhüllende Zipfel des Schirmrandes wie AGASSIZ als Augenläppchen (*lobi oculares*). GEGENBAUR dagegen hält in dem Grundriss der vergleichenden Anatomie an der alten Deutung fest.

Die neueste Arbeit über die Randkörper der Medusen hat EIMER (25) im Jahre 1874 geliefert. In derselben macht er uns mit einigen interessanten physiologischen Experimenten bekannt, die wir im synthetischen Theil noch genauer besprechen werden. Hinsichtlich des morphologischen Baues beschränkt er sich auf einige kurze Andeutungen, die er in einer speciellen Arbeit weiter auszuführen verspricht. „Die Verbindung der einzelnen Strahlstücke der Scheibenqualle werde durch Nervenfädchen von ungemeiner Feinheit vermittelt, welche überall den Gallertschirm dieser Thiere durchziehen; ihr Nervensystem sei somit ähnlich beschaffen, wie dasjenige, welches er von Beroë beschrieben habe.“ Körperliche Ganglien habe er bis jetzt bei den Acraspeden nicht auffinden können. Dagegen treffe er in der Umgebung der Randkörper ungewöhnlich zahlreiche Nervenelemente (Fasern und Zellen), „Elemente, welchen ohne Zweifel zum Theil die Aufgabe zufalle, die contractilen Zonen zu beherrschen, während sie zum anderen Theil zu den Randkörpern selbst treten.“

Welche Theile EIMER für nervöse Gebilde bei Aurelia erklärt, können wir aus diesen kurzen Andeutungen nicht ersehen. Wir können nur auf Grund unserer Beobachtungen die von früheren Autoren gemachten Angaben bestätigen, dass in der Gallerte sich Stützfasern und Bindegewebszellen vorfinden, und haben weiterhin hinzuzufügen, dass bei den Medusen keinerlei Anknüpfungspunkte an den von EIMER bei Beroë in der Gallertsubstanz des Körpers beschriebenen Nervenplexus sich ergeben.

Schliesslich gehen wir noch auf die so eben erschienene Abhandlung von CLAUS (20) ein, in der eine Anzahl Beobachtungen über die Sinnesorgane und das Nervensystem einiger Acraspeden mitgetheilt werden. CLAUS beschreibt ein besonderes Riechorgan auf der dorsalen Fläche der über jedem Randkörper von Aurelia gelegenen Deckplatte, welche er Trichterplatte nennt. Er findet hier eine Grube, deren „im lebenden Zustand wimperndes Epithel eine ganz andere Beschaffenheit als das der Umgebung und namentlich zahlreiche sehr hohe und schmale Cylinderzellen besitzt, welche alle Charaktere eines Sinnesepithels tragen“. Unter diesem verlaufen fibrilläre Streifen, welche sich wie Bündel von Nervenfibrillen verhalten. Leider sind wir bei unseren Untersuchungen von Aurelia, welche uns nur in einem Exemplar frisch zur Verfügung stand, auf das von CLAUS zuerst entdeckte Organ nicht aufmerksam geworden. Als eine zweite Art von Sinnesorganen führt CLAUS die Randkörper auf. Bei ihrer histologischen Untersuchung hat er erstens in dem verdickten und

Wimpern tragenden Ektodermepithel des Stiels eine tiefe Lage von Ganglienzellen und Nerven-fibrillen beobachtet; zweitens hat er noch auf eine paarige in Form zweier Zapfen angeschwollene Verdickung aufmerksam gemacht, die an der Basis des Randkörpers liegt und durch eine Anhäufung von Ganglienzellen und Nervenfibrillen unter dem Epithel gebildet wird. Endlich konnten noch bei *Chrysaora* eine grössere Menge von Ganglienzellen aufgefunden werden, die unter dem Epithel der mächtig entwickelten, quergestreiften Ringmuskulatur zerstreut liegen und die motorischen Centren derselben sind. CLAUS weist mithin bei *Aurelia* und *Chrysaora* ähnliche Zellelemente nach, wie wir sie bei *Craspedoten* sowohl, als auch bei *Acraspeden* als Theile eines Nervensystems beschrieben haben. Dagegen ist ihm die nervöse Beschaffenheit des Epithels der Sinneskörper entgangen. Ferner bestehen zwischen seinen Angaben und den unsrigen einige Differenzen, die durch erneute Untersuchungen ausgeglichen werden müssen; wir meinen das Vorkommen von Ganglienzellen in der Nervenfaserschicht unter dem Sinnesepithel und die paarige an der Basis eines Randkörpers als Ganglion gedeutete Verdickung.

III. Die Charybdeiden.

Eine dritte Form von Sinneskörpern zeigt uns unter den *Acraspeden* die so eigenartig organisierte Familie der Charybdeiden, über deren systematische Stellung die Anschauungen noch vielfach auseinander weichen. Wenn wir die Gruppe an dieser Stelle aufführen, so geschieht dies allein wegen der Beschaffenheit ihrer Sinneskörper, welche sich an diejenigen der *Acraspeden* am meisten anschliessen. Da wir selbst nicht Gelegenheit hatten, die in unseren Meeren seltene *Charybdea marsupialis* zu beobachten, so geben wir, um unsere Darstellung von den Sinnesorganen der Medusen nach allen Seiten zu vervollständigen, eine ausführliche Schilderung der Ergebnisse, zu welchen frühere Forscher wie namentlich GEGENBAUR und FRITZ MÜLLER gelangt sind. — Die Sinneskörper von *Charybdea marsupialis* hat zuerst MILNE EDWARDS beobachtet und da er seine Untersuchung wahrscheinlich nur mit der Lupe anstellte, für Ovarien gehalten, indem er die lichtbrechenden Körper und die Krystalle im Krystallsacke als Eier deutete und für diese Verhältnisse Analogien mit anderen Thieren aufzusuchen sich bestrebte (32). GEGENBAUR (32) hat diesen Irrthum aufgeklärt und gleichzeitig von den augenartigen Sinneskörpern dieser Meduse eine genaue Beschreibung und Abbildung gegeben, die uns in die vorliegenden Verhältnisse einen vollen Einblick gewährt. Wir lassen daher seine Beschreibung hier wörtlich folgen und haben wir dieselbe unserem Leser dadurch anschaulicher zu machen gesucht, dass wir auch die Abbildungen GEGENBAUR's auf unsere Tafel IX. Fig. 9 und 14 mit aufgenommen haben.

„*Charybdea marsupialis* trägt ihre vier Randkörper auf schlanken Stielen und birgt sie in vier noch weit oberhalb der Randausschnitte des glockenförmigen Körpers eingegrabenen Nischen, die zu zwei Dritttheilen ihrer Höhe von einem dünnen, am freien Rande zierlich ausgeschweiften Blättchen überdeckt werden. In Fig. 14 ist dieses Verhalten bei geringer Vergrösserung veranschaulicht; sk stellt den Randkörper mit seinem Stiele, sb die Nische vor, δ ist die deckende Lamelle, die nichts anderes ist, als eine Fortsetzung der glashellen Substanz der Glocke.“

„Der Randkörper selbst (Fig. 9) ist von unregelmässig viereckiger oder ovaler Gestalt mit schräg gestellter Längsaxe und an das dünne Ende eines beweglichen contractilen Stieles befestigt. Dieser inserirt sich mit seiner dicker gewordenen Basis genau in der Mitte des oberen querlinearen

Nischenrandes, und bildet dort, indem er mit dem Deckplättchen und der Substanz der Glocke verschmilzt, eine doppelwulstig nach aussen vorragende Anschwellung. In seiner Längsaxe besitzt der Stiel einen Kanal, der mit trichterförmiger Erweiterung beginnend, mit beträchtlich verengtem Lumen in die Substanz des Randkörpers hineintritt, sich etwas wenig erweitert, um dann nach kurzer Einschnürung sich in eine unregelmässig viereckig gestaltete Ampulle (ga) fortzusetzen und damit zu enden. Diese Ampulle, deren Gestalt am besten aus der gegebenen Abbildung (Fig. 9) zu ersehen ist, nimmt einen beträchtlichen Theil des Inneren vom Randkörper ein und wird theils von einem kleinzelligen gelblichen Gewebe, das gewissermassen die Grundsubstanz des Randkörpers bildet, theils von sogleich zu beschreibenden Gebilden begrenzt. An dem Ursprunge des Stiels von der Glocke lässt sich der Kanal in Fortsätze des Magens verfolgen, so dass auch hier der Zusammenhang der Randkörperampulle mit dem Gastrovascularsystem nachzuweisen ist. Die ganze Innenfläche des Kanals sowohl wie der Ampulle, ist mit Cilien ausgekleidet, und der Inhalt besteht aus einem hellen Fluidum, welches zahlreiche Zellen einschliesst, nebst feinen Moleculen und vielen kleinen Körperchen verschiedener Art und Form. Alle diese wirbeln vielfach durcheinander und finden sich in grösserer Anzahl an der etwas verbreiterten und ausgebuchteten Partie der Ampulle, welche schräg gegenüber dem Eintritte des Kanales liegt. Die Strömung der Flüssigkeit geht in bestimmter Richtung vor sich, so dass immer an einer Wand das Absteigen und an der gegenüberstehenden das Aufsteigen der Formelemente gesehen wird.“

„An der vorhin erwähnten grösseren Fläche der Ampulle und in dem meist nach abwärts gerichteten Theile des Randkörpers und am weitesten von der Eintrittsstelle des Kanales entfernt liegt ein etwas abgeplatteter von der Seite gesehen nierenförmiger Sack (o) von 0,14“ im Durchmesser. Er lagert so dicht an der Ampullenwand, dass er sie an mehreren Stellen etwas eindringt. Das Contentum dieses Sackes besteht dicht aus Krystallen, die rhombische oder trigonale Begrenzungsflächen darbieten und von bedeutender Härte sind. Ich fand sie gleichfalls in Säuren (Chrom- und Essigsäure) unlöslich. Die Membran des Sackes ist sehr dünn, scheinbar structurlos und elastisch.“

„Gerade der Insertionsstelle des Stieles gegenüber und in der verlängerten Axe des Kanales erblickt man ferner eine unregelmässig geformte, zuweilen rundliche Masse schwarzen Pigmentes (oc), die an Umfang etwa dem des Krystallsackes gleichkommt, in Fällen ihn auch übertrifft. Aus dieser ragt mit fast halbkugelige Fläche ein heller lichtbrechender Körper (l) von 0,1“ Durchmesser, und giebt sich als vollkommene Kugel zu erkennen, sobald man ihn aus der Pigmentmasse herausgeschält hat. Er wird, soweit er im Randkörper steckt, ausschliesslich von der Pigmentmasse umfasst, ohne dass noch eine andere Substanz sich dazwischen lagert. Ebenso wenig ist an seiner unteren Partie ein besonderer Ueberzug sichtbar. Die Pigmentmasse selbst, welche hie und da um die lichtbrechende Kugel mit kleinen Vorragungen sich herumwölbt, wird ringsum von der gelblichen Grundsubstanz des Randkörpers umlagert und wird sogar an der vorderen Fläche bis zum Rande der Kugel davon überdeckt; nur mit ihrer hinteren Fläche berührt sie einen Theil der Wand der flimmernden Ampulle. Seitlich von diesem ungewöhnlichen Organe bemerkt man noch ein solches kleineres, welches fast im rechten Winkel zur Axe des vorigen nach oben gerichtet ist; dicht dabei, zuweilen zwischen diesen beiden Organen sieht man noch ein drittes, ebenso gebaut aber von viel geringerer Grösse und häufig (wie in Fig. 9) mit einem langen Pigmentstreifen in die Grundsubstanz ragend. Ausserdem kommen in den einzelnen Randkörpern noch mehrere des lichtbrechenden Körpers entbehrende Pigmentflecken vor, deren Gestalt und Lagerung durchaus unbeständig ist. Diese Unbeständigkeit erstreckt sich zuweilen auch auf die grösseren Organe, und ich fand von den

acht Randkörpern der zwei untersuchten Exemplare von *Charybdea marsupialis* kein völlig gleich zusammengesetztes Paar.“

Nach GEGENBAUR hat FRITZ MÜLLER (70) bei zwei anderen Arten der Charybdeiden, bei *Tamoya haplonema* und *quadrumana*, die Sinneskörper beschrieben und gleichzeitig auch Angaben über die Anwesenheit eines „mit überraschender Deutlichkeit ausgeprägten Nervensystems“ gemacht. Wie bei *Charybdea* entspringen die vier Randkörper im Grunde einer Nische mit einem dünnen Stiel von der oberen Wand derselben. Es sind unregelmässig kugelige Körper, deren Oberfläche mit Cilien bedeckt ist. Sie enthalten ein Krystallsäckchen und einen kleineren und grösseren lichtbrechenden Körper, der von Pigment umhüllt ist. FRITZ MÜLLER deutet die Pigmentflecke als Augen, hält es dagegen für zweifelhaft, ob man den unregelmässig krystallinischen Endkörper ohne Weiteres den frei in einer Blase bewegten Otolithen der Mollusken oder den Randbläschen der niederen Schirmquallen parallelisieren und als Gehörorgan deuten dürfe.

Das Nervensystem der Charybdeiden glaubt MÜLLER in einem weisslichen oder gelblichen Streifen zu erkennen, der in der Höhe der Randkörper in der inneren Wand der Seitentaschen ringförmig um die Höhle der Glocke verläuft, sich auch an bestimmten Stellen zu Ganglien verdickt und einen anscheinlichen Nerven in den Stiel der Randkörperchen sendet.

Einige kurze Andeutungen über die Sinnesorgane der Charybdeiden giebt endlich noch SEMPER (80) in einem Bericht über seine Reise nach den Philippinen. Die vier Randkörper sitzen nach ihm über dem Scheibenrand in vier verschliessbaren Taschen. Ein Nervenring, welchen er gleichfalls beobachtete, „steigt vom Randkörper etwas in die Höhe, biegt sich dann herunter und erreicht in der Mittellinie des Basalstückes eines Tentakels dicht am Aussenrand der Scheibe seine tiefste Stelle und steigt dann im nächsten Octant des Scheibenumkreises wieder zu dem nächsten Randkörper empor.“

SYNTHETISCHER THEIL.

In dem analytischen Theil dieser Arbeit haben wir eine grössere Anzahl von Medusen auf den Bau ihres Nervensystems und ihrer Sinnesorgane untersucht; wir konnten hierbei über ein Material verfügen, welches alle Hauptgruppen der Medusen umfasst und auch einen grossen Theil der innerhalb der Hauptgruppen unterschiedenen Familien durch eine oder mehrere Arten vertreten enthält. Den vollständigsten Ueberblick haben wir über die Trachymedusen gewonnen, von denen uns keine der von früheren Forschern aufgestellten Familien fehlt. Da uns hier sogar Repräsentanten der wichtigsten Gattungen vorgelegen haben, so können wir uns wohl mit Bestimmtheit dahin aussprechen, dass eine Untersuchung der wenigen von uns nicht beobachteten Genera keine wesentlich neuen Gesichtspunkte ergeben wird.

Weniger vollständig ist die Reihe der Acraspeden, Ocellaten und Vesiculaten. Von den Vesiculaten, welche nach A. AGASSIZ (2) in sieben Familien zerfallen würden, haben wir drei Familien nicht kennen gelernt: die Polyorchidae, Laodiceidae und Melicertidae, somit Medusen, die nach den Angaben der Autoren keine Hörbläschen besitzen; es ist dies in so fern zu bedauern, als möglicherweise sich bei denselben noch primitivere Formzustände der Gehörorgane finden als bei *Mitrocoma Annae*, der in dieser Hinsicht am einfachsten gebauten unter den von uns berücksichtigten Arten. Wenn wir indessen hiervon absehen, so sind wir mit den wichtigsten Modificationen bekannt geworden, in welchen — nach den vorliegenden Schilderungen zu schliessen — die den Gegenstand unserer Arbeit bildenden Organe vorkommen.

Noch grösser möchte auf den ersten Blick die Lücke bei den Acraspeden erscheinen; allein eine Prüfung der einschlägigen Literatur ergiebt, dass hier eine grosse Einförmigkeit in der Bildung des Nervensystems und der Sinnesorgane herrscht, dass daher unsere in den wichtigsten Punkten unter sich übereinstimmenden Beobachtungen an *Phacellophora*, *Pelagia* und *Aurelia* uns zugleich einen Maassstab für die Beurtheilung der übrigen Acraspeden an die Hand geben. Besonderheiten scheinen nur bei *Nausithoë* und bei den Charybdeiden vorhanden zu sein; da nun die erstere in zahlreichen Exemplaren uns zu Gebote stand, so haben wir nur zu beklagen, dass wir die zuweilen im Mittelmeer auftretende *Charybdea marsupialis* nicht haben erhalten können.

Was schliesslich die Ocellaten anlangt, so ist es uns am wenigsten fühlbar geworden, dass die Zahl der untersuchten Arten im Verhältniss zur grossen Menge der bekannten Formen ausserordentlich spärlich ist. So mannigfaltig im Allgemeinen die Gruppe gestaltet ist, so einfach verhält sie sich in Bezug auf den Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane.

Aus den erörterten Gründen sind wir der Ansicht, dass die beobachteten Arten uns ein ziemlich erschöpfendes Bild von den Formen geben, in denen das Nervensystem und die Sinnesorgane, speciell die Ocellen und Gehörorgane, bei den Medusen auftreten.

Bei der anatomischen Untersuchung waren wir einerseits bemüht, den allgemeinen Aufbau der Organe und ihre Lagebeziehungen zu den umgebenden Theilen festzustellen, andererseits haben wir überall, wo wir über ein genügendes Material zu verfügen hatten, eine möglichst genaue histologische Analyse angestrebt. Hierbei kam es uns sehr zu Statten, dass wir aus jeder Hauptgruppe ein oder mehrere günstige Objecte in reichlicher Anzahl erhalten konnten. An diesen haben wir die histologische Untersuchung bis zur völligen Isolirung der jedesmal das Organ zusammensetzenden Elementartheile fortgeführt und glauben so zu der Vollständigkeit im Verständniss des Baues gelangt zu sein, welche man ausgehend von den entsprechenden Organen höherer Thiere verlangen kann.

Auf Grund der erhaltenen Resultate scheint es uns jetzt schon möglich, eine zusammenfassende Darstellung vom Nervensystem und den Sinnesorganen der Medusen zu geben, indem wir die im analytischen Theil gewonnenen Bausteine zu einem einheitlichen Ganzen zusammenfügen. Bei dieser zusammenfassenden Darstellung werden wir einerseits die morphologischen Beziehungen, in welchen die in den einzelnen Familien oft so verschiedenartig gestalteten Organe zu einander stehen, näher zu erörtern haben, andererseits müssen wir uns noch über die functionelle Bedeutung, welche den Organen zukommt, eingehender aussprechen. Im analytischen Abschnitt haben wir die Bezeichnungen Nervensystem, Hörbläschen, Ocellen u. s. w. für Theile angewandt, welche den entsprechenden Theilen anderer Thiere keineswegs so ähnlich sind, dass ihre physiologische Gleichwerthigkeit so ohne Weiteres als unbestreitbar angesehen werden dürfte. Besonders gilt dies von den sogenannten Randkörpern, den Hörbläschen und Hörkölbehen, deren Function bis in die Neuzeit in sehr verschiedenem Sinne gedeutet worden ist. Wir haben somit noch nachträglich die aus praktischen Gründen schon im Voraus eingeführten Benennungen zu rechtfertigen. Wie bei den Einzelschilderungen behandeln wir auch hier das Nervensystem und die Sinnesorgane getrennt und schicken jedesmal einen geschichtlichen Abriss von dem Entwicklungsgang voraus, den unsere Kenntnisse vom Bau und von der Function der betreffenden Organsysteme genommen haben.

Die Ergebnisse unserer Beobachtungen haben uns weiterhin zu Reflexionen veranlasst, welche über den engeren Kreis der sich unmittelbar aus den Einzeluntersuchungen ergebenden Folgerungen hinausgehen und in zwei weiteren Capiteln erörtert werden sollen. — Jede vergleichend anatomische Bearbeitung eines wichtigen Organsystems innerhalb einer Thiergruppe regt die Frage an: In wie weit stimmt die zur Zeit gültige systematische Anordnung der Gruppe mit der Anordnung überein, welche man unter Zugrundelegen des betreffenden Organsystems erhalten würde. Kann zwar ein einzelner Theil der Organisation nie allein maassgebend sein, um die systematische Verwandtschaft der Thiere festzusetzen, so ist er doch immer ein Prüfstein, in wie weit richtige Eintheilungsprincipien im einzelnen Fall zur Anwendung gekommen sind. Als einen solchen Prüfstein von hervorragendem Werth für die Bestimmung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Familien und Ordnungen der Medusen betrachten wir den Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane.

Zweitens sind die von uns bei den Medusen gewonnenen Resultate geeignet, zu Fragen nach der Genese des Nervensystems und der Sinnesorgane in der Thierreihe anzuregen. Ist doch

gerade der Ursprung dieser Organe eines der interessantesten Probleme, welche die histogenetische Forschung sich stellen kann.

Der synthetische Theil gliedert sich somit in drei Abschnitte; von diesen behandelt der erste Abschnitt die Morphologie und Physiologie 1. des Nervensystems und 2. der Sinnesorgane, der zweite die systematische Bedeutung dieser Organe, im dritten Abschnitt werden wir versuchen, eine Theorie von der Genese des Nervensystems und der Sinnesorgane zu geben.

Erster Abschnitt.

1. Morphologie und Physiologie des Nervensystems der Medusen.

Die Frage nach der Existenz eines Nervensystems bei den Medusen ist eine sehr alte; sie wurde am Ende des vorigen und am Anfang des jetzigen Jahrhunderts, als man die Medusen einer genaueren anatomischen Prüfung zu unterziehen begann, schon aufgeworfen und ist von da bis in die Neuzeit einer der zweifelhaftesten Punkte in der Medusen-anatomie geblieben. Auf der einen Seite schien es ein physiologisches Erforderniss zu sein, ein Nervensystem Thieren zuzusprechen, die eine so beträchtliche Vollendung in ihren animalen Leistungen erkennen lassen und sich zum Theil wenigstens durch eine grosse Reizbarkeit und Präcision in ihren Bewegungen auszeichnen; auf der anderen Seite suchte die anatomische Forschung vergeblich nach Theilen, die dem Nervensystem anderer Thiere verglichen werden konnten, oder sie war, wenn sie sich einen weiteren Spielraum in der Deutung gestattete und einzelne nicht gerade einem Nervensystem ähnliche Bildungen für nervös erklärte, um Gründe verlegen, diese Auffassung zu stützen. Das hervorgehobene Verhältniss ist nicht ohne Einfluss auf den geschichtlichen Entwicklungsgang unserer Kenntnisse vom Nervensystem der Medusen geblieben. Die Forscher, welche bei der anatomischen Beurtheilung den physiologischen Gesichtspunkten in ausgedehnterem Maasse Rechnung trugen, beruhigten sich bei der Deutung einzelner Körpertheile als Ganglien oder Nervenstränge leichter als andere, die einen kritischen Standpunkt einnahmen und nur von der anatomischen Beschaffenheit der Theile ausgingen. Da nun die meisten Angaben über ein Nervensystem der Medusen anatomisch ungenügend begründet sind und sich mehr oder minder auf das an und für sich berechnete Bestreben, ein Nervensystem zu finden, zurückführen lassen, so wird das Schwanken der Ansichten verständlich, welches lange Zeit auf diesem Gebiet geherrscht hat.

Wenn auch schon PETRUS FORSKAL (30) im Jahre 1775 bei einer *Pelagia* rothe Streifen, welche von der Spitze der Scheibe nach dem Rande verlaufen sollten, als Nerven deutete, so überwog doch am Ausgang des 18. und während der ersten Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts die Ansicht, dass die Medusen Organismen ohne Nerven seien. So hoben CHAMISSE und EYSENHARDT (16) in ihrer Charakteristik der Medusen hervor: *corpus gelatinosum etc. nervis destitutum*. ROSENTHAL (76), der anfänglich selbst glaubte, einen Nervenring mit Radialnerven beobachtet zu haben, entschied sich schliesslich gegen die Existenz eines solchen, und auch OKEN (73) sprach sich in seiner Naturgeschichte dahin aus, dass Nichts von Nerven vorhanden sei.

Es ist bezeichnend, dass der erste, welcher mit Bestimmtheit den Medusen ein Nervensystem zuschrieb, EHRENBERG (24) ist, der Erfinder des „ihm eigenen Principis überall gleich vollendeter Entwicklung“. Derselbe schilderte bei *Aurelia aurita* zahlreiche Ganglienknotten, zu denen auch die

Anschwellungen der Sinneskörper gehören, und leitete hiermit, wenn schon seine Darstellung vielfach auf Widerspruch stiess und namentlich von MILNE EDWARDS (57) auf das lebhafteste bestritten wurde, eine Periode der Forschung ein, in der die Ueberzeugung von der Anwesenheit eines Nervensystems bei den Medusen zu immer allgemeinerer Geltung gelangte. Die erste Zeit über wurden sehr heterogene Gebilde als Theile eines Nervensystems in Anspruch genommen; so hielt KÖLLIKER (50) den Radialmuskel der *Geryonia* für nervös und v. BENEDEN (10) erklärte die Geschlechtsorgane von *Obelia* für Ganglien, eine Annahme, die jedoch sehr bald durch DESOR (21) und KROHN (54) widerlegt wurde. Später richtete sich die Aufmerksamkeit mehr auf den Schirmrand als denjenigen Theil des Medusenkörpers, der sich experimentell als der empfindlichste auswies und ausserdem durch die Anwesenheit der Sinnesorgane sich auszeichnete. Wenn wir von MC. CRADY (62) absehen, der noch einen Theil des Ringkanals als Nerven deutete, so ist es bei den Craspedoten wenigstens fortan nur ein bestimmter Zellstrang, über dessen nervöse oder nicht nervöse Natur die Ansichten der Forscher auseinandergingen. Derselbe liegt nach aussen vom Ringkanal und bildet einen am Schirmrand verlaufenden Wulst, der auch von uns bei einigen Arten ganz, bei anderen wenigstens zum Theil dem Nervensystem zugerechnet wird.

Der fragliche Zellstrang wurde zum ersten Mal von L. AGASSIZ (3) bei einigen Ocellaten (*Hippocrene* und *Sarsia*) und Vesiculaten (*Tiaropsis*) beobachtet und als Ringnerv bezeichnet. Später wurden die Angaben von AGASSIZ von verschiedenen Seiten, so von LEUCKART (59), HENSEN (41) und SEMPER (80) bestätigt, während andererseits CLAUS (18) und ALLMAN (6) sich gegen sie erklärten; einen sehr entschiedenen Vertreter fanden sie in FRITZ MÜLLER (67—71), der bei *Cuninen*, *Geryoniden* und *Charybdeiden* den Ringnerv als einen Strang mit gangliösen Anschwellungen an der Basis der Sinnesorgane beschrieb.

Unter den genannten Autoren spricht nur LEUCKART von einer fibrillären Beschaffenheit des sogenannten Ringnerven, alle übrigen dagegen wurden bei ihrer Deutung allein durch einige äusserliche Aehnlichkeiten bestimmt, welche der Zellstrang mit der Ganglienkeite der Wirbellosen besitzt; es fehlte somit an einer histologischen Begründung der Auffassung; namentlich war der Nachweis von Nervenfasern und Ganglienzellen nicht beigebracht. Wir müssen es daher als einen wichtigen Fortschritt ansehen, dass HAECKEL (37) bei den *Geryoniden* in dem Randwulst einen faserigen Strang nachwies und in denselben Nervenfasern und Ganglienzellen unterschied. Ferner ist von Bedeutung, dass HAECKEL im Zusammenhang mit dem Nervenring die an das Hörbläschen herantretenden Nervenstämme beobachtete. Dieser Darstellung pflichteten später CLAUS (19) und ALLMAN (7) bei, wenn auch letzterer sich der Uebertragung der Beobachtungen auf andere Medusen, wie z. B. auf die von ihm untersuchten *Eucopiden*, widersetzte; sie wurde ferner von HARTING (40) und F. E. SCHULZE (79) bestätigt; namentlich schilderte letzterer von *Synecoryne Sarsii* nach aussen vom Ringkanal einen feinfaserigen Strang mit ovalen eingestreuten Kernen, den er nur für einen Nervenring glaubt halten zu können.

Schliesslich ist in der Neuzeit noch von EIMER (25) und ROMANES (75) der Versuch gemacht worden, die Frage nach der Existenz eines Nervensystems auf experimentellem Wege zu lösen; ersterer untersuchte die *Acraspeden*, letzterer dehnte ausserdem seine Beobachtungen auf die *Craspedoten* aus; beide kamen zu dem Resultat, dass die Bewegungserscheinungen nur durch ein bei *Acraspeden* und *Craspedoten* in verschiedener Weise am Schirmrand localisirtes Nervensystem zu erklären seien.

Fassen wir zum Schluss das Resultat, zu dem die Untersuchungen unserer Vorgänger geführt haben, kurz zusammen, so können wir uns dahin aussprechen, dass nach den histologischen Unter-

suchungen HAECKEL's und den Experimenten von EIMER und ROMANES die Existenz eines Nervensystems in hohem Grad wahrscheinlich geworden war. Dagegen fehlten genauere Angaben über die Beschaffenheit und die Anordnung der nervösen Bestandtheile, eine Lücke, die wir durch Anwendung vervollkommneter Methoden nun glauben ausgefüllt zu haben. —

Bei einem Ueberblick über die von uns gewonnenen Resultate fällt sofort der fundamentale Unterschied auf, der im Bau des Nervensystems zwischen allen Craspedoten einerseits und allen Acraspeden andererseits obwaltet. Dieser Unterschied ist so durchgreifend, dass eine einheitliche Betrachtung beider Gruppen überhaupt nicht möglich ist, dass wir beide getrennt besprechen müssen, wobei wir mit den Craspedoten beginnen.

Das Nervensystem der Craspedoten besteht stets aus einem centralen und einem peripheren Abschnitt; ersterer hat sich am Rand der Schwimmglocke localisirt und bildet hier den Nervenring, der durch den Ursprung des Velum in zwei Portionen, den oberen und den unteren Nervenring, geschieden wird.

Der obere Nervenring ist bei vielen Vesiculaten und Ocellaten — am ausgesprochensten ist das Verhalten bei *Aequorea Forskalea* — in einer flachen Schicht ausgebreitet, die sich nur da, wo sie auf der Stützlamelle des Velum liegt, etwas wulstartig verdickt. Der Nervenring setzt sich daher bei den betreffenden Medusen nur undeutlich gegen die Umgebung ab, was uns zu der Annahme berechtigt, dass wir es hier mit einem niederen Grad der Ausbildung zu thun haben. Bei anderen Vesiculaten drängen sich die Nervenfasern am Ursprung des Velum zusammen, wodurch eine grössere Concentration des Organs bedingt wird. Noch in höherem Maass ist dies bei den Trachymedusen der Fall, bei denen der obere Nervenring ein ansehnlicher gegen das Epithel des Velum und des Schirms scharf abgegrenzter Wulst ist; bei den Geryoniden und Trachynemiden wird dieser Wulst noch durch ein eigenthümlich modificirtes Nesselgewebe beträchtlich verstärkt.

Bei allen Craspedoten liegt der obere Nervenring durchaus im Ektoderm; er wird sowohl von der Gallerte, die wir als Vorläufer eines zelligen Mesoderms zu betrachten haben, als auch von dem Entoderm des Ringkanals durch eine Stützmembran getrennt, die histologisch den als Basementmembranes bezeichneten Bildungen anderer Thiere verglichen werden kann. Der Hauptmasse nach wird er von Fibrillen gebildet, die sich durch ihre ganz ausserordentliche Feinheit auszeichnen; zwischen den Fibrillen finden sich verhältnissmässig spärlich eingestreute Ganglienzellen mit meist zwei, selten zahlreicheren Ausläufern, die den Fibrillen an Feinheit nicht nachstehen, im Verlauf sich denselben beimengen und dann nicht weiter verfolgt werden können. Das den Nervenstrang überziehende Epithel verbindet sich mit diesem aufs innigste und unterscheidet sich in auffälliger Weise vom Plattenepithel der Umgebung. Seine Zellen besitzen einen langgestreckten cylindrischen oder fadenförmigen Körper, der am peripheren Ende ein zartes Haar trägt, am centralen Ende in feine Ausläufer sich verlängert. Die Ausläufer zeigen wie die der Ganglienzellen durchaus die Charaktere der Nervenfibrillen, lassen sich auf weite Strecken isoliren und treten in natürlicher Lagerung in den Faserverlauf des Nervenrings über. Am leichtesten sind diese Verhältnisse bei *Carmarina* festzustellen; zugleich gelang es uns bei dieser Meduse noch zwei weitere Elemente im Nervenring nachzuweisen: Stützzellen und eigenthümliche Zellformen, welche einen Uebergang zwischen den Ganglien- und Epithelzellen vermitteln. Die ersteren sind lange cylindrische Gebilde, die mit ihrem freien Ende bis zur Oberfläche des Epithels reichen, nach der Basis zu sich vielfach zerfasern und so sich an die Stützlamelle inseriren. Die zweite Zellform verlangt eine genauere Besprechung. Unter den Epithelzellen fallen stets einige durch die Grösse ihres Körpers und die Masse der von demselben entspringenden Fortsätze auf; sie liegen aussergewöhnlich tief unter der Oberfläche und

erreichen letztere nur mittelst eines langen Fortsatzes, der an seinem freien Ende ein Haar trägt. Bei anderen Zellen ist der periphere Fortsatz kleiner und hört zugespitzt auf, ohne an der Bildung der Oberfläche sich zu betheiligen. Wir haben jetzt eine Ganglienzelle, welche sich nach dem Epithel zu in eine Spitze auszieht und den gewöhnlichen Ganglienzellen um so ähnlicher wird, je mehr die kleine Spitze sich zurückbildet. Diese Beobachtungen machen es uns wahrscheinlich, dass continuirlich Zellen aus dem Epithel ausscheiden und zu Ganglienzellen werden. Dasselbe wird wohl auch von den übrigen Craspedoten gelten, da bei ihnen die gleichen Beziehungen zwischen dem Epithel und dem Faserstrang des Nervenrings vorliegen. Wir werden durch diese Beobachtungen sowie durch theoretische Erwägungen zu der Annahme geführt, dass der obere Nervenring ursprünglich nur von den Ausläufern der Epithelzellen hergestellt wurde, und dass erst später, als diese in die Tiefe rückten und ihren peripheren Fortsatz mit dem Geisselhaar verloren, Ganglienzellen sich entwickelten.

Unterhalb des oberen liegt der untere Nervenring, eingeschaltet zwischen die Musculatur des Velum und der Subumbrella, inmitten eines breiten Saums, in welchem Muskelfasern vollkommen fehlen. Hier bildet er eine dünne aber breite Schicht, die ebenfalls dem Ektoderm angehört und daher von der Gallerte und dem Ringkanal durch eine derbe Stützlamelle getrennt wird. Er besteht aus denselben Elementen wie der obere Nervenring, aus Nervenfasern und Ganglienzellen; beiderlei Bestandtheile besitzen aber eine so wesentlich verschiedene Beschaffenheit, dass man einem isolirten Bündel sofort ansehen kann, aus welchem Theil es stammt. Im unteren Nervenring sind nämlich zahlreiche Nervenfasern von ganz bedeutender Dicke, so dass sie in einem auffälligen Gegensatz zu den, man könnte fast sagen, unmessbar feinen Fibrillen des oberen Nervenrings stehen. Ein zweites unterscheidendes Merkmal ist durch den überraschenden Reichthum an Ganglienzellen gegeben, der sich schon bei oberflächlicher Betrachtung bemerkbar macht. Zugleich sind die Ganglienzellen von einer eigenthümlichen Gestalt, indem ihr Körper höckerartig in das bedeckende Epithel hinein vorspringt.

Von der angrenzenden Subumbrella wird der untere Nervenring durch eine schmale Zone getrennt, in welcher sich isolirte Züge von Nervenfasern und einzelne multipolare Ganglienzellen finden. Diese schicken sehr zahlreiche Ausläufer zum Theil in die Subumbrella, zum Theil in den unteren Nervenring hinein und vermitteln so den Zusammenhang zwischen dem letzteren und einem der Subumbrella angehörigen Plexus, der als Theil des peripheren Nervensystems sogleich besprochen werden soll.

Die geschilderten Elemente werden nach aussen von platten Epithelzellen bedeckt, welche die Ganglienzellen mit zahlreichen Fortsätzen umhüllen, wie die Pigmentzellen der Retina die Stäbchen und Zapfen. Zwischen ihnen sind nur spärliche Sinneszellen eingestreut, welche denselben Charakter besitzen wie die Sinneszellen des oberen Nervenrings, sie sind verhältnissmässig kleine Körper mit nervösen Fortsätzen und einem Sinneshaar.

Wenn wir das Gesagte überblicken, so nimmt ohne Zweifel der untere Nervenring einen höheren Grad der Ausbildung ein als der obere. Für diese Annahme sprechen besonders zwei Momente, 1. die grosse Mannigfaltigkeit der Nervenfasern und Ganglienzellen, 2. das Verhalten des Epithels. In letzterer Hinsicht halten wir es für wichtig, dass die Verbindung mit dem Epithel nahezu völlig gelöst ist. Der Nervenring hat sich gleichsam von seinem Mutterboden abgetrennt und bildet nunmehr eine selbstständige Lage unter dem Epithel. Freilich ist hiermit noch keine Ausscheidung aus dem Ektoderm erfolgt; es würde dies die nächst höhere Stufe der Differenzirung des Nervensystems sein, die aber von keiner Meduse erreicht wird.

Die beiden Theile des Nervenrings werden von einander durch eine meist feine Membran getrennt. Dieselbe ist nichts als ein Theil der Stützlamelle des Velum, die unmittelbar am Schirmrand sich ausserordentlich verdünnt. Bei *Carmarina* haben wir Züge von Nervenfasern die Membran durchbohren und so eine Verbindung vom oberen und unteren Nervenring vermitteln sehen. Es kann wohl kaum zweifelhaft erscheinen, dass derartige Verbindungen auch bei den übrigen Medusen verbreitet sind.

Von derselben einfachen Beschaffenheit, wie der eben besprochene Nervenring, ist auch das periphere Nervensystem der *Craspedoten*; gleichfalls im Ektoderm zwischen dem Epithel und der Basalmembran gelegen, lässt es keine gesonderten Nervenstämme erkennen, sondern tritt uns als ein Plexus von Nervenfasern und Ganglienzellen entgegen. Ein solcher konnte bei allen Medusen in der Subumbrella und bei einigen ausserdem noch in den Tentakeln nachgewiesen werden. In beiden Fällen schiebt er sich zwischen die Muskelfibrillenlage und die Epithelzellenschicht ein und ist am besten an der Subumbrella zu studiren, wo er von schönen, gleichmässig vertheilten multipolaren Ganglienzellen gebildet wird. Die Ausläufer benachbarter Ganglienzellen verschmelzen mit einander oder legen sich in ihrem Verlauf zu kleinen Nervenzügen von zwei bis drei Fäserchen an einander; am Schirmrand vereinigen sie sich mit den Elementen des Nervenrings.

Während ein Theil der Fibrillen des Nervenplexus die Verbindung zwischen den Ganglienzellen, ein anderer Theil die Verbindung mit dem Nervenring herstellt, hängen weitere Fibrillen wahrscheinlich mit den Epithelzellen ihres Verbreitungsbezirks zusammen. Innerhalb der Subumbrella sind letztere ausschliesslich Zellen, welche Muskelfasern an ihrer Basis ausgeschieden haben und von KLEINENBERG (49) als Neuromuskelzellen bezeichnet wurden; an den Tentakeln gesellen sich zu den Neuromuskelzellen noch Sinneszellen hinzu, deren Anwesenheit bei einigen Medusen von uns durch directe Beobachtung festgestellt worden ist und wegen der Beschaffenheit des Epithels auch bei den übrigen nicht zweifelhaft sein kann.

Wie verhalten sich nun in Bezug auf die Verbreitung des Nervensystems die übrigen Theile des Medusenkörpers, die obere Schirmfläche und das Velum? — Auf der Convexität des Schirms haben wir nur platte Epithelzellen und spärliche Nesselzellen gefunden, dagegen jegliche nervösen Bestandtheile vermisst, ein Verhalten, das mit der Unempfindlichkeit der betreffenden Körperoberfläche in Uebereinstimmung steht. Sinneszellen und Nervenfasern finden sich nur in den Mantelspannen und Nesselstreifen der Trachymedusen, Bildungen, die auf den marginalen Theil des Schirms beschränkt sind.

Was das Velum anlangt, so sind unsere Untersuchungen zu keinem bestimmten Abschluss gekommen. Ein Plexus wie in der Subumbrella ist jedenfalls nicht vorhanden, da er uns wohl kaum hätte verborgen bleiben können, wo wir mehrfach nach ihm gesucht haben; entweder fehlen Ganglienzellen überhaupt oder sie sind nur spärlich entwickelt. Wie wir bei nochmaliger Prüfung der Frage neuerdings bei *Trachynema* und andeutungsweise auch bei *Cuninen* gesehen haben, verlaufen hier feine Fäserchen, die vielleicht nervöser Natur sind, unter dem Epithel auf der unteren Seite des Velum in radialer Richtung vom Nervenring nach dem freien Rande hin. Da dieselben keine Kerne enthalten, so spricht diese Beobachtung für die Ansicht, dass die Nervenfasern für die Musculatur des Velum direct von Ganglienzellen des Nervenrings abstammen. Sollte sich diese Ansicht bestätigen, so würde das Velum in einem auffälligen Contrast zur Subumbrella stehen.

Trotz der einfachen Beschaffenheit des peripheren Nervensystems der Medusen sind bei einigen Arten die Ansätze zu einer höheren Differenzirung nicht zu verkennen. Bei *Carmarina*, die unter allen Medusen wohl in morphologischer wie physiologischer Hinsicht am entwickeltsten ist, drängen

sich zahlreiche Fibrillen und Ganglienzellen an den Rändern der blattförmigen Geschlechtsorgane und theilweise auch an den Rändern der Centripetalkanäle zusammen, so dass hier Bildungen entstehen, die, wenn sie auch nicht scharf umgrenzt sind, immerhin schon als Nervenstämme bezeichnet werden können. Noch in einer anderen Weise kommt es zur Bildung von Nervenstämmen, indem Organe, die dem Nervenring anfänglich aufsassen und direct von demselben versorgt wurden, sich von ihrem ursprünglichen Orte entfernen, was dann zur Folge hat, dass die zugehörigen Nervenfasern zu einem gemeinsamen Bündel ausgezogen werden. Auf diese Art entstehen namentlich die beiden Stämmchen, welche an das Gehörkölbchen der Geryoniden treten, sowie die Faserzüge, welche bei den Aeginiden in den Radialfurchen nach den Basen der Tentakeln verlaufen. Mit diesen wenigen Beispielen sind indessen schon die Fälle erschöpft, in denen wir periphere Nervenstämmchen bei den Craspedoten beobachtet haben, im Uebrigen findet sich nur die gleichmässige Ausbreitung der Nervenfibrillen in Form von Geflechten, wie sie bisher bei keinem anderen Thierstamm aufgefunden worden sind.

Bei der zweiten Grundform des Nervensystems, welche den Acraspeden eigenthümlich ist, wird der centrale Theil von einer Anzahl getrennter Abschnitte gebildet, die untereinander durch keine Commissuren zusammenhängen. Die einzelnen Nervencentren sind wie der Nervenring der Craspedoten am Schirmrand entwickelt und nehmen hier die Basis der Sinneskörper ein, die in den Einkerbungen des Schirmrandes zwischen zwei Sinneslappen liegen und meist zu 8, seltener zu 12 oder gar wie bei *Phacellophora* zu 16 vorkommen. Sie sind Ektodermverdickungen, welche entweder die Basen der Sinneskörper rings umgreifen (bei der Mehrzahl der Acraspeden) oder nur die ventrale Seite derselben bedecken (bei *Nausithoë*). Histologisch betrachtet bestehen sie aus Sinneszellen und einer dicken Schicht feinsten Nervenfibrillen, die sich zwischen jene und die Basalmembran einschleibt, dagegen scheinen Ganglienzellen wenigstens bei den von uns untersuchten Arten vollständig zu fehlen, so dass sich die Nervenfaserschicht nur aus den Ausläufern der Epithelzellen zusammensetzen würde.

Ueber das periphere Nervensystem der Acraspeden haben wir keine Beobachtungen gesammelt, zweifeln aber nicht, dass hier ähnliche Verhältnisse wie bei den Craspedoten wiederkehren. In der That hat auch neuerdings CLAUS (20) zahlreiche Ganglienzellen in der Subumbrella von *Chrysaora* entdeckt.

Wenn wir nunmehr das Nervensystem der Acraspeden mit dem der Craspedoten vergleichen, so gelangen wir im Gegensatz zu der herrschenden Auffassungsweise zu dem Resultat, dass das erstere eine viel niedrigere Entwicklungsstufe einnimmt, als das letztere; es lässt sich diese Ansicht nach jeder Richtung hin vertheidigen. Histologisch zeigt das Nervensystem eine primitivere Beschaffenheit, insofern in seinem centralen Theil keine oder nur sehr spärliche Ganglienzellen vorkommen; ferner ist seine Masse eine geringere, da die 8–16 Nervenknotten, welche in den Einschnitten des Mantelrandes liegen, zusammengenommen ausserordentlich viel weniger Nervenfasern enthalten als der Nervenring der Craspedoten. Endlich ist auch die Centralisation eine unvollkommenere, wie daraus hervorgeht, dass das Centralorgan aus einer grösseren Anzahl (8–16) von Einzelorganen gebildet wird.

Was die genetischen Beziehungen der beiden Formen des Nervensystems zu einander anlangt, so ist es im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass sich die eine aus der anderen durch Umbildung entwickelt hat; vielmehr sind wir der Meinung, dass beide aus einer gemeinsamen indifferenten Grundform entstanden sind. Hierbei ist es keineswegs nöthig, dass diese Grundform sich bei einer niedrig organisirten Meduse vorgefunden habe. In der Neuzeit ist es wohl allgemein als sicher

anerkannt, dass die Medusen umgewandelte, an eine pelagische Lebensweise angepasste Polypen darstellen und dass die Grundzüge ihrer Organisation schon bei diesen vorgebildet sind. So liesse sich denn auch das Nervensystem der beiden Medusenabtheilungen aus einer primitiven Form des Nervensystems bei den Hydroiden ableiten. Da der Schirmrand der Medusen, wie wir sogleich noch näher begründen werden, dem Tentakeln tragenden Saum des Hydroidenperistoms entspricht, so würden wir in der anatomischen Beschaffenheit dieses Körpertheils den Ausgangspunkt zu suchen haben, und würde daher die Frage zu beantworten sein, ob sich schon bei den Polypen eine Anhäufung nervöser Elemente am Rand des Peristoms nachweisen lässt.

Die Beantwortung der aufgeworfenen Frage würde noch aus einem zweiten Grund von Interesse sein, da sie wahrscheinlich eine auffallende Eigenthümlichkeit im Bau des Nervenrings der Craspedoten erklären würde. Wie wir gesehen haben, wird derselbe durch die Stützlamelle des Velum in eine obere und untere Portion geschieden; thatsächlich sind somit zwei Nervenringe, zwei Centralorgane vorhanden, die zwei verschiedenen Körperseiten angehören und nur äusserlich durch Aneinanderlagerung zu einem Ganzen vereinigt erscheinen. Dies kann wohl schwerlich ein ursprüngliches Verhältniss sein, vielmehr müssen wir nach Analogie mit anderen Thieren es zunächst für wahrscheinlich halten, dass das Centralnervensystem anfangs nur aus einer Anlage bestand, die erst später in zwei zerfallen ist. Es sind nun zwei Möglichkeiten gegeben, wie ein solcher Zerfall hätte eintreten können. Einmal wäre es denkbar, dass der Nervenring nur auf einer Seite der Stützlamelle und zwar auf der oberen Seite vorhanden war, und dass der untere Theil sich abgeschnürt hat. Dem widerspricht jedoch die Beschaffenheit des unteren Nervenrings, namentlich der Umstand, dass derselbe mit Sinneszellen und sogar mit specifischen Sinnesorganen, wie den Hörbläschen der Vesiculaten, in Verbindung steht, was auf eine Genese aus dem Epithel der unteren Seite deutet. Zweitens wäre es möglich, dass die Anlage des Nervenrings älter ist als das Velum, und dass die Theilung des ersteren erst durch das Hervorsprossen des letzteren herbeigeführt wurde. Eine derartige Annahme geht von der Voraussetzung aus, dass das Velum eine Neubildung ist, die von der Medusengeneration durch Anpassung an eine schwimmende Lebensweise erworben wurde, mit anderen Worten, dass der Schirmrand der Medusen dem Peristomrand der Hydroiden entspricht. Dies letztere lässt sich in der That beweisen; denn in beiden Fällen tragen die genannten Ränder die Tentakeln, und was noch wichtiger ist, sie bezeichnen die Grenze, bis zu welcher das Gastrovascularsystem reicht. Wie wir an einem anderen Orte zeigen werden, lässt sich das Gastrovascularsystem der Medusen aus dem der Hydroiden dadurch ableiten, dass der einheitliche grosse Magenraum der letzteren eine theilweise Rückbildung erfahren hat. Bei derselben blieben nur ein central gelegener Theil, der Magen der Meduse, ein peripherer Abschnitt, der Ringkanal, und Communicationen zwischen diesen beiden, die Radialkanäle, erhalten. Innerhalb des Rahmens, der von dem Ringkanal, den Radialkanälen und dem Magen gebildet wird, führte die starke Entwicklung der Gallerte zu einer Verödung des Hohlraums, so dass hier nur Spuren der früheren Existenz des Gastrovascularsystems in einer dünnen Schicht von Entodermzellen erhalten sind, die meist unmittelbar auf der Stützlamelle der Subumbrella liegt. — Dieser Auseinandersetzung zu Folge würde die ganze Peristomscheibe der unteren Schirmfläche der Medusen, der Peristomrand dem Schirmrand zu vergleichen sein und ferner das Velum eine Neubildung darstellen, die sich wahrscheinlich erst entwickelte, als bereits eine wenn auch noch so unvollkommene Localisation des Nervensystems erfolgt war.

Wir kommen nunmehr zur Beantwortung der Frage: Mit welchem Recht können wir die geschilderten Theile der Medusen dem Nervensystem zurechnen? — Gleich zu

Anfang müssen wir hier hervorheben, dass das Nervensystem bei den Medusen eine wesentlich andere Beschaffenheit als bei den übrigen Thieren besitzt. Von den Würmern an aufwärts können wir in allen Stämmen des Thierreichs ein scharf gesondertes centrales und peripheres Nervensystem unterscheiden. Mag das erstere nun wie bei den niederen Würmern allein aus einem oberen Schlundganglion, oder wie bei den Gliederwürmern, Mollusken und Arthropoden aus einer Ganglienkette, oder endlich wie bei den Wirbelthieren aus einem Medullarrohr bestehen, stets ist es ein einheitliches Organ, das sich gegen die Umgebung deutlich abgrenzt und von derselben sogar meist durch besondere Umhüllungen getrennt wird. Ebenso sind auch die peripheren Nerven Stämme, die sich bei genügender Grösse mit dem Messer als scharf umschriebene Theile aus den anliegenden Geweben herauschälen lassen.

Von Alledem müssen wir bei dem Nervensystem der Medusen absehen. Zwar haben wir an demselben ebenfalls einen centralen und einen peripheren Abschnitt nachgewiesen, allein beide gehen unmittelbar in einander über, so dass man nirgends angeben kann, wo der eine aufhört und der andere beginnt. Ferner können wir auch das Centralnervensystem nicht als ein distinctes Organ ansehen, da die Faserschicht, welche den Nervenring der Craspedoten, sowie die einzelnen Nervencentren der Acraspeden bildet, nur von dem Entoderm und der Gallerte durch eine Membran geschieden wird, dagegen seitlich sowie gegen das darüber liegende Epithel keine scharfe Abgrenzung erkennen lässt. In dem peripheren Nervensystem fehlen besondere Nervenstämme mit Ausnahme der Sinnesnerven der Geryoniden und der Radialstränge der Aeginiden vollkommen. Wir gelangen somit zu dem Resultat, dass wir in der gesammten Verbreitungsweise und der Anordnung des Nervensystems der Medusen Nichts entdecken können, was die angewandte Bezeichnung rechtfertigen würde. Dies ist nur möglich 1. durch eine genaue Analyse des feineren Baues und 2. durch das physiologische Experiment.

Wenn wir bei histologischen Untersuchungen Theile für Nerven und Ganglienzellen erklären, so lassen wir uns meist von den Formen und dem mikrochemischen Verhalten der Elemente leiten; ist dies Verfahren in den meisten Fällen auch ausreichend und vielfach sogar das einzig mögliche, so gewinnt doch unser Urtheil wesentlich an Sicherheit, wenn wir weiter zeigen, dass die Elemente mit den beiden Polen des Nervensystems, mit Sinnes- und Muskelzellen, in Verbindung stehen. Beide Wege der histologischen Beweisführung sollen daher hier betreten werden.

Im Nervensystem der Medusen treffen wir zweierlei Bestandtheile an: Fibrillen und Zellen mit Ausläufern. Erstere besitzen eine sehr wechselnde Stärke und variiren von feinsten Fädchen bis zu starken Fasern; ihr Aussehen und ihr Verhalten gegenüber Reagentien, besonders ihr Verhalten gegen Essigsäure, lässt erkennen, dass sie aus einer weichen, dem Protoplasma ähnlichen Substanz bestehen. Alle diese Eigenschaften verbieten es uns, in ihnen Bindegewebsfibrillen zu erblicken, wie denn eine solche Deutung schon durch die Lagerung im Ektoderm sehr unwahrscheinlich gemacht wird.

Ebenso wird der Gedanke an Muskelfasern ausgeschlossen, wenn wir die Beschaffenheit, welche dieselben bei den Medusen besitzen, vergleichen. Wir kennen von den Medusen glatte und quergestreifte Muskelfasern, von welchen selbstverständlich hier nur die ersteren in Frage kommen könnten; indessen auch diese sind so gut charakterisirt, dass an eine Verwechslung nicht gedacht werden kann. Sie sind stets von nahezu gleichmässiger Stärke und besonders im frischen Zustand viel schärfer contourirt als die Nervenfasern.

Während sich somit die Fibrillen sowohl von Muskeln als auch von Bindegewebsfasern mit Sicherheit unterscheiden lassen, stimmen sie in ihrem gesammten Verhalten mit den Nerven-

fädchen überein, wie sie bei den Wirbelthieren in dem Centralnervensystem und in manchen Sinnesepithelien, wie z. B. in der Retina, vorkommen, so dass ihre nervöse Natur wohl kaum bezweifelt werden kann.

Die zelligen Elemente im Nervensystem der Medusen zeichnen sich stets durch zwei oder mehrere feine, an guten Isolationspräparaten auf weite Strecken hin isolirbare Fortsätze aus; sie sehen den Ganglienzellen, welche wir von den Wirbelthieren und vielen Wirbellosen her kennen und als Typen der Nervenzelle zu betrachten gewohnt sind, nicht gerade besonders ähnlich; namentlich vermissen wir an ihnen den protoplasmareichen Zellkörper und den grossen Kern mit seinem charakteristischen Kernkörperchen. Indessen diess sind alles Eigenthümlichkeiten, welche zwar sehr in die Augen fallen, im Uebrigen aber nur von untergeordneter Bedeutung sind und auf eine höhere Differenzirung des Nervensystems zurückgeführt werden können. Viel wichtiger für die Charakteristik der Ganglienzelle ist die Anwesenheit von Ausläufern, welche die Beschaffenheit von Nervenfasern besitzen; solche Ausläufer finden sich sowohl bei den Zellen des peripheren als auch des centralen Theils des Nervensystems vor. Ueberhaupt könnte allein eine Verwechselung mit sternförmigen Bindegewebskörperchen in Betracht kommen; dieselbe ist aber im vorliegenden Falle kaum zu befürchten, da die Zellen in keiner Grundsubstanz, sondern im Epithel liegen. Auch möchten Bindegewebszellen mit derartig langen, gleichmässig starken Ausläufern, wie wir sie aus dem unteren Nervenring isolirt haben, wohl schwerlich je beobachtet worden sein.

Die erörterten Bestandtheile des Nervensystems stehen zweifellos mit specifischen Endorganen im Zusammenhang; besonders ist dies von uns für die Sinnesorgane mit aller Sicherheit nachgewiesen worden. Da wir auf diesen Punkt noch einmal bei der allgemeinen Besprechung der letzteren zurückkommen werden, so sei hier nur kurz hervorgehoben, dass wir einerseits eine Verbindung mit specifischen Hör- und Sehzellen, andererseits mit indifferenten Sinneszellen, wie sie in Form eines flimmernden Cylinderepithels den Nervenring bedecken, beobachtet haben. Weniger erfolgreich sind unsere Bemühungen gewesen, die Endigungsweise der Nerven in der Musculatur durch directe Beobachtung festzustellen, da wir die feinen Fäserchen zwar zwischen die als Muskelkörperchen fungirenden Epithelzellen und die Muskelfibrillen eintreten sahen, aber nicht bis zu ihrem Ende verfolgen konnten. Wer jedoch mit dem heutigen Standpunkt der Frage nach der Nervenendigung im Muskel vertraut ist, wird uns zugeben müssen, dass auch bei den höheren Thieren dieselbe keineswegs gelöst ist; auch hier wissen wir nur, dass die terminalen Fädchen der Muskelnerven innerhalb des Sarkolemmis in der Muskelsubstanz sich verbreiten, ohne dass bisher Beziehungen zu den beiden Theilen des Muskels, zu den contractilen Fibrillen oder zu den Muskelkörperchen, sicher erkannt worden wären.

Wenn schon der histologische Bau der dem Nervensystem zugerechneten Theile kaum eine andere als die von uns gegebene Deutung zulässt, so wird dieselbe durch das physiologische Experiment ausser allen Zweifel gestellt. Wir selbst haben freilich keine Versuche ausgeführt, da unsere Zeit durch die Erforschung der morphologischen Verhältnisse zu sehr in Anspruch genommen war. Dagegen haben EIMER und ROMANES auf experimentellem Wege die Anwesenheit eines Nervensystems nachgewiesen. Wir lernten die Arbeiten der genannten Forscher erst nach Abschluss unserer Beobachtungen kennen und waren ganz überrascht, wie sehr die Beschaffenheit des Nervensystems, die wir auf anatomischem Wege ermittelt hatten, mit der allgemeinen Vorstellung zusammenfällt, die ROMANES sich auf Grund seiner Experimente vom Bau des Nervensystems der Medusen glauben zu müssen. Der Wichtigkeit des Gegenstandes halber gehen wir ausführlicher auf den Inhalt der betreffenden (75 und 25) Arbeiten ein.

Die *craspedoten* Medusen hat nur ROMANES untersucht; unter den zahlreichen Arten, die ihm zur Verfügung standen und ausnahmslos den von Hydroiden aufgecammten Medusen, den *Vesiculaten* und *Ocellaten* angehörten, hat er sich besonders eingehend mit *Sarsia tubulosa* beschäftigt. Wenn er bei dieser sehr beweglichen *Ocellate* den ganzen Rand entfernte, so trat völlige Lähmung ein, woraus er schloss, dass sich hier ein hochgradig localisirtes System von Willenscentren (*centres of spontaneity*) vorfindet; blieb nur ein kleiner Theil des Schirmrandes erhalten, so dauerten die selbstständigen Bewegungen, wenn auch beträchtlich abgeschwächt, fort; besonders deutlich war dies, wenn ein Augenfleck in diesem Stück lag, wie denn auch andererseits Ausschneiden der Augenflecke in sehr auffälliger Weise die Beweglichkeit herabsetzte. Gestützt auf diese Versuche kommt ROMANES zu dem Resultat, dass die locomotorischen Centren an allen Punkten des Schirmrandes vorkommen, besonders reichlich aber im Umkreis der Ocellen. Die ihres Randes beraubte Schwimglocke antwortet auf jeden Reiz mit einer einmaligen Contraction und kann durch häufige Wiederholung der Reize, in ähnlicher Weise wie ein decapitirter Frosch, in Bewegung versetzt werden.

Um über die Art, in welcher sich Reize fortpflanzen, Sicherheit zu bekommen, machte ROMANES in die Medusenglocke radiale Einschnitte, die vom Rand nach der Mitte zu gingen und mit ebenfalls radialen Schnitten alternirten, die von der Mitte aus bis in die Nähe des Randes reichten. In einem anderen Falle löste er durch einen kreisförmigen Schnitt die locomotorischen Centren des Schirmrandes (den Nervenring) bis auf eine umschriebene Stelle ab und zerschnitt von derselben aus den Schirm in Form eines spiralig gewundenen Streifens. In beiden Fällen pflanzte sich der Reiz, welcher eine Stelle des Randes traf, durch alle Theile des Schirmes fort. War aber der spiralige Streifen oder die Verbindungsbrücke, die zwischen zwei radialen Einschnitten erhalten war, zu schmal, so kam es vor, dass die Contractionswelle einen Stillstand erfuhr, obwohl der jenseits gelegene Theil noch erregbar war. Aus diesem Stillstand der Contractionswelle folgert ROMANES, dass bestimmte Nervenbahnen im Schirm vorhanden sind, welche die Erregung vom Centralorgan aus übertragen und dass nicht das einfache Zellprotoplasma der Gewebe den Reiz fortleitet; den Stillstand erklärt er daraus, dass in der schmalen Verbindungsbrücke jegliche nervöse Verbindung unterbrochen war. Die Nervenbahnen können aber nicht nach Art der Nerven bei höheren Thieren beschaffen sein; denn Nervenstränge von regelmässigem Verlauf müssten entweder durch die radialen oder die spiralig verlaufenden Schnitte an mehreren Punkten unterbrochen werden und es müsste eine völlige Lähmung der Meduse eintreten. Da dies nicht der Fall ist, können die Leitungsbahnen nach der Ansicht des englischen Forschers nur die Form eines nervösen Plexus besitzen.

Wir haben hier nur die für uns wichtigsten Punkte der ROMANES'schen Untersuchungen mitgetheilt; dagegen alle Angaben über die Einwirkung der Elektrizität und der Gifte auf die Medusen, so interessant dieselben auch sind, ausgelassen, da sie nur im Allgemeinen den Zweck haben, die Existenz eines Nervensystems darzuthun. Indessen das Mitgetheilte genügt, um zu zeigen, wie sehr die Resultate der physiologischen und morphologischen Beobachtung übereinstimmen. Die Anordnung des Nervensystems, die ROMANES nach seinen Experimenten gleichsam voraussagte, einen Nervenring und einen von diesem Nervenring ausgehenden Plexus, haben wir durch directe Beobachtung nachgewiesen.

In ähnlicher Weise wie die *Craspedoten* hat ROMANES auch die *Acraspeden* auf die Anwesenheit eines Nervensystems geprüft und ein Centralorgan in den acht Randkörpern gefunden, während die dazwischenliegenden Parteen des Schirmrandes sich als völlig bedeutungslos für die

Reizung des Körpers herausstellten. Indessen ist die Centralisation des Nervensystems nicht so weit wie bei den Craspedoten gediehen. Die Zerstörung der Sinneskörper ruft nur eine vorübergehende Lähmung hervor; nach einer bei den meisten Arten verschiedenen langen Zeit treten aufs Neue Contractionen ein, wenngleich dieselben weniger kräftig als gewöhnlich verlaufen. Es ist dies gleichfalls ein auf physiologischem Weg gewonnener Beweis für unsere vom Bau abstrahirte Auffassung, dass in der Ausbildung des Centralnervensystems die Acraspeden hinter den Craspedoten zurückstehen. Was endlich das periphere Nervensystem anlangt, so haben methodisch angelegte Schnitte auch hier ROMANES zur Annahme eines nervösen Plexus veranlasst. Wenn uns hier auch keine Beobachtungen zu Gebote stehen, so kann es doch nicht zweifelhaft sein, dass der englische Forscher das Richtige getroffen hat.

Gleichzeitig mit ROMANES und unabhängig von demselben stellte EIMER Versuche an acraspeden Medusen an, welche zum Zweck hatten, die Frage nach der Existenz eines Nervensystems auf experimentellem Weg zu lösen; zum Theil wurden hierbei übereinstimmende Resultate erzielt, zum Theil ergaben sich wichtige Unterschiede. Eine Lähmung der Meduse, die auch nach EIMER keine vollkommene ist, soll nur dann eintreten, wenn man ausser den Randkörpern die umliegende wenige Millimeter breite Gewebszone, welche als contractile Zone bezeichnet wird, herausschneidet. Letztere zieht sich dann im gewöhnlichen Rhythmus unbehelligt weiter zusammen; ihre Bewegung wird durch Zerstören der Randkörper nur vorübergehend sistirt, um nach einiger Zeit in gewohntem Tempo zu beginnen. Schnitte, welche zum Theil in ähnlicher Weise wie von ROMANES durch die Schirmscheibe gelegt wurden, führten zu dem Ergebniss, dass die Erregungen von einem Theil auf den anderen übertragen werden, wenn die Verbindungsbrücke zwischen beiden nicht zu schmal ist. EIMER ist daher der Ansicht, dass, wenn Nervenfasern überhaupt die Verbindung besorgen, diese in hohem Grade für einander zu vicariiren vermögen.

Die Differenzpunkte, die sich zwischen EIMER und ROMANES hinsichtlich der Localisation des Centralnervensystems ergeben, bedürfen erneuter physiologischer Prüfung; die anatomische Untersuchung spricht zweifellos zu Gunsten der ROMANES'schen Ansicht. Sollte letztere sich bewahrheiten, so wäre auch hier der directe Nachweis geliefert, dass die Nervenfaserschicht des Sinneskörpers bei den Acraspeden als Centralorgan fungirt.

Ueber die Function des Nervensystems der Medusen können wir uns zur Zeit nur ungenügende Vorstellungen bilden. Aus den referirten experimentellen Untersuchungen wissen wir, dass dem Nervenring der Craspedoten und den Sinneskörpern der Acraspeden die Bedeutung von Centralorganen zukommt und dass von diesen aus jeder Reiz sich durch den ganzen Nervenplexus fortpflanzt. Ferner macht die verschiedene histologische Beschaffenheit des oberen und unteren Nervenrings der Craspedoten es wahrscheinlich, dass beide Abschnitte sich auch functionell unterscheiden. Der obere Nervenring ist vorwiegend sensibler, der untere vorwiegend motorischer Natur. Von dem ersteren werden hauptsächlich die Sinnesorgane versorgt, der letztere dagegen giebt die Nerven für die muskulösen Theile ab. Diese Differenzirung steht damit im Zusammenhang, dass die Bewegungsorgane bei den Medusen auf der unteren Seite der Schirmglocke liegen, die Sinnesorgane dagegen sich auf der oberen Fläche, die ja allseitiger mit der Umgebung in Berührung ist, localisirt haben. Keinenfalls jedoch ist diese Differenzirung eine durchgreifende; denn einerseits erhalten die Gehörorgane der Vesiculaten ihre Nerven von dem unteren Nervenring, wie denn dieser auch stets von vereinzelt Sinneszellen bedeckt ist, andererseits werden bei allen Medusen die muskelreichen Tentakeln von dem oberen Nervenring innervirt. Hierbei ist es von Interesse, dass die zu den Tentakeln herantretenden Fasern bei den Aeginiden wenigstens ein ganz anderes Aus-

sehen besitzen, als die sonstigen Elemente des oberen Nervenrings und wegen ihrer Dicke und wegen des Reichthums an Ganglienzellen mehr an den unteren Nervenring erinnern.

Zum Schluss mögen noch einige Vermuthungen über das Verhältniss des Nervensystems zum Meerleuchten Platz finden. Im speciellen Theil haben wir darauf aufmerksam gemacht, dass die Nervenfasern und noch mehr die Ganglienzellen ausserordentlich rasch die Osmiumsäure reduciren. Da sie somit aus Substanzen bestehen, die sich leichter oxydiren, als anderweitige Theile der Meduse, so wird die Annahme nahe gelegt, in den nervösen Elementen den Sitz des Meerleuchtens zu suchen. Diese Annahme gewinnt dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass das Phänomen durch äussere Reize hervorgerufen werden kann und somit offenbar unter dem Einfluss des Nervensystems steht. Ausserdem spricht zu ihren Gunsten der Umstand, dass nach den Untersuchungen M. SCHULTZE's auch bei *Lampyrus* besondere Zellen des Leuchtorgans, welche die Osmiumsäure stark reduciren und mit Nervenfibrillen sich verbinden, das Licht ausstrahlen.

2. Morphologie und Physiologie der Sinnesorgane der Medusen.

Von den Sinnesorganen der Medusen wurden am frühesten die sogenannten Randkörper der Acraspeden wahrgenommen, aber lange Zeit für nichts weniger als für Sinnesorgane gehalten. Der dänische Forscher O. F. MÜLLER (66), welcher dieselben zuerst bei *Aurelia aurita* entdeckt hat, deutet sie als die After der Medusen; GAEDE (31) und EYSENHARDT (27) sprechen von ihnen als von räthselhaften Körpern; ROSENTHAL (76), ESCHSCHOLZ (26), TILESUS (83) bezeichnen sie als excretorische oder secretorische Organe, welche nach dem einen zur Schleimabsonderung dienen, nach dem andern bei der Verdauung oder bei der Athmung eine Rolle spielen. Ein Umschwung in der Auffassung trat erst ein, als EHRENBURG (24) die Randkörper bei seiner Untersuchung von *Aurelia* als nervöse und sensorielle Apparate in Anspruch nahm. Er verglich den Krystallhaufen den Kalkansammlungen an den Rückenmarksnerven des Frosches und zog daraus den Schluss, dass in seiner Nähe auch Ganglien und Nerven anwesend sein müssten, Theile, die er denn auch in bestimmten Knötchen und Faserzügen glaubte gefunden zu haben. Den roth pigmentirten Fleck am Ende der Randkörper erklärte er für ein Auge. Diese letztere Deutung EHRENBURG's fand Anklang. Bald nach dem Erscheinen seiner Abhandlung entdeckten LOVÉN (61), STEENSTRUP (82) und SÆRS (78) Pigmentflecke an der Tentakelbasis von mehreren kleinen Medusen aus der Gruppe der Ocellaten und bezeichneten sie im Anschluss an EHRENBURG als einfachste Augenbildungen. Noch grössere Wahrscheinlichkeit gewann diese Ansicht, als später QUATREFAGES (74) und DUJARDIN (22) lichtbrechende Körper in den Pigmentflecken von *Eleutheria* und *Cladonema* nachwiesen. Seitdem hat die Deutung von pigmentirten Stellen im Ektoderm der Medusen als Augen sich allgemein Eingang verschafft und ist dieselbe namentlich durch physiologische Experimente von ROMANES (75) in den letzten Jahren ganz sicher gestellt worden.

Hiermit war aber die Frage nach der Bedeutung der Randkörper der Acraspeden noch nicht gelöst. Denn es zeigte sich gar bald, dass bei den meisten Arten die Randkörper nicht Pigmentflecke wie bei *Aurelia* besitzen, dass ihre Hauptfunction daher nicht diejenige von Augen sein könne. Bald wurde auch die Beurtheilung dieser Organe dadurch in eine andere Richtung gelenkt, dass mit der Ausdehnung der mikroskopischen Forschung auf niedere Seethiere kleine pigmentlose, mit einem oder mehreren Kalkkrystallen erfüllte Bläschen am Schirmrand vieler ceraspedoter Medusen

VON SARS (77), KÖLLIKER (50), WILL (86) und andern aufgefunden wurden. Diese Bildungen stimmten einerseits im Besitz von Kalkkrystallen mit den Randkörpern der Acraspeden überein, andererseits zeigten sie eine grosse Aehnlichkeit mit den von SIEBOLD kurz zuvor entdeckten Hörbläschen der Mollusken. Auf diese Aehnlichkeit wies zuerst KÖLLIKER hin, der am Meer zahlreiche Mollusken auf ihre Hörbläschen untersuchte und gleichzeitig die Randbläschen bei einer Eucope und verschiedenen anderen Medusen beobachtete. In einem kleinen Aufsatz in FRORIEF's Notizen (50) sprach er die Ansicht aus, dass auch die Medusen gleich den Mollusken Gehörorgane besitzen, eine Ansicht, die bald vom grössten Theil der Zoologen getheilt und auch in SIEBOLD's Lehrbuch der vergleichenden Anatomie aufgenommen wurde. Indem KÖLLIKER und die ihm beistimmenden Forscher von diesem Gesichtspunkt aus die Randkörper der Medusen betrachteten, suchten sie die morphologisch so verschiedenartigen Bildungen, mit denen wir im analytischen Theil dieser Abhandlung bekannt geworden sind, auf eine Grundform zu reduciren. Um das Resultat dieser im Grossen und Ganzen nach sehr äusserlichen Aehnlichkeiten angestellten Vergleichen zu verstehen, muss man vor allen Dingen im Auge behalten, dass in der damaligen Zeit bei der mangelhaften Kenntniss des feineren Baues der Organe die Kalkconcremente oder die Otolithen sowohl den Ausgangspunkt, als auch den Schwerpunkt bei jedem Vergleiche bildeten. So kam es, dass man zu ganz falschen Homologien geführt wurde, dass man die Concrementzelle der Aeginiden und Trachynemiden den echten, mit Flüssigkeit erfüllten Bläschen der Geryoniden und diese wieder den Hörbläschen der Vesiculaten für gleichwerthig hielt. Einen geringfügigen Unterschied zwischen den so ganz verschiedenen Formen erkannte man allein darin, dass die einen dem Schirmrand unmittelbar aufliegen, die andern aber an einem Stielchen befestigt sein sollten. Man sprach daher von runden und von gestielten Randbläschen. (Vesiculaten, Geryoniden, — Aeginiden, Trachynemiden.) Auch die Randkörper der Acraspeden suchte man auf diesen Typus zu reduciren. KÖLLIKER verglich den flimmernden Hohlraum, den er mit dem Gastrovascularsystem nicht zusammenhängen, sondern durch eine kleine Oeffnung nach aussen münden liess, dem Hörbläschen und den in seiner Wand gelegenen Krystallhaufen verglich er den Otolithen.

An der Auffassung von der morphologischen Gleichwerthigkeit der Gehörorgane der Medusen hielt im Wesentlichen auch GEGENBAUR (32) fest, der im Jahre 1856 die erste und bis jetzt die einzige zusammenfassende Darstellung über die Randkörper der Medusen gegeben hat. Dagegen weicht er im Einzelnen von KÖLLIKER in der Deutung der Sinneskörper der Acraspeden ab, bei denen er die Communication des Binnenraums (der Ampulle) mit dem Gastrovascularsystem wieder nachwies. Er will allein das Krystallsäckchen, an dessen Wänden er vergeblich nach einer Flimmerung suchte, mit den Randbläschen der Craspedoten verglichen wissen. Gegen die Bedeutung der Organe als Gehörwerkzeuge erhebt GEGENBAUR von seinem Standpunkt aus mit Recht verschiedene Bedenken. Die Aehnlichkeit mit den Hörbläschen anderer niederer Thiere schwinde dadurch um ein Bedeutendes, dass erstens die Concremente nicht frei im Raum des Bläschens liegen und zweitens keine Flimmerung an der Innenwand desselben vorhanden sei. Er erblickt daher nur Sinnesorgane in ihnen, ohne sich für eine bestimmte Function zu entscheiden. Endlich hebt GEGENBAUR in seiner Schrift noch besonders den systematischen Werth der Sinnesorgane bei den Medusen hervor und zeigt, dass die Randbläschen und Ocelli in zwei Abtheilungen der Craspedoten getrennt und gleichsam vicariirend für einander, dagegen bei den Acraspeden meist zu einem Organ, dem Randkörper, vereint auftreten.

Die von GEGENBAUR in seiner Schrift entwickelten Anschauungen über die Morphologie der Gehörorgane der Medusen sind durch die nachfolgenden Untersuchungen nicht wesentlich geändert

worden. Es rührt dies vornehmlich daher, dass die einzelnen Forscher, welche sich seitdem mit den Medusen beschäftigten, meist nur auf ein einzelnes Object ihre Beobachtungen beschränkt und von den überkommenen Ansichten ausgehend nicht selbst vergleichend anatomisch den Gegenstand behandelt haben. Dadurch ist in den letzten zwanzig Jahren das morphologische Verständniss der Gehörorgane im Ganzen nur wenig gefördert worden, obwohl wir im Einzelnen verschiedene Entdeckungen im feineren Bau dieser Bildungen zu verzeichnen haben. Wir verweisen hier auf die Abhandlungen von FRITZ MÜLLER (71), BUSK (14), ALLMAN (7), HARTING (40) und besonders auf die Monographie der Geryoniden von HAECKEL (37), welcher die Randbläschen von *Carinarina* am genauesten histologisch untersucht und durch die Entdeckung eines besonderen Sinnesnerven die Deutung als Sinnesorgan sicherer begründet hat.

Noch weniger ist etwas Durchgreifendes für die physiologische Erklärung der Organe in der neueren Zeit geschehen; im Gegentheil sind die verschiedensten und widersprechendsten Ansichten über ihre Function seit KÖLLIKER's erstem Versuche aufgestellt worden. Auf der einen Seite erklärten AGASSIZ und CLARK (4) die Randkörper der *Acraspeden*, FRITZ MÜLLER und BUSK diejenigen der *Craspedoten* für Augen. Sie gingen von der Ansicht aus, dass Pigment zu einem Auge nicht unbedingt nothwendig sei und dass die Concremente als lichtbrechende Körper wirkten. Diese Deutung hat indessen wohl wenig Anklang gefunden, da die bei vielen Arten unregelmässige Form der Concremente den Eigenschaften eines lichtbrechenden Körpers zu wenig entspricht. Auf der andern Seite erhielt die Deutung der Randbläschen als Gehörorgane vorübergehend eine Stütze durch die Mittheilung HENSEN's (41), dass er bei einer *Eucopa* Haare von der Bläschenwand zu den Otolithen habe herantreten sehen. Diese Beobachtung HENSEN's war aber nur eine gelegentlich angestellte und verlor hierdurch und durch den weiteren Umstand an Werth, dass andere Forscher, wie FRITZ MÜLLER, HAECKEL, ALLMAN, die Angaben nicht bestätigen konnten. Eine dritte, gleichsam vermittelnde Ansicht wurde endlich von HAECKEL aufgestellt. Derselbe bezeichnete die Randbläschen der Medusen als gemischte Sinnesorgane, für welche die höheren Thiere keine analogen Verhältnisse darbieten. Diese gemischten Sinnesorgane seien eingerichtet für Empfindungen, von deren eigentlicher Qualität wir uns keine bestimmte Vorstellung machen könnten.

Wenn wir jetzt auf den kurz skizzirten Entwicklungsgang unserer Kenntnisse einen Rückblick werfen und bei einer Beurtheilung desselben nach den Ursachen fragen, durch welche das Verständniss der Gehörorgane der Medusen erschwert und aufgehalten worden ist, so glauben wir noch Folgendes hervorheben zu müssen. Das morphologische Verständniss der Gehörorgane scheiterte namentlich daran, dass man bei der Vergleichung der verschiedenen Formen auf den Otolithen den Schwerpunkt legte und gleichzeitig hierbei von der irrigen Auffassung geleitet wurde, Otolithen müssten in ein Bläschen eingeschlossen sein. Man übersah daher die richtigen Beziehungen zwischen den von uns als Hörkölbechen bezeichneten Gebilden zu den wirklichen Hörbläschen. Dagegen war die typische und eigenartige Beschaffenheit der Gehörorgane der *Vesiculaten* schon schwieriger und nur auf Grund genauerer histologischer Untersuchung festzustellen. Die functionelle Bedeutung der Organe endlich ist bis jetzt besonders darum eine fragliche geblieben, weil von allen Forschern die Sinneszellen mit ihren Hörhaaren übersehen worden sind.

Unsere eigenen im analytischen Theil beschriebenen Beobachtungen, die wir jetzt zusammenfassen und beurtheilen wollen, haben uns zu dem allgemeinen Ergebniss geführt, dass bei den Medusen alle Sinnesorgane dem Ektoderm angehören. Ueberall sind es modificirte Epithelzellen, welche als die Endigungen sensibler Nervenfibriillen nachgewiesen werden können. Zum Theil bieten diese Epithelzellen weder in ihrer Lagerung, noch in ihrem feineren Bau, noch in irgend

einer anderen Beziehung Merkmale dar, welche auf eine bestimmte Sinnesfunction schliessen lassen. Von andern nicht sensiblen Zellen des Ektoderms unterscheiden sie sich anatomisch nur dadurch, dass sie auf ihrem peripheren Ende ein Geisselhaar tragen und an ihrer Basis in eine oder mehrere Nervenfibrillen übergehen, dass sie eine mehr fadenförmige, cylindrische oder spindlige Gestalt besitzen. Derartige indifferente Sinneszellen sind bei den Medusen namentlich in bestimmten Bezirken des Ektoderms entwickelt. Bei den Craspedoten sind sie in reichlicher Menge am Schirmrand anzutreffen; hier bilden sie, mit gewöhnlichen Ektoderm- oder Stützzellen untermischt, über der Fibrillenmasse des oberen Nervenrings eine Epithelform, die wir als Sinnesepithel bezeichnet haben. Ein gleichbeschaffenes Sinnesepithel über einem nervösen Fibrillenlager haben wir auf den Sinneskörpern der Acraspeden kennen gelernt. Es sind dies alles Hautstrecken, die besonders reizbar und empfindlich sind, wie aus den früher angeführten Experimenten von EIMER und ROMANES, sowie überhaupt aus jeder Beobachtung der Lebensverrichtungen der Medusen unzweifelhaft hervorgeht.

Als Körperabschnitte, die mit Sinneszellen ausgestattet sein müssen, sind ferner die Tentakeln zu nennen. Obwohl wir den histologischen Nachweis hier selbst nicht versucht haben, so spricht für unsere Annahme doch der ganze Charakter des Epithels und die grosse Reizbarkeit, durch welche sich die Tentakeln auszeichnen und derentwegen sie auch gewöhnlich als Tastorgane angesehen werden. Vereinzelte Sinneszellen finden sich endlich noch bei den Craspedoten im Epithelüberzug des unteren Nervenrings und in den sogenannten Nesselstreifen, welche bei den Aeginiden und Geryoniden vom Rand auf die Oberfläche des Schirms sich fortsetzen. Dagegen fehlen sie auf andern Theilen des Medusenkörpers entweder vollständig oder fast vollständig, so auf der Oberfläche des Schirms, in der Subumbrella und auf der oberen und unteren Seite des Velum. Auch hier lehrt das Experiment, dass diese Theile gegen äussere Reize unempfindlich sind.

Indem wir die soeben in ihrer Verbreitung beschriebenen Sinneszellen vom anatomischen Gesichtspunkt aus als indifferente bezeichnen, sind wir zugleich der Ansicht, dass sie auch physiologisch diesen Namen verdienen, insofern sie Eindrücke unbestimmter und allgemeiner Natur dem Organismus übermitteln werden. Wir halten daher dieselben in morphologischer und physiologischer Beziehung für die primitivsten Sinneselemente und erblicken in ihnen die Grundlage, aus welcher sich die specifischen Sinnesorgane allmählich hervorgebildet haben. Bei der Zusammenstellung unserer weiteren Beobachtungen werden wir diese Anschauung im Einzelnen durchzuführen und zu begründen versuchen.

Ausser den indifferenten Sinneszellen sind in diesen und jenen Abtheilungen der Medusen noch specifische Sinnesorgane zur Entwicklung gekommen. Dieselben treten uns — und hierauf möchten wir zunächst die Aufmerksamkeit lenken — als besonders modificirte Abschnitte des eben besprochenen Sinnesepithels entgegen. Auch hier sind die empfindenden Elemente Zellen, welche dem Ektoderm angehören. Wenn wir diesen eine specifische Sinnesempfindung glauben zu ertheilen zu müssen, so sind wir bei unserer Beurtheilung von folgenden Erwägungen geleitet worden.

Um die Natur eines Sinnesorgans zu bestimmen, gibt es zwei Mittel; das eine ist das physiologische Experiment, welches den Nachweis zu bringen hat, dass ein bestimmtes Sinnesorgan allein auf einen bestimmten Reiz reagirt; das zweite Mittel ist die morphologische Untersuchung, welche bisher bei diesen Fragen am meisten den Ausschlag gegeben hat und auch von uns im vorliegenden Fall ausschliesslich gehandhabt worden ist.

Aus dem Bau eines Sinnesorgans können wir seine Function desswegen bestimmen, weil, wie die zahlreichen Untersuchungen der verschiedensten Thiere uns gelehrt haben, der specifischen Function stets auch eine specifische Organisation zu Grunde liegt. Die morphologischen Merkmale,

durch die wir hierbei in unserem Urtheil bestimmt werden, lassen sich in zwei Gruppen sondern. Es zeigen nämlich entweder schon die Sinneszellen selbst in ihrem feineren Bau besondere Modificationen, die mit ihrer Function in ursächlichem Zusammenhang stehen, oder es sind mit ihnen noch besondere Hilfsapparate verbunden, welche bewirken, dass ihnen nur spezifische Sinnesindrücke vermittelt werden. Das erste Merkmal kann bei der Beurtheilung eines Sinnesorgans nur in beschränktem Maass zur Anwendung kommen, da bei der Beschaffenheit unserer jetzigen Erkenntnissmittel es zwar in einzelnen Fällen, aber nicht durchweg möglich ist, die Sinneszellen nach ihrer feineren Constitution zu unterscheiden. Einen grösseren Werth für die morphologische Deutung besitzt daher das zweite Merkmal, dass mit den Sinneszellen meist noch besondere Hilfsapparate verbunden sind. Wenn wir hinter lichtbrechenden Medien Sinneszellen angebracht und sie noch ausserdem von Pigment eingeschaidet sehen, so wird Niemand darüber in Zweifel sein, dass ein Sehorgan vorliegt. Wenn in einem mit Flüssigkeit erfüllten Bläschen Sinneszellen sich finden, die steife Haare tragen, und wenn hierzu noch eine leicht bewegliche aus Kalk bestehende Concretion hinzukommt, so schliessen wir nach Analogie auf ein Gehörorgan.

Von dem hier angedeuteten Gesichtspunkt aus haben wir bei den Medusen dreierlei verschiedene Sinnesorgane: Tast-, Seh- und Gehörorgane unterschieden.

Als Tastorgane bezeichnen wir Sinneszellen, die mit langen steifen über die Oberfläche hervorragenden Borsten versehen sind. Wir beurtheilen hier nach der Anwesenheit einer Borste, welche von Berührungen zumeist betroffen werden muss, die spezifische Function der Zelle. Bei den Trachynemiden sind derartige Tastapparate in reichem Maasse entwickelt. An den keulenförmig verdickten Enden der interradianalen Tentakeln von Rhopalonema sind borstentragende Tastzellen in mehreren Kreisen angebracht. Bei derselben Meduse sowie bei Aglaura ist der Schirmrand mit eigenthümlichen Tastkämmen besetzt, die aus Gruppen von 10—15 in einer Linie nebeneinander gereihter Tastzellen bestehen. Sie sind zur Seite der Tentakeln und zwischen ihnen immer paarweise angeordnet und sind fast unmittelbar mit dem oberen Nervenring verbunden.

Als die am weitesten verbreiteten Tastorgane der Medusen haben wir möglicher Weise die Nesselzellen zu betrachten, deren verschieden lange Cnidocils wir Tastborsten gleichstellen können; wir sagen möglicher Weise: denn bei unseren Isolationen ist es uns nie gelungen, einen Zusammenhang mit Nervenfibrillen zu beobachten. Es muss daher vorläufig noch dahin gestellt bleiben, ob von dem Cnidocil der Reiz nur in der Nesselzelle allein ausgelöst oder ob er gleichzeitig auch von dieser durch Nervenleitung auf andere Theile des Körpers, wie auf die Musculatur, übertragen wird. Nur in letzterem Falle würde die Nesselzelle den Tastorganen zuzurechnen sein.

Ein zweites spezifisches Sinnesorgan der Medusen ist in den Ocellen gegeben, mit denen eine Anzahl von Acraspeden (Nausithoë, Aurelia und Charybdea) und eine Abtheilung der Craspedoten, die Ocellaten, versehen sind. Im Bau dieser Sinnesorgane lassen sich zwei Grade der Ausbildung unterscheiden. Die einfachsten Ocellen erscheinen als kleine Pigmentflecke im übrigen Sinnesepithel und sind Gruppen von Sinneszellen, die von Pigmentzellen eingehüllt werden. Mit diesen Theilen verbindet sich bei der zweiten höher entwickelten Form noch ein besonderer kleiner lichtbrechender Körper, der aus einer Verdickung der Cuticula des Epithels hervorgegangen ist. (Lizzia, Eleutheria, Cladonema, Nausithoë, Charybdea.) Bei den Ocellaten sind die Schflecke an der meist bulbösartig angeschwollenen Basis der Tentakeln angebracht und zwar finden sie sich je nach der Haltung der letzteren entweder an ihrer inneren oder äusseren Seite vor. Nach aussen liegen sie bei den meisten Medusen, deren Tentakeln vom Schirmrand gerade nach abwärts hängen; bei den Bougainvilliden dagegen liegen sie auf der Innenseite, werden aber hier dadurch, dass

die Tentakelbüschel am Schirmrand beim ruhigen Schweben des Thieres in die Höhe geschlagen werden, gleichfalls nach Aussen gewandt. Bei den Acraspeden bilden die Ocellen einen Theil des Sinnesepithels der Sinneskörper.

Wenn wir diese Bildungen als Sehorgane primitivster Art in Anspruch nehmen, so brauchen wir diese Deutung wohl kaum zu rechtfertigen. Zu derselben werden wir einmal durch die Erwägung geführt, dass Pigment bei der Zusammensetzung eines jeden Sehorgans eine sehr wesentliche Rolle spielt, und dass zweitens zwischen einfachen Pigmentflecken und besser charakterisirten Augen in der Thierreihe und zum Theil auch bei den Medusen alle möglichen Uebergänge zu erkennen sind. So manifestirt sich wenigstens der einfache Pigmentfleck bei einigen Medusen durch den Besitz einer Linse schon deutlicher als lichtpercipirender Apparat. Ferner muss es wohl auch von vornherein einleuchten, dass in Pigment eingehüllte Sinneszellen bei der lichtabsorbirenden Eigenschaft desselben unter ganz anderen Bedingungen stehen müssen, als die übrigen Sinneszellen am Schirmrand. Sie werden dadurch für das Licht empfindlicher gemacht werden. Besonders aber wird die Richtigkeit unserer Deutung durch die Beobachtung und durch das physiologische Experiment bewiesen, aus welchem mit Sicherheit hervorgeht, dass die Medusen das Vermögen besitzen, Licht und Dunkel zu unterscheiden, und dass dieses Vermögen an die Ocellen gebunden ist. Schon Sars (78) hat vor mehreren Jahrzehnten gefunden, dass junge Ocellaten immer die Lichtseite des Gefässes aufsuchen. Entscheidende Experimente hat dann neuerdings Romanes (75) angestellt. Er brachte in eine im Dunkeln gehaltene grosse Glasglocke 300 Exemplare von *Sarsia*. Wenn er nun einen intensiven Lichtstrahl in das Wasser einfallen liess, so sammelten sich in seinem Bereich die Medusen am zahlreichsten an der dem Licht zunächst gelegenen Seite des Gefässes an. Sie bildeten hier einen dichten Haufen, welcher allen Bewegungen des Lichtes folgte. Dass nun gerade die Ocelli der Sitz der Lichtempfindung sind, geht aus einem zweiten von Romanes angestellten Experimente hervor. Unter den gleichen Verhältnissen wie oben wurden in ein Gefäss neun der Augenflecke beraubte und drei gesunde Individuen gesetzt. Während letztere das Licht aufsuchten, schwammen erstere hierhin und dorthin, ohne dem Lichtstrahl irgend welche Beachtung zu schenken.

Die dritte und letzte Art spezifischer Sinnesorgane, welche wir bei den Medusen auf ihren Bau genauer untersucht haben, sind die Gehörorgane. Dieselben sind sowohl in morphologischer als auch in physiologischer Hinsicht besonders interessante Organe, so dass uns auch ihr Studium am meisten angezogen und beschäftigt hat.

Die von uns als Gehörorgane gedeuteten Bildungen, die wir jetzt zunächst vom morphologischen Gesichtspunkt aus näher in das Auge fassen wollen, finden sich nur auf einzelne Abtheilungen der Medusen beschränkt. Sie sind stets in vielfacher Anzahl bei dem grössten Theil der Vesiculaten, bei allen Trachymedusen und bei allen Acraspeden entwickelt, fehlen dagegen allen Ocellaten. Innerhalb der drei genannten Abtheilungen lassen sich zwei nach Bau und Genese ganz abweichende Typen von Gehörorganen unterscheiden. Der eine Typus ist für die Vesiculaten, der andere dagegen für die Trachymedusen und Acraspeden charakteristisch.

I. Die Gehörorgane des ersten Typus sind in jeder Beziehung am einfachsten gebaut, indem sie erstens allein von verschiedenartig modificirten Zellen des Ektoderms gebildet werden und zweitens von jenem schmalen Streifen Epithelzellen abstammen, welcher sich auf der unteren Seite des Velum, unmittelbar unter dem unteren Nervenring, hinzieht und die Muskelzellen der Subumbrella von denen des Velum trennt.

Die Epithelzellen sind in den Gehörorganen der Vesiculaten in einer doppelten Weise umgebildet. Zum Theil sind sie von einer Flüssigkeit erfüllt und stellen grosse mit einer derben Wandung versehene Blasen vor, die einerseits mit abgeplatteter Basis der unter ihnen liegenden Stützmembran aufsitzen, andererseits mit der entgegengesetzten kugelig gewölbten Seite über die Oberfläche des Epithels weit vorspringen. In der Flüssigkeit liegt jedesmal ein Concrement, das etwa halb so gross als die Blase selbst ist und am peripheren gewölbten Ende der Zelle fest sitzt. Es besteht aus einer organischen Grundsubstanz und einer in Säuren leicht löslichen Kalkverbindung. Es ist entweder vollkommen rund oder oval oder es besitzt auf einer Seite eine kleine grubenförmige Vertiefung. Der Kern der Concrementzelle ist der Blasenwand dicht angeschmiegt. Eine zweite Form bilden die sehr eigenthümlich gestalteten Hörzellen. Je nach den einzelnen Medusenarten sind sie in wechselnder Anzahl um eine Concrementblase in der Weise angeordnet, dass sie stets ihrer proximalen Seite in einer einfachen Reihe anliegen. Es sind niedrige und abgeplattete Elemente, welche der Stützlamelle fest anhaften. Ihre Basis verlängert sich proximalwärts in eine Nervenfibrille, distal geht sie in einen spatelförmigen Fortsatz über, der sich zwischen die Stützlamelle und die kugelig vorspringende Concrementblase einschiebt und einen schmalen Zwischenraum zwischen beiden ausfüllt. Hierdurch gewinnt die Hörzelle, von der Fläche gesehen, eine bandförmige Gestalt. Vom peripheren Zellenende entspringt ein kurzes, aber ziemlich dickes Haar; es entspringt von einer kleinen Firste, welche gerade an der Abgangsstelle des spatelförmigen Fortsatzes sich vorfindet und an der Wand der Concrementblase parallel zu ihr verläuft. Das kurze Hörhaar ist wie ein Bügel gebogen, so dass man, um es vollständig zu übersehen, auf verschiedene Ebenen das Mikroskop einstellen muss; hierdurch schmiegt es sich der gekrümmten Oberfläche der Concrementblase dicht an. Die letztere wird somit von den Hörhaaren der in einer Reihe angeordneten fünf bis zehn Sinneszellen gewissermaassen wie von einer Bahre getragen.

In dem Besitz und der Anordnung dieser zwei typischen, dem Ektoderm angehörenden Zellformen stimmen die Gehörorgane aller Vesiculaten überein, zeigen aber im Uebrigen in ihrem Bau verschiedene Modificationen bei den einzelnen Familien und Arten. Indem das eine Mal die Concrement- und Hörzellen frei auf der Oberfläche des Integuments etwas nach aussen vom unteren Nervenring lagern, das andere Mal in ein Bläschen eingeschlossen sind, haben wir bei den Vesiculaten eine freie und eine geschlossene Form des Gehörorgans zu unterscheiden.

Mit freien Gehörorganen ist die von uns genauer untersuchte, von HAECKEL (36) entdeckte *Mitrocoma Annae*, sowie die von den beiden AGASSIZ (2 und 4) beschriebene *Tiaropsis diademata*, *Halopsis cruciata* und *H. ocellata* ausgestattet. Bei *Mitrocoma Annae* liegen die Gehörorgane auf der unteren Seite des Velum genau an der Stelle, wo dasselbe vom Schirmrand entspringt. Sie bilden hier ungefähr 80 muldenförmige Vertiefungen, welche auf der oberen Seite des Velum als ebenso viele Erhebungen hervorragen. Die tiefste Stelle der Mulde wird von etwa zwanzig Concrementzellen eingenommen, die in 2—3 Reihen angeordnet sind. An die dem Schirmrand zunächst gelegene Reihe treten Sinneszellen heran, von denen jedesmal etwa fünf auf eine Concrementzelle kommen. Ueber den Hügeln, welche auf der oberen Seite des Velum durch die muldenförmigen Vertiefungen hervorgerufen werden, ist das Epithel eigenthümlich modificirt und besteht aus cylindrischen, derbwandigen, von Flüssigkeit erfüllten Zellen, die sich gegenseitig abplatteten und gemeinsam einen bienenwabenartigen Ueberzug bilden.

Aus den grubenförmigen Gehörorganen sind die bläschenförmigen der übrigen Vesiculaten in der Weise entstanden, dass die primitive Grube sich vertieft und ihre nach unten gelegene Ausmündung sich geschlossen hat. Ein solcher Entstehungsmodus ergibt sich leicht aus der genaueren

Untersuchung der grossen Hörbläschen einer *Aequorea*, *Octorchis*, *Eucheilota* u. s. w. Die Bläschen ragen hier auf der dorsalen Seite des Velum hervor und liegen dicht nach aussen und unten vom oberen Nervenring, den sie aus seinem ursprünglichen Verlauf ein wenig weiter nach oben verdrängt haben. Sie werden auf ihrer Oberfläche von einer einfachen Lage platter Zellen, einem Theil des oberen Velumepithels überzogen. An der unteren Velumseite ist die Membran des Bläschens — was für das Verständniss seiner Genese besonders wichtig ist — nicht vollständig geschlossen, sondern besitzt eine mehr oder minder grosse Oeffnung, die allein von Epithelzellen der ventralen Fläche ausgefüllt wird. Durch diese Oeffnung dringen Ganglienzellen und Nervenfibrillen vom unteren Nervenring in den Binnenraum ein und bilden ein Polster, von dem dann weiter die Gruppen der zu den Concrementblasen tretenden proximal gelegenen Hörzellen ihren Ursprung nehmen. Die durch den Zellenpfropf geschlossene Oeffnung in der Membran ist ohne Zweifel der weiten Mündung der Hörgrube von *Mitrocoma* zu vergleichen und durch eine stattgehabte Verengung von ihr abzuleiten.

Die Hörbläschen der einzelnen Vesiculaten zeigen ausserdem noch untereinander Verschiedenheiten in ihrer Grösse, in der Anzahl der in ihnen enthaltenen Concrementzellen, in ihrer Lage am Schirmrand und in dem Zahlenverhältniss, in welchem sie an diesem auftreten. Die Anzahl der Otolithen ist entweder eine für jede Art constante, — so besitzen z. B. *Octorchis Gegenbauri* acht und *Eucheilota* deren vier, die *Eucopiden* nur einen einzigen — oder ihre Zahl ist eine schwankende (1–5) wie bei den *Aequoriden*. Bei diesen ist auch die Vertheilung der Sinnesorgane auf den Schirmrand eine regellose, während sie bei den übrigen durch die Ursprungsverhältnisse der Tentakeln mehr oder minder genau bestimmt wird. Auch in der Anzahl der am Schirmrand entwickelten Hörbläschen zeigt sich mit Ausnahme der *Aequoriden* in der Regel für jede Species eine gewisse Constanz. Hierbei ist aber zu bemerken, dass in gleicher Weise wie bei den Tentakeln, so auch bei den Gehörorganen eine gesetzmässige Zunahme bis zu einem für die Art bestimmten Maximum mit dem zunehmenden Alter der Meduse zu beobachten ist. So kann ihre Anzahl in einzelnen Intervallen von 4 auf 8, 16 u. s. w. ansteigen.

II. Die nach dem zweiten Typus gebauten Gehörorgane der Trachymedusen und Acraspeden besitzen eine Anzahl übereinstimmender Merkmale, in denen sie von den analogen Bildungen der Vesiculaten abweichen; dabei zeigen sie aber untereinander in ihrem Bau so erhebliche Differenzen, dass eine getrennte Besprechung beider Gruppen geboten erscheint.

1. Die Gehörorgane der Trachymedusen sind im Unterschied zu den Vesiculaten am Schirmrand oberhalb des Velum zur Entwicklung gekommen, wo sie, wenn wir von *Carmarina* absehen, dem oberen Nervenring unmittelbar aufsitzen. Je nach den einzelnen Familien der Aeginiden, der Trachynemiden und der Geryoniden bieten sie untereinander geringere und grössere Modificationen dar und lassen sich auf Grund derselben in ähnlicher Weise wie bei den Vesiculaten in einer continuirlichen Entwicklungsreihe anordnen. An den Anfang dieser Entwicklungsreihe kommen die Gehörorgane der Aeginiden zu stehen; ihnen schliessen sich diejenigen der Trachynemiden nahe an, während bei den Geryoniden die am meisten abgeänderten Zustände vorliegen.

An den Gehörorganen der Aeginiden haben wir zwei Theile, das Hörpolster und das Hörkölbchen unterschieden. Das erstere ist eine modificirte hügelig hervorgewölbte Partie des den oberen Nervenring überziehenden Sinnesepithels und kommt dasselbe in einfacher Weise dadurch zu Stande, dass an einer umgrenzten Stelle die Zellen des Epithels beträchtlich verlängert sind. Das Polster besteht mithin aus langen cylindrischen Hörzellen, die an ihrem freien Ende je ein sehr langes Hörhaar tragen und an ihrer Basis unmittelbar in die Fibrillen des oberen Nervenrings über-

gehen. Bei *Cunina lativentris* und *Aeginopsis* springt das Polster über die Oberfläche des Sinnesepithels nur wenig vor, es ist breit und flach gewölbt, bei *Cunina sol maris* dagegen bildet es einen bedeutenderen Vorsprung und nimmt die Form einer Papille an, die an ihrer Basis eingeschnürt, nach ihrer freien Fläche zu verbreitert und hier mit einer kleinen Vertiefung versehen ist.

In der Mitte des Polsters ist das Hörkölbchen befestigt, das frei in das Wasser herabhängt und allseitig bis zu seiner Spitze von den Hörhaaren umgeben wird. Es besitzt bei *Cunina lativentris* den grössten Umfang und eine walzenförmige Gestalt; bei *Aeginopsis* und *Cunina sol maris* ist es bedeutend kleiner und bei ersterer mehr eiförmig, bei letzterer mehr rundlich beschaffen. Bei allen Arten ist es durch ein sehr kurzes feines Stielchen mit dem Polster leicht beweglich verbunden. Das Kölbchen setzt sich aus einem deutlich abgegrenzten Axentheil und einer denselben umhüllenden einfachen Epithelschicht zusammen, von welcher kürzere und längere Haare entspringen. Der Axentheil ist bei den einzelnen Arten der Aeginiden in verschiedenem Maasse, am stärksten bei *Cunina lativentris* entwickelt. Während er hier aus einer Reihe grosser Zellen besteht, wie sie in ähnlicher Weise in den soliden Tentakeln der Medusen vorkommen, wird er bei *Cunina sol maris* und *Aeginopsis* im Ganzen nur von zwei Zellen gebildet. Die am Ende des Kölbehens gelegene Axenzelle ist stets dadurch ausgezeichnet, dass in ihr ein Concrement ausgeschieden ist, welches eine mehr oder minder rundliche, nach den einzelnen Arten etwas abweichende Form zeigt. Das Concrement oder der Otolith, welcher wahrscheinlich phosphorsauren Kalk enthält, löst sich wie bei den Vesiculaten schon in verdünnten Säuren auf und lässt nur eine geringe organische Grundsubstanz zurück. Bei *Cunina lativentris* sind ausser diesem Hauptotolithen in den nächstfolgenden Zellen noch einige kleinere Nebentolithen wahrzunehmen. — Die beiden Bestandtheile des Hörkölbehens, der Axentheil und sein Epithelüberzug, sind von einander durch eine homogene Membran getrennt. Dieselbe zieht sich an der Basis in ein feines Fädchen aus, welches nach aussen von spärlichen Nervenfibrillen und von Fortsätzen der Epithelzellen umgeben die Axe und die Hauptmasse des Stielchens bildet, durch welches die Befestigung am Schirmrand bewerkstelligt wird. Das Fädchen tritt nämlich durch die Mitte des Hörpolsters hindurch und geht, wie sich an Macerationspräparaten nachweisen lässt, in die Stützlamelle über, welche den Ektodermbildungen, dem Sinnesepithel und oberen Nervenring, zur Grundlage dient.

Die Entwicklung der Hörkölbechen kann bei jungen Exemplaren von *Cunina lativentris* leicht verfolgt werden. Es ergiebt sich hierbei das wichtige Resultat, dass die Axenzellen vom Entoderm abstammen. Durch Wucherung von Zellen des Ringkanals wird ein kleines Hügelchen gebildet, welches vor sich das Sinnesepithel des oberen Nervenrings emporwölbt. Die Entodermknospe schnürt sich dann vollkommen ab, und bleibt, indem sie in den Axentheil des Kölbehens auswächst, nur noch vermittelst der zu einem dünnen Faden ausgezogenen Stützlamelle mit dem Ringkanal, ihrem Mutterboden, in Verbindung. Die Otolithenzellen werden mithin hier vom Entoderm geliefert.

Die Gehörorgane der Trachynemiden reihen sich unmittelbar an diejenigen der Aeginiden an. Bei *Aglaura* hängen acht sehr kleine und wie bei *Aeginopsis* geformte Hörkölbechen vom Sinnesepithel des oberen Nervenrings frei in das Wasser hinab. Sie enthalten nur zwei Entodermzellen, von welchen die an der Spitze gelegene einen runden Otolithen einschliesst. Unterhalb des letzteren ist der Epithelüberzug des Kölbehens verdickt und mit langen steifen Haaren besetzt. Die Befestigung am Schirmrand wird durch die zu einem dünnen Faden ausgezogene Stützmembran vermittelt. In mancher Beziehung liegt hier eine noch primitivere Bildung als bei den Aeginiden vor, insofern nämlich das Sinnesepithel des oberen Nervenrings sich nicht zu einem besonderen Hörpolster erhoben hat. Ebenso wie bei *Aglaura* sind die Gehörorgane bei den Jugendformen von

Rhopalonema velatum beschaffen. Bei älteren Thieren dagegen tritt eine Weiterentwicklung ein, die dazu führt, dass die ursprünglich freien Hörkölbchen in Hörbläschen eingeschlossen werden. Es geschieht dies in folgender Weise: Im Umkreis des Kölbchens wuchert das den oberen Nervenring bedeckende Epithel und bildet eine kleine ringförmige Falte. Durch Vergrösserung derselben entsteht ein Grübchen, und dieses wandelt sich allmählich, indem seine freien Ränder sich nähern und zuletzt verwachsen, in ein kleines Bläschen um, dessen Wand zwei Lagen flimmernder platter Epithelzellen zeigt, die von einander durch eine zarte Membran getrennt sind. Am Grund des Bläschens ist das kleine Gehörkölbchen mit seinem dünnen Stiel befestigt. Von dem es bedeckenden Sinnesepithel entspringen starke Haare, die mit ihren peripheren Enden an die Wandung des Bläschens anstossen und in dem mit Flüssigkeit erfüllten Raum gleichsam wie Saiten ausgespannt sind; dagegen fehlen längere Haare in der Umgebung der Insertion des Kölbchens. Die Verbreitung der Hörzellen ist daher gerade entgegengesetzt wie bei den Aeginiden, bei denen die langen Haare vom Hörpolster entspringen und auf dem Epithelüberzug des Kölbchens nur kürzere Haare sich finden. Zwischen diesen beiden Zuständen bilden gewissermaassen ein Stadium der Indifferenz die Aglauren und jungen *Rhopalonemen*, bei welchen sowohl an dem Hörkölbchen, als auch an dem es umgebenden Sinnesepithel des oberen Nervenrings längere Haare zu beobachten sind.

Die Gehörorgane der Geryoniden entfernen sich am weitesten von der primitiven Grundform, welche wir in den freien Hörkölbchen kennen gelernt haben. Sie sind wie bei *Rhopalonema* allseitig geschlossene Bläschen von nicht unbeträchtlicher Grösse, sitzen aber nicht frei dem oberen Nervenring auf, sondern sind allseitig in die Schirmgallerte eingebettet. Sie liegen nach einwärts vom Nesselwulst, dicht über dem Ringkanal, und werden auf ihrer Aussenfläche von einem festen Stützgebilde, der centripetalen Mantelspange, bedeckt. Von dieser vollkommen veränderten Lage abgesehen, stimmen sie in den wesentlichen Theilen ihres Baues mit den homologen Bildungen von *Rhopalonema* überein. An dem Grund des Bläschens, welcher sich dem Nesselwulst gegenüber befindet, ist an einem dünnen Stiel ein Hörkölbchen befestigt, das sich aus einem Axentheile und einer Epithelhülle zusammensetzt. Sein Axentheile enthält nur zwei Zellen, von welchen die an der Spitze gelegene einen grossen ovalen Otolithen ausgeschieden hat. Der einschichtige Epithelüberzug ist auf einer Seite zu einem starken Polster verdickt und besteht hier aus Hörzellen, die in lange Nervenfibrillen übergehen und ziemlich dicke bis zur Bläschenwand ausgespannte Haare tragen. An der Bläschenwand unterscheidet man eine homogene Membran, die in die Stützlamelle des Nesselwulstes übergeht und hier eine kleine Oeffnung zeigt, und zweitens einen endothelartig dünnen Epithelüberzug. In Folge der veränderten Lage des Bläschens müssen die Nervenfibrillen, in welche die Hörzellen sich verlängern, um bis zum oberen Nervenring zu gelangen, einen weiten Weg zurücklegen. Sie lassen sich mit Deutlichkeit als zwei Faserbündel verfolgen, die von der Insertion des Kölbchens ausgehen, an der Innenwand des Bläschens nach dem entgegengesetzten Pol desselben verlaufen, durch die hier befindliche kleine Oeffnung in den Nesselwulst eintreten und ihn durchkreuzend mit dem Nervenring sich verbinden.

Da nach dieser Darlegung die Gehörbläschen von *Carmarina* und *Rhopalonema* in ihren wichtigsten Bestandtheilen (Besitz eines Hörkölbchens) mit einander übereinstimmen, da ferner geringfügigere Verschiedenheiten, wie die Hörnerven der Geryoniden, sich aus einer veränderten Lagebeziehung ableiten lassen, so werden wir beide Formen für homolog erklären müssen. Zwischen den Hörbläschen von *Rhopalonema* und denen der Geryoniden ergibt sich nur der eine wichtige Unterschied, dass die einen am Schirmrand frei liegen, die andern in die Mantelgallerte eingebettet

sind. Dieser Unterschied lässt sich aber wohl darauf zurückführen, dass in dem einen Fall die Hörkölbchen durch Umwachsung, in dem andern Fall durch Einsenkung in ein Bläschen eingeschlossen werden.

Hinsichtlich der Anzahl variiren die Gehörorgane bei den Trachymedusen in derselben Weise wie bei den Vesiculaten nicht allein nach den einzelnen Arten, sondern auch nach dem Alter des einzelnen Thieres. Bei *Cunina lativentris* und *Cunina sol maris* können sie bei grossen Exemplaren gegen 100 betragen; bei *Aeginopsis* dagegen ist ihre Anzahl auf acht beschränkt. Bei den Trachynemiden und bei *Glossocodon* werden zuerst vier, bei *Carmarina* sechs Gehörorgane angelegt und findet später eine Verdoppelung dieser Zahlen statt.

Aus den hier kurz zusammengestellten Beobachtungen rechtfertigt es sich wohl von selbst, wenn wir die Gehörorgane der Vesiculaten und der Trachymedusen nicht für homologe Bildungen, sondern für Organe halten, die unabhängig von einander entstanden und nach einem ganz verschiedenen Typus entwickelt sind. Dieser verschiedene Typus spricht sich nicht nur in ihrer Lagerung, sondern auch in ihrem gesammten feineren Bau aus. Während die Gehörorgane bei den Vesiculaten unterhalb des Velum am Schirmrand zur Entwicklung gelangen und demgemäss vom unteren Nervenring auch innervirt werden, entspringen sie bei den Trachymedusen vom oberen Schirmrand und stehen mit dem oberen Nervenring in Verbindung. Während ferner bei den Vesiculaten die Gehörorgane in ihren wesentlichen Bestandtheilen nur von verschiedenartig modificirten Zellen des Ektoderms, von Otolithen- und von Hörzellen, gebildet werden, nehmen bei den Trachymedusen an ihrer Zusammensetzung sowohl Ektoderm- als auch Entodermzellen Antheil. Die Hörzellen stammen vom Sinnesepithel des oberen Nervenrings ab, die Otolithenzellen dagegen vom Entoderm des Ringkanals, aus dessen Wucherung das Hörkölbchen der Trachymedusen hervorgegangen ist.

2. Eine eigenartige Stellung nehmen die Sinneskörper der Acraspeden ein. Dieselben lassen sich morphologisch an die Gehörorgane der Trachymedusen und zwar an die als Hörkölbchen bezeichnete Grundform derselben anreihen; physiologisch dagegen entfernen sie sich von ihnen, insofern als ihr feinerer Bau, wie wir später sehen werden, bei der Mehrzahl keinen Schluss auf eine specifische Sinnesfunction gestattet. Wir haben daher auch vorgezogen, ihnen den indifferenten Namen der Sinneskörper zu geben.

Bei allen Acraspeden sind die Sinneskörper Fortsatzbildungen des Schirmrandes, welche an ihrem peripheren Ende in Zellen, die vom Entoderm abstammen, eine Anzahl von Concrementen umschliessen. Für alle sind folgende drei Punkte besonders charakteristisch: Erstlich liegen die Sinneskörper in tiefen Ausbuchtungen des Schirms und werden seitlich von je zwei Sinneslappen begrenzt. Zweitens ist ihr Inneres ausgehöhlt, indem eine Verlängerung des Gastrovascularsystems in dasselbe mehr oder minder weit eindringt. Drittens sind die Sinneskörper zugleich die einzigen Centralorgane des Nervensystems und sind als solche bereits früher von uns besprochen worden. Bei den Acraspeden sind somit die Sinnesorgane und das centrale Nervensystem noch weniger als bei den Craspedoten von einander differenzirt.

Während in diesen drei Punkten alle Acraspeden übereinstimmen und hierdurch gemeinsam von den Trachymedusen abweichen, lassen sie sich selbst nach einzelnen Modificationen im Bau ihrer Sinneskörper in drei Gruppen bringen, von welchen die erste und dritte allein durch *Nausithoë* und die *Charybdeiden* vertreten wird, die zweite alle übrigen Arten umfasst.

Bei *Nausithoë* treten die Fortsatzbildungen des Schirmrandes, die acht Sinneskörper, am Grund zwischen je zwei zusammengehörigen Sinneslappen frei hervor und sind in einer besonders

charakteristischen Weise deutlich in zwei functionell verschiedene Abschnitte gesondert. Der untere Abschnitt oder der Sinneshügel besitzt die Gestalt eines abgestumpften Kegels und umschliesst allein den Hohlraum, der mit dem Gastrovascularsystem zusammenhängt. Von ihm ist der periphere Theil als Hörkölbchen scharf abgegliedert, solid beschaffen und ähnlich gebaut wie das gleichnamige Gebilde der Trachymedusen. Es ist an seinem distalen Ende kolbig verdickt und geht proximalwärts in einen dünnen Stiel über, der in der Mitte des Sinneshügels inserirt. Wie bei den Trachymedusen lässt es einen Axentheil, der von Entodermzellen abstammt, und eine Epithelhülle erkennen. Letztere ist auf der ventralen Seite des Kölbchens dünn, dorsalwärts dagegen von hohen und feinen Cylinderzellen gebildet, die mit langen und starren Haaren besetzt sind. Der Axentheil enthält nur zwei Concrementzellen, von welchen die distal gelegene einen grossen mit polygonalen Flächen versehenen Otolithen, die proximale einige kleinere Concremente birgt und mittels eines feinen im Stiel des Kölbchens gelegenen Ausläufers mit dem Epithel der gastrovascularen Ausstülpung im Sinneshügel zusammenhängt. Ausser dem Hörkölbchen erhebt sich noch von der Rückenfläche des Sinneshügels baldachinartig die Hörfalte, eine Gallertlamelle, welche von einem dünnen Plattenepithel überzogen wird. Indem sie von oben und von den Seiten das Kölbchen umfasst, kommt dieses in eine nach unten offene Nische zu stehen, aus der es allein nach abwärts herausgedrängt werden kann.

Die Sinneskörper aller übrigen Acraspeden zeigen in ihrer Form nicht die für Nausithoë allein eigenthümliche Zusammensetzung aus zwei verschiedenen Abschnitten.

Bei den zur zweiten Gruppe gehörigen Arten, bei Pelagia, Aurelia, Phacellophora, Cyanea u. s. w. bilden die Sinneskörper einen walzenförmigen, am freien Ende abgerundeten, fingerförmig gekrümmten Fortsatz, in welchen eine Ausstülpung des Gastrovascularsystems ein wenig über die Hälfte hineindringt. Das Ende des Fortsatzes ist solid und von Entodermzellen erfüllt, die zahlreiche Krystalle enthalten und dadurch in ihrer Gesamtheit das sogenannte Krystallsäckchen früherer Forscher zusammensetzen. Der aus dem Entoderm entstandene Axentheil der Sinneskörper wird durch eine dicke Stützlammelle vom äusseren Epithel geschieden. Dieses besteht über dem Krystallsäckchen aus platten Elementen, im unteren Abschnitt dagegen aus hohen Cylinderzellen, die sich in Nervenfibrillen verlängern und auf ihrer Oberfläche Haare tragen. Bei jungen Thieren finden sich die hier beschriebenen Organe frei in der Bucht zwischen den Sinneslappen des Schirmrandes, später werden sie von diesen allseitig umhüllt. Sie kommen hierbei in einen kanalartigen Raum zu liegen, der nach oben von der Deckplatte, nach unten von den über einander geschlagenen Sinnesfalten gebildet wird und durch Aufheben der letzteren in ganzer Ausdehnung geöffnet werden kann. Die Anzahl der Sinneskörper ist bei den oben genannten Acraspeden eine geringe und bei jungen und alten Thieren eine und dieselbe; bei den meisten Arten beschränkt sie sich auf 8, bei einigen wenigen steigt sie auf 12 oder 16.

Bei den Charybdeiden, der dritten von uns aufgestellten Gruppe, sind die stets in Vierzahl vorhandenen Sinneskörper in nischenförmigen Vertiefungen der Schirmoberfläche angebracht. Sie zeichnen sich besonders dadurch aus, dass ihre Basis zu einem Stiel eingeschnürt, ihr Endtheil dagegen kugelig aufgetrieben ist. Der letztere ist von einer runden flimmernden Höhle, der Ampulle, eingenommen, die durch einen engen Kanal im Stiel mit dem Gastrovascularsystem communicirt. In der Wand der Ampulle findet sich ein Krystallsäckchen, im verdickten Ektoderm sind mehrere Ocelli eingebettet, die unter allen Medusen wohl die grössten lichtbrechenden Körper enthalten.

Wenn wir nach dieser kurzen Zusammenstellung die dem zweiten Typus zugerechneten Gehörorgane der Trachymedusen und die Sinneskörper der Acraspeden unter einander vergleichen, so

werden wir unsere schon früher ausgesprochene Ansicht, dass hier homologe Theile gegeben sind, nur mit wenigen Worten zu rechtfertigen haben. Denn trotz der zahlreichen und mannigfaltigen Modificationen kommt doch in allen diesen Organen die übereinstimmende Grundform immer wieder zum Vorschein. Ueberall lässt sich eine kolbenförmig gestaltete Fortsatzbildung des Schirmrandes nachweisen, welche entweder frei auf der Körperoberfläche angebracht oder secundär in ein Bläschen eingeschlossen ist. Ueberall sind an ihrer Zusammensetzung in gleichem Maasse das Ektoderm und das Entoderm betheiligt, wobei das erstere zum Theil zu einem Sinnesepithel umgewandelt ist, das letztere ein oder zahlreiche Concremente an der Spitze des Fortsatzes ausgeschieden hat. Die grosse Uebereinstimmung dieser Grundform mit den Tentakeln, den ursprünglichsten Organen des Schirmrandes, ist offenbar, da ihr Bau, ihre Lage, ihre Genese aus dem Epithel des Ringkanals im Grossen und Ganzen die gleiche ist. Die Verschiedenheiten zwischen diesen beiden Bildungen reduciren sich vornehmlich einerseits auf die abweichenden Grössenverhältnisse, die bei morphologischen Vergleichen so wenig ins Gewicht fallen, andererseits auf das Vorhandensein oder den Mangel der Concremente. Beide Punkte sind von untergeordneter Bedeutung. Wir stehen daher nicht an, die Hörkölbehen der Trachymedusen und die Sinneskörper der Acraspeden für modificirte Tentakeln zu erklären, an deren Spitze in Zellen des Entoderms sich Concremente angehäuft haben. Wie bei den Tentakeln können wir auch bei ihnen zwischen soliden und hohlen schlauchförmigen Bildungen unterscheiden. Mit einer soliden Axe sind die Hörkölbehen der Trachymedusen versehen, die grösseren Sinneskörper der Acraspeden dagegen sind durch Fortsätze des Gastrovascularsystems bis an ihr concrementhaltiges Ende ausgehöhlt. Eine Mittelstellung nimmt gewissermaassen Nausithoë ein, insofern an ihrem Sinneskörper ein solider kölbchenartiger Endtheil von einem hohlen Basaltheil abgegliedert ist. Schon von einigen früheren Forschern ist die morphologische Verwandtschaft dieser Organe erkannt worden. So bemerkt LEUCKART (58) in seiner Medusenfauna von Nizza bei Besprechung von Aglaura, dass hier und in anderen Fällen das Hörbläschen so augenscheinlich eine tentakelartige Gestalt hat, dass eine morphologische Beziehung zu den Randfäden dadurch höchst wahrscheinlich wird. Ebenso hält L. AGASSIZ (3 und 4) die Randkörper der Acraspeden für modificirte Tentakeln; indessen verliert bei ihm dieser Vergleich dadurch an Schärfe und Werth, dass er überhaupt alle Organe des Schirmrandes, wie z. B. auch die Hörbläschen der Vesiculaten, als tentakelartige Bildungen bezeichnet. —

Bei unseren morphologischen Erörterungen haben wir bisher von den Gehörorganen und Sinneskörpern der Medusen, von Hörzellen und von Otolithen gesprochen, ohne dass wir an irgend einer Stelle diese Namengebung zu begründen versucht hätten. Das Versäumte soll jetzt nachgeholt werden, indem wir noch im Zusammenhang über die physiologische Bedeutung der erst anatomisch besprochenen Organe handeln. Hierbei können wir uns nicht — so wünschenswerth dies wäre — auf physiologische Experimente berufen, die weder wir selbst noch Andere angestellt haben, obwohl sie gewiss bei geeigneten Vorkehrungen gut ausgeführt werden könnten. Unsere Deutungen stützen sich daher einzig und allein auf morphologische Analogieen, deren Werth für die Beurtheilung der Sinnesorgane wir schon früher betont haben.

Wir vergleichen die Gehörorgane der Vesiculaten, der Trachymedusen und der Nausithoë den Hörbläschen der wirbellosen Thiere und wollen die Berechtigung dieses Vergleiches im Einzelnen jetzt näher durchzuführen versuchen.

Bei fast allen Wirbellosen, bei den Würmern, Mollusken und Crustaceen sind die Gehörorgane kleine, in das Körperparenchym eingebettete, mit Flüssigkeit erfüllte Bläschen, an deren Wand der Hörnerv sich verbreitet. Während frühere Forscher auf diese Beschaffenheit ein grosses

Gewicht legen (eine Auffassung, die auch in der Geschichte unseres Gegenstandes ihre Rolle gespielt hat), ist man in den letzten 20 Jahren mehr und mehr zu der Ansicht gekommen, dass die Bläschenform, wenn auch sehr wichtig, doch nicht wesentlich für das Zustandekommen von Schallempfindungen sei. Denn einmal zeigte die Entwicklungsgeschichte, dass die Hörbläschen von der Hautoberfläche aus entstehen, dass Gruben sich bilden und allmählich sich abschnüren; zweitens lernte man bei einzelnen Thierarten, wie z. B. bei unserem Flusskrebs, nach aussen offene Gruben des Integuments als Gehörorgane deuten. Es drängt somit sowohl die Entwicklungsgeschichte, als auch die vergleichende Anatomie darauf hin, zwischen freien und geschlossenen Gehörorganen zu unterscheiden und die ersteren als die ursprünglichen, die letzteren als die aus ihnen abgeleiteten Bildungen zu betrachten. So wird sich denn von dieser Seite aus kein ernstlicher Einwand dagegen erheben lassen, dass wir nicht nur bei den Geryoniden, Aequoriden und Eucopiden, sondern auch bei den Aeginiden und Trachynemiden, bei Nausithoë und Mitrocoma von Gehörorganen reden. Wir können dies um so eher thun, als wir zwischen der freien, auf der Hautoberfläche gelegenen und der geschlossenen, zu einem Bläschen umgewandelten Form überall den genetischen Zusammenhang bei den von uns untersuchten Medusen sicher nachgewiesen haben.

Nach den Ergebnissen genauerer histologischer Untersuchungen haben wir als wesentliche Bestandtheile der Gehörorgane zweierlei Elemente anzusehen: 1) mit steifen Haaren ausgestattete Sinneszellen und 2) die Otolithen, deren Bedeutung für den Akt des Hörens, wie aus ihrer weiten Verbreitung in allen Stämmen des Thierreichs geschlossen werden kann, gewiss keine geringe ist. Hörzellen sowohl als Otolithen sind bei den Medusen von uns aufgefunden worden, so dass wir, um nach allen Richtungen die einzelnen Analogieen festzustellen, jetzt nur noch auf das Verhältniss, in welchem diese zwei Bestandtheile in den Gehörorganen der Medusen und der übrigen Wirbellosen zu einander stehen, näher einzugehen haben. Namentlich sind es zwei Punkte, die hier nicht unberücksichtigt bleiben dürfen, erstens, die verschiedene Befestigungsweise der Otolithen und zweitens die verschiedene Stellung, welche die Hörzellen zu ihnen einnehmen.

Was den ersten Punkt betrifft, so haben schon frühere Forscher (41 und 95) die Gehörorgane in zwei Gruppen gesondert, je nachdem die Otolithen befestigt oder beweglich angebracht sind. Befestigte Otolithen beobachten wir bei den meisten Würmern und bei den Tunicaten, bei denen das kleine Concrement durch ein dünnes und kurzes Stielchen mit der Bläschenwand verbunden ist. In diese Gruppe sind auch die Gehörorgane der Medusen zu zählen, deren Otolithen in einer zweifach verschiedenen Weise befestigt sind. Bei den Vesiculaten liegen die Otolithen in Epithelzellen, die durch Ansammlung von Flüssigkeit blasig aufgetrieben und zu Halbkugeln umgestaltet sind, welche mit breiter Fläche an der Stützlamelle haften. Das Hörsteinchen, welches nur zur Hälfte den von Flüssigkeit erfüllten Raum einnimmt, sitzt an der gewölbten, über die Oberfläche vorspringenden inneren Fläche der elastischen Zellmembran fest. Bei den Trachymedusen und bei Nausithoë dagegen sind die Concremente in kolbenförmigen Fortsätzen des Schirmrands in Entodermzellen eingebettet ¹⁾. — Wenn wir im Vorhergehenden die Hörsteinchen der aufgeführten niederen Thierklassen als befestigte bezeichnet und sie den beweglichen anderer Thiere gegenübergestellt haben, so soll hiermit keineswegs ausgedrückt sein, dass die ersteren selbst auch unbeweglich seien. Im Gegentheil, ihre Befestigungsweise ist, wie unsere Untersuchungen gezeigt haben, eine solche, dass durch

1) Nach diesem bei den Medusen erhaltenen Resultat wäre es jetzt gewiss von Interesse, zu erfahren, wie die Otolithen bei den Würmern und Tunicaten entstehen, ob die sie umschliessenden Kölbchen nur modificirte an der Bläschenwand vorspringende Epithelzellen oder vielleicht gar Fortsatzbildungen des Mesoderms sind!

Bewegungen des umgebenden Medium auch die Concremente sehr leicht in Mitbewegung versetzt werden; bei den Trachymedusen werden die an einem feinsten Stielchen aufgehängten Hörkölbchen, bei den Vesiculaten die dünnen, den Stein tragenden elastischen Wandungen der Concrementblase mitschwingen. Ähnliches wird bei den Würmern und Tunicaten stattfinden. Mit einem Wort, die Otolithen sind überall beweglich auf ihrer Unterlage befestigt.

In der zweiten Gruppe bieten uns die Mollusken die lehrreichsten Beispiele dar. In einem mit Flüssigkeit erfüllten Bläschen sind kleine Otolithen suspendirt, die durch ein die Wandung überziehendes Wimperepithel in beständig rotirender Bewegung erhalten werden. Zwischen diesen Wimperzellen vertheilt oder nur auf einen Bezirk beschränkt sind noch besondere Hörzellen mit steiferen Hörhaaren an verschiedenen Objecten aufgefunden worden; dass diese letzteren und nicht die Flimmerzellen die empfindenden Theile sind, kann jetzt wohl als sicher angenommen werden.

In welchem Verhältniss stehen nun diese schwingenden Otolithen zu den an der Bläschenwand befestigten? Schon HARLESS (95) suchte den Zweck der Bewegung in der Weise zu erklären, dass durch die Thätigkeit eines Flimmerorgans die Otolithen immer von der Innenwand des Bläschens entfernt gehalten würden. In dieser Erklärung hat HARLESS schon vor Jahren das Richtige getroffen. Es lässt sich nämlich nachweisen, dass die Hörbläschen mit schwingenden Otolithen von solchen mit befestigten Otolithen abgeleitet werden müssen, dass die letzteren daher nicht in einem Gegensatz zu ersteren stehen, sondern nur durch später erworbene Modificationen sich abgeändert haben. FOL (92) macht uns in seinen Studien über die Entwicklung der Mollusken mit der bemerkenswerthen Thatsache bekannt, dass die Otolithen nicht wie man nach ihrem späteren Verhalten glauben könnte, durch einen Niederschlag in der Flüssigkeit der Hörbläschen, sondern an der Wand derselben in einer Epithelzelle entstehen. Der Otolith springt mehr und mehr über die Oberfläche der Wand vor und bleibt ihr bei einigen Arten längere Zeit, bei andern kürzere Zeit noch angeheftet; dann fällt er in den Bläschenraum und wird durch das Flimmerepithel der Wandung, welches vielleicht selbst durch seine Schwingungen die Ablösung des Otolithen mit herbeigeführt hat, in Rotation versetzt. Die Flimmern übernehmen jetzt die Rolle des Stielchens, welches ursprünglich den Otolithen getragen hat, indem sie durch ihre Bewegungen den letzteren in der Mitte des Bläschens in Schwebelage erhalten. In der ganzen Einrichtung ist daher nichts anderes als ein modificirter und verbesserter Aufhängeapparat zu suchen, indem die in der Flüssigkeit von Cilien getragenen Otolithen auf Schallschwingungen wohl noch besser als solche Otolithen reagiren müssen, die mit der Bläschenwand durch ein Fädchen verbunden sind. Hiermit treten die schwingenden zu den befestigten Otolithen sowohl anatomisch als physiologisch in ein sehr nahes Verhältniss.

Der zweite und letzte Punkt, der von uns noch erörtert werden muss, ist die verschiedene Stellung, welche die Hörzellen zu den Otolithen einnehmen können. Bei den genauer untersuchten Gehörorganen der Mollusken und Arthropoden treten die Hörhaare ausnahmslos von der Bläschenwand mit ihren peripheren Enden an die Concremente heran. Dagegen sind wir innerhalb der einzelnen Abtheilungen der Medusen mit viel mannigfaltigeren Lagebeziehungen bekannt geworden. Bei den Vesiculaten umgreifen die in einer Reihe angeordneten Hörhaare der Vesiculaten von einer Seite mit ihren gekrümmten Borsten die kugelig gewölbte Wand je einer Concrementblase und schmiegen sich ihr dicht an. Bei den Aeginiden werden die leicht beweglichen Hörkölbchen allseitig von parallel verlaufenden langen steifen Borsten umgeben, die von Sinneszellen an ihrer Basis entspringen. Bei den bläschenförmigen Gehörorganen der Trachynemiden, der Geryoniden und der Nausithoë endlich sind die Sinneszellen nicht an der Bläschenwand, wie bei den übrigen

Wirbellosen, sondern am Kölbchen selbst angebracht, so dass ihre steifen Hörhaare mit ihren Enden die Wandung und nicht den Otolithen berühren. Es liegt hier also geradezu ein dem Typischen entgegengesetztes Verhältniss vor. Indessen lässt sich doch bei allen diesen Variationen ein einheitliches Princip nicht verkennen, welches sowohl für die Medusen, als auch für die übrigen Wirbellosen Geltung besitzt. Ueberall sind die Hörhaare so angebracht, dass eine Einwirkung der Otolithen auf sie möglich ist. Welcher Art diese Einwirkung ist, lassen wir dahingestellt, da die gewiss äusserst wichtige Rolle der Otolithen beim Hörakt bis jetzt experimentell so wenig bearbeitet worden ist und nach dem vorliegenden Material ein sicherer Entscheid in dieser Frage wohl schwer gewonnen werden kann. Doch wollen wir, um unsere Ansicht zu veranschaulichen, den Fall setzen, dass durch Schallschwingungen der Otolith mit erschüttert wird. Dann werden von diesen Bewegungen in allen Fällen auch die Hörhaare direct mit beeinflusst werden müssen, mögen sie nun wie bei den Mollusken und Arthropoden oder wie bei den Vesiculaten und Trachymedusen etc. angebracht sein. Es muss hierbei von untergeordneter Bedeutung sein, ob die Hörhaare von der Bläschenwand oder vom vibrirenden Kölbchen selbst entspringen.

Mit dieser Darlegung glauben wir die im speciellen Theil angewandte Namengebung begründet zu haben und dürfen wir jetzt wohl mit gleichem Recht, wie bei den übrigen Wirbellosen, auch bei einzelnen Abtheilungen der Medusen von Gehörorganen sprechen, wobei wir uns freilich jedes Urtheils über die Qualität dieses Hörens enthalten. Es ist selbstverständlich, dass man auch hier, wie bei andern Sinnesorganen, zwischen niederen und höheren Graden der Leistung zu unterscheiden hat. Speciell von den Gehörorganen aber sei noch hervorgehoben, dass sie in ihren ersten Anfängen von den Tastapparaten nicht so scharf zu sondern sein dürften.

Indem wir hiermit unsere Betrachtung über die Gehörorgane der Medusen abschliessen, machen wir noch besonders auf zwei Punkte aufmerksam, die uns beim Studium dieser Gebilde morphologisch und physiologisch von Interesse zu sein scheinen: erstens, dass dieselbe functionelle Einrichtung in einer so kleinen Thierabtheilung auf eine morphologisch zweifache Weise erreicht worden ist; zweitens, dass diese Organe sowohl in ihren primitivsten Anfängen, als auch in höherer Ausbildung mannigfach modificirt uns vorliegen. Wir sehen hier gleichsam die Hörorgane in ihrem Werden vor uns. Sinneszellen des allgemeinen Sinnesepithels werden bei den Vesiculaten zu Hörzellen, indem sie mit einer Ektodermzelle, in der ein Concrement sich entwickelt hat, in Verbindung treten. In anderer Weise bildet sich bei den Trachymedusen und bei Nausithoë ein Gehörorgan, indem eine Tentakelanlage rudimentär wird, an ihrer Basis sich einschnürt und in ihrem Ende Concremente ausscheidet, und indem gleichzeitig die Sinneszellen im Umkreis oder auf der so modificirten Tentakelanlage zu Hörzellen werden. Die auf morphologisch ganz verschiedener Grundlage entstandenen primitivsten Gehörorgane werden bei Vesiculaten und Trachymedusen in gleicher Weise vervollkommnet. Sie scheiden von der Körperoberfläche aus, werden zuerst in grubenförmigen Vertiefungen und dann in vollständig mit Flüssigkeit erfüllten Bläschen geborgen.

Bei der physiologischen Beurtheilung haben wir bis jetzt von den Acraspeden allein Nausithoë berücksichtigt, alle übrigen Arten dagegen ausgeschlossen. Es geschah dies aus dem Grund, weil wir den Sinneskörpern derselben, obwohl sie morphologisch den Gehörorganen der Trachymedusen verwandte Bildungen sind, doch keine specifische Sinnesfunction glauben zuertheilen zu dürfen. Denn einmal ist bei den Acraspeden weder der Sinneskörper als Ganzes betrachtet beweglich an der Deckplatte befestigt, noch ist der otolithenhaltige Theil desselben wie bei Nausithoë zu einem

leicht beweglichen Kölbchen abgegliedert. Zweitens ist das Sinnesepithel auf seiner Oberfläche zwar mit Haaren bedeckt, diese sind aber von zarterer Beschaffenheit, als die stärkeren und längeren Hörhaare der übrigen Medusen. Es will uns daher richtiger erscheinen, für diese Sinnesorgane der Acraspeden, obwohl in ihnen bereits einige für die Ausbildung eines Gehörorgans günstige Momente gegeben sind, eine mehr indifferente Sinnesfunction anzunehmen und sie demgemäss auch mit einem allgemeineren Namen als Sinneskörper zu bezeichnen.

Zweiter Abschnitt.

Systematische Bedeutung des Nervensystems und der Sinnesorgane der Medusen.

Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen zeigen in ihrem Bau erhebliche Verschiedenheiten, deren Verbreitung vielfach mit den Grenzen grösserer Abtheilungen zusammenfällt. Sie müssen somit als Theile von hervorragender systematischer Bedeutung angesehen werden.

Für die Gehörorgane ist diese Ansicht schon vor Jahren von WILL (86) aufgestellt worden. Obwohl derselbe nur unvollkommen über die Structur und das Vorkommen der Gebilde unterrichtet war, so äusserte er gleichwohl gestützt auf sein unzureichendes Beobachtungsmaterial die Vermuthung, dass genauere Untersuchungen gewiss typische Verhältnisse aufdecken würden, die für die Charakteristik grösserer und kleinerer Abtheilungen der Schirmquallen mit Vortheil benutzt werden könnten. Wenige Jahre später begründete FORBES (29) sein Medusensystem auf die Beschaffenheit der Randkörper, indem er die Gruppen der Gymnophthalmata und Steganophthalmata unterschied. Auch GEGENBAUR (32 und 33) räumte ein, dass die Randkörper häufig einen besseren Aufschluss über die Stellung des Thieres geben, als die Körperform und die Verhältnisse der Tentakeln, obwohl er es im Uebrigen beanstandete, wie FORBES die genannten Organe zum obersten Eintheilungsprincip zu machen.

In der Neuzeit ist es bei der Systematik der Hydromedusen mehr und mehr Brauch geworden, die Eintheilung der Hydroidengeneration, sofern eine solche vorhanden ist, zu Grunde zu legen und den auf diese Weise erhaltenen Hauptgruppen die Medusen einzuordnen; um so mehr möchte es hier am Platz sein darauf hinzuweisen, dass auch bei diesen sich wichtige Unterscheidungsmerkmale vorfinden, welche zur Aufstellung grösserer Abtheilungen geeignet sind, und dass solche Merkmale namentlich durch den Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane geboten werden.

In Bezug auf das Nervensystem liegen die Verhältnisse sehr einfach. Nach seiner Beschaffenheit würden wir zwei Gruppen bilden können, Medusen mit einem Nervenring und Medusen mit getrennten Nervencentren. Die ersteren sind die Trachymedusen und alle frei schwimmenden Geschlechtsthiere von Hydroidpolypen, beides Organismen, die sich durch die Anwesenheit eines ächten Velum auszeichnen; die letzteren sind Medusen, welche entweder gar kein Velum oder doch nur wie die Aurelien ein Pseudovelum besitzen. Der Bau des Nervensystems bestätigt somit die Richtigkeit der von GEGENBAUR vorgeschlagenen Eintheilung in Acraspeden und Craspedoten.

Die verschiedenen Arten der Sinnesorgane sind offenbar von sehr ungleichem Werth für die Systematik. Am unwichtigsten unter ihnen sind wohl die Tastapparate, welche im Allgemeinen sehr indifferent gebaut und auch zur Zeit noch nicht genügend durch die gesammte Medusengruppe hindurch verfolgt sind. Immerhin verdient hervorgehoben zu werden, dass die eigenthümlich geformten Tastkämme, welche wir bei Rhopalonema und Aglaura aufgefunden haben, wahrscheinlich ein der Trachynemidengruppe gemeinsames Merkmal darstellen werden.

Die systematische Bedeutsamkeit der Ocellen ist bisher vielfach überschätzt worden. Wir haben in denselben Organe vor uns, die bei niederen Thieren sehr oft wiederkehren und sich ganz sicher unzählige Male unabhängig von einander entwickelt haben. Auch bei den Medusen lässt sich Nichts zu Gunsten der Ansicht geltend machen, dass die Augenflecke einen einmal entstandenen, vielfach vererbten Charakter der Gruppe bilden, vielmehr muss gerade das Gegentheil

angenommen werden, wenn wir ihre Verbreitungsweise und ihre Lagerung berücksichtigen. Was den ersten Punkt anlangt, so finden sich die Ocellen bei allen Hauptabtheilungen der Medusen mit Ausnahme der Trachymedusen. Sporadisch treten sie bei den Acraspeden (*Aurelia*, *Nausithoë*) und den Vesiculaten (*Tiaropsis* nach AGASSIZ) auf; weit verbreitet sind sie unter den sogenannten Ocellaten; allein auch bei diesen sind sie so wenig typisch, dass sie ganzen Familien vollständig fehlen können. Nirgends sind die Ocellen somit ein constantes Merkmal.

Die gleiche Regellosigkeit spricht sich in der Lagerung der Ocellen aus. Bei einem Theil der Medusen sind sie zwischen den Tentakeln, bei einem anderen Theil an der Basis derselben und hier wiederum bald auf ihrer oberen, bald auf ihrer unteren Seite angebracht. Die hervorgehobenen Verschiedenartigkeiten sind, wie wir schon früher bemerkt haben, zum grössten Theil durch physiologische Verhältnisse bedingt, indem die Augenflecke überall gleichsam Orte aufsuchen, welche ihnen den einfallenden Lichtstrahlen gegenüber eine günstige Stellung gewähren. Auch dieses Moment berechtigt zu dem Schluss, dass die Ocellen häufig nur physiologisch, nicht morphologisch gleichartige Bildungen sind, welche eine geringe systematische Bedeutung besitzen und bei der anatomischen Charakteristik grösserer Abtheilungen, wie der Ocellaten, nicht verwandt werden können. Wenn letztere nach Ausschluss der von HAECKEL (38) ihnen früher zugerechneten Thaumantiaden eine natürliche Gruppe bilden, so kommt dies daher, dass bei ihrer Zusammenfassung auch anderweitige wichtigere Merkmale Berücksichtigung gefunden haben. Unter diesen Merkmalen scheint uns das wichtigste die Lage der Geschlechtsorgane in den Wandungen des Magens zu sein, da ja bei den übrigen Craspedoten die Radialkanäle mit der Erzeugung der Geschlechtsproducte betraut sind.

Im Gegensatz zu den Tastapparaten und den Ocellen sind die Gehörorgane nicht allein für den Morphologen und Physiologen, sondern auch für den Systematiker von hohem Interesse, denn sie ermöglichen uns Gruppen, die früher nur nach ihrer Entwicklung auseinander gehalten werden konnten, auch anatomisch zu unterscheiden; es sind dies die Vesiculaten und Trachymedusen.

Die bisher gemachten Versuche, die Medusen, welche sich direct aus dem Ei entwickeln und diejenigen, welche von Campanulariden aufgezogen werden, schon an ihrer Organisation zu erkennen, müssen wohl als gescheitert angesehen werden. Wir mögen ein Organsystem herausgreifen, welches wir wollen, stets ist die Verschiedenartigkeit desselben innerhalb einer Gruppe grösser, als es zwischen den sich am meisten ähnelnden Familien beider Gruppen der Fall ist. Die Geryoniden gleichen zweifellos im Bau ihres Gastrovascularsystems und ihrer Geschlechtsorgane, sowie in der Beschaffenheit ihrer Schwimmglocke den Geryonopsiden in viel höherem Maasse als den Aeginiden; namentlich gilt dies von der vierstrahligen Gattung *Liriope*. Die meisten Trachynemiden, wie z. B. die *Rhopalonemen* und *Trachynemen*, nähern sich ganz ausserordentlich den Eucopiden, mit denen sie GEGENBAUR (33), ausgehend von ihrer Anatomie, ganz folgerichtig vereint hat; andererseits entfernen sie sich in vielen Theilen ihrer Organisation so sehr von den übrigen Trachymedusen, dass nur die Art ihrer Entwicklung bisher ihre Vereinigung mit denselben rechtfertigen konnte.

Die Gehörorgane allein liefern uns durchgreifende Charaktere, um auch ohne Kenntniss der Ontogenese Trachymedusen und Vesiculaten aus einander zu halten. Eine craspedote Meduse mit tentakelartigen Hörkölbchen, deren Sinneszellen aus dem Ektoderm, deren Otolithen aus dem Entoderm stammen, können wir mit Sicherheit der erstgenannten Gruppe zurechnen, mag nun das Hörkölbchen dem Nervenring frei aufsitzen oder in ein besonderes Bläschen eingeschlossen sein. Auf der anderen Seite werden wir über die Zugehörigkeit zu den Vesiculaten nicht zweifelhaft

sein, wenn wir bei einer Meduse als Theile des Gehörorgans blasige dem Ektoderm angehörige Otolithenzellen und zarte vom unteren Nervenring aus versorgte Hörzellen mit den charakteristisch angeordneten Hörhaaren entweder am Grund einer Hörgrube oder im Innern eines Hörbläschens nachgewiesen haben.

Die Bedeutsamkeit der Gehörorgane für die Systematik lässt sich noch weiter ins Einzelne verfolgen, indem bestimmte Formen derselben sogar für bestimmte Familien charakteristisch sind.

Unter den Trachymedusen, für welche das Gesagte ganz besonders anwendbar ist, zeichnen sich die Aeginiden dadurch aus, dass sie freie Hörkölbchen besitzen, die sich auf besonderen Hörpolstern erheben. Bei den Trachynemiden dagegen befestigen sich die Hörkölbchen direct auf dem Nervenring, wobei sie entweder in das umgebende Wasser hervorragten oder vom Epithel umwuchert und in ein Bläschen eingeschlossen werden. Auch hierin spricht sich, indem sich *Aglaura* und *Rhopalonema* sehr ähnlich verhalten, die nahe Verwandtschaft beider Gattungen aus, auf die wir schon gelegentlich bei Besprechung der Tastkämme hingewiesen haben. In wie hohem Grade endlich die in die Tiefe eingesenkten Hörbläschen mit ihren seitlichen Nervenbändern für die Geryoniden typisch sind, bedarf kaum besonderer Erwähnung.

Eigenthümliche Verhältnisse finden sich hinsichtlich der Verbreitung und Beschaffenheit der Gehörorgane bei den Vesiculaten oder richtiger gesagt bei den von Campanulariden aufgeamnten Medusen. Nach den in der Literatur vorliegenden Angaben sind nur bei einem Theil der genannten Thiere Hörbläschen oder Hörgruben erkennbar, bei dem anderen Theil — hier sind besonders die Laodiceiden und Melicertiden zu nennen — sind sie bisher nicht beobachtet worden. Zwischen den Arten der beiden Abtheilungen, in welche somit die Campanulariden zerfallen würden, herrscht eine überraschende Formenähnlichkeit, die zuweilen so gross ist, dass bei oberflächlicher Betrachtung Arten der einen Abtheilung mit Arten der anderen verwechselt werden könnten. Sprechende Beispiele hierfür sind die *Thaumantias mediterranea* und die *Mitrocoma Annae*, zwei Medusen, von denen die eine keine Gehörorgane, die andere Hörgruben besitzt, während beide sonst im Bau der Geschlechtsorgane, des Magens, der Gallertscheibe, sowie darin, dass sie mit zweierlei Tentakeln, hohlen Haupt- und soliden Nebententakeln, ausgerüstet sind, einander nahezu völlig gleichen. Wenn nun auch bei den meisten übrigen Arten die systematische Zusammengehörigkeit nicht so offenkundig ist, wie bei den beiden genannten, so ist doch ein gemeinsames Merkmal durch die ganze Reihe hindurch zu verfolgen, die Lagerung der Geschlechtsorgane in der Gestalt von bandartigen Falten längs den Radialkanälen. Dieses Merkmal in Verbindung mit anderweitigen Aehnlichkeiten ist wichtig genug, um die Vesiculaten, auch abgesehen von ihrer gleichartigen Abstammung, als eine zusammengehörige Gruppe zu betrachten, und so könnte denn die Ansicht aufgestellt werden, dass sich bei den Vesiculaten die verwandtschaftlichen Beziehungen, wie sie sich aus der Verbreitung der Gehörorgane ergeben, sich keineswegs mit denen decken, zu welchen uns die Berücksichtigung anderweitiger Merkmale hinführt. Indessen müssen hier noch zwei weitere Möglichkeiten in Erwägung gezogen werden.

Einmal ist es denkbar, dass bei den Laodiceiden und Melicertiden Gehörorgane vorhanden, aber bisher noch nicht aufgefunden worden sind. Schon Mc. CRADY (63) hat eine derartige Vermuthung ausgesprochen; er hält es auf Grund der Analogie von *Thaumantias* mit *Eucopa* für wahrscheinlich, dass die erstere, wenn auch vielleicht nur auf frühen Stufen ihrer Entwicklung, durch Randbläschen charakterisirt sein möchte. Wir unsererseits haben noch mehr Veranlassung, daran zu denken, dass die Gehörorgane bei den Laodiceiden u. s. w. bisher nur übersehen worden sind. Der gesammte Entwicklungsgang, den die Hörbläschen in der Reihe der Vesiculaten genommen

haben, nöthigt uns zu der schon oben erörterten Annahme, dass noch ein ursprünglicherer Zustand existirt haben muss, als er noch jetzt bei *Mitrocoma* erhalten ist. Bevor die Hör- und Otolithenzellen sich gruppenweise ansammelten und zu einem Organ vereint in eine besondere grubenförmige Vertiefung oder ein Bläschen geborgen wurden, muss ein Stadium durchlaufen worden sein, auf dem die Elemente im Bereich des unteren Nervenrings in einer Ebene ausgebreitet und unregelmässig zerstreut waren. Solche Gehörorgane primitivster Art werden sich aber sehr leicht der Beobachtung entziehen können, so lange nicht die Aufmerksamkeit auf sie gelenkt ist; wir halten es daher nicht für unwahrscheinlich, dass es noch gelingen werde, bei den *Laodiceiden* und *Melicertiden* die hypothetische Grundform des Gehörorgans der *Vesiculaten* aufzufinden.

Uebrigens sind wir keineswegs zu der Annahme, die wir hier wahrscheinlich zu machen gesucht haben, genöthigt; denn unter allen Umständen ist noch die zweite Möglichkeit gegeben, dass die Gehörorgane sich erst innerhalb der *Vesiculatengruppe* entwickelt haben, und dass ein Theil noch auf dem primitiven Zustand verharret, wo Gehörorgane überhaupt fehlen.

Mag nun der Entscheid durch erneute Beobachtungen zu Gunsten der einen oder der anderen Möglichkeit gefällt werden, so müssen wir in beiden Fällen die *Melicertiden* und *Laodiceiden* im Vergleich zu den übrigen *Vesiculaten* als die niedriger organisirten Formen betrachten, welche den gemeinsamen Grundformen, aus denen sich auf der einen Seite die *Vesiculaten*, auf der anderen die *Ocellaten* entwickelt haben, näher stehen. Diese Auffassung findet darin eine Stütze, dass die genannten Medusenfamilien theilweise wenigstens auch im Bau der Geschlechtsorgane eine Annäherung an die *Ocellaten* zeigen. Bei letzteren entstehen bekanntlich die Geschlechtsorgane in den Wandungen des Magens, während sie bei den typischsten *Vesiculaten*, als welche wir wegen der Beschaffenheit der Hörbläschen, in Uebereinstimmung mit A. AGASSIZ (2), die *Eucopiden* ansehen, möglichst weit vom Magen nahe dem Schirmrand an den Radialkanälen liegen. Einige der *Vesiculaten* ohne Hörbläschen nehmen hierin eine vermittelnde Stellung ein, indem die Geschlechtsorgane zwar noch den Radialkanälen angehören, aber schon im Umkreis des Magens unter einander zusammenfliessen; nach AGASSIZ ist dies bei *Melicertum*, *Lafoea* und einigen anderen der Fall. Den *Ocellaten* noch ähnlicher wird die Gattung *Leptosecyphus*, bei welcher Gehörorgane ebenfalls noch nicht beobachtet sind; ALLMAN (5) hebt von derselben ausdrücklich hervor, dass die Geschlechtsproducte sich hier wie bei den *Ocellaten* in der Magenwand ausbilden. Uebrigens hat auch A. AGASSIZ schon darauf aufmerksam gemacht, dass einige Medusen aus der *Campanularidengruppe*, wie *Melicertum*, *Ptychogena* und *Staurophora* sich den *Ocellaten* näher anschliessen, insofern bei ihnen die Geschlechtsorgane mit dem Magenraum verbunden sind und Hörbläschen fehlen. Von hohem Interesse ist es ferner, dass auch die zu den *Laodiceiden* und *Melicertiden* zugehörigen *Hydroidengenerationen* eine vermittelnde Stellung einzunehmen scheinen, wie denn A. AGASSIZ die *Hydroiden* von *Melicertum* und *Lafoea* als Uebergangsformen zwischen den *Campanulariden* und *Tubulariden* hinstellt. Alles dies spricht dafür, dass die *Campanulariden* und ihre Medusen eine aufsteigende Reihe darstellen, innerhalb welcher eine parallele Fortbildung von einer Anzahl wichtiger Charaktere Statt findet.

Zum Schluss noch einige Worte über die *Acraspeden*! Die Sinneskörper derselben, die eine Art sehr primitiver Gehörorgane darstellen, wenn sie überhaupt als solche gedeutet werden können, sind ihrem Bau nach durchgängig modificirte hohle schlauchförmige Tentakeln, welche in drei verschiedenen Gestalten auftreten. Bei der Hauptmasse sind sie fingerförmig; bei den *Charybdeiden* am Ende keulenförmig angeschwollen; bei *Nausithoë* endlich durch eine Furchung in einen peripheren und einen basalen Abschnitt zerfallen. Auch hier würden wir kaum irren, wenn wir

im Anschluss an die Bildung der Sinneskörper drei Gruppen unter den Acraspeden aufstellten, von denen die eine nur von Nausithoë gebildet wird, die zweite die Charybdeiden, die dritte alle übrigen Acraspeden, die Rhizostomeen, Semacostomeen u. s. w. umfasst. Jedenfalls ist es ein unberechtigtes Verfahren, die Nausithoë den Pelagiden zuzurechnen, wie es bisher geschehen ist, wenn wir auch auf der anderen Seite nicht in Abrede stellen wollen, dass die genannte Meduse und die übrigen Acraspeden einander näher stehen als den Charybdeiden.

Vom Bau der Sinnesorgane ausgehend könnte man ferner an eine Verwandtschaft der Acraspeden und Trachymedusen denken, da in beiden Gruppen aus Umbildung von Tentakeln Organe entstehen, die eine grosse morphologische und zum Theil auch physiologische Aehnlichkeit besitzen. Wenn wir nun auch die vielfach erörterte Frage nach dem gegenseitigen Verhältniss der Trachymedusen und Acraspeden nicht bestimmt entscheiden möchten, so lange als der Bau und die Entwicklung der interessanten Familie der Charybdeiden nur unvollkommen erkannt ist, so können wir doch hier schon hervorheben, dass wir die Bedeutung der genannten Aehnlichkeiten nicht überschätzen möchten. Bei dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse scheint es uns am wahrscheinlichsten zu sein, dass sich die Craspedoten einerseits und die Acraspeden andererseits selbstständig entwickelt haben.

Dritter Abschnitt.

Phylogenetische Bedeutung des Nervensystems und der Sinnesorgane der Medusen.

Wie bei der vergleichend anatomischen Stellung der Medusen nicht anders zu erwarten war, haben sich im Bau ihres Nervensystems und ihrer Sinnesorgane bei näherer Untersuchung so ausserordentlich primitive Verhältnisse ergeben, wie sie bisher in keiner anderen Thierabtheilung beobachtet worden sind. Die ermittelten Thatsachen sind daher geeignet, auf die complicirten Einrichtungen der höheren Thierstämme ein Licht zu werfen und hier auch neue Gesichtspunkte zur Lösung der Frage nach der ersten Entstehung des Nervensystems im Thierreich zu bieten. Besonders hat uns dieser letztere Punkt im Laufe der Arbeit häufig beschäftigt und uns zu einer Theorie geführt, die wir jetzt noch im Zusammenhang darlegen wollen. In dieser Theorie werden wir nur das animale Nervensystem behandeln, die Genese des Sympathicus dagegen unberücksichtigt lassen.

Den Boden für weitere Auseinandersetzungen glauben wir uns am besten dadurch vorzubereiten, dass wir über die geschichtliche Entwicklung und den augenblicklichen Stand des von uns zu behandelnden Problems einen kurzen Ueberblick geben.

Die jetzt herrschenden Vorstellungen von der Entstehung des Nervensystems und der Sinnesorgane sind zum Theil durch die fruchtbringenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen der letzten 50 Jahre hervorgerufen worden, zum Theil beruhen sie auf der Kenntniss, welche wir vom feineren Bau der Sinnesorgane an der Hand verbesserter histologischer Methoden gewonnen haben.

Beim Studium der Wirbelthierentwicklung wurden zuerst die grundlegenden Thatsachen ermittelt, dass das Medullarrohr und die höheren Sinnesorgane sich durch eine Verdickung und Einstülpung des Ektoderms bilden. Die Bedeutung dieser Entdeckungen wuchs, als man die Beobachtung auf die Wirbellosen ausdehnte und auch für diese die Gültigkeit des gleichen Bildungsprincips mit stets wachsender Sicherheit feststellte. Unter den älteren Embryologen hat wohl am meisten REMAK (104. S. 100—101) diese Ergebnisse der Entwicklungsgeschichte gewürdigt, indem er das obere Keimblatt in seiner Gesamtheit als Sinnesblatt oder sensorielles Blatt bezeichnete, „um diejenige Leistung hervorzuheben, welche allen Theilen gemeinsam der Zeit nach die erste und dem physiologischen Werth nach die edelste ist“. REMAK betrachtet die ursprüngliche Oberfläche des Körpers als eine sensorielle, die sich im Laufe der Entwicklung in kleinere sensorielle Bezirke sondert, und erblickt hierin eine Anschauung, welche durch die vergleichende Anatomie schon längst hätte gewonnen werden können. Im Einzelnen aber leidet die Auffassung REMAK's von der Bedeutung des Ektoderms an der ungenügenden Erkenntniss, welche man zu seiner Zeit von dem feineren Bau der Sinnesorgane und der Endigung der peripheren Nerven besass. REMAK lässt das obere Keimblatt bei der Entstehung der Sinneswerkzeuge nur in sofern eine Rolle spielen, als es durch die blasigen Ausstülpungen, welche es in das mittlere Keimblatt hineinsendet, in diesem den Anstoss zur Bildung besonderer qualitativ verschiedener sensorieller Bezirke giebt; dagegen verkennt er noch, wie die übrigen Forscher seiner Zeit, den Werth, welchen die epithelialen Erzeugnisse des oberen Keimblattes für den Bau und die Function der Sinneswerkzeuge besitzen, und hält ihn für einen jedenfalls untergeordneten gegenüber der nervenbildenden Schicht, welche dem mittleren Keimblatte angehört.

Hiermit ist der Punkt bezeichnet, wo die histologische Forschung fördernd eingriff, indem sie den Antheil bestimmte, welchen das Ektoderm an der Zusammensetzung der Sinnesorgane hat. Nach der älteren Anschauungsweise, von der noch REMAK beeinflusst war, sollten die feinsten Nerven-fibrillen unterhalb des Epithels im bindegewebigen Stratum selbst schon ihr Ende finden, sei es dass sie schlingenförmig umbiegen, sei es dass sie feinzugespitzt oder kolbenförmig verdickt plötzlich aufhören. Durch die Beseitigung dieser lange Zeit dogmatisch festgehaltenen Lehre hat sich namentlich M. SCHULTZE (105) ein grosses Verdienst erworben. Durch seine Untersuchungen der Nasenschleimhaut und der Retina zeigte er, dass die percipirenden Elemente Epithelzellen sind, welche in Nerven-fibrillen übergehen. Er lehrte, dass die specifischen Functionen der Sinnesorgane auf der verschiedenen Beschaffenheit der Sinneszellen beruhen, und unterschied daher zwischen Riech-, Schmeck-, Hör- und Sehzellen. Auch hier wurden die am Studium der Wirbelthiere begründeten Anschauungen durch die Untersuchung der niederen Thierklassen bald noch weiter bestätigt. Namentlich ist durch die Arbeiten von LEYDIG, F. EILHARD SCHULZE, HENSEN, HAECKEL u. s. w. in sehr zahlreichen Fällen der Nachweis geliefert worden, dass sensible Nerven, mögen dieselben nun Tast-, Riech-, Hör- oder Sehnerven sein, mit besonders modificirten Epidermiszellen in Zusammenhang stehen. Hierdurch wurde die Erfahrung, dass die Sinnesorgane aus dem oberen Keimblatte abstammen, in ein ganz neues Licht gestellt.

Die kurz skizzirten entwicklungsgeschichtlichen und histologischen Entdeckungen bilden die Grundlage, auf welcher sich unsere jetzigen Anschauungen über die Entstehung des Nervensystems und der Sinnesorgane aufbauen. Auf dieser Grundlage ist ein Fortschritt dadurch herbeigeführt worden, dass man den ontogenetischen Thatsachen einen mehr philosophischen Gehalt gegeben hat, indem man von ihnen ausgehend sich ein Urtheil über die phylogenetische Entwicklung der beiden Organsysteme zu bilden versuchte. Durch derartige Deductionen zeichnen sich namentlich die Schriften von GEGENBAUR und HAECKEL aus. So erklärt der Letztere in seiner Anthropogenie (94. S. 533 und 660) im Anschluss an die Entstehung des Medullarrohrs: „Wenn man über die historische Entwicklung der Seelen- und Sinnesthätigkeiten nachdenkt, so muss man nothwendig zu der Vorstellung kommen, dass die Zellen, welche dieselben vermitteln, ursprünglich an der äusseren Oberfläche des Thierkörpers gelegen haben müssen. Nur solche äusserlich gelegenen Elementar-Organen konnten die Eindrücke der Aussenwelt unmittelbar aufnehmen und vermitteln. Später zog sich dann allmählich unter dem Einflusse der natürlichen Züchtung derjenige Zellencomplex der Haut, der vorzugsweise „empfindlich“ wurde, in das geschütztere Innere des Körpers zurück und bildete hier die erste Grundlage eines nervösen Central-Organes. Bei den niedersten Thieren ist die einfache Zellschicht des Ektoderms Hautdecke, Locomotionsapparat und Nervensystem zugleich.“ In seiner vergleichenden Anatomie bezeichnet GEGENBAUR (35) das Ektoderm der Hydroiden als indifferentes Empfindungsorgan. „Aus der Fortbildung einer Strecke dieser Schicht ergibt sich,“ so folgert GEGENBAUR weiter, „die Differenzirung eines Nervensystems, für dessen ersten Zustand eine oberflächliche Lagerung am Körper vorauszusetzen ist.“ Von diesem ersten Zustand ist das Nervensystem der höheren Thiere durch allmählich erfolgende Einbettung in das Innere des Körpers abzuleiten. „Die Entwicklung muss hierbei als ein mit der fortschreitenden Differenzirung und der damit erlangten höheren Potenzirung erworbener Vorgang gelten, durch den das für den Organismus werthvollere Organ in das Innere des ersteren geborgen wird.“

Eine primitive Form des Nervensystems, wie sie den theoretischen Folgerungen GEGENBAUR's und HAECKEL's entspricht, glaubt neuerdings EIMER (90) bei Beroë aufgefunden zu haben. Er beschreibt hier eine oberflächliche Schicht des Körpers als Nervea und erblickt die Bedeutung dieses

Befundes darin, dass die Haut oder ein Theil derselben bei diesen niedrig stehenden Thieren als Centralnervensystem aufgefasst werden müsse, eine Auffassung, „die mit dem Connex zwischen Entwicklungsgeschichte und Phylogenie in höchster Uebereinstimmung stehe.“ Nach EIMER verhalten sich die uns interessirenden Verhältnisse bei Beroë kurz folgendermaassen:

Bei den Rippenquallen wird der Körper von einem einschichtigen platten Epithel bedeckt, unter welchem eine derbe, dünne, homogene Membran liegt. Diese Membran ist die äusserste Lage einer muskelfreien Gallertschicht, welche von dem die Muskelfasern enthaltenden Theil der Gallerte überall scharf abgegrenzt ist. Das Epithel wird der Epidermis, die Membran und die muskelfreie Gallertschicht dagegen werden der Cutis der höheren Thiere verglichen und werden die beiden letzteren ausserdem noch mit dem besonderen Namen der Nervea belegt, weil sie sich durch einen grossen Reichthum an Nervenfasern und Ganglienzellen auszeichnen, welche durch complicirte Netze von Primitivfibrillen mit äusserst feinen, drei- und vieleckigen Maschen zusammenhängen. Die auf der Nervea befindlichen Epithelzellen treten insgesamt mit feinsten Primitivfibrillen in Verbindung, welche aus dichotomisch sich theilenden Nervenfasern hervorgehen. Diese können nach abwärts durch die Gallerte verfolgt und als die directe Fortsetzung von Muskelfasern erkannt werden, wobei das Neurilemm in das Sarcolemm und die Nervensubstanz allmählich in die contractile Substanz übergeht. Auch kommt es vor, dass die Primitivfibrillen gleich direct von der Muskelfaser und dann zwar meist von einem bestimmten Punkt in grösserer Anzahl entspringen und pinselförmig nach verschiedenen Richtungen ausstrahlen. Der Uebergang zwischen nervösen und contractilen Fasern, welche beide zusammen Neuromuskelfasern genannt werden, geschieht an der inneren Grenze der Nervea. Eine weitere Eigenthümlichkeit des Nervengewebes der Beroiden besteht darin, dass sich überall „vollständige Uebergangsformen zwischen den ausgebildeten Ganglienzellen und den Varikositäten der Nervenfasern vorfinden.“ Die Nerven können als „Ketten von Ganglienzellen oder „Ganglienkernen“ betrachtet werden.“ Die Nervea hält nun EIMER für das Centralnervensystem der Beroiden, da in ihrem Körper kein anderes besonders differenzirtes Centralorgan vorhanden sein soll.

Indem wir es zukünftigen Untersuchungen zur Entscheidung überlassen, in wie weit den von Beroë beschriebenen Bildungen die Bedeutung von Ganglienzellen und Nervenfibrillen zukommt, — was wir für verschiedene Theile, die uns mehr reich verzweigten Binde substanzzellen ähnlich zu sein scheinen, als fraglich betrachten möchten, — wollen wir nur auf die allgemeine Seite von EIMER's Arbeit eingehen. Hier haben wir denn hervorzuheben, dass wir im Nervensystem von Beroë, wie es uns beschrieben wird, weder die besonders betonte Uebereinstimmung mit Entwicklungsstadien der höheren Thiere noch Verhältnisse erkennen können, die zu Gunsten der Ableitung des Nervensystems aus dem Ektoderm sprechen. Die Nervea ist nach der Darstellung von EIMER, welcher sie der Cutis vergleicht, ein Theil des Mesoderms. Wie bei den höheren Thieren verbreiten sich daher auch bei Beroë die Nerven unter der Epidermis und sind nur die beiden Unterschiede hervorzuheben, dass hier die Nervenfasern isolirt verlaufen, dort zu Stämmen vereinigt sind, und dass zweitens ein dem Centralnervensystem vergleichbarer Theil fehlt. Ob ein solcher nicht in der verdickten Epithelpartie des Sinneskörpers gegeben ist, wie frühere Forscher angenommen haben, EIMER aber neuerdings in Abrede stellt, können wir aus Mangel eigener Untersuchungen nicht entscheiden, möchten es aber nach Analogie mit den Verhältnissen, die wir bei den Medusen kennen gelernt haben, fast erwarten. Auf jeden Fall wird durch die Befunde bei Beroë auf die Genese des Nervensystems im Thierreich kein Licht geworfen und namentlich wird durch dieselben die Ontogenese des Centralorgans der höheren Thiere nichts weniger als erklärt, vielmehr muss bei Beroë selbst die Entstehung der Nerven aus dem Ektoderm durch ontogenetische Untersuchungen noch dargethan

werden, was auch EIMER uns an einer Stelle auszudrücken scheint, indem er seinen Folgerungen die Einschränkung hinzufügt, „sobald wir die Nervea als Abkömmling des Ektoderms betrachten“¹⁾.

Für die namentlich von C. GEGENBAUR und E. HAECKEL deductiv gewonnenen Ansichten von der Phylogenese des Nervensystems glauben wir jetzt den empirischen Beweis durch die Untersuchung der Medusenorganisation geliefert zu haben. Wir sind bei den Medusen mit einer Form des Nervensystems bekannt geworden, die an die allerersten Entwicklungszustände des Nervensystems der höheren Thiere Anknüpfungen bietet und den allgemeinen Vorstellungen entspricht, welche man sich, wenn auch in unbestimmter Weise, von einer so primitiven Form etwa gebildet hat. Wie bei den übrigen Thieren beim Beginn der Entwicklung ist das Nervensystem der Medusen dauernd ein Theil der Körperoberfläche und gehört mit allen seinen einzelnen Bestandtheilen, mit seinen Ganglienzellen, Nervenfibrillen, dem Ektoderm oder dem oberen Keimblatte an. Das Gleiche gilt von allen Sinnesorganen, welche ursprünglich insgesamt an der freien Hautoberfläche gelegen haben und erst secundär bei einzelnen Medusen durch Umwachsung, in bläschenförmige Hohlräume eingeschlossen und so zu einem höheren Ausbildungsgrad übergeführt worden sind. Ueberall sind die Endorgane der sensibeln Nerven ursprünglich frei an der Oberfläche gelegene Sinneszellen; eine andere Endigungsweise ist überhaupt bei den Medusen nirgends nachweisbar. Wenn wir jetzt alle die verschiedenen Momente zusammenfassen: die an höheren Thieren durch entwicklungsgeschichtliche und histologische Forschung gewonnenen Erfahrungen, sowie die Resultate der von uns an den Medusen durchgeführten Untersuchungen, so ergeben sich daraus folgende zwei für die Genese des Nervensystems und der Sinnesorgane fundamentale Sätze:

1. Die vermittelnden Theile des Nervensystems, Ganglienzellen und Nerven-fibrillen, gehören ursprünglich dem Ektoderm oder oberen Keimblatte an.

2. Die Endorgane der sensibeln Nerven sind aus dem Ektoderm stammende Sinneszellen, die ursprünglich die freie Oberfläche des Körpers mit bedecken helfen.

Gegen eine allgemeinere Gültigkeit des zweiten der von uns aufgestellten Sätze können einzelne Ergebnisse der Histologie der Wirbelthiere als Einwände erhoben werden, die wir nicht mit Stillschweigen übergehen dürfen. Man kann geltend machen, dass es bei den Wirbelthieren ausser einer Endigung in Sinneszellen auch eine freie Endigung peripherer Nerven giebt, und kann hierbei

1) Es scheint uns hier der Ort zu sein, mit einigen Worten auf einen Angriff zu erwidern, den EIMER kürzlich in einer vom 17. October 1877 datirten vorläufigen Mittheilung (91), veranlasst durch unseren vom 14. Juli datirten Aufsatz „über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen“ (42), gegen uns gerichtet hat. EIMER drückt seine Ueberraschung aus, welche er beim Lesen unserer Mittheilung darüber empfunden habe, „dass wir uns des Breiteren einleitend darüber auslassen, welche morphologischen Erwägungen uns zur Behandlung des Themas veranlasst haben, und wie wir an die Untersuchung gegangen seien in der Hoffnung, durch Anwendung der histologischen Methoden, wie sie hauptsächlich durch MAX SCHULTZE eingeführt seien, zu bestimmten Resultaten zu gelangen. Es dürfte für jeden mit der bezüglichen Literatur Vertrauten klar sein, dass es nach seinen Arbeiten angestrengter Reflexionen nicht mehr bedurfte, um zu wissen, welche Methoden man zur Untersuchung des Nervensystems der Quallen anwenden müsse (Beroë), um zu vermuthen, wo und in welcher Form dasselbe zu suchen sei, endlich, um zu schliessen, welche phylogenetische Bedeutung dieses Decknervensystem habe“.

Wir können diese Worte nicht anders auffassen, als dass EIMER mit denselben sagen will, wir hätten unserer Arbeit Motive vorgeschoben, um dadurch seine Verdienste zu verdecken. Eine derartige durch Nichts gerechtfertigte und von uns nicht provocirte Insinuation können wir nicht mit Stillschweigen übergehen und haben wir hiergegen sowie gegen den Satz des Herrn Professor EIMER, dass „jeder Zoologe ihn mit der Untersuchung des Nervensystems der Medusen beschäftigt gewusst habe“, zu bemerken, dass weder letzteres für uns zutrifft, noch dass wir aus EIMER's Untersuchung über Beroë (die Arbeit über Aurelia (25) war uns vor einem Jahre noch nicht bekannt) irgend welche Anregung zur Bearbeitung des Nervensystems und der Sinnesorgane der Medusen empfangen haben. Im Uebrigen mögen Fachgenossen beim Lesen der hierher bezüglichen Schriften selbst entscheiden, in wie weit durch EIMER's „Thätigkeit die leitenden Fragen gestellt, in wie weit zur Lösung für Andere vorbereitet und in ihrer Bedeutung von vornherein gewürdigt worden sind“.

auf die an der Cornea gewonnenen Beobachtungen sowie auch auf die Tastkörperchen der höheren Wirbelthiere hinweisen. Indessen scheint uns, als ob in diesen histologischen Untersuchungen schwieriger Art nicht ohne Weiteres die Möglichkeit auszuschliessen sei, dass auch hier eine Nervenendigung in Zellen vorliege. An der Cornea können die in das Epithel eintretenden Nervenenden irgend einer Ektodermzelle zugehören; an den Tastkörperchen aber hat MERKEL (102) vor einigen Jahren einen zelligen Bau erkannt, und spricht in seinen Angaben Manches dafür, dass die Tastkörperchen Gruppen von Sinneszellen sind, die sich aus dem Ektoderm abgeschnürt haben. Wir glauben daher wohl die Hoffnung aussprechen zu dürfen, dass weitere Untersuchungen auch für die Wirbelthiere die Gültigkeit des an niederen Thieren gewonnenen Satzes feststellen werden: dass die Endigung derjenigen Nerven, welche dem Körper von Aussen kommende sinnliche Eindrücke vermitteln, durchweg nach einem allgemeinen Princip in Ektodermzellen stattfindet.

Bei dieser Darlegung haben wir bisher das motorische Endorgan des Nervensystems, die Muskelzelle, ganz ausser Acht gelassen; wir kommen daher jetzt auf sie zurück und suchen die Frage nach ihrem Ursprung in derselben Weise, wie es für die Sinnes- und Ganglienzelle geschehen ist, zu beantworten. Bei dieser Frage lassen uns die embryologischen Untersuchungen an höheren Thieren ganz im Stich. Da die Differenzirung von Muskelfibrillen erst sehr spät im Entwicklungsleben eintritt, so fällt es schwer zu entscheiden, woher die embryonalen Muskelzellen des mittleren Keimblattes abstammen. Wenn daher auch die meisten Embryologen dieselben vom primären oberen Keimblatt ableiten, so bleibt diese Annahme doch immerhin ein Gegenstand berechtigter Discussion, so lange wir uns bloss auf die Beobachtung der Wirbelthiere beschränken. Weit einfacher sind die Verhältnisse bei den niederen Thieren und besonders bei den Coelenteraten. Bei diesen liegen die Muskelzellen, welche nach der Stützlamelle zu ein Stratum quergestreifter Fibrillen differenzirt haben, ganz deutlich im Ektoderm und nehmen meist sogar wie die Sinneszellen an der Epithelbekleidung des Körpers Theil; sie können dann mit vollem Rechte als Epithelmuskelzellen bezeichnet werden, ein Name, in welchem ihre morphologische und physiologische Bedeutung gleichzeitig zum Ausdruck kommt. Diese Epithelmuskelzellen sind bei den Medusen die Endorgane motorischer Nerven, was daraus erschlossen werden kann, dass die Ausläufer der Ganglienzellen mit ihren feinsten Ramificationen sich zwischen der Fibrillenlage und dem protoplasmatischen Theil der Epithelmuskelzellen ausbreiten.

Den bei den Coelenteraten so einfachen Verhältnissen möchten wir eine weitergehende Bedeutung auch für die Frage nach der Genese der animalen Musculatur der übrigen Thiere beimessen, da Vieles dafür spricht, dass die wichtigen histologischen Differenzirungen von Nerven, Sinnes- und Muskelzellen sich im ganzen Thierreich in übereinstimmender Weise werden vollzogen haben. Die oben aufgestellten zwei Sätze ergänzen wir daher noch durch den dritten Satz:

3. Das Endorgan der motorischen Nerven sind Ektodermzellen, die ursprünglich als Epithelmuskelzellen die Oberfläche des Körpers mit begrenzt haben, bei allen höheren Thieren dagegen schon früh in tiefere Körperschichten eingelagert werden. —

Wir haben es auf den vorhergehenden Seiten wahrscheinlich machen können, dass bei allen Thieren ursprünglich die drei wesentlichen Elemente des Nervensystems, das sensible und das motorische Endorgan und die zwischen beiden vermittelnde Ganglienzelle Bestandtheile des Ektoderms gewesen sind. Es hat sich ein solcher Zustand dauernd bei den Medusen erhalten, bei welchen die genannten drei Elemente auf der Körperoberfläche gleichsam noch in einer Ebene neben einander angeordnet sind. Die Frage nach der Genese des Nervensystems spitzt sich daher

jetzt in die weitere Frage zu: in welcher Weise ist die ursprüngliche Form, wie sie noch bei den Medusen beobachtet werden kann, entstanden? Hierbei haben wir namentlich einen Punkt von fundamentaler Bedeutung zu beantworten: Wie hat sich der Zusammenhang zwischen den drei Elementen des Nervensystems, zwischen den Sinnes-, Muskel- und Ganglienzellen, gebildet? Wie sind im Laufe der Entwicklung die Sinnesorgane und Muskeln mit ihrem oft so weit entfernten Centralorgan in Verbindung getreten?

Schon von mehreren Forschern ist dieser schwierige Punkt in älterer und in neuerer Zeit erörtert und in verschiedener Weise beantwortet worden. Die von ihnen aufgestellten Ansichten werden wir daher, ehe wir unsere eigene entwickeln, zuvor kurz besprechen, wobei wir sie zur besseren Uebersicht in zwei Gruppen sondern.

Die erste Gruppe umfasst die Ansichten derer, welche einen secundären Zusammenhang zwischen Nerv und Endorgan annehmen. Namentlich haben sich Forscher (99. S. 265—267), welche die Entwicklung der Wirbelthiere untersucht haben, für einen solchen Bildungsmodus ausgesprochen. Am schärfsten ist wohl dieser Standpunkt in den Worten von HIS (98. S. 39) gekennzeichnet: „Die Beziehungen zwischen den Elementen des archiblastischen Körpergerüsts bilden sich grossentheils erst secundär aus. Secundär treten die aus dem Medullarrohr hervorsprossenden Nerven zu den Muskeln, secundär treten sie zu den verschiedenen empfindenden Flächen und zu den Drüsen und secundär wachsen sie auch von den sensiblen Ganglien aus ins Medullarrohr hinein. Auf die Gliederungen und vollständigen Trennungen, welche im Bereich des Hauptkeimes frühzeitig sich geltend machen, folgt die Anknüpfung neuer Verbindungen zwischen den bereits geschiedenen Theilen, und so treten diese schliesslich in jenen inneren Verband, welcher die ausgebildetste Centrirung aller ihrer Leistungen möglich macht.“

Von der hier referirten Auffassung entfernt sich in manchen Punkten eine Ansicht, die CLAUS (20. S. 29) im Anschluss an seine Untersuchungen der Acalephen wahrscheinlich zu machen gesucht hat. Im Gegensatz zu HIS, der die Sinnesorgane sowohl wie die Muskeln secundär mit den Ganglienzellen sich vereinigen lässt, spricht sich CLAUS nur für die secundäre Verbindung von Muskel- und Ganglienzellen aus, hebt dagegen ausdrücklich hervor, dass Sinnes- und Ganglienzellen gemeinsam entstanden sind. „Während für die einen Zellen“, heisst es in den Acalephenstudien, „die contractile Beschaffenheit besonders in den Vordergrund trat, wurden unabhängig von derselben, aber im Zusammenhange mit der Ausbildung des Gemeingefühls und der einfachsten Sinnesperception besondere Zellgruppen des Ektoderms zunächst zu Trägern der Empfindung und Sinneswahrnehmungen und traten erst dann mit den bereits früher vorhandenen und für sich erregbaren contractilen Apparaten secundär in Verbindung.“ „Mit der bejahenden Antwort, welche das Nervensystem seiner Entstehung nach in viel innigere und directere Beziehung zu den einfachen Sinnesorganen setzt und die Verbindung mit der Musculatur erst als eine secundär gewonnene Beziehung darstellt“, hält CLAUS auch „die in der Physiologie angenommene Irritabilitätslehre des Muskels im phylogenetischen Zusammenhang für verständlicher.“ — Er erklärt sich daher gegen die von KLEINENBERG aufgestellte Neuromuskeltheorie.

Allen Theorien, welche durch ein secundäres Zusammentreten der einzelnen Theile des Nervensystems, sei es in dieser oder jener Weise, das aufgeworfene Problem zu lösen suchen, können wir von vornherein aus allgemeinen Gründen nicht beistimmen. Denn wie einerseits der Begriff eines Nervensystems den Zusammenhang seiner einzelnen Theile voraussetzt, so verlangen andererseits auch seine einzelnen Theile das Vorhandensein eines Nervensystems; das Ganze und seine Theile bedingen sich daher gegenseitig. Eine Sinneszelle, die Erregungen für sich behält,

sie nicht einem Centralorgan zuleiten und durch Vermittlung desselben auf motorische Endapparate übertragen kann, ist für den gesamten Organismus werthlos und functionslos. Das Gleiche gilt für die Muskelzelle; zwar wird sich diese, da sie für sich schon reizbar ist, auch ohne Nerven-erregung contrahiren können, wird aber nie als Theil einer Musculatur eine Bedeutung erlangen, so lange nicht alle Muskelzellen sich gleichzeitig auf einen Reiz hin contrahiren, das heisst, durch Nervenleitung in Zusammenhang gebracht sind. Ganz undenkbar endlich ist eine Ganglienzelle, die weder mit einer Muskel- noch mit einer Sinneszelle oder nur mit einer derselben sich verbindet; sie ist in der That ein Messer ohne Heft und ohne Klinge; denn erst dadurch, dass eine Zelle Reize empfängt und überträgt, wird sie zur Ganglienzelle.

Aus diesen allgemeinen Gründen neigen wir mehr den Ansichten zu, die einen primären Zusammenhang zwischen den einzelnen Theilen des Nervensystems annehmen und die jetzt an zweiter Stelle von uns besprochen werden sollen.

Bereits C. E. v. BAER (87. S. 110) bemerkte der herrschenden Meinung der Embryologen gegenüber: „Dass die Nerven aus den sich bildenden Muskeln oder anderen Theilen in den Centraltheil hineinwachsen, ist mir wenigstens ebenso unwahrscheinlich, als das Entgegengesetzte, da eine solche Entwicklung irgend eines Theils von einem Ende zum anderen fort, so dass das eine Ende neuen Ansatz bekommt, mir sonst nirgends vorgekommen ist. Vielmehr scheint jeder Theil gleich ganz da zu sein und nur aus sich eine Entwicklung zu erfahren. Hiernach ist es wahrscheinlich, dass, so bald eine hinlängliche Differenzirung in den Bauchplatten oder anderen Theilen da ist, um Nervenmasse von anderer Masse, sei es auch nur auf der untersten Stufe der Differenzirung, zu scheiden, der Nerv seiner Ausdehnung nach immer ganz da ist und beide Enden hat, das centrale wie das periphere.“

Am eingehendsten hat sich wohl HENSEN (96) über unseren Gegenstand in seinem Aufsatz: „Ueber die Entwicklung der Nerven im Schwanz der Froschlarven“ ausgesprochen. Er bezweifelt, „dass irgendwo vom Centralorgan oder im Centralorgan Nerven frei auswachsen, um ihren physiologischen Endapparat zu suchen und sich mit ihm zu verbinden“. Dagegen nimmt er an, „dass alle Nerven durch unvollkommene Trennung der Anfangs- und Endzellen entstanden sind“. Für die sensibeln Nerven macht er eine Endigung in Ektodermzellen wahrscheinlich, welche zu keiner Zeit von dem Ursprungsganglion geschieden sein sollen. Ebenso lässt er die ersten Zellen des Rückenmarks sich bei ihrer Theilung nicht vollständig von einander trennen, sondern durch einen Faden, den Nerven, stets mit einander im Zusammenhang bleiben. Dieser soll sich bei weiterer Spaltung der Zellen auch selbst mehr oder weniger vollständig spalten können. Indem die Theilung der Nerven eine unvollkommene ist und die getheilten Nerven mit der Zeit auseinanderweichen, muss — so nimmt HENSEN an — mit der Zeit ein unendliches Netzwerk von Fasern entstehen. Von diesem Netzwerk bleibt nur dasjenige zurück und erhält sich, was für den Körper verwendbar ist und benutzt wird, die nicht thätigen Wege dagegen atrophiren.

Da die Betrachtungen HENSEN's nur an die sehr verwickelten Zustände der Wirbelthiere anknüpfen, so tragen sie selbstverständlich einen rein hypothetischen Charakter; doch weisen sie immerhin auf die Möglichkeit eines anderen Entwicklungsmodus des Nervensystems hin, als ihn gemeiniglich die Embryologen annehmen.

Eine concretere Gestalt hat der Versuch, die Entstehung des Nervensystems zu erklären, bei KLEINENBERG, v. BENEDEN, EIMER, HAECKEL und GEGENBAUR gewonnen, die gleich uns von der Untersuchung der Coelenteraten ausgegangen sind. Wir können diesen Versuch kurz als die Neuromuskeltheorie bezeichnen. Ihr Urheber ist KLEINENBERG (49. S. 22—27), der in seiner

bekannten Schrift eine so genaue histologische Analyse vom Bau unserer Süßwasserhydra veröffentlicht hat. KLEINENBERG zeigt, dass die Muskellamelle von Hydra aus Zellenfortsätzen besteht, die stets in Zusammenhang mit den grossen Zellenkörpern des Ektoderms bleiben. Da nur die Fortsätze Contractilität besitzen, die dazu gehörigen Zellenkörper dagegen bei den Bewegungen sich passiv verhalten, will er nicht die ganze Zelle als Muskelzelle aufgefasst wissen. Er hält es nicht für berechtigt, ein so beschaffenes Gewebe morphologisch einem der bekannten Gewebe anderer Thiere gleichzusetzen oder ihm physiologisch nur eine Function zuzuerkennen, vielmehr erblickt er in ihm den niedrigsten Entwicklungszustand des ganzen „Nerven-Muskelsystems, in welchem eine anatomische Sonderung der beiden Systeme in der Weise, wie sie bei allen höheren Thieren vorkommt, noch nicht stattgefunden hat“. Jede einzelne Zelle ist nach KLEINENBERG'S Theorie die Trägerin einer doppelten Function, indem die Theile derselben, die als lange Fortsätze in der Mitte der Körperwandung verlaufen, contractil sind und als Muskel functioniren, während der Zellkörper, von dem sie ausgehen und der in unmittelbarer Berührung mit dem umgebenden Medium steht, Reize leitet und durch Uebertragung derselben auf die Fortsätze die Contractionen dieser auslöst, d. h. als motorischer Nerv wirkt. Eine so beschaffene Zelle wird daher als Neuromuskelzelle bezeichnet.

KLEINENBERG ist geneigt, den bei Hydra aufgefundenen Verhältnissen eine weitere Bedeutung beizumessen und in der embryonalen Entwicklung der höheren Thiere das Nerven- und das Muskelsystem in ähnlicher Weise wie bei Hydra aus einem einheitlichen Nervenmuskelsystem abzuleiten. Eine Stütze für diese Neuromuskeltheorie erblickt er darin, dass es weder Thiere giebt, die Muskeln haben und der Nerven entbehren, noch solche, die ein Nervensystem ohne Musculatur besitzen, dass im Thierreich überall, wo eine Musculatur in die Organisation des Körpers eingreift, auch ein Nervensystem entwickelt ist.

Die Neuromuskeltheorie von KLEINENBERG wurde von einigen Forschern, wie namentlich von ALLMAN (9) und CLAUS (20) beanstandet, von dem grössten Theil dagegen mit Beifall aufgenommen; v. BENEDEN und EIMER brachten zu ihren Gunsten neue Beobachtungen vor, GEGENBAUR und HAECKEL zogen aus ihr weitere Consequenzen.

In der vielbesprochenen Schrift: *de la distinction originelle du testicule et de l'ovaire* beschreibt E. v. BENEDEN (88) bei *Hydractinia* eine höhere Ausbildung des Neuromuskelsystems. Einer Stützlamelle liegen Muskelfasern auf, deren jede von einer dünnen Protoplasmalage mit Kern bedeckt ist. Ein Protoplasmafaden, ein wahrer motorischer Nerv, stellt die Verbindung mit einer Ektodermzelle her, welche physiologisch gleichzeitig die Stelle einer Sinnes- und Ganglienzelle vertritt. Die Neuromuskelzelle von Hydra hat sich daher bei *Hydractinia* in eine neuroepitheliale Zelle, in eine Nervenfasern und eine Muskelzelle gesondert.

Ein noch höherer Entwicklungsgrad ist nach EIMER (90. S. 78) an einer Neuromuskelfaser von *Beroë* zu beobachten, an welcher wir „den ganzen Empfindungs-, Leitungs-, Umsetzungs- und Bewegungsapparat, welcher bei den höheren Thieren durch Haut- und periphere Ganglienzellen, leitende sensible Nerven, Gehirnzellen, motorische Nerven, Muskelfasern hergestellt ist, — nur Alles auf einen kurzen Strang zusammengedrängt finden.“

Indem GEGENBAUR (35) und HAECKEL (94. S. 660) die Theorie weiter auszubilden versuchen, erblicken sie in den Neuromuskelzellen: „die ersten Anfänge der in höher differenzirten Zuständen in dem Zusammenhang von Ganglienzelle, Nervenfasern und Muskelfaser ausgesprochenen Einrichtung.“ „Wenn wir annehmen“ bemerkt GEGENBAUR im Grundriss der vergleichenden Anatomie, „dass die bei Hydra nur als Fortsätze von Zellen erscheinenden Fasern allmählich einen Kern erhalten, indem

das Theilungsproduct des Kernes der Zelle auf die Faser gelangt, dass ferner die Ektodermzelle nicht mehr so unmittelbar, sondern durch einen gesonderten Fortsatz mit der somit gleichfalls selbstständiger gewordenen Faser sich verbindet, so ist damit ein Uebergang zu jenem differenzirteren Zustande gegeben; Nerven wie Muskeln erscheinen von diesem Gesichtspunkte aus als die Producte der Sonderung einer und derselben Gewebsschichte des Ektoderms. Damit wird zugleich ein physiologisches Postulat erfüllt; denn es ist völlig undenkbar, dass Nerv oder Muskel in ihren Elementen einmal von einander gesondert bestanden, und dass der die Functionen beider bestimmende Zusammenhang das Ergebniss einer späteren Verbindung sei.“ Aehnlich äussert sich HAECKEL in seiner Anthropogenie: „die merkwürdigen Neuromuskel-Zellen vereinigen noch in einem einzigen Individuum erster Ordnung die Function zweier Organsysteme. Ein Schritt weiter: die innere muskulöse Hälfte der Neuromuskelzelle bekommt ihren eigenen Kern und löst sich von der äusseren nervösen Hälfte ab — und beide Organsysteme besitzen ihr selbstständiges Formelement. Die Abspaltung des muskulösen Hautfaserblattes von dem nervösen Hautsinnesblatte bei den Embryonen der Würmer bestätigt uns diesen wichtigen phylogenetischen Process.“

Hiermit schliessen wir unsere historische Uebersicht ab und bemerken zu den in der zweiten Gruppe zusammengestellten Ansichten, dass wir sie für richtig halten, insofern in ihnen ein primärer Zusammenhang zwischen den Elementen des Nervensystems angenommen wird, dass wir dagegen der speciellen Form, in welcher man sich die Phylogenese des Nervensystems gedacht hat, nicht beistimmen können. Wir glauben darthun zu können, dass die zuerst von KLEINENBERG aufgestellte und von anderen Forschern weiter durchgeführte Neuromuskeltheorie erstens in ihren Grundlagen nicht gesichert ist und zweitens als Erklärungsprincip nicht ausreicht, da sie weder die Lebenserscheinungen einer Hydra noch auch die Beschaffenheit des Nervensystems der höheren Thiere zu erklären vermag.

1. Prüfen wir zunächst die Grundlagen dieser Theorie und sehen wir, mit welchem Rechte man die contractilen Zellen von Hydra als Neuromuskelzellen deutet! Wenn wir die Musculatur der Hydromedusen vergleichend betrachten, so finden wir, dass die bald quergestreiften bald glatten Muskelfibrillen überall Theile des Ektoderms sind. Gemeinsam werden sie zu einer einfachen Schicht, einer Art Muskelhaut, die auf einer Stützlamine befestigt ist, verbunden. Die einzelnen Fibrillen hängen mit Ektodermzellen zusammen, die ihnen an Zerzupfungspräparaten, wie dies schon BRÜCKE (89) gezeigt hat, häufig anhaften bleiben. Die Verbindung der Zellen mit den contractilen Fasern erfolgt gewöhnlich in der Weise, dass sie mit breiter Basis der Muskellamine aufsitzen; in anderen Fällen dagegen verschmälern sie sich basalwärts und erreichen dann nur durch einen dünnen Fortsatz die Muskelfasern, die in rechtem Winkel zu und unter ihnen verlaufen. Das eine ist bei fast allen von uns untersuchten Medusen der Fall, das andere ist eine Eigenthümlichkeit von Hydra und ist als eine Modification des gewöhnlichen Verhaltens zu betrachten und in einfacher Weise daraus zu erklären, dass zwischen die sogenannten Neuromuskelzellen sich noch ein interstitielles Gewebe dazwischendrängt, nämlich die ausgebildeten und die in Neubildung begriffenen Nesselzellen. Ob daher die Ektodermzelle unmittelbar breit oder mit verschmäligerter, fortsatzartiger Basis sich mit den Muskelfasern verbindet, ist ein Unterschied sehr untergeordneter Art. — Bei den meisten Medusen nehmen die Muskelzellen an der epithelialen Bekleidung der Körperoberfläche Theil, bei anderen dagegen sind sie aus der Oberflächenschicht ausgeschieden und werden dann gewöhnlich noch von einer einfachen Lage platter Zellen überzogen.

Vom histologischen Gesichtspunkt aus betrachtet gehören die soeben beschriebenen Ektodermzellen und die ihnen anhaftenden Muskelfasern innig zusammen, indem die ersteren die Bildungs-

zellen, die letzteren ihre Bildungsproducte sind; sie stehen daher, wie wir in Uebereinstimmung mit FR. EILHARD SCHULZE (79) und CLAUS (20) annehmen, in demselben genetischen Verhältniss zu einander, wie bei den höheren Thieren die Muskelkörperchen zu den Muskelfibrillen. Denn darauf, dass die Muskelkörperchen bei den höheren Thieren gewöhnlich allseitig und bei den Medusen nur einseitig contractile Substanz ausgeschieden haben, wird man gewiss kein Gewicht legen wollen. Aus dem histologischen Verhalten der Theile können wir somit kein Argument ausfindig machen, welches sich zu Gunsten der Neuromuskeltheorie verwerthen liesse.

Dagegen verlangt eine nähere Prüfung jetzt noch der Umstand, dass die Muskelkörperchen der Hydromedusen zugleich Epithelzellen sind und als solche in den meisten Fällen mit ihren peripheren Enden an die Oberfläche reichen. Ist nun dieser Unterschied bedeutsam genug, um daraufhin die Muskelzellen der Hydromedusen als etwas wesentlich anderes zu betrachten und um in ihnen noch die Bestandtheile eines Nervensystems zu vermuthen, wie dies KLEINENBERG und andere Forscher gethan haben? Gewiss werden die Neuromuskelzellen als Theile des Epithels vielfach äusseren Reizen ausgesetzt sein, welche vom Protoplasma direct auf die Muskelfibrille fortgeleitet werden; sie verhalten sich in der Beziehung wohl ganz wie eine Vorticelle, deren sogenannter Stielmuskel sich sofort auf jeden den Körper treffenden Reiz contrahirt. Aber hieraus lässt sich noch keineswegs folgern, dass deswegen auch der Protoplasmatheil das morphologische Aequivalent einer Sinnes- und Ganglienzelle und eines Nerven sei. Reizbarkeit ist eine allgemeine Eigenschaft des Protoplasma, und wenn die Muskelzellen der Hydromedusen auch ohne Nerv irritable sind, so ist demgegenüber, wie bereits CLAUS (20. S. 29) mit Recht hervorgehoben hat, geltend zu machen, dass nach dem heutigen Stande der Physiologie die Muskeln der Wirbelthiere gleichfalls durch directe Reize ohne Vermittlung eines Nerven sich contrahiren können, dass wir es somit mit einer Eigenschaft zu thun haben, die vielleicht den Muskeln der Hydromedusen in höherem Grade zukommt, aber auch den Muskeln der Wirbelthiere nicht fehlt. Kurz: es liegen weder vergleichend histologische noch auch physiologische Gründe vor, welche uns zur Annahme zwingen könnten, dass bei den Hydromedusen die bei höheren Thieren gesonderten Elemente, Sinnes-, Ganglien-, Muskelzelle und Nerv, noch in einer Zelle vereinigt seien. Wir haben daher auch den Namen Neuromuskelzelle durch das Wort Epithelmuskelzelle ersetzt, um dadurch die phylogenetisch so bedeutungsvolle Lage des Gebildes im Ektoderm zum Ausdruck zu bringen.

Die Neuromuskeltheorie lehrt weiter, dass eine höhere Differenzirung der bei Hydra zu beobachtenden primitivsten Form des Nervenmuskel systems dadurch eintrete, dass der Kern der Neuromuskelzelle sich theile und das eine Theilungsproduct auf die Muskelfaser überwandere; hierdurch werde eine ächte Sinneszelle und eine ächte Muskelzelle gebildet, die beide durch einen Nerven verknüpft sind. Zur Stütze dieser Ansicht können die oben referirten Befunde v. BENEDEN's (88) an *Hydractinia* dienen. Diese Stütze ist indessen anfechtbar, da von v. BENEDEN die Entstehung der von ihm beobachteten Theile aus einer Zelle nicht direct nachgewiesen, sondern nur erschlossen worden ist, so dass andere Deutungen möglich sind. Wir haben es also im vorliegenden Falle nur mit einer blossen Annahme zu thun, deren grössere oder geringere Wahrscheinlichkeit zu prüfen ist.

Theoretisch betrachtet scheint uns die von v. BENEDEN gemachte Annahme, welcher auch GEGENBAUR und HAECKEL gefolgt sind, keine naturgemässe zu sein; denn sie setzt eine Form der histologischen Differenzirung voraus, die im Thierreich ohne Analogie dasteht. Bei den Infusorien, wo die grössten histologischen Sonderungen im Rahmen einer Zelle zu beobachten sind, wird trotzdem nie die morphologische Einheit der functionell verschiedenen Theile aufgegeben; bei den höheren Thieren aber erfolgt die histologische Sonderung nicht in der Weise, dass eine Zelle gleichzeitig

zwei Functionen besonders ausbildet und dann entsprechend den beiden different gewordenen Theilen in zwei functionell verschiedene Zellindividuen zerfällt, vielmehr sehen wir, dass es stets schon gesonderte, ursprünglich gleichartige Zellen sind, die unter sich die Arbeit theilen und sich zu dieser oder jener Function besonders weiter entwickeln. Die histologischen Sonderungsprocesse beruhen nicht, wie die Neuromuskeltheorie annimmt, auf der Trennung und auf einem Selbstständigwerden verschieden differenzirter Zelltheile, sondern auf der verschiedenen Differenzirung getrennter und ursprünglich gleichartiger Zellen.

2. Wenn schon bei der vorgenommenen Prüfung ihrer Grundlagen die Neuromuskeltheorie in Frage gestellt werden kann, so ist dies in noch höherem Maasse der Fall, wenn sich zeigt, dass sie auch als Erklärungsprincip nicht ausreicht, dass sie weder die Lebenserscheinungen einer Hydra, noch auch die Beschaffenheit des Nervensystems der höheren Thiere erklärt. Bei Hydra erklärt die Neuromuskeltheorie nicht die Thatsache, dass der Reiz, der einen einzigen Punkt betrifft, sich dem ganzen Organismus mittheilt und eine momentan erfolgende Thätigkeit des gesamten Muskelsystems auslöst, dass die Berührung der Spitze auch nur eines Tentakels sofort alle Tentakeln und den ganzen Körper zur Contraction veranlasst. Die Neuromuskelzellen KLEINENBERG's sind eben isolirte Elemente und sind nicht zu einer gemeinsamen Action durch ein Nervensystem verbunden, welches indessen bei Hydra, nach den physiologischen Leistungen zu schliessen, vorhanden sein muss. Denselben Schwierigkeiten begegnen wir in noch erhöhtem Maass, wenn wir die Neuromuskeltheorie auf die Verhältnisse der höheren Thieren übertragen. Denn setzen wir den Fall, dass die Neuromuskelzellen in der postulirten Weise sich weiter entwickeln und dass daraus Sinneszellen entstehen, die durch einen langen Ausläufer, einen Nerven, mit den in die Tiefe gerückten Muskelzellen zusammenhängen, so haben wir allerdings ein Thier vor uns mit vielen isolirten Nervenleitungen, aber nicht mit einem Nervensystem. Von einem solchen können wir erst dann reden, wenn die einzelnen Leitungen untereinander verbunden sind, was durch die Ganglienzellen, das dritte und nicht minder wesentliche Element des Nervensystems, geschieht. Diesen Zusammenhang aber und damit den Ursprung der Ganglienzelle lässt die Neuromuskeltheorie unberücksichtigt.

Aus den angeführten Gründen können wir dem Idcengang der Neuromuskeltheorie nicht beistimmen, sondern müssen uns, wenn wir die Phylogenese des Nervensystems zu erklären versuchen wollen, nach einer anderen Grundlage umsehen; wir glauben dieselbe in dem Nervensystem der Medusen gefunden zu haben.

Bei den Medusen sind die drei von uns als wesentlich bezeichneten Elemente des Nervensystems, die Sinnes-, Ganglien- und Muskelzelle durch Beobachtung nachgewiesen. Sie sind untereinander durch Nervenfibrillen verbunden und liegen insgesamt im Ektoderm, welches ja auch bei allen höheren Thieren nach dem Zeugniß der Entwicklungsgeschichte der Mutterboden des Nervensystems ist. Wenn in diesen Verhältnissen sich schon eine sehr primitive Beschaffenheit ausspricht, so ist auf der anderen Seite doch nicht zu verkennen, dass am Nervensystem der Medusen bereits mannigfache Differenzirungen eingetreten sind, die wir uns aufgehoben denken müssen, um eine noch primitivere Grundform zu erhalten. Diese Differenzirungen betreffen erstens die Anordnung und zweitens die Form der Nervelemente.

1. Bei den Medusen lassen sich an der Körperoberfläche besondere sensible, motorische und indifferente Bezirke unterscheiden. An der unteren Seite des Velum und der Subumbrella hat sich fast ausschliesslich die motorische Function des Ektoderms entwickelt, indem hier Epithelmuskel- und motorische Ganglienzellen entstanden sind. Der Schirmrand, an dem der Nervenring mit seinem Sinnes-

epithel und seinen specifischen Sinnesorganen liegt, ist vorzugsweise der empfindliche Theil des Körpers, an welchem sich das Nervensystem am meisten localisirt und zu einem Centralorgan differenzirt hat. Die ganze obere Seite des Velum und der Schwimmglocke wird fast ausschliesslich von Deckepithelien eingenommen. Die Tentakeln endlich, welche sich sowohl durch contractile als auch durch sensorielle Eigenschaften auszeichnen, sind die am meisten indifferenten Bezirke, in denen die Stütz-, Ganglien-, Sinnes- und Muskelzellen am gleichmässigsten im Ektoderm vertheilt sind.

Eine derartig verschiedenartige Differenzirung des Ektoderms auf den einzelnen Theilen der Körperoberfläche kann nicht mehr als ein primitiver Zustand angesehen werden, doch lässt sich daraus ein solcher leicht ableiten, wenn wir uns die Differenzirung aufgehoben denken und somit einen Weg einschlagen, auf welchen uns vergleichend anatomische Erwägungen hinweisen. Nach Aufhebung der erwähnten Differenzirung würden die vierfach verschiedenen Elemente des Ektoderms, die Stütz-, Sinnes-, Ganglien- und Muskelzellen gleichmässig über die Körperoberfläche vertheilt sein; unter der so entstandenen dünnen Zellschicht würden sich die Nervenfibrillen überall plexusartig verbreiten und würden selbstverständlich die einzelnen Endorgane auf kürzerem Wege mit einander verbinden, als dies bei den Medusen, bei denen sich ein Nervenring einschaltet, thatsächlich der Fall ist. Eine solche Beschaffenheit des Nervensystems hat sich an den Tentakeln der Medusen noch erhalten und wird, wie wir vermuthen, wohl auch bei Hydra und allen Hydroiden vorhanden sein, deren Ektoderm an allen Stellen des Körpers einen gleichen Bau besitzt.

2. Der zweite Punkt, wo wir eine Vereinfachung an dem Nervensystem der Medusen vornehmen können, betrifft die Lage und Form der Ganglienzellen. Wie unsere Untersuchungen gezeigt haben, sind bei den Medusen nur die Sinnes- und Muskelzellen echte Epithelzellen, welche an der Oberflächenbegrenzung des Körpers unmittelbaren Antheil haben; die Ganglienzellen dagegen, sind zwar auch noch im Ektoderm gelegen, aber nicht in der oberflächlichen, epithelartig angeordneten, einfachen Schicht. In der Subumbrella z. B. werden sie stets noch von den Protoplasma-körpern der Epithelmuskelzellen zugedeckt. Wir halten dies nicht für ihre primäre Lage, nehmen vielmehr an, dass sie ursprünglich auch Epithelzellen gewesen und erst secundär mehr in die Tiefe gerückt sind. Unsere Annahme stützt sich auf die bei *Carmarina* erhaltenen Befunde, wo wir im oberen Nervenring Uebergangsformen zwischen Ganglienzellen, die noch Theile des Sinnesepithels und solchen, die aus ihm ausgeschieden sind, aufgefunden haben. Wir zeigten dort, wie diese Zellen besonders durch den Reichthum an Ausläufern charakterisirt sind, und glauben jetzt auch die Vermuthung aussprechen zu dürfen, dass in diesem Reichthum an Ausläufern das ursächliche Moment zu suchen ist, warum die Ganglienzellen von allen drei Elementen des Nervensystems am frühesten aus der Epithelbekleidung des Körpers ausgeschieden sind. Es hat sich bei ihnen vorzugsweise der untere, die Nervenfibrillen entsendende und durch die allseitig auf ihn übertragenen Reize in erhöhtem Maass functionirende Protoplasmatheil entwickelt.

Das Resultat unserer Betrachtungen lässt sich jetzt kurz dahin zusammenfassen: In der primitiven Form des Nervensystems sind Sinnes-, Muskel- und Ganglienzellen zugleich Epithelzellen; durch ihre Lage sind alle drei befähigt, direct auf äussere Reize zu reagiren; sie unterscheiden sich nur dadurch von einander, dass eine jede noch eine besondere Function in hervorragender Weise ausgebildet und daher auch morphologisch sich in divergenter Richtung differenzirt hat. Die Epithelmuskelzellen haben contractile Fibrillen ausgeschieden, die Epithelganglienzellen besitzen besonders zahlreiche Verbindungen untereinander und mit den sensiblen und muskulösen Zellen, die Sinneszellen endlich sind durch die Anwesenheit specifischer Endapparate (Tasthaare, Pigmentumhüllung,

Linse, Verbindung mit einer Concrementzelle) besonders geschickt geworden, sinnliche Eindrücke aufzunehmen. Alle drei Elemente sind mit Epithelstützzellen untermischt über die Körperoberfläche gleichmässig verbreitet und unter einander durch ein plexus-artig ausgebreitetes Netz von Nervenfibrillen verbunden, in welchem die Ganglienzellen gewissermaassen besondere Knotenpunkte bilden.

Bis zu diesem Entwicklungsstadium können wir von den Medusen ausgehend die Genese des Nervensystems zurückverfolgen. Von hier ab sind wir bei der Feststellung noch früherer Stadien ausschliesslich auf theoretische Erwägungen angewiesen. Dieselben sind indessen sehr einfacher Art. Da uns die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass das äussere Keimblatt ursprünglich aus gleichartigen embryonalen Zellen besteht, und da wir ferner auch voraussetzen müssen, dass bei den niedersten Metazoen gleichfalls alle Ektodermzellen untereinander keine Verschiedenheiten gezeigt haben, so bleibt uns jetzt noch allein der Punkt zur Entscheidung übrig: wie die soeben aufgestellte primitivste Form des Nervensystems aus den gleichartigen Zellen des Ektoderms abgeleitet werden kann. Hier sind zwei Fälle von vornherein nur denkbar: entweder ist die Differenzirung der drei Elemente des Nervensystems primär und ihre Verbindung erst secundär eingetreten oder umgekehrt: die Verbindung der Zellen ist das Primäre und ihre Differenzirung das Secundäre.

Gegen die Annahme des ersten Falles, der ja im Princip auf die Ansichten hinausläuft, die wir in der ersten Gruppe in unserer historischen Einleitung zusammengefasst und besprochen haben, lassen sich natürlich alle bereits dort hervorgehobenen Momente geltend machen; wir werden uns daher gleich für den zweiten Fall zu entscheiden und nun weiter zu prüfen haben, wie sich auf dieser Grundlage die Entstehung des Nervensystems gestalten wird.

Wenn wir von der Voraussetzung ausgehen, dass die Differenzirung der nervösen Elemente eine secundäre, ihre Verbindung aber eine primäre ist, so gelangen wir zu der Vorstellung, dass die ursprünglich gleichartigen Zellen einer Ektodermsschicht entweder insgesamt oder theilweise durch Fortsätze ihres Protoplasma untereinander vereinigt waren. Bei Festhaltung einer scharfen Begriffsbestimmung werden wir hier selbstverständlich noch nicht von einem Nervensystem reden dürfen, da die wesentlichen Theile desselben morphologisch noch nicht zu unterscheiden sind, und schlagen wir demgemäss vor, diese Form als Zellverband zu bezeichnen. Im Zellverband besitzt noch eine jede Zelle in gleicher Weise die beiden Grundeigenschaften des Protoplasma, auf welche es bei unseren Erörterungen ankommt, Reizbarkeit und Contractilität. Ferner werden sich in ihm die Erregungszustände einer Zelle bei der Continuität des Protoplasma Nachbarzellen mittheilen müssen. Die Theile eines Zellverbandes werden daher zu einer gemeinsamen Action befähigt sein, wobei eine jede Zelle, je nachdem sie den Reiz empfängt, überträgt oder in Bewegung umsetzt, sich ähnlich wie Sinnes-, Ganglien- oder Muskelzelle functionell verhalten wird. Es liegt auf der Hand, dass die Bedingungen zur Ausbildung eines Nervensystems in einem derartigen Zellenverband gegeben sind. Wenn auf dieser Grundlage zwischen den gleichartigen Zellen eine Arbeitstheilung allmählich eintritt, wenn unter Ausscheidung specifischer Muskel- und Nervensubstanz sich Muskel-, Ganglien- und Sinneszellen differenziren, dann wird der Zellenverband in ein Nervensystem und die Protoplasmaleitung in eine Nervenleitung umgewandelt werden.

Wir könnten hiermit unsere Deductionen abschliessen, da wir das Nervensystem auf einen Zustand vollkommener Indifferenz — auf einen einfachen Zellenverband — zurückgeführt haben. Denn wie dieser letztere entstanden sein mag, ist für unsere Aufgabe an und für sich gleichgültig. Doch mag auch in Betreff dieses Punktes noch hervorgehoben sein, dass wir den Zellenverband uns nicht aus unvollkommener Zelltheilung entwickelt denken, wie es HENSEN (96) thut. Dies

würde uns zu der den Beobachtungen widersprechenden Ansicht führen, dass von der ersten Eitheilung an eine Protoplasmaverbindung sich zwischen den einzelnen Theilproducten erhalten müsste. Wir nehmen vielmehr an, dass ursprünglich getrennte Zellen erst nachträglich durch Verschmelzung von Protoplasmafortsätzen Verbindungen eingegangen sind.

An der Hand von Beobachtungen und mit Hilfe theoretischer Erwägungen haben wir uns bisher bemüht, Gesichtspunkte festzustellen, welche auf die Frage nach der Genese des Nervensystems Licht verbreiten möchten; die so gewonnenen Anschauungen wollen wir jetzt noch zu einem einheitlichen Bild zusammenfassen und hierbei zugleich durchzuführen versuchen, in wie weit bei niederen Thierstämmen noch heute in der Beschaffenheit ihres Nervensystems wichtige Stadien der phyletischen Entwicklung zum Ausdruck kommen, und in wie weit dieselben verwerthet werden können, um die so complicirten Verhältnisse des Nervensystems der höheren Thiere zu erklären:

1. Wir nehmen an, dass bei allen Metazoen das Ektoderm, aus welchem das animale Nervensystem mit seinen motorischen und sensiblen Endapparaten entstanden ist, ursprünglich sich aus einer einfachen Schicht gleichartiger Zellen zusammengesetzt hat in der Weise, wie dies überall in den frühesten ontogenetischen Stadien der Fall ist. Wir nehmen ferner an, dass diese Zellen wenigstens theilweise schon frühzeitig durch Protoplasmafortsätze untereinander in Zusammenhang getreten sind und dadurch einen innigeren Zellenverband gebildet haben. Aus dem Verband hat sich allmählich — so lautet unsere Hypothese — durch Arbeitstheilung zwischen den mit einander vereinigten Zellen ein Nervensystem primitiver Art entwickelt. Indem ein Theil der Zellen contractile Substanz ausschied, ein anderer auf seiner Oberfläche mit Tastborsten ausgerüstet wurde, ein dritter endlich besonders zahlreiche Verbindungen einging, haben sich nach und nach im einschichtigen Ektoderm zwischen den einfachen Epithelzellen die drei Elemente des Neuromuskelsystems, epitheliale Muskel-, Sinnes- und Ganglienzellen, mehr oder minder gleichzeitig differenzirt. Hand in Hand damit haben sich ihre Protoplasmaverbindungen durch Bildung specifischer Nervensubstanz in einen Nervenfibrillenplexus umgewandelt. Als später das Ektoderm seine einschichtige Beschaffenheit verlor, sind von den drei genannten Elementen die Ganglienzellen zuerst aus dem Oberflächenepithel ausgeschieden und sind in die Tiefe gerückt.

Auf einer derartigen niedrigen Entwicklungsstufe scheint uns das Nervensystem der meisten Hydroiden zu stehen, bei denen Epithelmuskelzellen und Sinneszellen gleichmässig über die Körperoberfläche verbreitet sind. Zu den Sinneszellen möchten wir die mit Cnidocils versehenen Nesselzellen rechnen, an deren basalem Ende schon öfters fadenartige Verlängerungen beschrieben worden sind; auch die Existenz von Ganglienzellen halten wir für sehr wahrscheinlich. Bei Isolationspräparaten von Hydra, die nach KLEINENBERG's Angaben angefertigt wurden, fielen uns zwischen den isolirten Theilen im interstitiellen Gewebe kleine sternförmige Zellen mit zahlreichen Ausläufern auf, die wohl für Ganglienzellen gelten könnten. Vervollkommnete Methoden werden in Zukunft uns zweifellos noch weitere Aufklärung über den feineren Bau des Ektoderms und über den von uns vermutheten principiell so wichtigen Zusammenhang der verschiedenartig differenzirten Ektodermzellen bringen.

2. Die Urform des Nervensystems, wie sie wohl bei Hydra und anderen Hydroiden noch erhalten ist, hat sich zu einer nächst höheren Form dadurch entwickelt, dass zwischen den verschiedenen Bezirken des Ektoderms eine Ar-

beistheilung stattgefunden hat, dass sich in der Körperoberfläche besonders musculöse und besonders sensible Bezirke von mehr indifferenten Bezirken gesondert haben. Auf diesem Wege hat sich am Nervensystem allmählich eine Trennung in einen centralen und in einen peripheren Theil vollzogen, wobei beide noch vollständig im Ektoderm gelegen sind. Der periphere Theil hat in seiner Verbreitung die ursprüngliche plexusartige Anordnung seiner Elemente beibehalten, der centrale dagegen ist durch Ansammlung von Ganglienzellen und Nervenfibrillenbündeln leicht kenntlich geworden als ein strangartiges, von den umgebenden Geweben deutlich zu sonderndes Organ, dessen Localisation, wie wir hier hervorheben möchten, durch die Ausbildung besonders sensibler Strecken bedingt und im Anschluss an die Lage der Sinnesorgane erfolgt ist.

Im Stamm der Coelenteraten ist eine Arbeitstheilung zwischen den einzelnen Bezirken der Körperoberfläche bei den Medusen in der Weise eingetreten, dass die untere Seite des Schirms und des Velum von der Musculatur, die obere Seite von indifferenten Epithelzellen eingenommen wird; die Sinneszellen dagegen und das Centralnervensystem haben sich am Schirmrand entwickelt und bilden hier, wenn wir von den Aequipeden absehen, einen geschlossenen oberen und unteren Nervenring, der bei den Aequoriden noch sehr breit und dünn, bei den meisten Craspedoten zu einem dickeren Strang zusammengedrängt und bei den Geryoniden am meisten concentrirt ist. Dass zu der höher entwickelten Form des Nervensystems der Medusen sich bei den Coelenteraten Uebergangsformen finden werden, ist sehr wahrscheinlich. Vielleicht kommt es bei den am höchsten stehenden Hydroiden, den Tubularien, bereits schon am Rand des Peristoms zwischen den Tentakeln zur Ausbildung eines besonderen Strangs von Nervenfibrillen, in welchem alsdann ein Homologon des Nervenrings der Medusen zu erblicken wäre. Ähnliches wird wohl auch bei den Actinien nachzuweisen gelingen, deren Ektoderm, nach den so eben erschienenen histologischen Untersuchungen von HEIDER (97) zu urtheilen, sehr zahlreiche Sinneszellen besitzt. HEIDER sah sowohl die Nesselzellen, als auch den grössten Theil der cylinder- oder spindelförmigen Epithelzellen in feine mit Knötchen besetzte Fibrillen übergehen; zwischen ihnen und der Muskellamelle beobachtete er auf Durchschnitten eine feinkörnige Substanz.

Eigenartige und in mancher Beziehung weiter differenzirte Zustände liegen bei den Beroiden vor, wie wir aus den Untersuchungen EIMER's schliessen. Das periphere Nervensystem ist hier bereits aus dem Ektoderm ausgeschieden, indem Muskel- und Ganglienzellen mit den von ihnen entspringenden Nervenfibrillen in die Gallerte des Körpers eingebettet sind; dagegen hat der Centraltheil, sofern unsere Ansicht „vom ganglienartigen Körper“ der Beroiden eine richtige ist, seine ursprünglichen Beziehungen zur Körperoberfläche beibehalten.

Nächst den Coelenteraten besitzen eine primitive Form des Nervensystems die Echinodermen, soweit sich dies jetzt schon aus den vorliegenden Untersuchungen (107) erschen lässt. Es wird in Zukunft besonders darauf zu achten sein, ob nicht zwischen dem Nervenring und den Ambulacralnerven einerseits und dem unmittelbar aufliegenden Epithel andererseits bei den Asteriden, Ophiuren und Crinoiden ein ähnlicher Zusammenhang wie bei den Medusen besteht. Auch die niederen Abtheilungen der Würmer dürften nach den Untersuchungen SEMPER's (106) manche Aebnte ergeben.

Bei allen übrigen Thierstämmen haben sich die ursprünglichen Beziehungen des Nervensystems zum Ektoderm nur noch in ihrer Ontogenese erhalten und haben schon vielfach, wie oben bereits erörtert wurde, zu Speculationen über die Genese des Nervensystems Veranlassung gegeben.

3. Nachdem das im Ektoderm gelegene Nervensystem sich in einen centralen und in einen peripheren Theil gesondert hat, geht es endlich seiner dritten und höchsten Ausbildungsstufe entgegen, auf welcher es die lange Zeit allein bekannte und für typisch gehaltene Beschaffenheit annimmt. Sein centraler sowohl als sein peripherer Abschnitt lösen sich von ihrem Mutterboden, dem Ektoderm, ab und werden zu einem selbstständigen, scharf abgegrenzten und im Inneren des Körpers geborgenen Organsystem. Dieser Process steht in Zusammenhang und geht Hand in Hand mit der Bildung des Mesoderms, in dessen Gewebe das Nervensystem mit Ausschluss seiner sensiblen Endapparate unmittelbar zu liegen kommt.

Am frühesten scheint uns die Ausscheidung am peripheren Theil eingetreten und dadurch veranlasst worden zu sein, dass die Epithelmuskelzellen aus der Hautoberfläche in das Mesoderm hineingerückt sind und einen Hautmuskelschlauch zusammengesetzt haben. Aus den ursprünglich plexusartig angeordneten Nervenfibrillen haben sich hierbei allmählich periphere Nervenstämmе gesondert, ein Vorgang, der leicht verständlich wird, wenn wir im Auge behalten, dass im Laufe der fortschreitenden Entwicklung die sensiblen und motorischen Endzellen zu Zellengruppen, sich vereinigen. Je mehr an der Hautoberfläche begrenzte sensorielle Bezirke, besondere Sinnesorgane entstehen, je mehr die ursprünglich lamellenartig ausgebreiteten Muskelfibrillen zu besonderen Muskeln sich differenzieren, und je mehr die genannten Theile sich ausbilden und an Volum zunehmen, um so mehr müssen auch die sie versorgenden Nervenfibrillen ihre plexusartige Anordnung aufgeben und ihren Endorganen entsprechend zu Stämmen verbunden werden.

Der Ausscheidung des peripheren folgt die Ausscheidung des centralen Nervensystems nach, welches sich bei den bilateralsymmetrischen Thieren in der Längslinie des Körpers sei es dorsal, sei es ventral localisirt hat. Von der Oberfläche ausgeschlossen verliert das Centralnervensystem, — wenn wir von den Gehör- und Sehorganen absehen, die bei manchen Thieren aus dem Gehirn sich anlegen, — die Function als Sinnesorgan, welche ihm bei seiner ersten Lage zukam, und spielt jetzt allein noch die Rolle von einem Vermittlungsorgan, welches vermöge seines zunehmenden Reichthums an Ganglienzellen durch die von ihm allseitig ausstrahlenden Nervenfasern die peripheren sensiblen und motorischen Endapparate in der mannigfaltigsten Weise verknüpft. —

Bei der gegebenen Zusammenfassung haben wir die Sinnesorgane nur in so weit berücksichtigt, als sie für die Genese des Nervensystems von Belang sind. Wir kommen daher anhangsweise noch einmal auf sie zu sprechen, um besonders auf zwei Punkte aufmerksam zu machen, die sich uns beim Studium der Medusen ergeben haben. Diese beiden Punkte sind: erstens die genetischen Beziehungen der verschiedenen Sinnesorgane zu einander und zweitens ihr Lageverhältniss zum Centralnervensystem.

1. Bei unserer Beurtheilung der Sinnesorgane der Medusen glauben wir die Ansicht durchgeführt und begründet zu haben, dass die specifischen Sinnesorgane aus indifferenten Sinneszellen entstehen, wie sie sich auf dem oberen und unteren Nervenring und auch an anderen Stellen des Medusenkörpers vorfinden. Indem indifferente Sinneszellen in ihrer Structur Veränderungen erleiden und Tast- oder Hörhaare oder Sehstäbchen bilden, indem sie ferner mit benachbarten eigenartig modificirten Theilen, mit Otolithen, oder mit Pigmentzellen, mit Linsenbildungen

u. s. w. in functionelle Beziehungen treten, werden sie allmählich für die Zuleitung specifischer Sinneseindrücke befähigt und bilden sich, indem sie noch gruppenweise zusammentreten, zu Tast-, Gehör-, Seh-, Geschmacks- und Geruchsorganen um. Dieser Entstehung gemäss werden sich die Sinnesorgane, je mehr wir uns ihrem Ursprung nähern, um so weniger scharf in Bau und Function von einander unterscheiden, wie denn namentlich zwischen Tast- und Gehörorganen wohl kaum eine Grenze zu ziehen ist.

Wenn wir indifferente, in der Haut überall verbreitete Sinneszellen als das nothwendige Substrat für die Genese specifischer Sinnesorgane betrachten, dann wird unserem Verständniss auch die Erscheinung näher gerückt, dass in vielen Thierabtheilungen sich höhere Sinnesorgane an den verschiedensten Körperregionen bilden, wo sie nahe verwandten Arten fehlen, dass z. B. Augen am Mantelrand von Pecten und Gehörorgane am Postabdomen von Mysis, sowie am Abdomen oder an der Tibia der Heuschrecken vorkommen.

2. Was den zweiten Punkt betrifft, so haben unsere Untersuchungen an den Medusen in der Lagerung der Sinnesorgane und des Nervensystems die innigsten Beziehungen zwischen diesen beiden Theilen nachgewiesen. Dieser Umstand erklärt uns einige Erscheinungen in der Verbreitung und in der Entstehungsweise der Sinnesorgane bei den höheren Thieren. Auch für diese werden wir, wie schon früher bemerkt wurde, ein phylogenetisches Entwicklungsstadium voraussetzen dürfen, auf welchem das an der Hautoberfläche befindliche Centralnervensystem Vermittlungsorgan und Sinnesorgan zugleich ist. Durch den Einschluss in das Mesoderm mussten diese Verhältnisse geändert werden; es mussten diejenigen Sinneszellen eine Rückbildung erfahren, welche, um zu functioniren, auf die Hautoberfläche angewiesen sind, wie die Tast-, Geruchs- und Geschmacksorgane; dagegen brauchten die Seh- und Gehörorgane, auch wenn sie in den Hohlraum eines centralen Nervensystems mit eingeschlossen wurden, nicht nothwendigerweise dadurch in ihrer Function geschädigt zu werden. So sehen wir denn in der That auch bei vielen Thieren Auge und Gehörorgan als ein Theil des Gehirnes selbst entstehen. Bei den Larven der Ascidien ist an der Innenwand des abgeschnürten und vorn blasig erweiterten Nervenrohrs ein pigmentirter Ocellus mit Linse und ein einfachstes Gehörorgan durch KOWALEWSKY (100) und KUPFFER (101) nachgewiesen worden. Beim *Amphioxus* (103) findet sich an gleicher Stelle auch beim erwachsenen Thier ein braun pigmentirter Sehleck. Bei allen Wirbelthieren endlich von den Cyclostomen an entwickelt sich das Auge durch Ausstülpung aus der Vorderhirnblase. Dies sind Thatfachen, welche wohl für die Richtigkeit der oben angestellten Reflexionen sprechen dürften.

Man hat es oft als eine wunderbare Erscheinung bezeichnet, dass bei den Wirbelthieren die Schichtenfolge in der Retina gerade die entgegengesetzte, wie bei allen übrigen Thieren ist. Auch diese Erscheinung erklärt sich aus dem Lageverhältniss des Auges zum Nervensystem. Bei den Wirbelthieren bildet sich das Auge aus einem Theil derjenigen Epithelschicht, welche ursprünglich das Centralnervensystem, solange es noch im Ektoderm lagert, als Sinnesepithel überzieht, bei den Wirbellosen dagegen entsteht es ausserhalb jenes Bezirkes. Während nun bei letzteren die Augenanlage an Ort und Stelle in allen ihren Theilen sich weiter entwickelt, indem die Sehzellen, wie GRENACHER (93) bei Arthropoden gezeigt hat, in die Tiefe rücken und andere Zellen desselben Hautbezirks zu Linse und Glaskörper u. s. w. sich umbilden, macht die Augenanlage der Wirbelthiere alle jene Lageveränderungen, welche das centrale Nervensystem erfährt, mit durch und wird mit in die Hirnblase eingestülpt. Selbstverständlich kehren die Sehzellen nach diesem Ortswechsel dem Hirnventrikel ihr peripheres Ende, ihr centrales aber der Hautoberfläche zu, so dass jetzt ihre Lage der ursprünglichen gerade entgegengesetzt ist. Dieses Verhältniss erhält sich nun auch bei

allen ferneren Wandlungen, welche das Auge der Wirbelthiere noch durchzumachen hat. Während es bei den Larven der Tunicaten und beim Amphioxus in der Hirnblasenwandung gelagert bleibt, tritt bei den Wirbelthieren, wie wir aus der Entwicklungsgeschichte schliessen können, die lichtempfindende Hautstrecke, welche durch die Einstülpung zu einem Theil des Gehirns geworden ist, secundär mit lichtbrechenden Medien in Verbindung, die von anderen Strecken der Hautoberfläche geliefert werden. Diese Verbindung kann jetzt nur in der Weise erfolgen, dass die Retinazellen ihr centrales Ende dem dioptrischen Apparat zukehren. Mit einem Wort: Die entgegengesetzte Schichtenfolge in der Retina, wie sie uns bei den Würmern, Arthropoden und Mollusken einerseits, bei den Wirbelthieren andererseits entgegentritt, wird dadurch bedingt, dass bei den ersteren alle Theile des Auges: Linse, Glaskörper und Retina sich aus derselben Ektodermischieht durch Abschnürung anlegen, bei letzteren dagegen auf zwei räumlich gesonderte Ektodermbezirke zurückzuführen sind, die durch einen complicirten Ortswechsel secundär zusammengetreten sind. Dieser verschiedene Entwicklungsmodus erklärt sich wiederum in der Weise, dass bei den Wirbelthieren das Auge aus dem Sinnesepithel des Centralnervensystems, bei den meisten Wirbellosen ausserhalb dieses Bezirkes ursprünglich entstanden ist.

In unseren Schlussbetrachtungen haben wir bei Aufstellung einer Theorie über die Genese des Nervensystems und der Sinnesorgane theoretischen Speculationen vielleicht einen weiteren Raum gewährt, als wohl Manchem bei dem geringen empirischen Material, auf dem sich einzelne Schlussfolgerungen aufbauen, gerechtfertigt erscheinen möchte. Gleichwohl glauben wir uns vor dem Vorwurf voreiliger Verallgemeinerung sicher. Wir befinden uns hier auf einem noch wenig cultivirten Gebiet, auf dem nur von Arbeiten, die mit bestimmt formulirten Fragen an die Aufgabe herantreten, auch unsere Detailkenntnisse eine raschere Förderung erfahren werden. Die der Gunst des Zufalls sich anvertrauende Beobachtung wird auf einem solchen Gebiet wie so häufig über die wichtigsten Verhältnisse hinwegsehen, sie wird da, wo die Schwierigkeiten anheben, wo aber zugleich die interessanten Probleme beginnen, halt machen oder nur allmählich Bruchstücke zusammenlesen, wo eine planmässige Untersuchung mit geringerem Zeitaufwand Zusammenhänge ermittelt. Und so glauben wir auch da, wo wir aus einem allzugeringen Beobachtungsmaterial falsche Schlüsse gezogen haben sollten, nicht geschadet zu haben. Wir selbst haben an dem Beispiel der geschichtlich so bedeutungsvollen Neuromuskeltheorie erfahren, in wie hohem Grade der Versuch, allgemeinen Vorstellungen durch Verknüpfung mit empirischen Thatsachen eine bestimmtere Gestalt zu verleihen, die Fragestellung späteren Arbeiten erleichtert und auf die Mittel und Wege zu ihrer Beantwortung hinweist.

LITERATURVERZEICHNISS.

a. Literatur zum analytischen Theil.

1. AGASSIZ, ALEXANDER, The mode of development of the marginal tentacles of the free Medusae and some hydroids. Proceedings of the Boston Society of Natural history. Vol. IX. 1862.
2. AGASSIZ, ALEXANDER, Illustrated Catalogue of the Museum of comparative zoology. Cambridge 1865.
3. AGASSIZ, LOUIS, Contributions to the history of the Aculephae of North America. Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences. Vol. IV. T. II. 1859.
4. AGASSIZ, LOUIS, Contributions to the natural history of the United States of America. Vol. III. 1860. Vol. IV. 1862.
5. ALLMAN, G. JAMES, On the construction and limitation of genera among the hydroids. Annals and magazine of natural history. 3. series. Bd. XIII. 1864.
6. ALLMAN, G. JAMES, Note on the structure of certain Hydroid Medusae. Brit. Ass. Rep. 1867 (citirt nach LEUCKART's Jahresbericht im Arch. f. Naturg. Bd. XXX).
7. ALLMAN, G. JAMES, A Monograph of the gymnoblastic or tubularian Hydroids. London 1871.
8. ALLMAN, G. JAMES, On the homological relations of the Coelenterata. Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XXVI. Edinburgh 1872.
9. ALLMAN, G. JAMES, Some account of Kleinenberg's researches on the anatomy and development of Hydra. Quarterly Journal of microscopical science. Vol. XIV. London 1874.
10. v. BENEDEN, P. J., Mémoire sur les campanulaires de la côte d'Ostende. Mémoires de l'Académie royale de Bruxelles. Vol. XVII. 1843. Extrait. Annales des Scienc. nat. Zool. Série 2. T. 20. p. 350.
11. v. BENEDEN, P. J., Recherches sur la Faune littorale de Belgique. Polypes. Bruxelles 1866.
12. BRANDT, J. F., Ausführliche Beschreibung der von C. H. Mertens auf seiner Weltumseglung beobachteten Schirmquallen u. s. w. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Petersbourg. VI. série. Sciences nat. T. II. 1838.
13. BRONN, H. G., Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. II. Leipzig 1860.
14. BUSK, GEORGE, Observations on certain points in the anatomy of a species of Thaumantias. Trans. Micr. Soc. London. Vol. III. 1852 (citirt nach ALLMAN, Monograph of the Tubularian Hydroids).
15. CARUS u. GERSTAECKER, Handbuch der Zoologie. Leipzig 1863.
16. CHAMISSO et EYSENHARDT, De animalibus quibusdam e classe vermium. Nova Acta physico-medica Acad. Leopold. XII. T. I. Bonn 1820.
17. CLAPARÈDE, ED., Beobachtungen über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig 1863.
18. CLAUS, C., Bemerkungen über Ctenophoren und Medusen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIV. 1864.
19. CLAUS, C., Grundzüge der Zoologie. 1872.
20. CLAUS, C., Studien über Polypen und Quallen der Adria. I. Aculephen. Discomedusen. Denkschriften der mathem.-naturwissensch. Classe der kaiserl. Acad. der Wissenschaften. Bd. XXXVIII. Wien 1877.
21. DESOR, E., Sur la génération medusipare des Polypes hydriques. Annales d. scienc. natur. Zool. Sér. III. T. XII. p. 204.
22. DUJARDIN, F., Développement des Meduses et des Po-

- types hydriques. *Annales d. scienc. nat. Sér. III. T. IV.* p. 257.
23. EDWARDS-MILNE, Observations sur la structure et les fonctions de quelques Zoophytes, Mollusques et Crustacées des Côtes de la France. *Annales des scienc. nat. Zool. Sér. II. T. XVI.*
 24. EHRENBERG, C. G., Die Acalephen des rothen Meeres und der Organismus der Medusen der Ostsee. Berlin 1836.
 25. EIMER, TH., Zoologische Untersuchungen. Würzburg 1874. Heft 1.
 26. ESCHSCHOLTZ, FR., System der Acalephen. Berlin 1829.
 27. EYSENHARDT, F. W., Zur Anatomie und Naturgeschichte der Quallen. *Nova acta phys. med. Academiae C. L. Carolinae.* Bd. X, 2. Bonn 1821.
 28. FOL, H., Die erste Entwicklung des Geryonidenes. *Jenaische Zeitschrift.* Bd. VII.
 29. FORBES, EDWARD, A Monograph of the British Naked-eyed Medusae. Ray Society. London 1848.
 30. FORSKAL, PETRUS, Descriptiones animalium quae in itinere orientali observavit P. Forskal. Hauniae 1775.
 31. GAEDE, H. M., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Medusen. Berlin 1816.
 32. GEGENBAUR, C., Bemerkungen über die Randkörper der Medusen. *Archiv f. Anat. u. Physiol.* 1856.
 - 33^a. GEGENBAUR, C., Versuch eines Systems der Medusen u. s. w. *Zeitschr. f. wissenschaft. Zool.* Bd. VIII. 1857.
 - 33^b. GEGENBAUR, C., Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen. Würzburg 1854.
 34. GEGENBAUR, C., Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1870.
 35. GEGENBAUR, C., Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1874.
 36. HAECKEL, ERNST, Beschreibung neuer ceraspedoter Medusen aus dem Golfe von Nizza. *Jenaische Zeitschr. f. Medicin u. Naturwissenschaft.* Bd. I. 1864.
 37. HAECKEL, ERNST, Die Familie der Rüsselquallen (Medusae Geryonidae). *Jenaische Zeitschr. f. Medicin u. Naturwissenschaft.* Bd. I u. II. 1864. 1866.
 38. HAECKEL, ERNST, Generelle Morphologie der Organismen. Bd. II. Berlin 1866.
 39. HAECKEL, ERNST, Ueber die Crambessiden, eine neue Medusenfamilie aus der Rhizostomeengruppe. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XIX. 1869.
 40. HARTING, P., Notices zoologiques. *Niederländisches Archiv für Zoologie.* Bd. II. Heft 3. 1873.
 41. HENSEN, V., Studien über das Gehörorgan der Decapoden. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XIII. 1863.
 42. HERTWIG, OSCAR u. RICHARD, Ueber das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. *Jenaische Zeitschrift.* Bd. XI. 1877.
 43. HINCKS, THOMAS, History of the british hydroid zoophytes. London 1868.
 44. V. D. HOEVEN, J., Handbuch der Zoologie. Leipzig 1850.
 45. HUXLEY, TH., On the anatomy of the Medusae. *Philosophical Transactions.* 1849.
 46. HUXLEY, TH., A manual of the anatomy of invertebrated animals. London 1877.
 47. KEFERSTEIN, W. u. EHLERS, E., Zoologische Beiträge. Ueber einige in Neapel und Messina beobachtete Quallen. 1861.
 48. KEFERSTEIN, W., Untersuchungen über niedere Seethiere. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. XII. 1863.
 49. KLEINENBERG, NICOLAUS, Hydra. Leipzig 1872.
 50. KÖLLIKER, A., Ueber die Randkörper der Quallen, Polypen und Strahlthiere. *FROBIEF'S neue Notizen.* Bd. XXV. S. 81. 1843.
 51. KÖLLIKER, GEGENBAUR, MÜLLER, Berichte über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend anatomische Untersuchungen. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. IV.
 52. KÖLLIKER, A., Icones histologicae. Leipzig 1864. 1865.
 53. KROHN, AUG., Einige Bemerkungen und Beobachtungen über die Geschlechtsverhältnisse bei den Sertularinen. *Archiv f. Anatomie u. Physiologie.* 1843.
 54. KROHN, AUG., Ueber Podocoryna carnea. *Archiv f. Naturgeschichte.* 1851. Bd. 1.
 55. KROHN, AUG., Ueber die frühesten Entwicklungsstufen der Pelagia noctiluca. *Archiv f. Naturgeschichte.* 1855. Bd. 1.
 56. KROHN, AUG., Beobachtungen über den Bau und die Fortpflanzung von Eleutheria. *Archiv f. Naturgesch.* Jahrg. 27. Bd. 1. 1861.
 57. DE LAMARCK, J., Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Publiée par Deshayes et Milne Edwards. 1840. T. III. p. 119.
 58. LEUCKART, RUD., Beiträge zur Kenntniss der Medusenfauna von Nizza. *Archiv f. Naturgeschichte.* 1856. Bd. 1.*
 59. LEUCKART, RUD., *Archiv f. Naturgeschichte.* Jahrg. 29. Bd. 2. 1863. S. 232.
 60. LEUCKART, RUD., *Archiv f. Naturgeschichte.* Jahrg. 38. Bd. 2. 1872.
 61. LOVEN, S. L., Beitrag zur Kenntniss der Gattungen Campanularia und Syncoryne. *Archiv f. Naturgeschichte.* 1837. Bd. 1.
 62. MC. CRADY, Description of Oceania and the embryological history of a singular Medusan larva found in the cavity of its bell. *Proceedings of the Elliot Society of natural history.* Bd. I. 1859.
 63. MC. CRADY, J., Gymnophthalmata of Charleston harbour. *Proceedings of the Elliot Society of natural history.* Bd. I. 1859.
 64. MECZNIKOW, ELIAS, Verhandl. der Kaiserl. Gesellsch. der Freunde der Natur in Moskau. T. VIII. S. 295—370. Beiträge zur Kenntniss der Siphonophoren u. Medusen citirt nach: *Zool. Jahresbericht.* *Archiv f. Naturgeschichte.* Jahrg. 38. Bd. 2. 1872.
 65. MECZNIKOW, ELIAS, Studien über die Entwicklung der

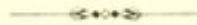
- der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 24. Leipzig 1874.
66. MÜLLER, O. F., Zoologia Danica. Hafniae et Lipsiae 1779—1784. Bd. II. p. 110—111.
67. MÜLLER, FRITZ, Polypen und Quallen von S. Catharina. Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 25. Bd. 1. 1859.
68. MÜLLER, FRITZ, Zwei neue Quallen von S. Catharina. Abhandl. der naturforschenden Gesellschaft zu Halle. Vol. V. 1859.
69. MÜLLER, FRITZ, Cunina Koellikeri. Beitrag zur Naturgeschichte der Aeginiden. Archiv f. Naturgeschichte. Jahrg. 27. Bd. 1. 1861.
70. MÜLLER, FRITZ, Ueber die systematische Stellung der Charybdeiden. Archiv f. Naturgeschichte. Jahrg. 27. Bd. 1. 1861.
71. MÜLLER, FRITZ, Ueber die Randbläschen der Hydroidquallen. Archiv f. microsc. Anatomie. Bd. 1. 1865.
- 72^a. MÜLLER, JOH., Ueber die Erzeugung von Schnecken in Holothuriern. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1852.
- 72^b. MÜLLER, JOH., Ueber eine eigenthümliche Meduse des Mittelmeers und ihren Jugendzustand. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1851.
73. OKEN, L., Allgemeine Naturgeschichte. Bd. V. 1835.
74. QUATREFAGES, A., Mémoire sur l'Eleuthérie dichotome, nouveau genre de Rayonnés, voisin des Hydres. Annales des scienc. nat. Zool. Ser. 2. T. 18.
75. ROMANES, G. J., Preliminary Observations on the locomotor System of Medusae. Philosophical Transactions of the royal society of London. Vol. 166. part 1. London 1876.
76. ROSENTHAL, F., Beitrag zur Anatomie der Quallen. Zeitschrift f. Physiologie v. Treviranus. Bd. I. p. 318. 1825.
77. SARS, M., Beskrivelser og Jagttagelser over nogle mærkelige etc. Bergen 1835. Citirt nach: Archiv f. Naturgeschichte. Jahrg. 2. Bd. 2. 1836.
78. SARS, M., Fauna littoralis Norvegiae. Heft 1. 1846.
- 79^a. SCHULZE, FRANZ EILHARD, Ueber den Bau von Syncoryne Sarsii und die zugehörige Meduse Sarsia tubulosa. Leipzig 1873.
- 79^b. SCHULZE, FRANZ EILHARD, Ueber die Cninenknospen-ähren im Magen von Geryonien. Mittheilungen des Naturwiss. Vereins für Steiermark. Jahrg. 1875. S. 125.
80. SEMPER, CARL, Reisebericht. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XIII u. XIV.
81. V. SIEBOLD, TH., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1848.
82. STEENSTRUP, J., Ueber den Generationswechsel. 1842.
83. THIESIUS, W. G., Beiträge zur Naturgeschichte der Medusen. Nova acta. phys.-med. Acad. C. L. Carolinae. Bd. XV. pars II. Bonn 1831.
84. WAGNER, RUDOLPH, Ueber den Bau der Pelagia noctiluca und die Organisation der Medusen, zugleich als Prodrömus seines zootomischen Handatlasses. Leipzig 1841.
85. WILL, F., Zur Anatomie der Rippenquallen. Forriep's neue Notizen. Nr. 599. 1843.
86. WILL, F., Horae tergestinae. Leipzig 1844.

b. Literatur zum Synthetischen Theil.

87. VON BAER, C. E., Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg 1828.
88. VAN BENEDEN, E., De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire. Bruxelles 1874. Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 2^{me} sér. t. 37. n. 5.
89. BRÜCKE, E., Ueber die mikroskopischen Elemente, welche den Schirmmuskel der Medusa aurita bilden. Sitzungsberichte der kaiserlichen Academie der Wissenschaften. Math.-naturw. Classe. Bd. 48. p. 156. 1863.
90. EIMER, TH., Zoologische Studien auf Capri. I. Ueber Beroë ovatus. Ein Beitrag zur Anatomie der Rippenquallen. 1873.
91. EIMER, TH., Ueber künstliche Theilbarkeit und über das Nervensystem der Medusen. Vortrag, gehalten am 21. September 1877 in der zoologischen Section der 50. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu München. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 14.
92. FOI, H., Études sur le développement des Mollusques. Paris 1875.
93. GRENACHER, H., Untersuchungen über das Arthropoden-Auge. Beilageheft zu den klinischen Monatsblättern für Augenheilkunde. XV. Jahrgang. Rostock 1877.
94. HAECKEL, E., Anthropogenie. 3. Auflage. Leipzig 1877.
95. HARLERS, E., Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV. 1853. Artikel Hören.
96. HENSEN, V., Ueber die Entwicklung des Gewebes und der Nerven im Schwanz der Froschlurve. Virchow's Archiv. Bd. 31. Berlin 1864.
97. V. HEIDER, A., Sagartia troglodytes, ein Beitrag zur Anatomie der Actinien. Sitzungsber. der k. Acad. der Wissensch. Math.-nat. Cl. Bd. 75. 1. Abth. Wien 1877.
98. HIS, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

99. KÖLLIKER, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1. Auflage. Leipzig 1861.
100. KOWALEVSKY, A., Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. VII.
101. KUPFFER, C., Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. VI. — Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Ebendas. Bd. VIII.
102. MERKEL, FR., Tastzellen und Tastkörperchen bei den Hausthieren und beim Menschen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI.
103. MÜLLER, W., Ueber die Stammesentwicklung des Schorgans der Wirbelthiere. Beitr. zur Anatomie und Physiologie als Festgabe für Carl Ludwig. Leipzig 1874.
104. REMAK, R., Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.
105. SCHULTZE, MAX, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. Halle 1862.
106. SEMPER, C., Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. Arbeiten aus dem zoologisch-zoatomischen Institut in Würzburg. Bd. III. Heft 2 u. 3. Hamburg 1876.
107. In Bezug auf das Nervensystem der Echinodermen verweisen wir auf:
 GREEFF, R., Ueber den Bau der Echinodermen. Vorläufige Mittheilungen in den Marburger Sitzungsberichten.
 LUDWIG, H., Beiträge zur Anatomie der Crinoideen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XXVIII. Beiträge zur Anatomie der Asteriden. Ebendas. Bd. XXX.
 TEUSCHER, R., Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. Jenaische Zeitschrift Bd. X.
108. BALFOUR, F. M., The development of elasmobranch fishes. Journ. of Anatomy und Physiology Vol. XI. (Mit dieser Arbeit wurden wir nach Beendigung des Drucks des allgemeinen Theils bekannt und machen hier noch nachträglich auf sie aufmerksam, da sich in ihr (p. 435) eine ähnliche Erklärung der eigenthümlichen Schichtenfolge der Retina der Wirbelthiere findet, wie wir sie auf Seite 173 gegeben haben.)

TAFEL-ERKLÄRUNG.



ERKLÄRUNG DER ABBILDUNGEN.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

a Sinneszellen. Sinnesepithel.	q Sinnespolster zwischen zwei Hörkölbehen von Aeginopsis.
b Stützzellen.	r Ringkanal, r ¹ oberes Epithel desselben, r ² unteres Epithel desselben.
c Cuticula.	rc Centripetalkanal.
d Ektodermzellen, d ¹ der oberen Schirmfläche, d ² der unteren Schirmfläche.	rr Radialkanal.
e Entodermzellen der Gallerte der Acraspeden und Entoderm lamelle der Craspedoten.	s Stützlamelle.
en Entoderm.	sb Sinnesbucht.
f Hohlräume in der Umgebung des Nervenrings.	se Schzellen.
g Ganglienzellen.	sf Sinnesfalten.
ga Gastrovascularsystem.	sh Sinneshögel.
go Geschlechtsorgane.	sk Sinneskörper.
h Hörzellen.	sl Sinnesläppchen.
hb Hörbläschen.	t Tentakeln.
hf Fortsätze der Hörzellen der Vesiculaten.	ta Blasige Zellen der Tentakelaxe.
hg Hörgrube.	tb Tentakelbasis.
hh Hörhaare.	tl Tentakellappen.
hk Hörkölbehen.	ti Interradiale Tentakeln.
hp Hörpolster.	tn Nebententakeln.
i Tasthaare.	tn ¹ Nebententakeln von Mitrocoma.
k Tastkämme.	tr Radiale Tentakeln.
l Linse.	tr ¹ Tentakelstümpfe bei Aequorea.
m Muskelfibrillen, m ¹ der Subumbrella, m ² des Velum, mr radialer Muskelstrang.	tw Tentakelwarzen.
n Nervenstrang.	u Subumbrellapapillen.
np Nervenpolster.	v Velum.
nr Nervenring, nr ¹ oberer Nervenring, nr ² unterer Nervenring.	w Nesselwulst.
ns radialer Nervenstrang.	x Nesselstreifen.
o Otolith.	y Mantelspangen.
oc Ocellus.	z Nesselzellen.
p Pigmentzellen.	S Schirmsaum der Aeginiden.
	Sch. Schirmscheibe der Aeginiden.
	δ Deckplatte über den Sinneskörpern der Acraspeden.
	μ Magentasche der Aeginiden.

Tafel I.

Aeginiden: *Cunina lativentris* (Fig. 1—6) und *Cunina sol maris* (Fig. 7—10).

Fig. 1. Querschnitt durch den Schirmrand. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 2. Querschnitt durch den Schirmrand an der Ursprungsstelle des Gehörorgans. Letzteres ist der ganzen Länge nach getroffen, so dass man das Fädchen sieht, welches die Stützlamelle des Hörkölbchens mit der den Ringkanal umgebenden Membran verbindet. Das Verbindungsfädchen theilt den oberen Nervenring in zwei Hälften. Auch der Nesselstreifen ist vom Schnitt getroffen. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 3. Ansicht des Gehörorgans nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure; die Concretionen nach einem frischen Präparat eingezeichnet. F. Oc. I.

Fig. 4—6. Verschiedene Stadien der Entwicklung des Gehörorgans nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure. Fig. 4; Anlage der Axe des Hörkölbchens in Form eines aus dem Epithel des

Ringkanals hervorsprossenden Höckers. Fig. 5. u. 6; die Anlage hat sich abgeschnürt. F. Oc. I.

Fig. 7. Querschnitt durch den Schirmrand. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 8. Querschnitt durch den Schirmrand an der Ursprungsstelle des Gehörorgans; derselbe zeigt im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse wie der Querschnitt von *Cunina lativentris* (Fig. 2). Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 9. Ansicht des Gehörorgans nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure; Concretion nach einem frischen Präparat gezeichnet. F. Oc. I.

Fig. 10. Isolirte Hörzellen eines in dünner Osmiumsäure macerirten Gehörorgans; zum Theil hängen die Zellen noch an der Cuticula fest. Die Hörhaare sind abgefallen, zumeist ist nur ein Nervenfortsatz erhalten, bei einer Zelle zwei. F. Oc. I.

Tafel II.

Aeginiden und Geryoniden.

Fig. 1. Ansicht des Schirmrands von *Liriope* im frischen Zustand. Mantelspange, Hörbläschen und Tentakelbasis sind sichtbar.

Fig. 2. Gehörorgan von *Aeginopsis mediterranea*. Fig. 2 a. Querschnitt durch dasselbe; die Verbindung des Hörkölbchens mit dem Rudiment des Ringkanals ist sichtbar (vergl. Fig. 2. Taf. I). Fig. 2 b. Macerationspräparat in Osmium-Essigsäure; Nervenring und Sinnesepithel durch Klopfen entfernt, so dass nur die Axenzellen, die Anschwellung des rudimentären Ringkanals, die umhüllenden Membranen und die Verbindung der letzteren übrig geblieben sind. F. Oc. I.

Fig. 3. Der untere Nervenring von *Cunina sol maris* von der Fläche betrachtet nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure. Zwischen den grossen Epithelzellen der Subumbrella und den kleinen des Velum zieht sich ein Strang von Ganglienzellen (nr²) hin; dieselben sind von Epithelzellen bedeckt; einige ragen an den Rissenden hervor. Mit dem unteren Nervenring stehen Ganglienzellen (g) der Subumbrella in Verbindung. Die Muskelfasern des Velum und der Subumbrella sind nicht mit eingezeichnet, ebenso die Kerne der Epithelzellen, welche die Ganglienzellen bedecken, weggelassen. D. Oc. II. Fig. 3 a. Eine Ganglienzelle der Subumbrella bei stärkerer Vergrösserung. F. Oc. I.

Fig. 4. Isolirte Epithelzellen vom Hörkölbchen von *Cunina lativentris*. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. I.

Fig. 5. Isolirte Zellen aus dem Nesselstreifen von *Cunina lativentris*. a Sinneszellen. b Blasige Zellen mit einem oder mehreren Kernen. F. Oc. I.

Fig. 6. Ein Stück des im Radialstrang von *Cunina sol maris* verlaufenden Nerven. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. I.

Fig. 7. 9. 10. Querschnitte durch den Radialstrang von *Cunina lativentris*. Fig. 7 in der Nähe der Tentakelbasis; Fig. 9 in der Mitte an der schmalsten Stelle; Fig. 10 in der Nähe des Schirmrands. Osm. Alk. Präp. D. Oc. I.

Fig. 8. Isolirte Sinneszellen mit 1—2 Ausläufern vom Ringnerv der *Cunina lativentris*. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. I.

Fig. 11. Querschnitt durch den Radialstrang von *Cunina sol maris* in der Mitte seines Verlaufs. Osm. Alk. Präp. D. Oc. I.

Fig. 12. Macerationspräparat des Ringkanalrudiments und des Hörkölbchens von *Cunina sol maris*. Die den Ringkanal umgebende Membran hängt mittels eines Stranges mit der Membran zusammen, welche die zwei Axenzellen des Hörkölbchens umschliesst; drei Zellen von der epithelialen Umhüllung des letzteren sind erhalten. F. Oc. I.

Fig. 13. Oberer Nervenring isolirt mit anhaftenden Sinnesepithelzellen von *Cunina lativentris*. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. I.

Fig. 14. Ein Stück des unteren Nervenrings von *Cunina sol maris* isolirt; man sieht, wie die Epithelzellen die unterliegenden Ganglienzellen einschneiden. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. I.

Fig. 15. Isolirte Epithelzellen des unteren Nervenrings von *Cunina sol maris*. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. I.

Fig. 16. Isolirte Ganglienzellen von *Cunina sol maris*; a aus dem Nervenring; b aus dem Radialstrang. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. I.

Tafel III.

Trachynemiden und Aeginiden.

Fig. 1. Querschnitt durch den Schirmrand von *Aglaura hemistoma*. Auf dem Schnitt ist das Hörkölbchen hk getroffen, das den oberen Nervenring nr¹ durch seinen Stiel in eine obere und untere Partie theilt. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 2. Querschnitt durch den Schirmrand von *Rhopalonema vela-*

tum. Auf dem Schnitt ist der Tastkamm k getroffen. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 3. Querschnitt durch das Hörbläschen von *Rhopalonema velatum*. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 4. Stück vom Nesselwulst von *Rhopalonema velatum* von der

Fläche betrachtet. Man sieht ein in Bildung begriffenes Hörkölchen *hk*. Nach kurzer Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. F. Oc. I.

Fig. 5. Querschnitt durch den Schirmrand von *Rhopalonema velatum* an der Ursprungsstelle eines Tentakels. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 6. Ansicht vom Hörkölchen von *Aeginopsis mediterranea*. Nach kurzer Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. F. Oc. I.

Fig. 7. Isolirte Tastzellen vom Tastkamm von *Rhopalonema velatum*, an einem Macerationspräparat (Osm. Essigs.) durch Abpinseln freigelegt. F. Oc. I.

Fig. 8. Tastzellen vom Tastkamm von *Rhopalonema velatum*, zum Theil freigelegt, zum Theil von einer Lage platter Epithelzellen bedeckt. Präparation wie in Fig. 7. F. Oc. I.

Fig. 9. Ansicht von einem unvollkommen geschlossenen Hörbläschen von *Rhopalonema velatum*. Optischer Durchschnitt. Nach kurzer Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. F. Oc. I.

Fig. 10. Ansicht der Anschwellung des Sinnesepithels, welche mitten zwischen zwei Hörkölchen liegt; *Aeginopsis mediterranea*. Nach kurzer Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. F. Oc. I.

Fig. 11. Querschnitt durch den Schirmrand von *Aglaura hemistoma* an der Ursprungsstelle eines Tentakels. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 12. Ansicht von einem Hörbläschen von *Rhopalonema velatum*, welches noch eine kleine Oeffnung an seiner freien Fläche besitzt. Optischer Durchschnitt. Nach kurzer Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. F. Oc. I.

Fig. 13. Ansicht vom Hörkölchen eines noch wenig entwickelten *Rhopalonema velatum*, nach kurzer Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. F. Oc. I.

Fig. 14. Ansicht vom Hörkölchen von *Aglaura hemistoma*, nach kurzer Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. F. Oc. I.

Fig. 15. Schirmrand von *Rhopalonema velatum* mit einem Paar von Tastkämmen (*k*). Flächenbild eines mit verdünnter Osmiumsäure behandelten Präparates. F. Oc. I.

Fig. 16. Schirmrand von *Aglaura hemistoma* mit einem Paar von Tastkämmen (*k*). Flächenbild eines mit verdünnter Osmiumsäure behandelten Präparates. F. Oc. I.

Fig. 17. Schirmrand von *Rhopalonema velatum* mit einem Tentakel und dem zugehörigen Paar von Tastkämmen (*k*). Vom Tentakel ist nur die verdickte Basis und das keulenförmige Ende mit dem Kranz von Tastborsten in der Figur dargestellt. Flächenbild eines mit verdünnter Osmiumsäure behandelten Präparates. F. Oc. I.

Fig. 18. Isolirter und zum Theil zerzupfter unterer Nervenring von *Rhopalonema velatum*. Macerationspräparat. (Osm. Essigs.) F. Oc. I.

Fig. 19. Isolirter und zum Theil zerzupfter oberer Nervenring von *Rhopalonema velatum*. Macerationspräparat. (Osm. Essigs.) F. Oc. I.

Fig. 20. Isolirte Sinneszellen vom Sinnesepithel des oberen Nervenrings von *Rhopalonema velatum*. Macerationspräparat. (Osm. Essigs.) F. Oc. I.

Tafel IV.

Geryoniden: *Carmarina hastata* Fig. 1—3, 5—14, und *Glossocodon mucronatum* Fig. 4.

Fig. 1. Hörbläschen von der Fläche gesehen. Nach Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. F. Oc. I.

Fig. 2. Querschnitt durch den Schirmrand. Osm. Alk. Präp. D. Oc. II.

Fig. 3. Hörbläschen bei seitlicher Ansicht. Nach Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. F. Oc. I.

Fig. 4. Hörbläschen von *Glossocodon mucronatum*, von der Ansatzstelle des Hörkölchens aus gesehen. Nach Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure. F. Oc. I.

Fig. 5. Querschnitt durch den Tentakelursprung von *Carmarina hastata*. Osm. Alk. Präp. C. Oc. II.

Fig. 6. Isolirtes und zerzupftes Hörbläschen. Macerationspräparat. (Osm. Essigs.) F. Oc. I.

Fig. 7. Isolirte Hörzellen vom Hörkölchen. Macerationspräparat. (Osm. Essigs.) F. Oc. I.

Fig. 8. Tangentialschnitt durch den Schirmrand; der obere Theil

des Hörbläschens und die Mantelspange (*y*) sind von dem Schnitt getroffen. Osm. Alk. Präp. D. Oc. II.

Fig. 9. Querschnitt durch den Schirmrand; das Hörbläschen und die Mantelspange sind vom Schnitt getroffen. Osm. Alk. Präp. D. Oc. II.

Fig. 10. Querschnitt durch den oberen und unteren Nervenring von einem mittelgrossen Thier. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 11. Querschnitt durch den oberen und unteren Nervenring von einem erwachsenen Thier. Oberer und unterer Nervenring sind durch ein Nervenfädchen * verbunden. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 12. Isolirte Zellen aus dem Nesselzellenwulst. Macerationspräparat. (Osm. Essigs.) F. Oc. II.

Fig. 13. Zwei Ganglienzellen aus der Subumbrella. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. II.

Fig. 14. Parallel verlaufende Nervenfasern mit zwei Ganglienzellen aus der Subumbrella in der Nähe eines Centripetalkanals. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. II.

Tafel V.

Geryoniden: *Carmarina hastata*. (Macerationspräparate. Fig. 1—12 in Osmium-Essigs., Fig. 8^b in Essigs. F. Oc. II.)

Fig. 1. Radialverlaufender Nervenstrang aus der Subumbrella am Rande des Genitalblattes.

Fig. 2. Oberer Nervenring mit seinem Sinnesepithel, in situ von der oberen Fläche betrachtet. Auf der rechten Seite des Präparates ist die Stützlamelle mit den Durchtrittsöffnungen für die Nervenbündelchen (*) durch Abpinseln blossgelegt worden.

Fig. 3. Ein Stück Subumbrella mit zwei Ganglienzellen.

Fig. 4. Unterer Nervenring, in situ von der unteren Fläche be-

trachtet. Auf der linken Seite des Präparates ist der Nervenring von einer dünnen Epithellage überzogen, rechts ist die letztere durch Abpinseln entfernt.

Fig. 5. Ein Stück Subumbrella mit einer Ganglienzelle. Das Epithel über derselben ist durch Abpinseln entfernt.

Fig. 6. Der untere Nervenring isolirt und in seine einzelnen Bestandtheile: Nervenfasern, Ganglienzellen (*g*) und Sinneszellen (*a*) zerlegt.

Fig. 7. Unterer Nervenring, in situ von der oberen Fläche betrachtet, nachdem durch Abpinseln der Nesselwulst und der obere Nervenring von der Stützlamelle entfernt sind.

Fig. 8^a. Isolierte Sinneszellen aus dem oberen Nervenring.

Nr. 1. 2. 8. Beträchtlich grosse Sinneszellen.

Nr. 3. 4. 5. 6. Gewöhnliche kleine Sinneszellen.

Nr. 7. Grosse Ganglienzelle.

Fig. 8^b. Isolierte Nervenfasern aus dem oberen Nervenring.

Fig. 9. Isolierte Stützfasern aus dem Nesselzellenwulst und dem Sinnesepithel des oberen Nervenrings.

Fig. 10. Isolierter und zerzupfter oberer Nervenring.

Fig. 11. Isoliertes und zerzupftes Stückchen vom Sinnesepithel des oberen Nervenrings mit einem Theil der unterliegenden Nervenfasern.

Fig. 12. Isoliertes und zerzupftes Stückchen vom Sinnesepithel des oberen Nervenrings.

Tafel VI.

Vesiculaten: Aequorea Forskalea.

Fig. 1. Querschnitt durch den Nervenring, in dessen unterer Portion einige der starken Nervenfasern (*) zum Theil mit, zum Theil ohne Kerne sichtbar sind. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 2. Querschnitt durch den Schirmrand. Osm. Alk. Präp. C. Oc. II.

Fig. 3. Querschnitt durch eine Tentakelwarze. Osm. Alk. Präp. C. Oc. II.

Fig. 4. Macerationspräparat (Osm. Essigs.) von einem Sinnesbläschen. Das Epithel der oberen Seite ist entfernt, das Binneneithel ist etwas zusammengefallen, die Stützmembran dadurch freigelegt. Letztere geht in die Stützlamelle des Velum über. Vom Binneneithel strahlen Ganglienzellen und Nervenfasern aus, welche die Verbindung mit dem unteren Nervenring vermitteln. F. Oc. I.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Sinnesbläschen. Man sieht den Zellstrang, der das Binneneithel mit dem unteren Nervenring verbindet. Die Hörzellen mit den Hörhaaren sind nach dem nächstfolgenden Schnitt eingezeichnet. Im Epithel des unteren Nervenrings eine Sinneszelle (a). Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.

Fig. 6. Ganglienzellen aus dem unteren Nervenring durch Maceration in dünner Osmiumsäure isoliert. α bipolare, β multipolare Zellen; γ breite Fasern. F. Oc. II.

Fig. 7. Isolierte Epithelzellen, α vom unteren Nervenring, β von der Subumbrellapapille. Dünne Osmiums. F. Oc. II.

Fig. 8. Isolierte Sinneszellen α vom unteren Nervenring, β von der Subumbrellapapille. Dünne Osmiums. F. Oc. II.

Fig. 9. Ganglienzellen der Subumbrella; das Epithelhäutchen der Subumbrella von der unterliegenden Muskelzellenschicht abgezogen und von ihrer inneren Seite aus betrachtet. Fig. 9^a. Isolierte Ganglienzellen. Dünne Osmiums. F. Oc. II.

Fig. 10. Mantelrand von Aequorea von der unteren Seite be-

trachtet. Das Velum, welches an der Linie $\delta\delta$ entspringen und den oberen Nervenring sammt dem Sinnesbläschen verdecken würde, ist in der Zeichnung weggelassen. Man sieht die vom Epithel bedeckte Muskellage der Subumbrella und in Folge der Maceration durch einen Spalt von ihr getrennt den unteren Nervenring, der gleichfalls vom Epithel bedeckt ist. Aus letzterem biegen Nervenfasern in die Subumbrella über. Ferner sieht man den Zusammenhang des unteren Nervenrings mit dem Binneneithel des Hörbläschens. Osm. Essigs. Präp. D. Oc. II.

Fig. 11. Der an die Subumbrella grenzende Theil des unteren Nervenrings bei stärkerer Vergrößerung; das ihn bedeckende Epithel auf der linken Seite der Zeichnung weggelassen. F. Oc. I.

Fig. 12. Isolierte Sinneszellen im Zusammenhang mit den unterliegenden Nervenfasern. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. II.

Fig. 13. Theil eines Querschnitts durch den oberen Nervenring. Zelle für Zelle genau copirt. Man sieht die Fortsätze der Sinneszellen, auf denen zum Theil noch die Haare erhalten sind, in den Nervenring eintreten. Osm. Alk. Präp. F. Oc. II.

Fig. 14. Oberer Nervenring mit dem angrenzenden Theil des Velum von der Fläche betrachtet. Rechts treten unter dem Mosaik des Sinnesepithels Büschel von Ganglienzellen und Nervenfasern hervor. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. II.

Fig. 15. Isolierte Sinneszellen vom oberen Nervenring, zum Theil mit einem, zum Theil mit zwei Ausläufern. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. II.

Fig. 16. Isolierte Hörzellen. α Ansicht von der Fläche, β seitliche Ansicht. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. II.

Fig. 17. Isolierte Ganglienzellen des oberen Nervenrings. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. II.

Tafel VII.

Vesiculaten.

Fig. 1. Hörbläschen und Tentakelbasis von Obelia polystyla nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure. Concretion nach einem frischen Präparat eingezeichnet. Imm. 2 Oc. I.

Fig. 2. Verschiedene Ansichten des Hörbläschens einer Obelia nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure; Concretion nach einem frischen Präparat eingezeichnet. α Ansicht von oben bei Einstellung auf das Ende der Hörzellen; β Ansicht von oben bei Einstellung auf halbe Höhe; γ Ansicht von oben bei Einstellung auf die untere Wand der Concrementblase; δ Ansicht von der Seite. Imm. 2 Oc. I.

Fig. 3 und 4. Hörbläschen von Octorchis nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure, bei hervorgezogenem Velum von oben

betrachtet. Fig. 3. Optischer Durchschnitt; die Concretionen nach einem frischen Präparat eingezeichnet. Fig. 4. Bei Einstellung auf die proximale Wand des Bläschens, in der die Hörzellen liegen. F. Oc. I.

Fig. 5. Hörbläschen von Phialidium mit zwei Concretionen nach einem frischen Präparat. Imm. 2 Oc. II.

Fig. 6. Ganglienzellen aus einer Flächenansicht der Subumbrella von Phialidium. Osm. Alk. Präp. F. Oc. II.

Fig. 7. Querschnitt durch den Schirmrand von Phialidium. Osm. Alk. Präp. Imm. 2 Oc. II.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Hörbläschen von Phialidium. Osm. Alk. Präp. Imm. 2 Oc. II.

- Fig. 9. Anlage eines Tentakels von *Obelia polystyla*, nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure. Man sieht den Zusammenhang der Tentakelaxe mit den Zellen des Ringkanals. F. Oc. I.
- Fig. 10. und 11. Hörgruben von *Mitrocoma Annae* nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure. Fig. 10. bei Betrachtung von oben bei hervorgezogenem Velum. Auf der rechten Seite sieht man das Mosaik der blasigen oberen Zellen, auf der linken Seite bei tieferer Einstellung die Zellen der unteren Seite 1. die Concrementzellen, 2. die Hörzellen und 3. die indifferenten Epithelzellen; unter den Concrementzellen entbehrt eine (o') des Otolithen. Fig. 11. Bei Betrachtung von unten bei hervorgezogenem Velum. Letzteres, welches die Zeichnung von oben bedecken würde, so wie die distale Wand der Hörgrube ist weggelassen, so dass man die Wölbung der Grube auf dem optischen Durchschnitt und die proximale Wand der Grube sieht. F. Oc. I. etwas verkleinert.
- Fig. 12. Sinnesbläschen von *Aequorea Forskalea*, bei der Betrachtung von oben nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure. Zwei Bläschen von einem gemeinsamen Epithel bedeckt. An dem Präparate konnte man sehr deutlich sehen, dass die Hörzellen sich über die Stelle hinaus, an der die Hörhaare entspringen, in spatelförmige Fortsätze verlängern, die sich zwischen die Stützlamine und die Concrementzellen einschieben. Das Präparat erhielten wir erst nach der schriftlichen Ausarbeitung der

- Beschreibung (S. 89); die daselbst vermuthungsweise geäußerte Ansicht vom Bau der Hörzellen hat sich somit bestätigt. F. Oc. I.
- Fig. 13. Querschnitt durch das Hörbläschen von *Octorchis*. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.
- Fig. 14. Querschnitt durch die Hörgrube von *Mitrocoma*. Osm. Alk. Präp. D. Oc. I.
- Fig. 15. Hörbläschen von *Phialidium* nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure von oben gesehen. F. Oc. II.
- Fig. 16. und 17. Hörbläschen von *Eucheilota* behandelt und gezeichnet wie die von *Octorchis* (Fig. 3. und 4.) F. Oc. I.
- Fig. 18. Theile des Nervenrings von *Mitrocoma Annae*; α . aus dem oberen, β . aus dem unteren Nervenring. F. Oc. II.
- Fig. 19. Theil einer Hörgrube von *Mitrocoma Annae* von oben gesehen bei Einstellung auf das Ende der Hörzellen, nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure, mit eingezeichneten Concrementen. F. Oc. I.
- Fig. 20. α . Die mit den Hörzellen abschliessende Sinneszellschicht, welche die proximale Seite der Hörgrube bedeckt, im Zusammenhang durch Zerpupfen abgelöst. β . Isolierte Hörzellen. Osm. Essigs. Präp. F. Oc. II.
- Fig. 21. Ganglienzellen aus der Subumbrella von *Octorchis* aus einem Flächenbild der Subumbrella. Osm. Alk. Präp. F. Oc. II.
- Fig. 22. Concrementzelle von *Aequorea Forskalea*. F. Oc. I.

Tafel VIII.

Ocellaten und Aeraspeden.

- Fig. 1. Ausgeschnittenes Stück vom Schirmrand von *Aurelia aurita* von der Seite betrachtet. Man sieht den Sinneskörper mit den Sinneslappen; * buckelförmige Verdickung der Deckplatte (δ).
- Fig. 2. Ausgeschnittenes Stück vom Schirmrand von *Aurelia aurita* von der oberen Fläche betrachtet. Man sieht zwischen den zwei Tentakellappen den Sinneskörper mit den Sinneslappen.
- Fig. 3. Querschnitt durch die untere Wand des Sinneskörpers von *Aurelia aurita*. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.
- Fig. 4. Stück eines Querschnittes durch den concrementhaltigen oberen Theil und den Ocellus des Sinneskörpers von *Aurelia aurita*. Osm. Alk. Präp. F. Oc. I.
- Fig. 5. Querschnitt durch ein Hörbläschen von *Octorchis*. Man sieht von innen auf die Wand, in der zwei Concrementzellen mit den zugehörigen Hörzellen liegen. An den Hörzellen sind die spatelförmigen Fortsätze und deren Lage zum Ursprung der Hörhaare gut zu erkennen. Osm. Alk. Präp. Imm. 2. Oc. II.
- Fig. 6. Querschnitt durch den Schirmrand von *Aurelia aurita* an dem Ursprung des Sinneskörpers, welcher der Länge nach getroffen ist. Osm. Alk. Präp. A. Oc. I.
- Fig. 7. Querschnitt durch den Schirmrand von *Oceania conica* an der Ursprungsstelle eines Tentakels. Auf dem Schnitt ist der Ocellus (Oc) getroffen. Osm. Alk. Präp. D. Oc. I.
- Fig. 8. Isolationspräparat vom Ocellus von *Oceania conica*; nach Behandlung mit 0,2% Essigs. F. Oc. II.
- Fig. 9. Isolationspräparate vom Ocellus von *Lizzia Koellikeri*; nach Behandlung mit 0,2% Essigs. F. Oc. II.
- Fig. 10. Ocellus von *Lizzia Koellikeri* von der Seite gesehen; nach Behandlung mit verdünnter Osm. F. Oc. II.
- Fig. 11. Querschnitt durch den Schirmrand von *Lizzia Koellikeri*. Osm. Präp. D. Oc. I.
- Fig. 12^a. Isolierte Ganglienzelle von der Tentakelbasis von *Lizzia Koellikeri* (0,2%) Essigs. Präp. F. Oc. II.
- Fig. 12^b. Isolierte Ganglienzelle aus der Subumbrella von *Lizzia Koellikeri*. Macerationspräparat. Osm. Essigs. F. Oc. II.
- Fig. 12^c. Isolierte Nervenfasern mit Ganglienzellen aus dem oberen Nervenring von *Lizzia Koellikeri*. Macerationspräparat. (Osm. Essigs.) F. Oc. II.
- Fig. 13. Isolierter und zerpupfter oberer Nervenring mit Sinnesepithel von *Lizzia Koellikeri*. Macerationspräparat (Osm. Essigs.) F. Oc. II.
- Fig. 14. Ein Stückchen Subumbrella mit zwei Ganglienzellen aus der Gegend des Radialkanals; die quergestreifte Ringmuskelschicht ist zum Theil von der Epithelschicht durch Zerpupfen entfernt. Macerationspräparat. (Osm. Essigs.) F. Oc. II.
- Fig. 15. Ein Tentakelbüschel von *Lizzia Koellikeri* von der unteren Fläche betrachtet. Die Tentakeln sind dicht oberhalb des Ocellus (Oc) abgeschnitten. Nach Behandlung mit verdünnter Osmiumsäure.
- Fig. 16. Ringmuskelschicht der Subumbrella von *Lizzia Koellikeri*. Macerationspräparat. (Osm. Essigs.) F. Oc. II.
- Fig. 17. Isolierte Muskelzellen von der Tentakelbasis von *Lizzia Koellikeri*; nach Behandlung mit 0,2% Essigs. F. Oc. II.

Tafel IX.

Aeraspeden.

- Fig. 1. Sinneskörper einer *Ephyra* von *Pelagia*. Osm. F. Oc. I.
- Fig. 2. Längsschnitt durch den Sinneskörper von *Nausithoe albida*. Osm. F. Oc. I.
- Fig. 3. Randlappen einer *Ephyra* von *Pelagia*. C. Oc. II.
- Fig. 4. Sinnesbüschel mit Sinneskörper einer *Pelagia noctiluca*. A. Oc. I.
- Fig. 5. Sinneskörper von *Nausithoe albida* von der ventralen Fläche betrachtet. Osm. F. Oc. I.

- Fig. 6. Längsschnitt durch den Sinneskörper von Pelagia. A. Oc. I.
 Fig. 7. Isolationspräparat vom Sinnesepithel des Randkörpers der Pelagia. Osm. Essigs. F. Oc. II.
 Fig. 8. Isolierte Sinneszellen aus dem Epithel der Sinneskörper von Pelagia. Osm. Essigs. F. Oc. II.
 Fig. 9. Sinneskörper von Charybdea marsupialis (nach GEGENBAUR) bei stärkerer Vergrößerung.
 Fig. 10. und 11. Isolierte Sinneszellen vom Sinneskörper der Nausithoe albida. Essigsäurepräparat. F. Oc. II.

- Fig. 12. Sinnesepithel vom Sinneskörper der Pelagia. Macerationspräparat. Osm. Essigs. F. Oc. II.
 Fig. 13. Isolierte Zellen aus dem Ocellus von Nausithoe. Macerationspräparat. Osm. Essigs. F. Oc. II.
 Fig. 14. Sinneskörper von Charybdea marsupialis (nach GEGENBAUR) bei schwacher Vergrößerung.
 Fig. 15. Situspräparat vom Sinneskörper der Phacellophora camtschatica bei schwacher Vergrößerung.

Tafel X.

Schematische Flächenbilder vom Schirmrand der untersuchten Medusen bei Betrachtung von oben. Das Velum ist überall nach aussen geschlagen. Der jeder Figurenerklärung beigefügte Bruch bezeichnet die Grösse des vom Schirmrand dargestellten Theils.

- Fig. 1. Rhopalonema velatum. ($\frac{1}{4}$)
 Fig. 2. Aglaura hemistoma. ($\frac{1}{4}$)
 Fig. 3. Carmarina hastata. ($\frac{1}{6}$)
 Fig. 4. Cunina lativentris. ($\frac{1}{12}$)
 Fig. 5. Aeginopsis mediterranea. ($\frac{1}{4}$)
 Fig. 6. Cunina sol maris. ($\frac{1}{12}$)
 Fig. 7. Obelia polystyla. ($\frac{1}{4}$)
 Fig. 8. Mitrocoma Annae. ($\frac{1}{40}$)
 Fig. 9. Aequorea Forskalea. ($\frac{1}{50}$)
 Fig. 10. Phialidium viridicans. ($\frac{1}{4}$)

- Fig. 11. Octorchis Gegenbauri. ($\frac{1}{8}$)
 Fig. 12. Oceania conica. ($\frac{1}{4}$)
 Fig. 13. Eucheilota. ($\frac{1}{8}$)
 Fig. 14. Aurelia aurita nach L. AGASSIZ. ($\frac{1}{4}$)
 Fig. 15. Ephyra von Pelagia noctiluca.
 Fig. 16. Phacellophora camtschatica. ($\frac{1}{4}$)
 Fig. 17. Nausithoe albida. ($\frac{1}{4}$)
 Fig. 18. Pelagia noctiluca. ($\frac{1}{4}$)
 Fig. 19. Aurelia aurita auf einem älteren Ephyrastadium nach L. AGASSIZ. ($\frac{1}{4}$)

Die Bezeichnungen der Linsen beziehen sich auf ZEISS'sche Systeme.

Fig.1.

Fig. 2.

Fig. 2.

Fig.8.

Fig 5.

Fig9.

Fig. 6.

Fig. 30

Fig. 4.

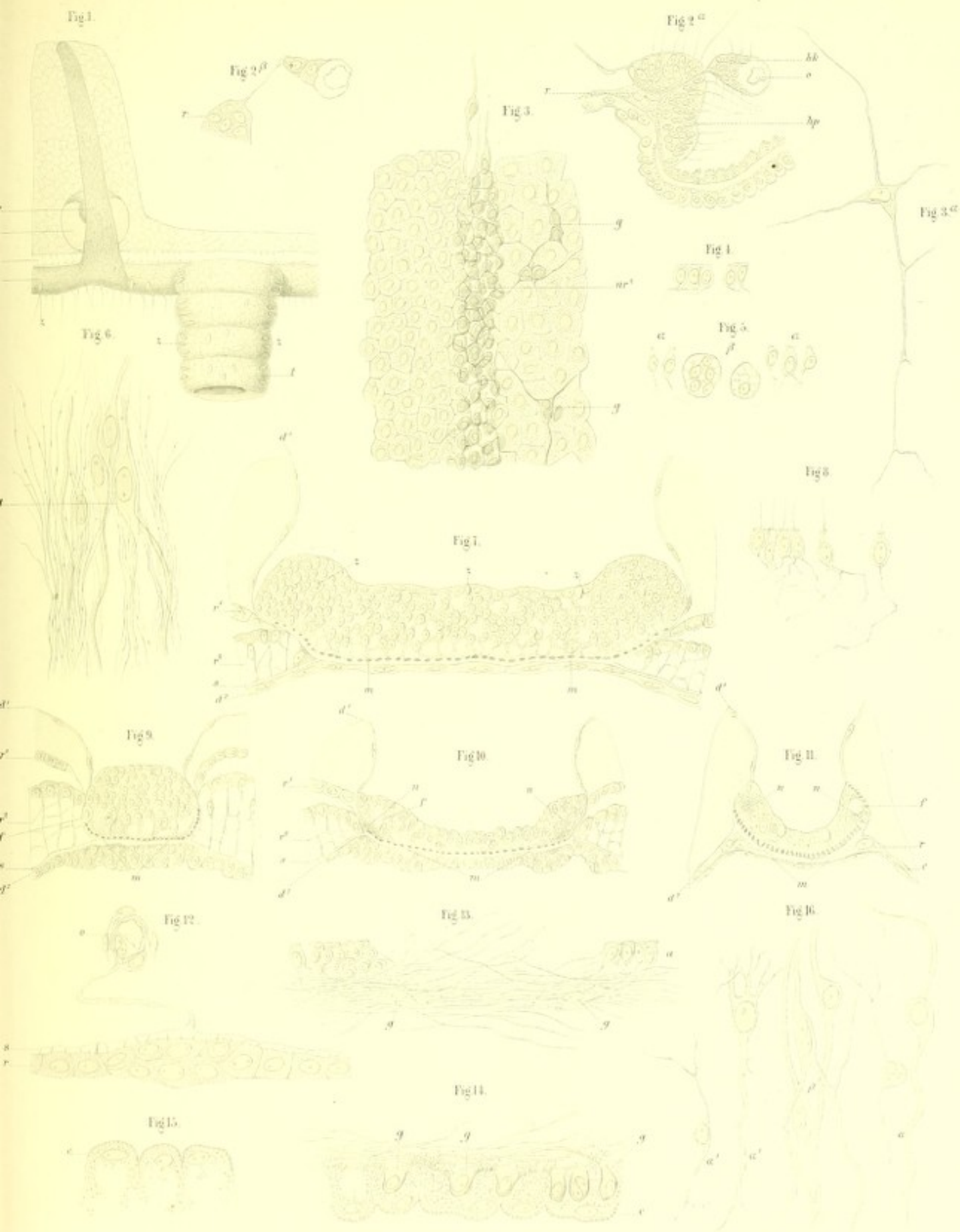


Fig. 1.

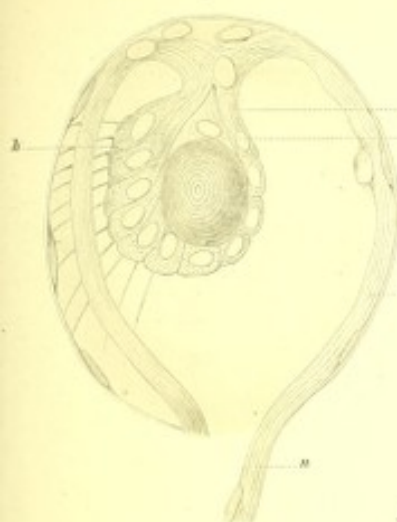


Fig. 2.



Fig. 3.

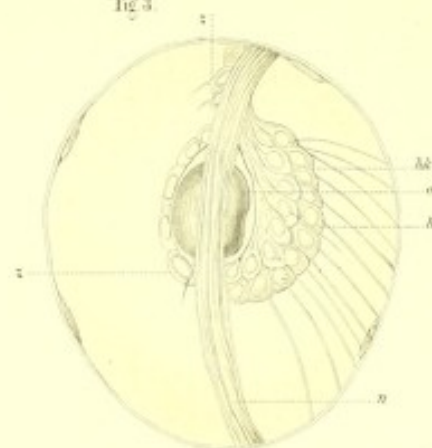


Fig. 4.

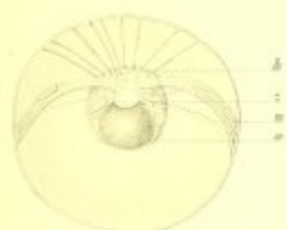


Fig. 5.

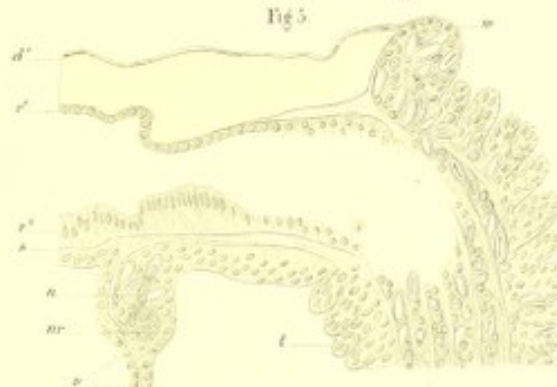


Fig. 6.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.

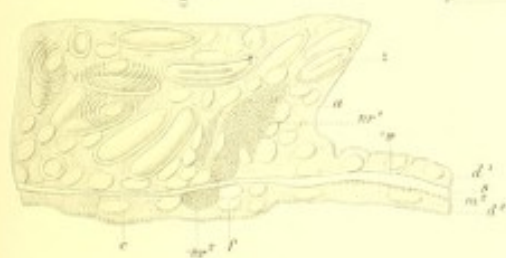


Fig. 11.

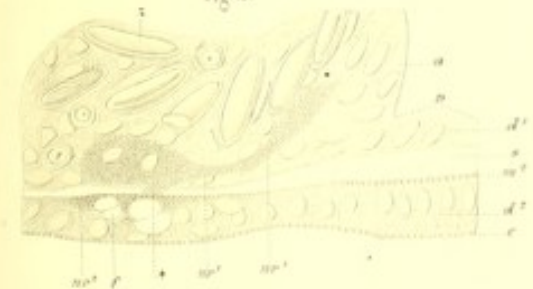


Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig 1.

Fig. 2

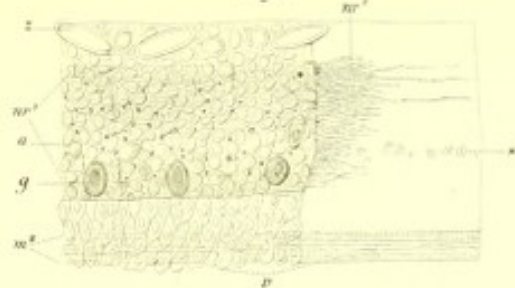


Fig. 3.

Fig 8^bFig. 6^a

Fig. 3. b.

Fig. 8.

Fig. 4.

Fig 7.

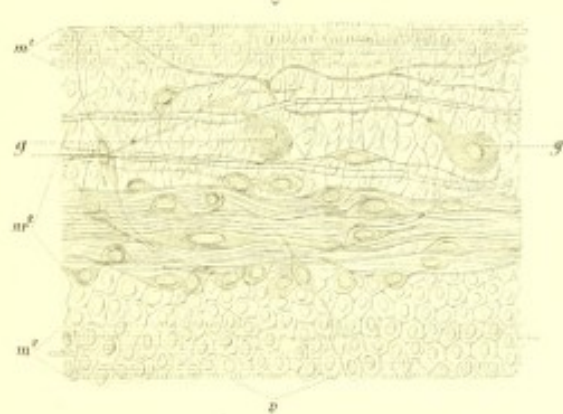


Fig 10.

Fig.12



Fig. 6.

Fig 9

Fig 11.

Fig. 1.

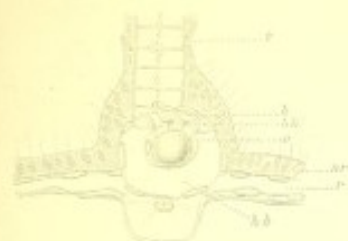


Fig. 2.

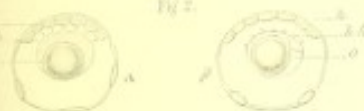


Fig. 3.

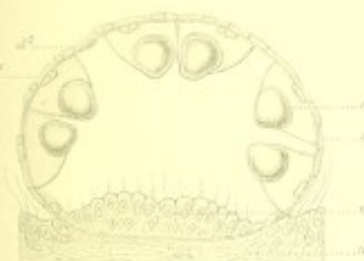


Fig. 4.

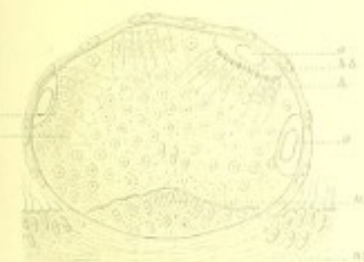


Fig. 5.

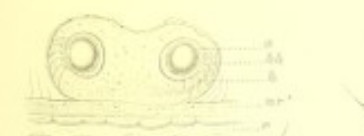


Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.

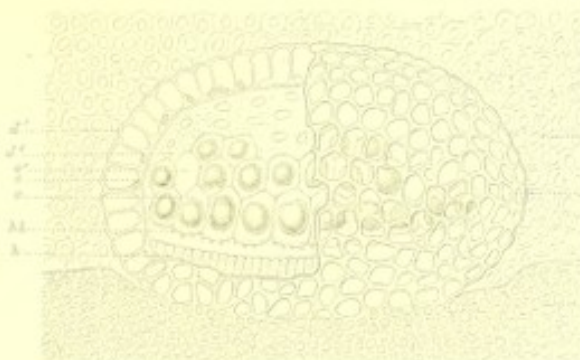


Fig. 11.

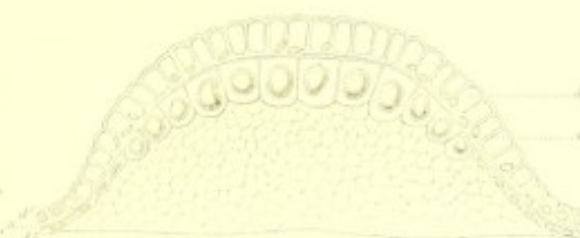


Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.

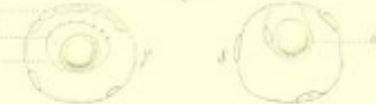


Fig. 17.



Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 1.



Fig. 2.

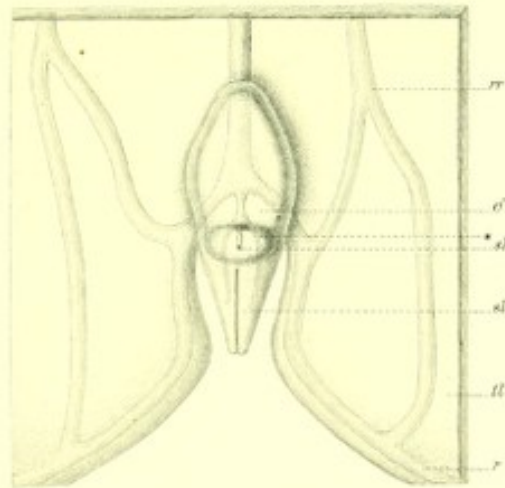


Fig. 3.

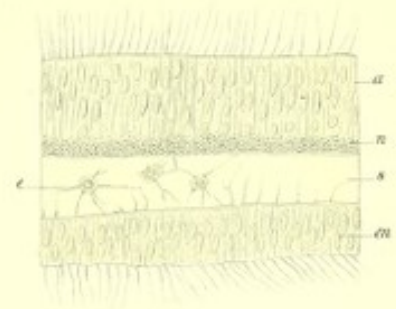


Fig. 5.



Fig. 4.

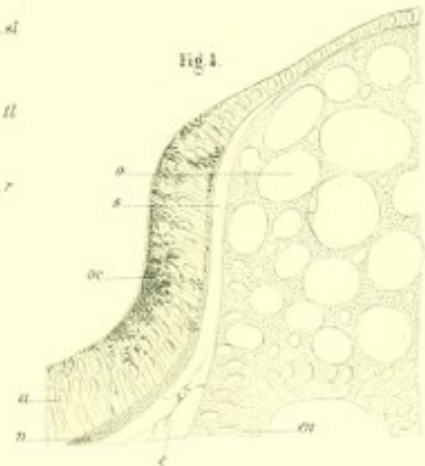


Fig. 7.

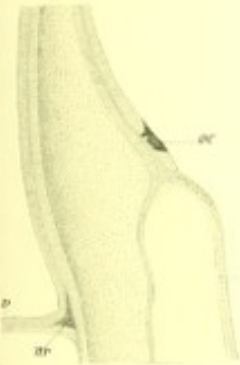


Fig. 8.

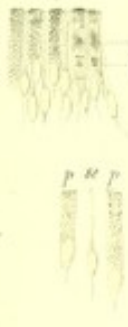


Fig. 6.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.

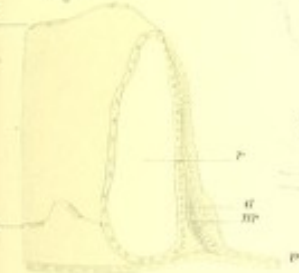


Fig. 12^a.

Fig. 12^b.

Fig. 12^c.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15.

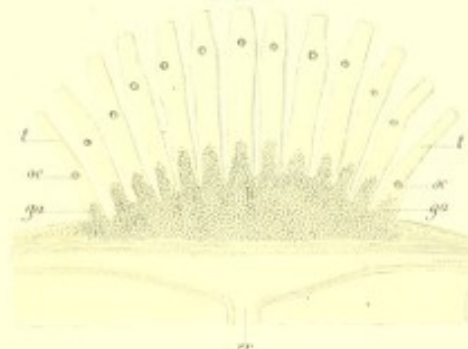


Fig. 16.

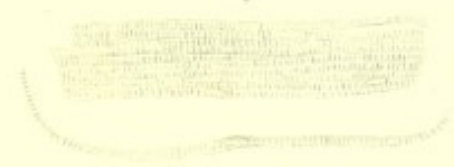


Fig. 17.



Fig. 1.

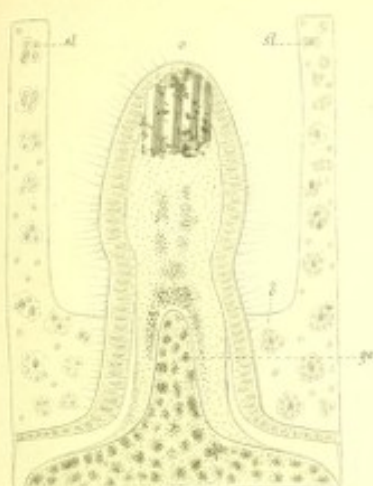


Fig. 2.

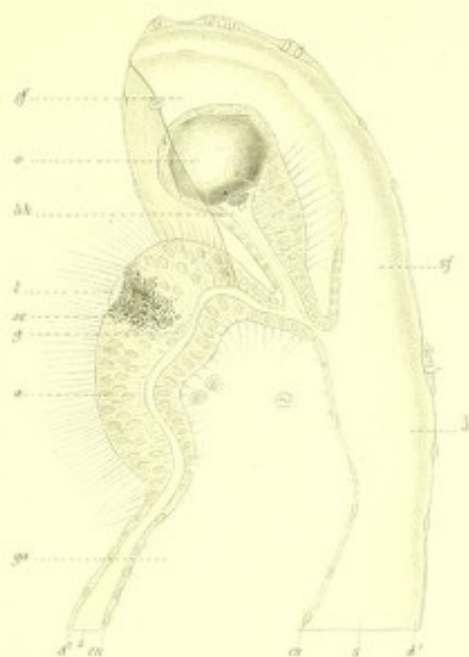


Fig. 3.

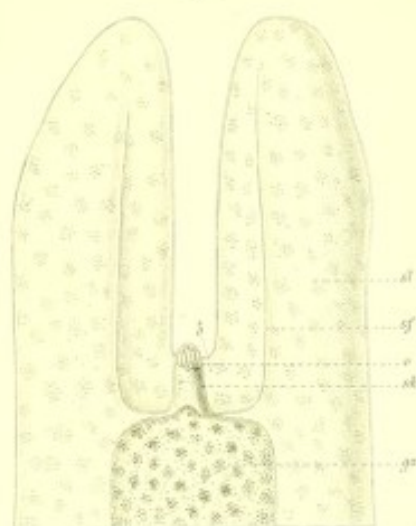


Fig. 4.

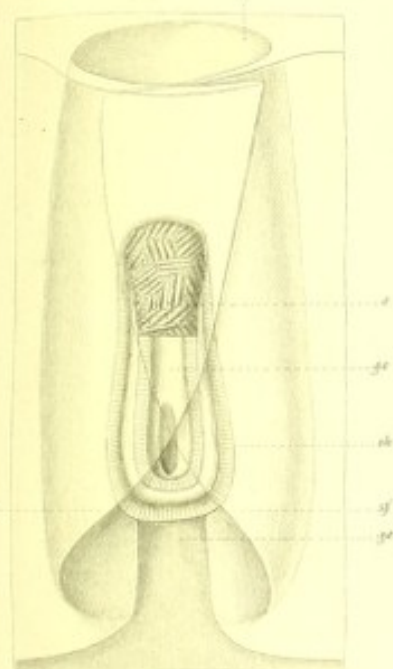


Fig. 5.

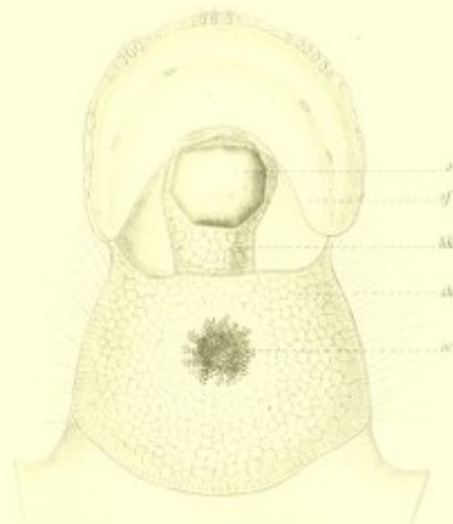


Fig. 6.



Fig. 7.

Fig. 8.

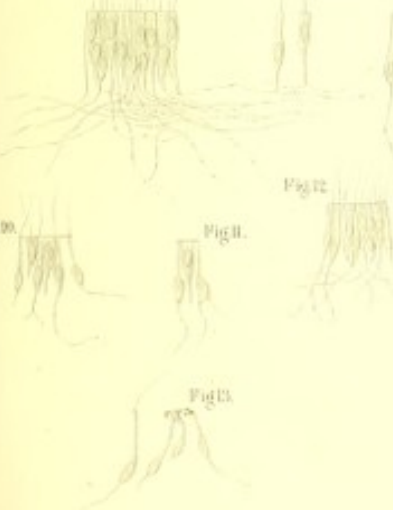


Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.

