Experimentelle sinnesphysiologische Untersuchungen an Coelenteraten.

Von

Dr. rer. nat. et med. **Willibald A. Nagel**,
Assistent am physiologischen Institute in Tübingen.

Hierzu Tafel VII.

Meinen früheren sinnesphysiologischen Untersuchungen an Actinien, Medusen und Rippenquallen¹⁾ konnte ich im Frühjahr 1894 während eines Aufenthaltes in der zoologischen Station in Neapel einige neue anreihen, welche diesmal vorzugsweise die Empfindlichkeit der Coelenteraten gegen mechanische Reize betrafen. Zu den Versuchen zog ich im Wesentlichen die gleichen Arten heran, welche sich schon früher als zu sinnesphysiologischen Versuchen geeignet erwiesen hatten, nämlich die Meduse *Carmarina hastata*, die Rippenqualle *Beroë ovata* und verschiedene in Neapel häufig vorkommende Actinienarten. Die Beschränkung in der Zahl der verwendeten Arten war erstens durch die Kürze der verfügbaren Zeit gegeben, zweitens aber hielt ich es auch für zweckmässiger, meine Versuche lieber an wenigen Arten, die dafür in zahlreichen, immer frischen Exemplaren zu beschaffen waren, anzustellen, als zahlreiche Species flüchtig zu untersuchen; drittens endlich lag mir daran, die gleichen Thiere, welche ich früher vorzugsweise hinsichtlich des chemischen Sinnes untersucht hatte, nun auch auf mechanische Reizbarkeit und etwaige sonstige Sinnesäusserungen zu prüfen, und das Resultat mit jenem der chemischen Reizungen zu vergleichen.

1) W. Nagel, Der Geschmackssinn der Actinien, Zool. Anzeiger 1892. No. 400 und Versuche zur Sinnesphysiologie von *Beroë ovata* und *Carmarina hastata*. Pflüger's Archiv f. d. ges. Phys. Bd. 54. p. 165.

Wie in den genannten früheren Schriften rede ich auch hier von Sinnesthätigkeit und von Sinnen der Coelenteraten, während ich mir wohl bewusst bin, dass das Wort „Sinn“ hier sehr *cum grano salis* zu verstehen ist. Was wir von den Erfolgen mechanischer Hautreizung beobachten, können nur etwaige motorische Reaktionen sein. Nicht beobachten können wir dagegen, ob das Thier den Reiz empfunden hat. Einerseits kann der Reiz empfunden worden sein, ohne dass eine äussere Bewegung hiervon Kenntniss zu geben brauchte, und andererseits könnte man wohl daran denken, dass Bewegungen ohne Betheiligung des Sensoriums und des Bewusstseins ausgelöst werden, was man mit dem Ausdruck der menschlichen Physiologie als Reflexakt bezeichnen würde. Mir scheint indessen die hier angedeutete Unterscheidung zwischen Reflexakt und Willenshandlung, soweit es sich um niedere Thiere handelt, nicht durchführbar, und darum unzweckmässig. Die Reactionen, welche wir bei diesen Thieren (im Besonderen spreche ich von Coelenteraten, Echinodermen, Würmern) beobachten, fallen weder ganz unter den Begriff der Willenshandlung, noch unter denjenigen des wirklichen Reflexaktes. Aeusserlich freilich gleichen sie dem letzteren sehr, vermöge ihrer Gleichförmigkeit, Zwangsmässigkeit und Monotonie. Dies reicht aber nicht aus, um diese Reactionen als rein reflectorische zu kennzeichnen. Der wesentliche Unterschied zwischen Reflex und Willenshandlung kann sich nur da geltend machen, wo ein deutlich entwickeltes Bewusstsein vorhanden ist: die Willenshandlung ist dann eine Reaction auf Reiz mit nothwendiger Betheiligung des Bewusstseins, der Reflex ohne solche. Wo nun das individuelle Bewusstsein so niedrig entwickelt ist, wie wir es bei den Coelenteraten anzunehmen gezwungen sind, muss jener Unterschied schon von vornherein an Bedeutung verlieren. Wie ich schon früher ¹⁾ ausgesprochen habe, und worauf ich unten noch zurückkommen werde, scheint bei einigen Coelenteraten der Körper in seinen psychischen

1) Vergl. W. Nagel, Geschmackssinn der Actinien, Versuch 11, 12, 13 und Vergleichende physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe, mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Bibliotheca zoologica, herausgeg. von Leuckart und Chun Heft 18. Stuttgart 1884. (E. Nägels).

Functionen gewissermassen in mehrere Componenten zu zerfallen, d. h. es tritt an Stelle eines einheitlichen Bewusstseins mehr ein Bewusstsein einzelner Theile auf, welche unter sich psychisch nur lose verknüpft sind. Uebrigens ergibt sich aus der Natur der Reactionen der Coelenteraten in einigen Fällen, dass dieselben jenes oben genannte charakteristische Merkmal des Reflexes, das Unbewusste, nicht aufweisen, sondern dass sie eine entschiedene Beeinflussung durch Erinnerungsbilder erleiden können. Damit nähern sie sich der Willenshandlung. Doch ist eine solche Beeinflussung nicht häufig zu bemerken, entfernt nicht so häufig und so ausgeprägt, wie etwa bei Mollusken oder Arthropoden; in der Mehrzahl der Fälle sind vielmehr die Reactionen der Coelenteraten (und mit ihnen der Echinodermen und Würmer) den automatischen Acten, nach der Bezeichnungsweise der neueren Psychologie am ehesten einzureihen¹⁾. Genau passt indessen auch diese Bezeichnung nicht, da sie zur Voraussetzung die Existenz von einander superordinirten nervösen Centren hat, von denen die niederen mit oder ohne Bethheiligung der höheren functioniren können, und deren höchstes den Sitz des Gesamtbewusstseins des Individuums darstellt. Streng genommen haben jedoch auch die niederen Centren, ja alle Ganglien, eine Art eigenen Bewusstseins²⁾, welches aber mit dem individuellen Bewusstsein des ganzen Thieres weder identisch ist, noch auch einen Theil desselben darstellt. Diese niederen Centren aber sind es, welche wir bei niederen Thieren als die einzigen antreffen, es fehlt das der menschlichen Hirnrinde entsprechende höchste Centrum mit seiner associativen Thätigkeit vollständig. Dieser Umstand erschwert die richtige Benennung und Beurtheilung der Reactionen niederer Thiere ungemein. Wenn ein in unsern Verdauungskanal eingeführter Stoff auf das Centrum der Darmbewegung und Secretion einwirkt, nennen

1) Vergl. Th. Ziehen, Leitfaden der physiologischen Psychologie in 15 Vorlesungen. Jena 1893. 2. Aufl. p. 22. Reactionen oder automatische Acte: „Auf einen oder mehrere Reize erfolgt eine meist zweckmässige, durch fernere intercurrende Reize in ihrem Ablaufe modificirte Bewegung ohne psychischen Parallelvorgang.“

2) Es scheint mir dies eine Annahme zu sein, welche mit der Annahme von Bewusstsein und psychischer Thätigkeit bei Thieren ohne Grosshirn (also auch den niederen Thieren) steht und fällt.

wir dies nicht eine Sinnesthätigkeit des Darmes oder seiner Centren, denn das Bewusstsein wird durch jenen Reiz entweder gar nicht oder jedenfalls nicht direct beeinflusst. Sinnesnerven nennen wir gerade solche, deren Erregung und Empfindung nur Wahrnehmung erzeugt, deren Erregung also auf das höchste Centrum und damit auf das Bewusstsein reflectirt wird. Die niederen Thiere besitzen ein oder mehrere motorische Centren, welche den verschiedenen Bewegungsapparaten vorstehen, sie besitzen vielleicht auch uns unbekannte secretorische und sonstige Centren, es mangelt aber jeglicher Anhalt dafür, dass ein den andern übergeordnetes Centrum als Sitz der Psyche vorhanden wäre, vielmehr spricht das Experiment durchaus gegen die Existenz eines solchen. Damit soll nicht ausgeschlossen sein, dass zwischen den einzelnen Centren associative Thätigkeiten sich abspielen, welche sonst an ein höchstes Centralorgan gebunden zu sein pflegen. Es existiren also gewisse Functionsäusserungen eines solchen, ohne dass es zunächst greifbar und morphologisch abgrenzbar wäre.

Soll man nun bei dieser Lage der Dinge auch bei niederen Thieren von Sinnesthätigkeiten sprechen oder soll man diese Bezeichnung für die höheren Thiere reserviren? In letzterem Falle müsste ein neuer Name und ein neuer Begriff für die Reactionen niederer Thiere geschaffen werden, was immer misslich ist und was geradezu zur Unmöglichkeit wird dadurch, dass „höhere“ und „niedere“ Thiere, wie in anderer Hinsicht, so auch in diesem Punkte, lückenlos in einander übergehen. Stände es so, dass bei niederen Thieren die psychische Function gänzlich fehlte, und dann bei einer bestimmten Thierklasse plötzlich ein neues Centrum, der Sitz der psychischen Vorgänge, aufträte, so wäre es nur eine Frage der Zeit, diese Thierklasse und dieses Centralorgan festzustellen. Bekanntlich ist dem aber nicht so, sondern eines oder das andere der präexistirenden Centren übernimmt allmählich und unmerklich höhere Functionen, und ordnet sich dadurch den andern über. Hieraus aber ist zu schliessen, was schon an und für sich wahrscheinlich war, dass die Möglichkeit, die Fähigkeit, sich in dieser Richtung weiter zu entwickeln, in jedem Nervencentrum schon vorgebildet ist, dass mit andern Worten, wie ich es schon oben andeutete, jedes Ganglion oder jedes Nervencentrum psychisch ein Individuum repräsentirt, und dass bei jeder Erregung eines Nervencentrums sich Vorgänge in demselben abspielen, welche die

Grundlage, den Keim des psychischen Parallelvorganges, also eines metaphysischen Processes, in sich schliessen. Auch schon für die Einzelzelle ist diese Annahme, allerdings in noch weiter reducirtem Maassstabe unabweislich (vgl. W. Wundt, Grundzüge der physiologischen Psychologie. 4. Auflage, Leipzig 1893. Bd. I, pag. 25), und sie ist es, die es möglich, ja nothwendig macht, auch schon den niedersten Thieren Sinne zuzuerkennen, Sinne freilich, welche von den Sinnen der höheren Wirbelthiere so weit abweichen, wie der Ausbildungsgrad des Bewusstseins dort niedriger ist als hier.

Die Frage, welche mich besonders interessirte, und die mir schon die früheren Versuche, in welchen ich mich wenigstens flüchtig auch über die Verbreitung mechanischer Reizbarkeit orientirt hatte, theilweise beantwortet hatten, war die, ob die ganze Oberfläche der Coelenteraten für mechanische Reizungen empfindlich sei, oder ob diese Empfindlichkeit localisirt sei. Das Experiment entschied für letzteres. Nun kam es darauf an, zu vergleichen, ob die Localisation des mechanischen Sinnes mit derjenigen des früher untersuchten chemischen Sinnes übereinstimmte. Es ergab sich, dass dies im grossen Ganzen der Fall ist, dass aber einzelne Abweichungen bestehen, welche nun gerade ein besonderes Interesse bieten mussten, da sie eine Abzweigung von den allgemein-empfindlichen Wechselsinnesorganen der Haut anzeigten.

Nebenbei prüfte ich auch noch den thermischen und den photokioptischen ¹⁾ (oder Licht-Schatten-)Sinn, und wiederholte und bestätigte meine früheren Versuche über die chemische Reizbarkeit.

1) Diese Bezeichnung habe ich zuerst in einer im Biologischen Centralblatt, Bd. 14, No. 11 (1. Juni 1894) erschienenen Arbeit „Ueber den Lichtsinn augenloser Muscheln“ verwendet. Die Bezeichnung entsprang der Erkenntniss, dass, wie Rawitz mit Recht hervorhebt (Mantelwand der Acephalen, Jenaische Zeitschrift, Bd. 27) die Angabe, augenlose Thiere können sehen, zu Begriffsverwirrung und Widersprüchen Anlass geben musste und gab. Ueberhaupt sind die naturgemäss sich ergebenden Definitionen der menschlichen Sinne so sehr durch die Betheiligung höherer psychischer Functionen (Urtheile, Ortssinn u. s. w.) complicirt, dass ihre

Die Methode der Untersuchung des mechanischen Sinnes war höchst einfach: ich berührte oder bestrich die zu prüfenden Theile mit einem feinen Glasfaden, welcher durch Ausziehen einer Glasröhre hergestellt war und je nach dem Bedürfniss verschiedene Krümmungen erhielt, scharf endigte oder durch Erhitzen an seinem Ende zu einem kleinen Kügelchen abgerundet wurde.

Ab und zu wendete ich noch Erschütterungsreize an, Stiche mit einem scharfen Messer oder Reizung durch einen Wasserstrahl, der aus einer in eine feine Spitze endigenden Pipette ausfloss.

Die zu den Versuchen verwendeten Arten waren:

von Medusen *Carmarina hastata*,
 von Ctenophoren *Beroë ovata*,
 von Actinien hauptsächlich *Adamsia Rondeleti*, *Aiptasia saxicola*, *Heliactis bellis*, *Anemonia sulcata* und *Cereanthus membranaceus*.

1. *Beroë ovata* (vergl. Fig. 1 Taf. VII).

Bei dieser Rippenqualle ist zu unterscheiden zwischen dem Reizerfolge am oralen, am aboralen Ende und an der übrigen Haut. Ich beginne mit der letzteren.

Uebertragung auf die niedere Thierwelt zu Unklarheiten führen muss. Diese werden, wie mir scheint, am besten dadurch vermieden, dass man auf die Uebertragung gewisser Begriffe und Bezeichnungen der menschlichen Sinne einfach verzichtet und diesen „abgeleiteten Sinnen“ die allgemein durchführbaren Begriffe von 4 „Primitivsinnen“ gegenüberstellt, welche sich nach der Reizform definiren als mechanischer, chemischer, thermischer und photoskiptischer Sinn. Vergl. hierüber auch meine oben citirte Abhandlung über die vergleichende Physiologie des Geruchs- und Geschmacksinnes p. 5.

Der photoskiptische Sinn ermöglicht nur die Untersuchung von Hell und Dunkel, Licht und Schatten, eventuell auch von Farben; dagegen können die rein photoskiptischen Thiere keine Bilder wahrnehmen, sie können keine Gegenstände sehen, dies bleibt vielmehr ausschliesslich den stets mit Augen versehenen „ikonoptischen“ Thieren vorbehalten.

Die Bezeichnung „photoskiptischer Sinn“ ziehe ich der Bezeichnung „Lichtsinn“ vor, weil dieses Wort in der Physiologie und namentlich der Ophthalmologie schon eine andere bestimmte Bedeutung hat und weil die Reaktion auf plötzliche Beschattung das sicherste Mittel zum Nachweis der Lichtempfindlichkeit ist.

Bei kleinen, kräftigen, in gutem Zustande befindlichen Exemplaren (von 3—4 cm Länge), welche meist lebhaft umherschwammen oder eine der zwei von M. Verworn¹⁾ beschriebenen Ruhestellungen in senkrechter Lage einnahmen, konnte ich keine Reizbarkeit der Haut bemerken. Ich konnte die Haut zwischen den Rippen mit dem Glasknöpfchen berühren oder leicht streichen, ohne irgend welche Reaction auszulösen. Selbst eine ziemlich starke Berührung, welche die Haut grubenförmig eindrückte, störte die Bewegungen nicht im Mindesten, und erregte auch die ruhenden Thiere nicht.

Abweichend verhielten sich einige etwas grössere Exemplare (von 6—7 cm Länge), welche in nicht normalem Zustande zu sein schienen: ihre ganze Körpermasse war schlaffer und weniger durchsichtig, als es die Regel ist, der Flimmerschlag etwas unregelmässig. Bei diesen Thieren beobachtete ich zuweilen starke Bewegungen nach Berührung der Haut zwischen den Rippen. Jedoch bezweifle ich den directen ursächlichen Zusammenhang; ich sah nämlich ebensolche Bewegungen, bestehend in plötzlichem starkem Zusammenkrümmen nach der Seite, auch spontan eintreten, und andererseits traten dieselben keineswegs bei jeder Berührung auf. Ich halte sie für zufällige Bewegungen, bedingt durch einen abnormen Zustand, eine Art Unwohlsein der Thiere.

Diese Exemplare, welche also eine pathologisch erhöhte Gesamtreizbarkeit besaßen, waren mir aber in anderer Hinsicht von Nutzen: sie zeigten nämlich fast regelmässig bei Berührung der Haut locale Contractionen an der berührten Stelle und deren Umgebung. Die Contractionen waren sehr schwach, genügten aber doch, um zu zeigen, dass die Haut im Stande ist, mechanische Reize aufzunehmen und dem contractilen Gewebe zuzuführen. Nach den früher mit chemischen Reizungen gewonnenen Resultaten war mir dies schon sehr wahrscheinlich, denn auch diese erregen die gesamte Haut, wenn auch nur in geringem Grade. Ich sagte allerdings, diese Thiere seien offenbar abnorm erregbar gewesen, dies ändert aber an dem Resultate nichts; damit mechanische Reize einwirken konnten, musste nothwendig ein Organ vorhanden sein, welches die Fähigkeit der Reizaufnahme und Reizleitung besitzt.

1) M. Verworn, Gleichgewicht und Otolithenorgan. Pflüger's Arch. Bd. 50.

Auch von den Thieren mit normaler (also geringerer) Erregbarkeit werden diese Berührungsreize vielleicht „wahrgenommen“, nur lösen sie keine Bewegungen aus.

Die oben erwähnten Reactionen der grösseren Exemplare, bestehend in starker Verkrümmung des ganzen Körpers, dürften wohl als eine Art Krampf zu deuten sein, indem die Erregung, welche normalerweise localisirt bleiben sollte, sich in pathologischer Weise durch das contractile Gewebe (bez. die reizleitenden Elemente in demselben) verbreiten, ähnlich wie im pathologisch erregbar gewordenen Centralnervensystem etwa eines Tetanuskranken nach allgemeiner Annahme die Erregung in abnormer Weise diffundirt, und so verbreitete Krämpfe erzeugt.

Ich habe bei diesen Versuchen im Allgemeinen die Haut nur leicht berührt, trotzdem könnte man daran denken, die Reactionen beruhten auf idiomuskulären Contractionen, erzeugt durch directe mechanische Reizung der contractilen Elemente der Gallerte. Dagegen spricht indessen die Wirksamkeit schwacher chemischer Reize. Mechanische Reize können leicht durch die dünne nicht-contractile Decke hindurch wirken und zu den Muskelfasern gelangen, nicht leicht aber chemische Reize, wenigstens nicht so schwache unschuldige Reize, wie ich sie verwandte, und bei welchen an eine Zerstörung des Epithels nicht zu denken ist (z. B. Chinin, Cocain, Cumarin). Die Thatsache, dass diese Lösungen trotzdem Contractionen des Gallertgewebes hervorrufen, glaube ich nicht anders deuten zu können, als dass zwischen den Epithelzellen (allen? oder besondern Sinneszellen?) und den Muskelfasern der Gallerte eine physiologische Verbindung besteht, welche der Erregung der ersteren auf die letzteren überzugehen gestattet. Ueber die Frage, ob das anatomische Substrat dieses physiologischen Zusammenhanges in Neuromuskelzellen oder in einem primitiven Nervensystem (Eimer) bestehe, geben die bisher beschriebenen Versuche keine Auskunft. Die weiter unten folgenden Versuchsergebnisse vom aboralen Pole sprechen indessen für die letztere Annahme.

Von der übrigen Haut unterscheiden sich die mit den Schwimmlättchen besetzten Rippen durch ihr Verhalten gegen mechanische Reize beträchtlich, und zwar gilt das im Folgenden Mitgetheilte für sämtliche untersuchte Exemplare.

Berührung der Rippen hat, wie dies schon früheren Unter-

suchern (Verworn, d. Arch. Bd. 48 p. 154) bekannt war, Retraction der berührten Stelle der Rippe zur Folge; dies geschieht, gleichgültig, ob die Schwimmlättchen im Augenblick der Berührung schlugen oder stillstanden. Die Retraction erstreckt sich, je nach der Stärke der Reizung, noch auf einen grösseren oder kleineren Theil der Rippe nach aufwärts oder namentlich nach abwärts (in Richtung des Plättenschlages, also nach dem Munde zu gerechnet). Der Schwimmlättchenschlag wird an der berührten Stelle, sowie an dem oralen Abschnitte der Rippe augenblicklich eingestellt, im aboralen Theile pflegt er bei nur leichter Reizung fortzubestehen. Bei stärkerer Reizung wird er auch hier unterbrochen, es wird dann die ganze Rippe eingezogen, so dass an Stelle der vorher vorspringenden Leiste eine Rinne tritt. Nicht selten geschieht es, dass in solchem Falle sämmtliche 8 Rippen mit einem Male den Plättenschlag einstellen. Dies hält aber stets nur wenige Sekunden an, dann beginnt die Bewegung von Neuem.

Die momentan eintretende energische Reaction der Rippen ist von folgendem Gesichtspunkte aus besonders interessant: Es muss offenbar angenommen werden, dass zwischen den Zellen, welche die Schwimmlättchen tragen, und den contractilen Elementen, welche, in radiärer Richtung wirkend, die Retraction der Rippen besorgen, wiederum ein inniger physiologischer Zusammenhang besteht, vermöge dessen ein die Epithelzellen treffender Reiz auf die Muskelzellen übertragen wird. Es ist nicht schwer, mit einer feinen Glasspitze die Reizung so circumscript auszuführen, dass nur die Zellen der Rippe selbst, nicht deren Nachbarschaft, gereizt wird. Ja es genügt oft, die Schwimmlättchen zu berühren, um eine Retraction zu erzielen.

Wir können somit sagen, dass hier die ausgesprochen locomotorischen Zellencomplexe der Rippen zugleich die Function der Aufnahme von Reizen besorgen, welche von aussen das Thier treffen. Dass das Flimmerepithel reizbar sei, ist längst bekannt, das Neue an diesem Beispiele ist nur, dass hier das Epithel seine Erregung an das unter ihm gelegene contractile Gewebe weitergibt. Dabei sind es ja nicht etwa unnatürliche, im Freileben nicht vorkommende Bedingungen, die man damit schafft, dass man die Rippen, die vortretendsten Theile der Körperoberfläche der Beroë, berührt und dadurch die Reaction auslöst, sondern dieser Vorgang wird sich auch im freien Leben häufig genug ab-

spielen, z. B. schon jedes Mal dann, wenn zwei Rippenquallen sich seitlich berühren. Die Empfindlichkeit der Rippen gegen Berührung stellt offenbar ein Schutzmittel für wichtige und ihrer Zartheit wegen leicht verletzbare Organe dar. Gerade die Plötzlichkeit und Stärke der Reaction weist deutlich darauf hin, dass man es mit einer zweckmässigen, nicht zufälligen Fähigkeit des Empfindens zu thun hat, welche von dem Thiere wohl oft verwerthet wird und geeignet ist, demselben im Kampfe ums Dasein Vorthail zu bringen.

Die Erfahrungen, welche ich bei chemischer und thermischer Reizung des oralen Randes von *Beroë* gemacht hatte, und welche die Existenz eines hier befindlichen Sinnesorganes von grosser Empfindlichkeit bewiesen hatten, liessen vermuthen, dass auch die mechanische Reizbarkeit an dieser Stelle eine ausgeprägte und von derjenigen der übrigen Haut qualitativ und quantitativ abweichende sein werde. Dies hat sich in der Hauptsache bestätigt, wenn auch die Erfolge mechanischer Reizung des Eimer'schen Sinnesorganes am Mundrande weit weniger auffallend und sicher sind, als diejenigen chemischer Reizung.

Characteristisch für die Reactionen des Mundrandes im Gegensatze zum Verhalten der Rippen (und namentlich auch des unten zu besprechenden aboralen Poles) ist der Umstand, dass seine Reactionen nicht zwangsmässige sind, wie jene, dass sie vielmehr zuweilen sehr deutlich eintreten, aber auch ohne ersichtlichen Grund gänzlich ausbleiben können. Ich glaube, dies lässt sich in befriedigender Weise daraus erklären, dass der Mundrand stärkeren mechanischen Reizen nothwendig öfters ausgesetzt sein muss, nämlich u. a. dann, wenn das Thier eine Beute verschlingt, welche bei *Beroë* bekanntlich oft in Thieren besteht, die dem fressenden Thiere an Grösse wenig nachstehen. Ausserdem ist der Mundrand, welcher beim Schwimmen meistens vorangeht, auch hierbei dem Reize des Wasserwiderstandes ausgesetzt, und namentlich dann, wenn das Thier mit geöffnetem Munde schwimmt, wird der Mundrand einem beträchtlichen Wasserdrucke ausgesetzt sein. Dies sind also mechanische Reize, welche das Thier normalerweise treffen und welche folglich von demselben nicht geflohen oder vermieden werden; anders ist es mit den Reizen,

welche die Aussenseite oder den Pol des Beroëkörpers treffen. Diese sind in der Regel solche, welche dem Thiere die Berührung mit einem festen Gegenstande, einem anderen Thiere, einer Pflanze oder einem Steine anzeigen; diese Berührungen sind ihm jedenfalls nie nützlich, dagegen bedrohen sie stets die Integrität des zarten Geschöpfes und werden daher nach Möglichkeit vermieden. Empfindung folgt vielleicht der Berührung hier wie dort, damit aber die Empfindung sich in Bewegung äussere, ist es im Allgemeinen nothwendig, dass dieselbe entweder den Typus des Unangenehmen trage, worauf dann eine Abwehr- oder Fluchtbewegung Platz greift, oder dass die Berührung dem Thiere etwa eine Beute (oder sonst etwas „Angenehmes“) vortäuscht, welche es dann sich anzueignen bestrebt ist. Die wahrscheinlich weit zahlreicheren indifferenten Berührungsreize, welche nicht in einer dieser Arten auf die Psyche (speciell die Triebe) der Thiere einwirken, lösen entweder keine Bewegung oder eine reine Reflexbewegung aus, lassen sich also zur Prüfung des mechanischen Sinnes nicht verwenden.

Die Reactionen, die bei Berührung des Mundrandes, insbesondere des Eimer'schen Sinnesorganes, welches innerhalb des Randes den Mund als schmaler Streifen umzieht, eintreten, sind ähnlich den von mir als Reaction auf Geschmacksreize beschriebenen. In der Nähe des berührten Punktes zieht sich das Gewebe langsam, aber stark zusammen, wodurch die Stelle runzelig wird und die ganze Gestalt des Mundes sich verändert. Zuweilen breitet sich die Erregung, d. h. ihr sichtbares Zeichen, die Contraction, über den ganzen Mundrand aus, welcher dann in heftig wogende Bewegung geräth und sich gewöhnlich etwas nach Aussen oder Innen umbiegt. Diese Verallgemeinerung der Contraction sah ich jedoch nicht häufig (beim chemischen Reize ist sie die Regel). Ueberhaupt tritt, wie gesagt, die Reaction sehr unsicher ein, wenn man nicht nach jedem Versuch eine längere Pause verstreichen lässt, während welcher das Thier ganz ungestört blieb. Ausserdem trat die charakteristische Bewegung auch sicherer ein, wenn der Mund spaltförmig fest geschlossen war (Fig. 1), als wenn er trichterförmig weit offen gehalten wurde. An der Innenseite des schlauchförmigen Körpers, der Wand des Gastralraumes, habe ich niemals irgend welche Wirksamkeit der Berührung oder des Bestreichens

mit der Glasspitze bemerken können, ebenso wie auch chemische Reizungen hier wirkungslos sind.

Die prägnantesten Reactionen bietet der aborale Pol, der sog. „Sinnespol“ dar. Derselbe enthält bekanntlich den Statolithenapparat (nach M. Verworn, l. c., früher Otolithenapparat genannt), und trägt an seiner Oberfläche die zwei länglichen, mit Flimmerepithel bekleideten Polplatten (Fig. 2), welche von Fol fälschlich als Geruchsorgane gedeutet wurden¹⁾. Dass diese Deutung unhaltbar ist, habe ich schon in meiner oben citirten Arbeit gezeigt. Die wirkliche Function dieser macroscopisch gut sichtbaren Felder musste ich damals als gänzlich unbekannt bezeichnen. Die jetzt mitzutheilenden Beobachtungen können vielleicht zur Deutung dieses Organes etwas mithelfen. Die Polplatten sind nämlich gegen Berührung im äussersten Masse empfindlich und werden vor derselben auf's ängstlichste geschützt. Die leiseste Berührung irgend einer Stelle der Polplatten hat absolut sicher zur Folge, dass erstens der ganze Pol zurückgezogen wird, wodurch das Thier sich etwas verkürzt, zweitens aber verschwinden augenblicklich die Polplatten selbst, indem sie in die Grube, welche sich am Pol befindet, zurückgezogen werden, wobei sich das umgebende Gewebe über sie vorwölbt. Dadurch tritt mit einem Schlage an Stelle der beiden länglichen Platten ein schmaler, zusammengekniffener Spalt, in welchem von der Polplatte nichts mehr zu sehen ist. Die ganze Reaction geschieht mit solcher Schnelligkeit, dass man ihre Einzelheiten gar nicht beobachten kann, was bei diesen weichen Gallertgeschöpfen um so auffallender ist.

In dem beschriebenen Zustande bleibt das Thier einige Sekunden, länger oder kürzer, je nach der Intensität des Reizes. Der Flimmerschlag auf den Rippen pflegt während der Reaction auszusetzen.

Für die Beurtheilung des Vorganges ist es nun von Wichtigkeit, zu constatiren, dass auch die nächste Umgebung der Polplatten in ganz der gleichen Weise empfindlich ist, und bei ihrer Berührung

1) H. Fol, Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Rippenquallen. 1863. p. 12.

ebenfalls das ganze Polende zurückzuckt und die Polplatten eingekniffen werden. Die Breite dieser empfindlichen Zone um die Polplatten herum betrug bei Exemplaren von 4—5 cm Länge etwa 1—2 mm. Dann folgt noch eine Zone von wechselnder Breite, wo der Reizerfolg unsicher ist. Auf diese Beobachtungen komme ich sogleich noch zurück, und habe nun zunächst noch anzuführen, dass eine Stelle existirt, deren Empfindlichkeit gegen Berührung die aller übrigen Körpertheile noch übertrifft: Dies ist der Punkt, wo beide Polplatten zusammentreffen, also gerade das Centrum des Poles (Fig. 2s). Die Reaction auf Berührung dieses Punktes weicht qualitativ nicht ab von derjenigen der Polplatten, ist aber noch weit heftiger. Das Polende zuckt mehr als noch einmal so weit zurück, als in jenem Falle; dadurch verkürzt sich das Thier beträchtlich und zugleich wird das aborale Ende verdickt. Die ganze empfindliche Zone zieht sich zurück, sie verschwindet vollständig in der Grube am Pole, deren Wände sich über ihr wieder zusammenschliessen. Der Schlag der Schwimmplättchen stockt meistens augenblicklich, um erst nach mehreren Sekunden wieder zu beginnen.

Alle diese Reactionen des aboralen Poles treten mit absoluter Sicherheit, zwangsmässig bei jeder Berührung ein.

Die hochgradige Empfindlichkeit dieses Theiles lässt keinen Zweifel darüber, dass wir es hier am Pole mit einem sehr feinen Organe des mechanischen Sinnes zu thun haben, dessen Bestimmung offenbar die Perception leichter mechanischer Reize ist, welches aber direkten Berührungen mit festen Gegenständen schon in Folge seiner Lage nicht häufig ausgesetzt sein wird; ausserdem wird es jeder intensiveren Berührung sofort durch die Retraction entzogen. Wahrscheinlich kommt als adäquater Reiz der Wasserdruck in irgend welcher Weise in Betracht. Wirkung des Wassers auf Organe des mechanischen Sinnes kann man sich ja in verschiedener Weise zustande kommend denken, worüber ich wegen mangelnden Thatfachenmaterials hier keine Vermuthungen im einzelnen äussern will. Nur zwei Fälle will ich anführen, in welchen ein zweifelloses Functioniren jenes Organes zu beobachten ist. Normalerweise ist die Stellung einer Beroë am Wasserspiegel meistens die mit nach oben gekehrtem Munde, in welcher Stellung das Thier sich oft lange befindet (vergl. Verworn l. c. p. 501). Umgekehrt ist die Ruhestellung (Gleichgewichtsstellung nach Verworn) einer am

Boden befindlichen Beroë stets die mit nach oben gekehrtem Pole. Wenn es nun einmal vorkommt, dass eine Beroë ausnahmsweise mit nach oben gekehrtem Pole an die Wasseroberfläche steigt, so zuckt der Pol sofort heftig zurück, sowie er den Wasserspiegel berührt, gerade als ob ein fester Körper an die Polplatten angestossen hätte. Die Ursache ist offenbar die Oberflächenspannung des Wassers, welche der Aufwärtsbewegung des Thieres einen gewissen Widerstand entgegensetzt.

Ähnliches würde wahrscheinlich eintreten, wenn eine Beroë einmal ausnahmsweise mit nach unten gekehrtem Pole den Boden berühren würde. Doch habe ich dies nie gesehen, vielmehr stellten sich hier, wie es auch Verworn beobachtet hat, die Rippenquallen stets mit dem Munde nach unten ein.

Wie das Wasser das Sinnesorgan am Pole mechanisch erregen kann, geht auch deutlich aus folgendem Versuche hervor. Wenn man, wie ich dies bei meinen Versuchen über die Lokalisation des Schmeckvermögens gethan habe, eine Flüssigkeit aus einer fein ausgezogenen Pipette gegen den Pol strömen lässt, so erhält man sofort jenes Zurückzucken des Poles und das Verbergen der Polplatten, sowie die Ausströmungsgeschwindigkeit der Flüssigkeit eine gewisse (übrigens sehr niedrige) Grenze übersteigt. Man kann anfangs versucht sein, dies für eine chemische Reizwirkung des in der Flüssigkeit etwa gelösten schmeckbaren Stoffes zu halten. Dass es dies nicht ist, sondern allein auf Stoss der bewegten Flüssigkeit die Reaction beruht, erkennt man leicht, wenn man die Flüssigkeit mit sehr geringem Gefälle zuströmen oder die Polplatte tangential streifen lässt. Dann bleibt jede Reaction aus. Andererseits erhält man dieselbe sehr deutlich ausgeprägt, wenn man reines Seewasser mit einem Gefälle von einigen Centimetern senkrecht gegen die Polplatten strömen lässt. Wir haben also hier ein richtiges spezifisches Sinnesorgan des mechanischen Sinnes vor uns.

Es erübrigt nun noch, zu erwägen, ob dieses Sinnesorgan sich morphologisch charakterisiren und als solches erkennen lässt. Es wäre naheliegend, die am Polende aufgefundene Sinnesthätigkeit zu dem daselbst befindlichen Organe von bisher unbekannter Funktion, den Polplatten, in Beziehung zu setzen. Hiergegen spricht nun aber einigermassen die oben mitgetheilte Thatsache, dass sich die nachweisbare Empfänglichkeit für leichteste mechanische Reize nicht auf die Polplatten beschränkt, sondern auch in der nächsten

Umgebung noch vorhanden ist. Allerdings könnte diese Reizbarkeit der Umgebung auch als eine nur scheinbare aufgefasst werden, indem sie auf einer selbst bei leichtester Berührung nicht zu vermeidenden Zerrung der Haut beruhte, vermöge deren sich der Reiz auf die Polplatten fortpflanzen könnte. In diesem Falle wären also die Polplatten das eigentliche Organ des mechanischen Sinnes am Pole. Jedoch ist diese Annahme natürlich keineswegs bewiesen. Histologisch dürfte der Nachweis für dieselbe übrigens auch nicht zu erbringen sein, selbst wenn die Kenntniss der Hautsinnesapparate der Beroïden sicherer wäre, als sie es thatsächlich ist. Die Angabe von Samassa¹⁾, dass in den Polplatten keine Sinneszellen, sondern nur Flimmerzellen sich vorfinden, darf wohl kaum gegen die Sinnesorgannatur jener Gebilde verwendet werden. Es ist ja keineswegs sicher, dass Flimmerzellen nicht bei gewissen Thieren auch die Funktion von Sinneszellen haben, oder umgekehrt, dass nicht Sinneszellen Flimmerhaare tragen könnten. Dies ist vielmehr wahrscheinlich gar nicht selten, so haben z. B. die Flimmerzellen der Rippen von Beroë ausgeprägte Fähigkeit zur Reizaufnahme.

Zum Schlusse dieses Abschnittes sei bemerkt, dass Versuche, wie die soeben mitgetheilten, offenbar kaum anders zu deuten sind, als dass im gallertigen Körper der Beroë Gewebselemente existiren, welche eine sehr rasche Uebertragung der durch einen Hautreiz erzeugten Erregungen im Epithel auf die Muskelfasern ermöglichen; die Versuche liefern somit einen neuen Beweis für die Existenz von Nerven im kontraktile Gewebe der Rippenquallen. Mit der Annahme von Neuromuskelzellen oder mit Heranziehung der direkten Muskelirritabilität liesse sich wohl ein Theil der beobachteten Erscheinungen erklären, aber nicht alle. Vielmehr ist die Annahme unabweisbar, dass in der Haut, auch ausserhalb der Flimmerstreifen und der Polplatten, sich Sinneszellen finden, welche dann natürlich nothwendigerweise mit Nervenfasern in irgend welchem Zusammenhange stehen müssen.

Es könnte naheliegend scheinen, an dieser Stelle auf die allgemeinen Erörterungen Krukenberg's²⁾ über das Nervensystem

1) Samassa, P., Zur Histologie der Ctenophoren. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892.

2) C. Fr. W. Krukenberg, Vergleichende physiologische Stu-

einzu-gehen, welche speziell an Beroë anknüpfen, und zum Theil gegen Eimer's Auffassung des Ctenophorennervensystems gerichtet sind. Indessen scheinen mir die vorliegenden experimentellen That-sachen noch nicht zureichend, und namentlich zu verschiedener Deutung fähig, als dass sie über die eigentliche Natur, den Aufbau und die Funktionsweise des Nervensystems der Ctenophoren entscheidenden Aufschluss geben könnten. Dies gilt auch im Besondern für die toxicologischen Versuche Krukenberg's; dieselben können, wie die Zerschneidungsversuche Eimer's, und meine Reizversuche nur allgemeine Anhaltspunkte geben (wie dies auch Krukenberg selbst erkennt und ausspricht). Immerhin muss aber gesagt werden, dass derartige Versuche das einzige Mittel sind, unsere Kenntniss des Nervensystems der niederen Thiere wirksam zu fördern; die rein morphologische Untersuchung tritt im Werthe gegen sie bedeutend zurück, da sie über die Funktion nur in den seltensten Fällen Aufschluss geben kann. Das wünschenswertheste freilich ist die Combination der experimentellen Methode mit histiologischer Untersuchung. Leider war ich auch diesmal durch die Kürze meines Aufenthaltes in Neapel verhindert, morphologische Untersuchungen über das Nervensystem der Ctenophoren anzustellen, wie ich es gewünscht hätte. Bei den soweit auseinandergehenden Anschauungen in dieser Frage, welche Eimer einerseits, Chun, Samassa, Verworn andererseits vertreten, musste eine Untersuchung, die sich die Aufgabe stellte, die Entscheidung zwischen diesen Anschauungen zu geben, eine äusserst gründliche und sorgfältige sein. Untersuchungen an conservirtem Material würden die Entscheidung wohl kaum bringen können, da unsere Kenntniss vom Verhalten der binfälligen Gewebe der Ctenophoren gegen die einzelnen Reagentien noch nicht ausreichend ist, um etwaige durch dieselben erzeugte Kunstprodukte auszuschliessen.

2. *Carmarina hastata*.

Carmarina eignet sich zu derartigen Versuchen ganz besonders gut und ich habe daher meine Versuche auf diese eine Medusen-

dien. Erste Reihe. Erste Abtheilung. Heidelberg 1880. „Vergleichende toxicologische Untersuchungen als experimentelle Grundlage für eine Nerven- und Muskelpathologie der Evertibraten“ p. 132 f.

gattung beschränkt. Im Gegensatze zu den meisten andern Quallen, besonders den Acalephen, verhält sich *Carmarina*, wenn von keinem Reize beunruhigt, absolut regungslos, um nur bei irgend welcher Reizung, ab und zu auch einmal spontan, die rhythmischen Schwimmbewegungen des Schirmes eintreten zu lassen. Doch gilt dies nur für annähernd ausgewachsene Exemplare, junge sind in steter Unruhe und Bewegung, zu den Versuchen daher nicht zu brauchen. Jene aber reagiren mit grösster Sicherheit und Uebereinstimmung, sind an den überhaupt reizbaren Stellen sehr empfindlich, und beruhigen sich sehr bald nach jeder nicht allzu heftigen Reizung, — alles für den Experimentirenden sehr angenehme Eigenschaften.

Die Unterschiede in der Empfindlichkeit der einzelnen Körperteile sind hier noch bedeutender als bei *Beroë*, indem sehr empfindliche Stellen neben gänzlich unempfindlichen vorkommen. Die letzteren sind: die Oberfläche des Schirmes (*Umbrella*), sowie auffallenderweise das grösstentheils aus contractilem Gewebe bestehende *Velum*. Die Haut, welche die Oberseite des Schirmes überzieht, entbehrt offenbar jedes Empfindungsvermögens. Man kann sie berühren, streichen, ja man kann mit einem scharfen Messer in sie einstechen oder einschneiden: wenn dies alles ohne Erschütterung des Thieres vor sich geht, bleibt bei dem sonst so reizbaren Thiere jede Reaktion aus. Nicht minder bleibt jede chemische Reizung erfolglos, bittere, salzige, saure, ätzende Lösungen laufen an dem Schirmepithel so wirkungslos ab, wie reines Seewasser. Auch thermische Reize versagen.

Elektrische Reize habe ich nicht angewandt. Doch ist es wohl zweifellos, dass auch sie versagen würden. *Romanes*¹⁾ hat sie bei *Sarsia* und einigen andern Medusen versucht, und, wie alle anderen Reizarten, auf der Aussenfläche der Schwimglocken absolut unwirksam gefunden. *Romanes* sagt u. A. (pag. 699): „These experiments, then, conclusively prove that, in the case of all the *Medusae* I have examined, irritability of the swimming-organ is exclusively confined to the thin layer of contractile tissue which everywhere constitutes the internal surface of that organ.“

1) G. J. Romanes, Further Observations on the Locomotor System of *Medusae*. *Philosoph. Transactions*. Vol. 167. 1877.

Die Richtigkeit dieses Resultates von Romanes ist von Eimer¹⁾ angezweifelt worden, auf Grund der morphologischen Befunde und namentlich der Ueberlegung, dass es sehr unwahrscheinlich sei, dass „in der That die früher unzweifelhaft über das ganze Thier verbreitete Empfindungsfähigkeit später auf dem grössten Theil desselben vollkommen verloren gegangen sein“ sollte; „auf jener Fläche, welche den Beziehungen zur Aussenwelt in so hohem Masse ausgesetzt ist, und bei Thieren, deren Körper von so ausserordentlicher Zartheit ist, wie meistens derjenige der Quallen.“ In der That musste das Resultat von Romanes überraschend erscheinen, ich kann es aber, wenigstens mit Beziehung auf *Carmarina*, durchaus bestätigen. Die Aboralseite des Schirmes entbehrt jeglicher Sensibilität. Als entscheidend möchte ich nicht so sehr die elektrischen Reizungsversuche betrachten, als vielmehr die Unwirksamkeit chemischer Reize²⁾ und die gänzliche Unempfindlichkeit gegen verletzende Eingriffe, wie Stiche und Schnitte. Derartige Reizungen lassen sich viel genauer lokalisiren, als elektrische Hautreize, bei welchen man, vollends bei im Wasser befindlichen Thieren, nie controliren kann, wie tief die Stromschleifen eindringen. Ich würde einen positiven Ausfall elektrischer Reizversuche an einer Meduse nicht als beweisend für Sensibilität betrachten können, wenn nicht chemische und mechanische Reize das gleiche Resultat ergeben.

Als eine zweite unempfindliche Region am Körper der *Carmarina* erwähnte ich oben das Velum, welches in Gestalt eines nahezu 1 cm breiten, durchsichtigen und contractilen Bandes den Rand der Schwimglocke von innen her umsäumt, wie dies die

1) Th. Eimer, Die Medusen, physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen 1878. p. 256.

2) Romanes berichtet in seiner Mittheilung in den *Philosoph. Transact.* von 1877, dass an einer gelähmten *Aurelia aurita* verdünnter Spiritus oder andere chemische Reize, auf den Schirm getropft, oft eine Reihe rhythmischer Bewegungen auslösten. Wenn dies sich auf die Oberfläche des Schirmes beziehen sollte, würde daraus hervorgehen, dass hier Sensibilität vorhanden ist, im Gegensatze zu *Sarsia* und *Carmarina*. Da aber Romanes an anderer Stelle die Unempfindlichkeit des Schirmes für alle von ihm untersuchten Medusen behauptet, müssen bei letztgenanntem Versuche wohl bestimmte Stellen des Schirmes, vielleicht am Rande oder der Unterseite getroffen worden sein.

beiden Figuren 3 und 4 zeigen. Mit Bestimmtheit kann ich nur die Unempfindlichkeit gegen Berührung und chemischen Reiz bei diesem Körpertheile behaupten, Versuche mit Einschneiden und Einstechen habe ich aus Mangel an entsprechend gekrümmten Messern nicht machen können. Da es durchaus nothwendig ist, die Thiere bei den Reizversuchen in ihrer normalen Ruhelage (mit horizontal liegendem Schirm und senkrecht herabhängendem Magenstiel) zu untersuchen, ist die isolirte Reizung des Velum, zumal an seiner oberen Seite, nicht ganz leicht zu bewerkstelligen. Ich habe mir zu diesem Zwecke die aus Glasröhren hergestellten Glasfäden in verschiedener Weise winklig, mit mehreren Knickungen, gebogen. Anstossen an einen der sechs Randfäden, an den Magenstiel oder die Subumbrella stört den Versuch sofort. Wird eine solche Störung vermieden, so kann das Velum berührt oder bestrichen werden, oben wie unten, ohne dass eine Reaktion eintritt.

Die übrigen Theile des Körpers sind für mechanische Reizung empfindlich, und zeigen bestimmte charakteristische Reaktionen.

Interessante und offenbar wichtige Sinnesorgane sind die sechs hohlen Randfäden oder Tentakel, welche ihre Länge um ein beträchtliches verändern können, indem sie sich rasch zu verkürzen und langsam wieder zu verlängern vermögen. Schon früher habe ich mitgetheilt¹⁾, dass diese Fäden empfindliche Organe des chemischen Sinnes sind. Wenn eine kleine Stelle eines solchen (in der Ruhestellung lang herabhängenden) Fadens von einer Lösung von Chinin, Strychnin oder dergl. bespült wird, contrahirt und verdickt sich dieselbe langsam, d. h. innerhalb 2—3 Secunden. An der Reizstelle wird dabei die durch kleine vortretende Ringwülste bedingte Querstreifung eine engere. In Fig. 3e habe ich einen Faden im Zustande solcher lokaler Contraction gezeichnet.

Hiermit kann bei wenig empfindlichen Exemplaren die Reaktion beendet sein. Bei empfindlicheren, und wie mir schien, normaleren Thieren folgt auf die lokale Reaktion eine allgemeine, bestehend in gleichzeitigem oder fast gleichzeitigem Aufschnellen sämmtlicher sechs Randfäden, welche sich dabei etwas verdicken,

1) Versuche zur Sinnesphysiologie von *Beroë ovata* und *Carmarina hastata*. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 54. 1893. p. 187.

stark verkürzen und korkzieherartige Gestalten annehmen (vergl. Fig. 3, wo einer der Fäden in diesem Zustande gezeichnet ist; im Verhältniss zu seiner Länge müssten freilich die anderen, nicht contrahirten, mindestens doppelt so lang gezeichnet sein, was ich der Raumersparniss wegen unterlassen habe). Hieran schliessen sich häufig, aber nicht regelmässig, Schwimmbewegungen des ganzen Thieres an. Wir können also drei Formen der Reaktion bei Reizung der Randfäden unterscheiden:

1. blosse lokale Verdickung (Contraction) des Fadens,
2. Aufschnellen einiger oder (meistens) aller Fäden,
3. Schwimmbewegungen des ganzen Schirmes.

Dieselben Reaktionen beobachtet man nun auch bei mechanischer Reizung; jedoch ist eine blosse Berührung, soviel ich gesehen habe, nie im Stande, irgend eine Bewegung auszulösen. Dagegen klebt der Faden gewöhnlich an dem berührenden Glasfaden an, vermöge seiner mikroskopischen Haftorgane (Nesselkapseln), welche offenbar schon in Folge des leichten mechanischen Reizes der Berührung sich entladen. Dies ist also die allererste Art der Reaktion, welche wahrscheinlich auch bei chemischer Reizung nicht fehlt, sich aber hier natürlich der Beobachtung entzieht. Zu der lokalen Contraction des Fadens kommt es durch mechanischen Reiz nur dann, wenn man eine Stelle desselben mit der Glasspitze einige Male streicht. Dabei bewirkt man übrigens leicht eine Zerrung des sich anheftenden Fadens und damit eine Erschütterung des ganzen Thieres. Dies erschwert die Versuche bedeutend, da auf Erschütterung das Thier stets mit starken Bewegungen antwortet. Bei sorgfältigem Experimentiren lässt es sich aber doch zeigen, dass auch ohne Eintritt von Erschütterung die lokale Erregung des Fadens häufig in Gesammtirregung des Thieres übergeht, ganz wie bei chemischen Reizen. Jedenfalls sind aber die Randfäden der *Carmarina* mehr für chemischen als für mechanischen Reiz empfänglich, der Hauptsitz des mechanischen Sinnes ist, wie wir unten sehen werden, ein anderer.

Vergleicht man diese Ergebnisse an *Carmarina* mit den von Romanes an *Sarsia* gewonnenen, so ergibt sich ein wesentlicher Unterschied in der Reaktionsweise dieser beiden Thiere. Bei *Sarsia* nämlich geht die Erregung der Tentakel bei einigermaßen stärkerem Reize auf den Magenstiel (Polypite) über, wie Romanes

in folgenden Worten mittheilt (Philosoph. Transact. 1877. p. 694):

„When one of the four tentacles of *Sarsia* is very gently irritated, it alone contracts. If the irritation be slightly stronger, all the four tentacles, and likewise the polypite contract. If one of the four tentacles be irritated still more strongly, the bell responds with one or more locomotor contractions Lastly, the polypite is much more sensitive to a stimulus applied to a tentacle, or to one of the marginal bodies, than it is to a stimulus applied at any other part of the nectocalyx.“

Ein solches Uebergreifen der Erregung von den Tentakeln auf den Magenstiel habe ich bei *Carmarina hastata* nie bemerken können. Erst indirekt, wenn die Schwimmbewegungen beginnen, wird auch der Magenstiel in die Erregung hinein gezogen und bewegt sich lebhaft. Auf die operativen Versuche, welche Romanes an diese seine Beobachtungen anknüpft, sowie auf die Versuche an *Tiaropsis*, welche in einzelnen Beziehungen der *Carmarina* sich ähnlicher verhält, als *Sarsia*, komme ich unten an geeigneter Stelle zurück.

Ich erwähnte vorhin, dass Erschütterung einen Reiz für *Carmarina* bildet, und muss hierauf noch mit einigen Worten eingehen. Anstossen an das Thier, an dessen Behälter, oder sonstige plötzliche Bewegung des Wassers löst gewöhnlich starke Reaktion aus, bestehend in Aufschnellen aller Randfäden und energischen länger dauernden Schwimmbewegungen. Wenngleich die Randfäden diejenigen Theile des Thieres sind, welche auf die Erschütterung am frühesten und am auffälligsten reagiren, ist es mir doch sehr zweifelhaft, ob sie auch die Perceptionsapparate für den Erschütterungsreiz sind. Sie werden nämlich stets verkürzt und spiralig gewunden, sowie das Thier aus irgend einem Grunde (auch „spontan“) Schwimmbewegungen zu machen beginnt. Schwimmbewegungen bei schlaff herabhängenden Fäden kommen gar nicht vor, was gewiss zweckmässig ist, da die lang nachschleppenden Fäden bei den lebhaften Bewegungen des Thieres Schädigungen durch Hängenbleiben und auch schon durch den Wasserwiderstand in hohem Masse ausgesetzt wären. Die Fäden bleiben also so lange contrahirt, als die Schwimmbewegungen dauern. Ihre Verkürzung und Contraction scheint der stete Ausdruck der Erregung

des Thieres, oder speciell der Thätigkeit seines Ringnervensystems zu sein.

Als wirklichen Ort der Wahrnehmung einer Erschütterung könnte man vielleicht eher an die „Randbläschen“ denken, welche in der Zwölftzahl den Schirmrand umgeben und sonst wohl als Hörorgane bezeichnet werden. Letztere Bezeichnung dürfte in dem Falle wohl kaum das richtige treffen, wenn man unter „Hören“ nur die Wahrnehmung wirklicher Töne, Klänge und Geräusche verstanden wissen will. Zum mindesten müsste der Begriff Gehörssinn dann weiter gefasst werden, und die Wahrnehmungsfähigkeit für alle durchs Wasser zugeleiteten Erschütterungen bezeichnen. Denn gerade die gröberen Erschütterungswellen werden die für ein Wasserthier biologisch wichtigeren sein. Ihrem Baue nach (auf welchen ich hier nicht eingehen will, da ich die Kenntniss desselben um nichts vermehren kann) wäre es recht wohl denkbar, die Randbläschen als geeignete Organe für die Perception von Erschütterungswellen, gröberen wie feineren, zu betrachten. Andererseits liegt es nahe, jetzt, nachdem durch Untersuchungen von Delage, Verworn u. A. die sog. Otocysten verschiedener Wirbelloser als sensible Apparate zur Regulirung des Gleichgewichtes erkannt sind, ähnliches von den Randbläschen der Medusen zu vermuthen. Dass nach Entfernung sämmtlicher Bläschen keine offenkundigen Gleichgewichts- und Orientirungsstörungen eintreten, hat seinen leicht verständlichen Grund in der Thatsache, dass die Medusen, speziell auch Carmarina zu denjenigen, unter den Wasserthieren nicht seltenen¹⁾, Thieren gehören, deren gewöhnliche, unter normalen Bedingungen in der Ruhe stets eingehaltene „Gleichgewichtsstellung“ sich aus rein physikalischen Gründen, ohne Zuthun des Thieres von selbst herstellt, wenn sie gestört wurde. Eine todte Carmarina schwimmt in derselben Lage wie eine lebende (nur sinkt sie durch postmortale Wasseraufnahme nach unten). Welchen Werth sensible Apparate zur Orientirung über die Lage im Raume haben sollten, ist daher nicht ganz einzusehen. Doch kann, bei der weitgehenden Analogie im Bau der Randbläschen mit den Otocysten („Statocysten“ Verworn) anderer Wirbelloser, dies kein entscheidender Grund gegen die

1) Vergl. A. Bethe, Ueber die Erhaltung des Gleichgewichtes. Biol. Centralblatt. Bd. XIV. 1894.

Annahme sein, dass auch sie dem statischen Sinne dienen. Die Annahme, dass sie damit zugleich die Fähigkeit, Erschütterungswellen wahrzunehmen, wenn man will, zu hören, besitze, ist durchaus nicht abzuweisen. Ja ich glaube, man darf sagen, die Statocysten werden immer schon aus rein physikalischen Gründen für Erschütterung empfindliche Organe darstellen. Das ihrem Baue zu Grunde liegende Princip ist bekanntlich im Allgemeinen¹⁾ folgendes: In einer von einem Sinnesepithel ausgekleideten Höhlung liegt mehr oder weniger frei beweglich ein spezifisch schwerer Körper (der Otolith oder Statolith), dessen Bewegungen die haarförmigen Fortsätze der Sinneszellen erregen. Wie nun Lageveränderungen des Thieres eine langsame und wenig energische Verschiebung des Statolithen zur Folge haben werden, so wird eine solche in rascherer Weise bei jeder Erschütterung erfolgen, ja, wenn der Apparat empfindlich genug ist, sogar durch Schallwellen bewirkt werden können. So wird das Sinnesorgan im Dienste dreier Theilfunktionen des mechanischen Sinnes stehen, ohne dass freilich nach den bisherigen Erfahrungen zu sagen wäre, ob eine, und welche derselben die Hauptfunktion des Organes darstellt. Es ist gewiss nicht zutreffend, wenn man glaubt, mit dem Nachweis des Funktionirens im Dienste des statischen Sinnes sei für die Statocysten z. B. der Ctenophoren und der Crustaceen ausgeschlossen, dass dieselben nebenher (oder als Hauptfunktion?) zur Wahrnehmung von Erschütterungswellen irgend welcher Art dienen. Beides kann neben einander bestehen.

Merkwürdig ist bei *Carmarina* die hochgradige Empfindlichkeit gegen mechanischen Reiz in einer Region der Haut, welche gegen chemischen Reiz absolut unempfindlich ist. Es ist das die ganze Subumbrella sammt dem Magenstiel. Die Haut der ganzen Unterseite des Schirmes, welche in den Magenstiel direct übergeht, ist eine empfindliche Aufnahmestelle schon für ganz schwache mechanische Reize (Berührung), was sich in einer charakteristischen Reaction äussert.

1) Gerade bei *Carmarina* findet eine Abweichung im Bau dieser Organe statt, welche jedoch nicht wesentlich ist.

Berührt man nämlich mit einem entsprechend gebogenen Glasfaden (mit Knöpfchen) eine beliebige Stelle der Subumbrella, so tritt, nach einer Latenzzeit von 1–3 Sec., eine kräftige Bewegung des Magenstieles nach der Seite hin ein, wo die Berührung stattfand.

Auf den ersten Anblick hat man den Eindruck, als wolle das Thier mit seinem beweglichsten Theile den lästigen Reiz wegweisen, wie ein Rind mit dem Schwanze nach einer es belästigenden Fliege schlägt.

Ich bemerkte diese Reaction zuerst an der Stelle, welche dem Ursprunge eines Randfadens auf der Innenseite gegenüberliegt, indem ich die Ringnerven zu reizen versuchte. Berührt man eine solche Stelle (wozu es eines Glasfadens von complicirter Krümmung bedarf), so erfolgt mit mathematischer Sicherheit ein Ausschlag nach dieser Seite. Wechselt man den Ort der Berührung, so kann man den Magenstiel bald nach hier, bald nach da ausschlagen lassen. Anfangs glaubte ich damit das Centralorgan gereizt zu haben, fand aber bald, dass jede Stelle der Subumbrella zur Auslösung dieser Reaction geeignet ist. Berührt man den Magenstiel auf einer Seite, so krümmt er sich sofort nach dieser Seite hin (concav). Prüft man, von der Basis des Magenstieles zu dessen Spitze (dem Munde) fortschreitend, wie weit sich die Reizbarkeit erstreckt, so bemerkt man, dass dieselbe erst nahe dem unteren Ende aufhört, an jener Stelle, wo der Stiel eine kleine kugelige Auftreibung (Magen Fig. 3 b) zeigt. Der Grad der Empfindlichkeit scheint mir vom Rande der Subumbrella zum Magenstiel hin abzunehmen. Doch sind die Differenzen in der Erregbarkeit keine bedeutenden.

Wenn man eine deutliche Reaction erhalten will, muss die Berührung einige Zeit, d. h. etwa eine Sekunde dauern. Berührt man nur einen Augenblick, so kommt nur eine schwächere, unvollständige Reaction zu Stande.

Wichtig scheint mir folgendes: Lässt man den berührenden Glasfaden am Magenstiel angelegt, so krümmt sich dieser um den Faden herum und umschlingt ihn völlig. Dies geschieht überhaupt mit jedem Gegenstande, der den Magenstiel berührt; zuweilen geschieht es, dass derselbe bei lebhaften Bewegungen des Thieres mit einem oder mehreren der Randfäden in Berührung kommt und dann auch diese umschlingt. Rasch aber, wahrscheinlich

durch die Nesselorgane gereizt, lässt er sie wieder los, während er andere Gegenstände länger umschlungen zu halten pflegt. Der ganze Vorgang macht den Eindruck, als ob hier ein reflexartig und automatisch functionirender Mechanismus vorhanden wäre, der dazu dient, alles zu ergreifen und festzuhalten, was den langen Magenstiel berührt. Dabei wäre freilich unerklärt, wozu die Empfindlichkeit der ganzen Subumbrella von Nutzen sein könnte; man müsste annehmen, dass auch Gegenstände, welche unter den Schirm gelangen und dessen Unterseite berühren, von dem zu einem Greiforgan ausgebildeten Magenstiel erfasst werden sollen. Nicht selten habe ich beobachtet, dass, wenn ich den Magenstiel durch Berührung der Subumbrella zu starkem Ausschlag veranlasst hatte, er bis zur Berührung mit dem Schirmrande kam; diese Berührung wirkte abermals als Reiz, der Stiel krümmte sich noch weiter, jetzt in kleinerem Kreise nach oben, so dass er den Schirmrand förmlich umgriff, wie wenn es ein fremdes Thier oder ein sonstiges fremdes Objekt wäre. Offenbar erfolgt die concave Krümmung nach der Seite des berührenden Gegenstandes hin vollkommen zwangsmässig, ganz ähnlich wie diejenige der Pflanzenranken, welche sich auf Contactreiz hin um den sie berührenden Gegenstand herumschlingen. Ja, auch ein an seiner Basis abgeschnittener Magenstiel umschlingt noch ganz in derselben Weise jeden ihn berührenden Gegenstand, und kann (noch am Tage nach dem Abschneiden) durch abwechselndes Berühren auf der einen und der anderen Seite zu lebhaftem Umberwälzen veranlasst werden.

Die mannigfachen Eigenthümlichkeiten dieser soeben beschriebenen Reactionen legen es nahe, darnach zu fragen, welcher Art der hierbei sich abspielende Reizvorgang ist, ob man es mit Muskel- oder Nervenreizung oder etwa mit der Erregung von Zellen centraler Funktion zu thun habe. Die Art der Reaction selbst giebt über diese Frage keine Auskunft; nur soviel scheint mir erkennbar, dass bei jenen Reaktionsbewegungen die Mitwirkung des als Centralorgan betrachteten Nervengürtels, welcher in zwei Ringen den Schirmrand umzieht, nicht nothwendig ist, dass sie sich vielmehr sicherlich ohne Betheiligung dieses sogenannten¹⁾ Centralorganes abspielen. Einen Beweis für die Unab-

1) In diesem Worte soll nicht der Zweifel ausgedrückt sein, dass wir in den Nervenringen ein nervöses Centralorgan vor uns haben, sondern ich

hängigkeit der Bewegungen des Magenstieles von dem Ringnervensystem führte ich oben schon gelegentlich an, nämlich die Thatsache, dass ein abgeschnittener, also vom Ringnerven völlig getrennter Magenstiel ganz genau ebenso reagirt, wie einer, welcher sich noch am unverletzten Thiere befindet.

Im gleichen Sinne sprechen folgende Versuche, welche ich wiederholt und stets mit dem gleichen Erfolge ausgeführt habe.

Es kam mir darauf an, festzustellen, ob eine Verletzung der oberflächlichen Schichten der Subumbrella die Leitung einer Erregung aufhebt, welche peripher (im geometrischen Sinne!) von dieser Verletzung, also zwischen Schirmrand und der verletzten Stelle durch mechanischen Reiz erzeugt wird. Die Figur 5 stelle schematisch eine *Carmarina*, von unten (der Subumbrellarseite) gesehen, vor. Legte ich nun bei *a* einen 8—10 mm langen (gleichgültig ob flachen oder tiefen) Schnitt dem Rande concentrisch durch die Subumbrella an, und berührte nach einiger Zeit die Stelle *b*, so trat die gewöhnliche Reaction, bestehend in dem Ausschlage des Magenstiels (*c*) in der Richtung *cb* unverändert, höchstens vielleicht ein wenig abgeschwächt und verzögert ein.

Dies beweist mit Sicherheit, dass die Erregungsleitung nicht rein radiär verläuft, und dass die Reaction sicher nicht auf mechanischer Reizung im Verlaufe von Nerven, die Ringnerv und Magenstiel direct verbinden, beruht.

Wurde nun der Schnitt nach beiden Seiten etwa so weit verlängert, dass er 20 mm lang war, so war jetzt die Leitung von *b* nach *c* vollständig unterbrochen.

Dies beweist mit Sicherheit, dass die in *b* erzeugte Erregung keinen Weg nach *c* mehr finden kann, zum mindesten keinen Weg, auf welchem sie nicht so stark abgeschwächt würde, dass sie nicht mehr stark genug ist, um eine Reaction des Magenstieles zu erzeugen¹⁾.

glaube nur, diese Thiere haben kein Centralorgan in dem Sinne, wie es das Wirbelthier-Grosshirn ist, sondern statt dessen mehrere Centren niederer Ordnung. Ein solches ist der Nervenring, welcher offenbar nur oder vorzugsweise nur die Bewegung der Schwimmglocke und die Association der von den Randfäden und Randkörpern zugeleiteten Erregungen beherrscht. Der Magenstiel ist fast selbständig.

1) Man konnte, namentlich wenn *b* sehr nahe dem Schirmrande lag,

Sicher ist also, dass die Erregung, um vom Schirmrande zum Magenstiel zu gelangen, nicht nothwendig den radiären Weg einschlagen muss, sondern dass sie beträchtlich seitlich „diffundiren“ kann, also auch auf einem Umwege zum Ziele gelangt, sofern nur der trennende Schnitt nicht zu lang ist, genauer: solange der zu dem (concentrisch der Peripherie verlaufenden) Schnitte gehörige Winkel nicht etwa $\frac{1}{6}$ des Kreisumfanges erreicht. Bei dem sechsstrahligen Bau dieser Rüsselqualle möchte diese Zahlenangabe ($\frac{1}{6}$) vielleicht wichtig erscheinen, indem man daran denken könnte, dass in nervöser Beziehung die sechs Sektoren der Subumbrella vollständig oder in gewissem Masse von einander unabhängig seien, indem das in oder unter der Haut gelegene Nervensystem jedes Sektors mit demjenigen der benachbarten Sektoren nur wenige oder keine Anastomosen eingeht. Dieser Gedanke scheint mir aber nicht zutreffend und zwar wegen folgender Ueberlegung: Angenommen, ein Schnitt von $\frac{1}{6}$ Kreisumfangslänge habe die physiologische Verbindung zwischen Rand und Centrum des Schirmes völlig aufgehoben, nachweisbar durch das Experiment, so müssten wir voraussetzen, dass dieser Schnitt gerade einen der 6 Sektoren durchtrennt habe. Hätten wir nun anfangs den Schnitt um $\frac{1}{12}$ des Kreisumfanges weiter nach rechts gelegt, so dürfte dieser Schnitt (der zwei Sektoren je zur Hälfte durchtrennen würde) in keinem der beiden Sektoren die Verbindung zwischen Rand und Centrum aufheben. Ich habe Versuche in diesem Sinne wiederholt gemacht und gefunden, dass es ganz gleichgültig ist, an welcher Stelle des Kreisumfanges der Schnitt angelegt wird, ob er z. B. eine Genitalplatte und einen Radialcanal durchsetzt oder nicht; wenn er nur die angegebene Breite hat, unterbricht er die Leitung. Daraus folgt, dass die vom Rande zum Magenstiel laufende Er-

daran denken, die Erregung hätte sich den nahe gelegenen Ringnerven mittheilen und nun an beliebiger anderer Stelle den radiären Weg einschlagen können. Teleologisch lässt sich das Nichteintreten dieser Art von Erregungsleitung wohl verstehen: Wäre eine Leitung auch in der Richtung *c b*, d. h. zum Ringnerven hin, möglich, dann würde auch beim unverletzten Thiere eine bei *b* gesetzte Erregung in den Ringnerven übergehen und könnte zum Magenstiel von einer Seite aus gelangen, wo gar nicht gereizt war, und es wäre somit der ganze (uns freilich noch recht dunkle) Zweck des Mechanismus verfehlt, vermöge dessen Reizung der Subumbrella auf den Magenstiel überhaupt influirt.

regung von dem directen Wege um einen bestimmten Winkel seitlich abweichen kann, welcher nach meiner ungefähren Schätzung etwa 40° (jederseits) nicht übersteigt.

Nach der oben mitgetheilten Beobachtung, dass ein abgeschnittener Magenstiel noch unverändert reagirt, bedarf es kaum mehr der Bemerkung, dass durch den beschriebenen Schnitt in der Subumbrella die Empfänglichkeit für mechanischen Reiz an denjenigen Theilen gar nicht leidet, welche zwischen Schnittstelle und Magenstiel liegen, dass also, in obiger Figur, ein Reiz bei *d* unverändert wirksam ist.

Aus alledem geht deutlich hervor, dass die ganze Bewegung des Magenstieles, sowie die Erregbarkeit der Subumbrella von dem ringförmigen Nervensystem am Schirmrande unabhängig ist. Ueberhaupt besteht für diese Theile offenbar kein motorisches Centrum, sondern der Reiz wird auf direktestem Wege in Bewegung übersetzt. Man könnte daher an Neuromuskelzellen denken¹⁾. Da aber die Reizung der Subumbrella, welche selbst nicht motorisch reagiren kann, von einer Reaction des Magenstiels gefolgt ist, muss nothwendig ein Erregung leitendes Gewebe in der Subumbrella und dem Magenstiel vorhanden sein. Da nicht nur geradlinige directe Leitung, sondern auch eine seitliche Ausbreitung der Erregung erfolgt, muss ein subcutaner Nervenplexus das anatomische Substrat der beschriebenen Reizvorgänge sein. Dies stimmt ja auch mit den auf rein anatomischem Wege gefundenen Thatsachen ganz gut, wie sie namentlich von Eimer beschrieben worden sind. Da im Epithel der Subumbrella nach Eimer sich zahlreiche Sinneszellen finden, hat man nicht nöthig, an direkte Reizung der unter dem Epithel verlaufenden Nervenfasern zu denken, sondern wir haben hier offenbar wirkliche Sinnesthätigkeit, vermittelt durch epitheliale Sinneszellen, vor uns. Dabei bleibt freilich die auch in diesem Jahre von mir wieder bestätigte Thatsache, dass chemische Reize in dieser Gegend so gänzlich versagen, höchst auffallend.

Anschliessend an die Versuche mit Durchschneidung der Subumbrella machte ich einige weitere mit radiären Einschnitten vom Rande aus, ähnlich den seinerzeit von Eimer und Romanes gemachten Versuchen.

1) Solche beschreibt Eimer l. c. (p. 233) gerade aus der Subumbrella von *Carmarina*.

Die Schnitte wurden mit einem scharfen Messer stets von aussen nach innen geführt, durchtrennten das Velum, den Schirmrand und drangen in die Substanz des Schirmes $\frac{3}{4}$ bis 1 cm tief ein. Die Resultate der zahlreichen Versuche stimmten stets gut mit einander. Nach jedem Schnitte bedurfte das Thier einiger Minuten, um sich zu beruhigen.

Legte ich nur einen Schnitt an, der in der Mitte zwischen zwei Randfäden sich befand, so war am Verhalten des Thieres gar nichts geändert; weder die Bewegung noch die Reizbarkeit war irgendwie beeinträchtigt. Anders war es dagegen, wenn zu beiden Seiten eines Randfadens eingeschnitten wurde, so dass ein mit einem Faden versehener Lappen gebildet war (Fig. 6), der in sich ein Stück Ringnerv enthielt, von dem übrigen Ringnerven aber abgetrennt war. Auch nach dieser Operation bewegte sich zwar das Thier noch rhythmisch, bei genauerem Zusehen konnte man aber bemerken, dass der isolirte Randlappen oft nur passiv mit dem Haupttheile der Schwimmglocke sich mitbewegte. Dies war namentlich im Beginne der Schwimmbewegungen zu erkennen, wo zuweilen nur die übrigen $\frac{5}{6}$ des Umfanges ihre normalen rhythmischen Schläge ausführten, während das sechste fast still stand und erst bei der dritten oder vierten Contraction so in die Bewegung mit hineingezogen wurde, dass man nichts deutliches mehr von einer Schädigung merkte. Am auffallendsten aber waren die zuweilen beobachteten rhythmischen Bewegungen des Randlappens *a* bei stillstehenden übrigen Theilen des Schirmes. Der Theil *a* vollführte dann seine (für die Bewegung des ganzen Thieres wirkungslosen) Schläge in beträchtlich rascherem Tempo, als es dem Rhythmus des unversehrten Thieres entsprochen hätte.

An Thieren, welchen ich 6 Einschnitte je in der Mitte zwischen zwei Randfäden beigebracht hatte, beobachtete ich die merkwürdige Thatsache, dass in der ersten halben Minute gar keine rhythmischen Bewegungen mehr eintraten, von diesem Zeitpunkte an begannen sie aber wieder¹⁾ und die Schwimmbewegungen traten, erst schwach, dann immer kräftiger auf. Dabei bot das Thier einen charakteristischen Anblick: Die 6 Randlappen, je

1) Ich muss hinzufügen, dass die bisher erwähnten Operationen, das Ausführen von 1 oder 2 Schnitten, nie auch nur vorübergehend gelähmt hatten, sondern im Gegentheil zu heftigen Bewegungen Anlass gaben.

durch einen 1 cm tief eindringenden Schnitt getrennt, bewegten sich, meistens ganz unabhängig, regellos abwechselnd schlagend, so dass der Erfolg für die Bewegung des ganzen Thieres gering war. Nach etwa 3 oder 4 Schlägen jedes Lappens pflegte dann aber eine gemeinsame Contraction des ganzen Schirmes zu folgen, welche alle Lappen annähernd gleichzeitig nach innen trieb, und ihren Sitz natürlich nicht mehr in dem durchschnittenen Schirmrande, sondern höher oben im Schirm haben musste. Leider starben die Thiere bald, so dass längere Beobachtung unmöglich war.

Von Interesse ist es, dass die radiären Schnitte auch sensible Störungen machen, freilich in ganz anderer Weise als die dem Schirmrande concentrischen Schnitte in der Subumbrella. Es ist die Weiterleitung der in den Randfäden erzeugten Erregungen, welche durch die radiären Schnitte unterbrochen wird. Wie aber ein radiärer Schnitt motorische Störungen nicht hervorruft, so auch keine sensiblen, sondern diese treten erst ein, wenn rechts und links von einem Randfaden eingeschnitten wird. Reizt man einen in dieser Weise von der Verbindung mit den übrigen getrennten Faden chemisch oder mechanisch, so kommt zwar die lokale Reaktion noch ganz wie sonst zu Stande, d. h. der Faden contrahirt und verdickt sich an der Reizstelle, schnellst auch korkzieherförmig in die Höhe, aber damit ist die Reaktion zu Ende. Die übrigen Fäden betheiligen sich an derselben gar nicht, sie bleiben regungslos hängen, wie wenn das Thier gar nicht gereizt worden wäre; auch kommt es nicht zu Schwimmbewegungen¹⁾.

Umgekehrt geht auch Erregung eines der übrigen 5 Fäden nicht auf den von diesen abgetrennten sechsten über. Jene 5 reagiren aber noch gemeinsam, wie beim unverletzten Thiere, d. h. wenn einer von ihnen gereizt wird, zucken auch die anderen 4 in die Höhe, und die Schwimmbewegungen beginnen. Durch diese letzteren wird dann der sechste, bisher ruhig gebliebene Faden erschüttert, und nun schnellst auch er auf, indem er so indirekt in die Erregung des ganzen Thieres hineingezogen wird.

1) Auffallenderweise habe ich auch nie Schwimmbewegungen, d. h. rhythmische Schläge des Randlappens bemerkt, dessen Faden gereizt war. Ich habe solche nur scheinbar spontan auftreten sehen, nicht als Reaktion auf Reiz.

Als Schluss aus diesen Experimenten ergibt sich Folgendes: Die Association zwischen den durch die einzelnen Randfäden vermittelten Erregungen erfolgt im Schirmrande, also jedenfalls in den Ringnerven. Eine diametrale nervöse Verbindung der einzelnen Schirmrandtheile besteht nicht.

Die Coordination der Bewegungen der Schwimglocke erfolgt ebenfalls durch Vermittelung der Ringnerven, doch ist die Fähigkeit, rhythmische Bewegungen auszuführen, nicht an die Integrität des geschlossenen Ringes gebunden, vielmehr vermögen selbst kleine Theile der Glocke, sofern sie ein Stück unversehrten Ringnervs enthalten, rhythmische Bewegungen auszuführen.

Bezüglich der Reizbarkeit der Tentakel habe ich noch zu bemerken, dass abgeschnittene Tentakel oder Theile von solchen wohl noch die lokale Contraction (in freilich undeutlicher Weise), nie aber das rasche Zusammenzucken und die spiralförmige Krümmung zeigen. Zu dem Zustandekommen der letzteren bedarf es offenbar eines durch eine sensible Erregung ausgelösten rückläufigen Impulses, dessen funktionelles Centrum im Nervenringe zu suchen ist.

Es dürfte von Interesse sein, diese im Vorstehenden mitgetheilten Versuche an *Carmarina* mit den Ergebnissen zu vergleichen, welche *Romanes* an *Tiaropsis indicans* gewonnen hat. Die ebenso sorgfältigen, wie mannigfaltig und sinnreich variirten Versuche dieses Forschers hatten vorzugsweise den Zweck, die Nervenbahnen und speciell die motorische Innervation der Medusen zu erforschen, eine Frage, welche ich bei meinen Versuchen und den vorliegenden Erörterungen nur streifen konnte, da für mich die Untersuchung der Sinnesäusserungen im Vordergrund stand, und mir ausserdem die interessanten Untersuchungen *Romanes* erst nachträglich dem Inhalte nach bekannt wurden. Ich erwähnte schon oben, dass der von *Romanes* bei *Sarsia* beobachtete physiologische Zusammenhang zwischen Tentakeln und Magenstiel bei *Carmarina* fehlt. Bei dieser Meduse stehen die beiden Organe, welche am auffälligsten Beeinflussbarkeit durch Reize zeigen, Schirmrand mit Tentakeln einerseits, Subumbrella und Magenstiel andererseits, ziemlich selbständig neben einander. Dagegen finden die von *Romanes* an *Tiaropsis* gemachten Beobachtungen bei

Carmarina ihr Analogon, freilich nicht ohne einige interessante Abweichungen.

Den Namen *Tiaropsis indicans* hat *Romanes* diesen Thieren wegen folgender physiologischer Eigenschaft gegeben (welche nicht, wie *Romanes* glaubt, dieser Meduse allein eigenthümlich ist, sondern auch *Carmarina* und vielleicht vielen *Geryoniden* zukommt). *Romanes* beschreibt die Reaction der *Tiaropsis* wie folgt (p. 700): „Now if any part of the nectocalyx be irritated, the following series of phenomena takes place. Shortly after the application of the stimulus, the large polypite suddenly contracts, the appearance presented being that of an exceedingly rapid crouching movement. The crouching attitude in which this movement terminates continues for one or two seconds, after which the organ begins gradually to resume its former dimensions.“ Nun kommt der hauptsächlichste Unterschied gegen *Carmarina*. „Concurrently with these movements on the part of the polypite, the portion of the nectocalyx which was irritated has been gradually bending inwards towards the polypite, and by the time that the latter has again become fully extended, the portion of the nectocalyx in question has bended inwards as far as it is able.“ Wie aus meiner obigen Schilderung hervorgeht, bleibt der Schirm selbst bei Reizung der Subumbrella von *Carmarina* völlig unbeweglich. Es bewegt sich nur der Stiel gegen den Schirm. „The polypite now begins to deflect itself towards the bent-in portion of the nectocalyx; and this deflection continuing with a somewhat rapid motion, the extremity of the polypite is eventually brought, with unerring precision, to meet the in-bent portion of the nectocalyx.“

Während bei *Carmarina* nur ein Ausschlag des Stieles nach der Seite auf Berührung erfolgt, legt sich das Ende des Stieles von *Tiaropsis* an die Berührungsstelle an, ja wenn mehrere Berührungen erfolgten, nacheinander an die einzelnen Berührungsstellen. Wie bei *Carmarina* biegt sich auch bei *Tiaropsis* der vom Schirm abgeschnittene Stiel gegen die Seite hin, wo er berührt wurde. Es muss also in ihm selbst erstens das functionelle Centrum der Bewegung liegen, zweitens aber auch das Organ, welches die Fähigkeit hat, den Reiz zu localisiren.

Ohne hier auf die hochinteressanten weiteren Experimente von *Romanes* eingehen zu können, muss ich nur noch auf einen

Punkt hinweisen, der einen wesentlichen Unterschied zwischen *Carmarina* und *Tiaropsis* bezeichnet. Ich erwähnte oben, dass ein 1 cm langer Schnitt in der Subumbrella die Leitung vom Rande derselben zum Magenstiel nicht unterbricht, dass er vielmehr etwa doppelt so lang sein muss, um zu verhindern, dass eine Berührung ausserhalb desselben von einem prompten Ausschlag des Stieles nach der berührten Seite hin beantwortet werde. Anders ist es nach Romanes bei *Tiaropsis*. Er macht einen kleinen Schnitt, der nach seiner Zeichnung nur ganz wenige Millimeter lang ist. Darnach ist der Stiel „no longer able to localize the seat of irritation, continues able to perceive that a stimulus is being applied in the bell somewhere. This shows that while the connexions on which the localizing function depend are radial, there are other connexions between the bell and polypite which are not radial“ (p. 748). Wird peripher von einem solchen Schnitte gereizt, so geräth der polypite zwar auch in Bewegung, aber bewegt sich nicht nach der Reizstelle hin, sondern sucht gewissermassen an der Unterseite des Schirmes nach der Reizursache umher; „the polypite actively dodges about from one part of the bell to another, applying its extremity now to this place and now to that one, as if seeking in vain for the offending body. If the stimulation is persistent, the polypite will every now and then pause for a few seconds, as if trying to decide from which direction the stimulation is proceeding, and will then suddenly move over and apply its extremity, perhaps, to the point that is opposite to the one which it is endeavouring to find“ (p. 703).

Carmarina besitzt einen geringeren Grad von Localisationsfähigkeit für Reize an der Subumbrella, aber dieselbe wird erst durch einen breiten Einschnitt vernichtet. Damit ist dann auch schon überhaupt die Fähigkeit erloschen, eine Erregung zum Magenstiel gelangen zu lassen. Es fehlen ihr also offenbar die bei *Tiaropsis* vorhandenen rein radialen Faserzüge.

Von Interesse wäre es gewesen, den von Häckel vermuthungsweise als Tast- oder Geschmacksorgan bezeichneten Zungenkegel mechanisch und chemisch zu reizen, um die Berechtigung dieser Vermuthung zu prüfen. An meinen lebenden *Carmarinen* habe ich denselben aber überhaupt nicht zu Gesicht bekommen.

3. Actinien (vergl. Fig. 7. Taf. VII).

Von Actinien zog ich folgende Arten zu meinen Versuchen heran: *Adamsia Rondeleti*, *Aiptasia saxicola*, *Heliactis bellis*, *Cerianthus membranaceus*, ab und zu auch *Anemonia sulcata* und *Actinia Cari*.

Als allgemeines Ergebniss kann bezüglich aller dieser (und wohl der meisten anderen) Arten hingestellt werden, dass die Empfindlichkeit für alle Reizarten bei ihnen localisirt, nicht diffus verbreitet ist, dass die Tentakel der hauptsächliche Sitz dieser Empfindlichkeit sind, und dass die übrige Körperbedeckung nur geringfügige Sensibilitätsäusserungen zu erkennen giebt.

Dies hatte ich früher schon für chemische Reizungen feststellen können, die folgenden Beobachtungen werden aber zeigen, dass auch der mechanische Sinn in ähnlicher Weise localisirt ist, wie der chemische. Während allerdings für mässig starke chemische Reize ganz ausschliesslich die Tentakel empfänglich sind, besteht eine gewisse geringe Reizbarkeit durch mechanische Einwirkungen auch an anderen Stellen. Doch überwiegt auch für diese Erregungsart die Empfindlichkeit der Tentakel so sehr über diejenige der übrigen Haut, dass zunächst nur sie ins Auge fällt, und dass es sorgfältiger Prüfung bedarf, um mechanische Reizbarkeit auch noch an anderen Stellen nachzuweisen.

Das Mauerblatt (Fig. 7a) und die Mundscheibe (b) einer *Aiptasia* oder *Heliactis* konnte ich (mittelst der von mir gewöhnlich verwendeten Glasspitzen) berühren, bestreichen, ja sogar leise stechen, ohne eine sichtbare Reaktion auszulösen; höchstens wurden die Thiere passiv ein wenig bewegt, was sie indessen nicht zu stören schien. Ein wenig anders verhält sich *Adamsia*; eine blosser Berührung erregte zwar auch sie nicht, dagegen pflegte diese Actinie ihren Tentakelkranz mit einem plötzlichen Rucke einzuklappen, wenn ich mehrmals über die Haut des Mauerblattes hinstrich. Ich habe indessen die Vermuthung, dass dies zum grossen Theil auf der unvermeidlichen Erschütterung beruht, gegen welche gerade *Adamsia* sehr empfindlich ist. Es kam nämlich auch vor, dass die Actinie sich zusammenzog, wenn ich nur über das Schneckenhaus, auf welchem sie angewachsen ist, hinstrich. Da indessen in

diesem letzteren Falle die Reaktion nicht so sicher eintrat, wie wenn ich über die Haut etwas kräftig hinstrich, möchte ich doch glauben, dass in derselben für mechanischen Reiz empfängliche Sinnesorgane vorhanden sind. Weil thermische und chemische Reizungen hier ganz versagen, müssten diese Sinnesorgane spezifische, für den mechanischen Reiz angepasste sein. In Anbetracht dessen, dass es doch verhältnissmässig starker (wenn auch noch keineswegs verletzender) mechanischer Reize bedarf, um deutlich zu wirken, könnte man auch daran denken, dass nur subcutan gelegene Nerven hierbei erregt würden, wobei es also im Epithel gelegener Sinneszellen nicht bedürfte¹⁾. Auf der anderen Seite möchte ich aber aus dem Ausbleiben einer Reaktion bei blosser Berührung nicht gerade schliessen, dass ein solcher Berührungsreiz auf der Haut für das Thier nicht wahrnehmbar sei. Es könnte etwas ähnliches vorliegen, wie am Mundrande der Beroë (s. o.), und wie ich es auch für die Fusscheibe der Actinien annehme: Diese Theile werden normalerweise oft von mechanischen Reizen getroffen, und es liegt kein Grund vor, sie denselben zu entziehen, solange sie nicht allzu heftig sind. Das Mauerblatt ist nun allerdings nicht, wie die Fusscheibe, „dazu bestimmt“, häufig mit festen Gegenständen in Contact zu kommen, doch wird dies, zumal bei *Adamsia*, deren Wohnsitz durch den darin wohnenden Einsiedlerkrebse eine eigene Lokomotion hat, nicht allzu selten eintreten.

Ich muss es also unentschieden lassen, ob man der Haut des Mauerblattes die Fähigkeit zur Ausübung mechanischer Sinnes-thätigkeit zu- oder absprechen soll; sicher ist, dass von derselben bei *Aiptasia* und *Heliactis* nichts, bei *Adamsia* nicht viel zu merken ist. Bei *Cerianthus* liegt nur ein kleiner Theil der Haut frei, der andere steckt in der membranösen, mit Sandkörnern untermischten Röhre, und ist Berührungen nicht zugänglich. Was aber freiliegt, ist ganz unempfindlich. Aehnlich

1) Ich unterlasse es mit Absicht, auf die in ziemlicher Anzahl vorliegenden Angaben über die Sinneszellen der Actinien und der anderen Coelenteraten einzugehen, da sich Beziehungen zwischen ihrer Gestaltung und ihrer Funktion vorläufig noch nicht auffinden lassen. Hiefür sind die experimentellen Untersuchungsmethoden bisher zu wenig in Anwendung gebracht worden.

ist es mit zwei anderen Actinienarten, welche ich gerade zu diesen mechanischen Reizversuchen nur wenig herangezogen habe, *Anemonia sulcata* und *Actinia Cari*; auch bei ihnen ist das Mauerblatt sehr wenig empfindlich.

Eine beträchtlichere Sensibilität besitzt bei einigen Arten der Sohlenrand (Fig. 7c), die Kante, an welcher das Mauerblatt in die Fuss Scheibe übergeht. Bei *Adamsia* braucht man diese Stelle, welche dem Schneckenhause als ziemlich dünne Platte aufsitzt, nur etwas kräftig zu drücken oder zu stechen, um sofort, auch ohne Erschütterung, Retraktion des Tentakelkranzes zu erzielen.

Eine für die Reizung gerade des Fussrandes charakteristische Reaktion zeigt *Aiptasia*, welche sich überhaupt wegen ihrer prompten Reaktionen zu allen diesen Versuchen besonders eignet. Die Folge der Berührung jener Stelle ist sofortige Verkürzung des ganzen Thieres; mit einem plötzlichen Rucke wird die Tentakelkrone der Basis des Körpers genähert, welcher dabei eine mehr kugelige Gestalt annimmt (Fig. 8 und 9). Die Tentakel pflegen während dessen ausgestreckt zu bleiben. Die Reaktion ist eine zwangsmässige, sie tritt regelmässig bei jedem Versuche ein; nur dürfen die Versuche sich nicht zu rasch folgen.

Bei *Heliactis bellis* konnte ich eine Bewegung vom Sohlenrande aus nicht auslösen; dieser ist bei genannter Actinie häufig etwas aufgekrümmt, so dass nicht die ganze Sohle den Boden berührt.

Die Sohle der untersuchten Arten zeigte mir bei darauf hienzielenden Experimenten niemals Merkmale von Empfindlichkeit für mechanische (oder sonstige) Reize. Gleichwohl ist nicht zu bezweifeln, dass sie eine solche in gewissem Sinne besitzt. Da sie in den meisten Fällen dazu dient, dem Thiere das Anheften an eine feste Unterlage zu ermöglichen, ist es nothwendig, dass sie von derselben in irgend einer Weise beeinflusst werde, denn das Anheften ist ja nicht ein einfach passives Ankleben, sondern eine aktive Befestigung. Ganz besonders wird mechanische Erregbarkeit der Sohle vonnöthen sein, wenn die Thiere, wie ich es an *Anemonia* öfters gesehen habe, wandern, indem sie mittelst der Sohlenmuskulatur kriechen, wie Schnecken. Uebrigens soll nicht behauptet werden, dass hierbei Nervenirregung und Nervenleitung nothwendig sei, sondern schon ein primitives System von Neuro-muskelzellen, ja schon eine Schicht unter dem Epithel gelegener

Muskulatur würde ausreichen, um das Sich-Anheften und das Anpassen an die Unterlage zu erklären. Der von der letzteren ausgeübte mechanische Reiz kann direkt etwaige Neuromuskelnzellen oder auch durch ein indifferentes Epithel hindurch einfache Muskelzellen erregen und zu entsprechenden Bewegungen veranlassen. Damit eine Actinie wandere, dazu ist ein das Thier als Gesamtheit betreffender Trieb nothwendig; damit aber während des Kriechens die Sohle sich dem Boden anpasse und denselben nicht verlasse, dazu reicht eine lokale Irritabilität der Sohle aus, dazu bedarf es also keiner Nerven.

Dafür dass die Sohle keine durch Nerven vermittelte Sensibilität besitze, darf die erwähnte Thatsache nicht ins Feld geführt werden, dass Berührung der blossliegenden Sohle keine Reaktion auslöst. Die Sohle ist an Berührung so sehr gewöhnt, ja geradezu auf sie angewiesen, dass es nicht Wunder nehmen kann, wenn sie auf experimentell erzeugte Berührungen nicht mit Bewegung antwortet.

In gleicher Weise für mechanische wie für chemische Reize unempfindlich ist die Umgebung des Mundes, welche meist wulstig vorgebuchtet ist, und überhaupt der grösste Theil der bei vertikaler Stellung des Thieres nach oben gekehrten Mundscheibe. Schon früher habe ich Mittheilung von jenem interessanten und überraschenden Experimente gemacht, welches darin besteht, dass man einer Actinie (*Adamsia*, *Actinia*, *Heliactis*) ein Stück ihrer liebsten Nahrung, ein Stück Fisch- oder Krebsfleisch auf den Mund legt, wie Fig. 10 es veranschaulicht: — das Thier merkt gar nichts davon. Es könnte in dieser Stellung verhungern, mit der Speise auf dem Munde. Erst wenn die Tentakeln von dem mechanischen oder chemischen Reize der Speise getroffen werden, ergreift das Thier diese und bringt sie in seinen Verdauungsraum. Die weiteren Versuche, die ich früher mitgetheilt habe, bewiesen aufs deutlichste, dass dies sonderbare Verhalten von der ausschliesslichen Lokalisation des Geschmackssinnes in den Tentakeln herrührt. Ich habe bei anderen Thieren unterschieden zwischen äusseren und inneren Schmeckorganen, von denen die ersteren ausserhalb, die letzteren innerhalb des Mundes sich befinden. Kein Thier nun besitzt in so ausgeprägtem Masse äussere Schmeckorgane, wie die Actinien. Beispielsweise bei einer grossen *Adamsia* beträgt der Abstand zwischen Mundöffnung

und Schmeckorgan 2 cm, im Munde selbst findet sich kein Organ des Geschmackssinnes.

Der genannte Versuch zeigt nun übrigens nicht nur, dass die Mundgegend kein Schmeckvermögen besitzt, sondern er macht auch deren Tastempfindlichkeit recht zweifelhaft. Man hat wirklich den Eindruck, als ob es dem Thiere gar nicht zum Bewusstsein käme, wenn ein Gegenstand, ob geniessbar oder ungeniessbar, auf seinen Mund fällt. Direkt darauf hinzielende Versuche haben mich in dieser Ansicht noch bestärkt: Die den Mund umgebenden Wülste sind gegen Berührung, Reibung und Stiche ganz unempfindlich, in sofern wenigstens keine augenblickliche Reaktion durch diese Eingriffe ausgelöst wird.

Dies alles gilt für sämtliche untersuchten Arten. Nun sind aber sogleich einige Besonderheiten zu bemerken, welche bestimmte Stellen der Mundscheibe betreffen. Hat man sich bei *Aiptasia* überzeugt, dass die den Mund umgebenden Wülste und die centralen Theile der Mundscheibe mittelst der Glasspitze berührt werden dürfen, ohne dass das Thier auf die Berührung reagirte, so bemerkt man dagegen plötzlich eine sehr energische und ausgeprägte Reaktionsbewegung, sowie man mit dem mechanischen Reize weiter nach aussen geht, und der Basis der hier entspringenden innersten Tentakelreihe nahe kommt: Berührung der Tentakelbasis, sowie der angrenzenden Theile der Mundscheibe hat zur Folge, dass die bisher fast wagerecht ausgestreckten Tentakel mit einem Schlage sämtlich vertikal aufgerichtet, bezw. etwas nach innen geklappt werden, wie dies die schematischen Figuren 11 und 12 veranschaulichen. Die Kleinheit der *Aiptasia saxicola* erschwert es, den Reiz sehr genau zu lokalisiren, und man weiss daher nicht genau, ob wirklich die Mundscheibe selbst in genannter Weise reizempfindlich ist, oder ob die Reaktion nur dann zu Stande kommt, wenn entweder die Tentakelbasis selbst berührt wird, oder sich der Reiz durch Zerrung der Haut auf jene überträgt. Bei der grösseren *Adamsia* erkennt man, dass für sie ersteres der Fall ist, d. h. dass die Mundscheibe in ihren peripheren Theilen wirklich ein Auslösungsort für die Bewegung der Tentakel ist. Während aber bei *Aiptasia* der Tentakelkranz sich stets als Ganzes öffnet oder schliesst, sind bei *Adamsia* die einzelnen Partien selbstständiger. Wenn Fig. 13 die Mundscheibe einer *Adamsia* mit dem Tentakelkranz schematisch darstellt, und

man bei *a* leicht mit dem Glasfaden reizt, so pflegt der zunächst liegende Randtheil mit seinen Tentakeln nach innen sich umzuklappen, wie um einen an der berührten Stelle liegenden Gegenstand zu ergreifen oder festzuhalten. Der übrige Kranz von Tentakeln pflegt dagegen, wenn keine zu starke Erschütterung eintrat, ruhig ausgestreckt zu bleiben, wie es die Figur zeigt. Wird an die Stelle *a*, statt dass sie nur berührt wird, ein nicht zu kleiner Gegenstand gelegt, so müssen die Tentakel, welche sich natürlich dann auch einbiegen, mit demselben in Berührung kommen, indem sie sich an demselben sofort mittelst der mikroskopischen Haftorgane anheften. Ist der Gegenstand ein Nahrungsstoff, gehen also von ihm schmeckbare Bestandtheile aus, so erregen diese nun chemisch die Tentakel und veranlassen diese, den Gegenstand fest zu umschlingen und dem Munde zuzuführen. Ist der Gegenstand geschmacklos, so wird er von den nach einiger Zeit sich wieder ausstreckenden Tentakeln einfach nach aussen befördert und fallen gelassen.

Der soeben erwähnte Unterschied in dem Verhalten des Tentakelkranzes von *Adamsia* und *Aiptasia* macht sich auch in der Art der Nahrungsaufnahme geltend: reicht man *Aiptasia* ein Stückchen Fleisch, so wird es im ersten Momente natürlich nur von den direkt berührten Tentakeln ergriffen und nach dem Munde hingezogen; gleichzeitig aber bewegen sich auch schon alle übrigen Tentakel einwärts und klappen über dem ergriffenen Bissen zusammen. Der Fangapparat der *Aiptasia* funktioniert also stets als Ganzes, die Bewegung der einzelnen Tentakel steht in einer so nahen Correlation, dass der Zusammenziehung eines Theiles derselben stets die Contraction der übrigen auf dem Fusse folgt. Anders bei *Adamsia*: ein kleines Fleischstück wird hier zunächst nur von einem Theile (etwa $\frac{1}{6}$ bis $\frac{1}{8}$) der Tentakel ergriffen und festgehalten, und erst nach geraumer Zeit (oft nach einer Minute oder noch später) biegen sich auch die übrigen Fangarme dem Munde zu, um sich über der festgehaltenen Beute zusammenzuschliessen und diese in den Mund zu befördern. Bei *Adamsia* (und noch mehr bei *Heliactis*) sind also die einzelnen Randpartien mit ihren Tentakeln ziemlich autonom, sowohl was Bewegung als was Empfindung anbetrifft. Teleologisch ist dieser Unterschied zwischen letztgenannten beiden Arten und *Aiptasia*

ganz verständlich, wenn man bedenkt, dass *Aiptasia* eine nicht nur absolut, sondern auch im Verhältniss zur Grösse des Thieres viel geringere Zahl von Tentakeln besitzt als *Adamsia* und *Heliactis*. Diese wenig zahlreichen Fangarme müssen daher alle gleichzeitig aufgeboten werden, um eine Beute festzuhalten (die beim freilebenden Thiere wohl meistens in lebendigen, also beweglichen Thieren besteht), während bei den mit zahlreicheren Fangarmen ausgerüsteten andern beiden Actinienarten meist schon ein Bruchtheil der den Thieren verliehenen Waffen ausreicht, das Opfer genügend fest zu umstricken. Weiter unten komme ich auf den Mechanismus der Nahrungsaufnahme zurück, und wende mich jetzt zur näheren Betrachtung der sensiblen Eigenschaften des Hauptsinnesorganes der Actinien, der Tentakel.

Die Tentakel der Actinien sind Wechselsinnesorgane nach der von mir schon früher benützten Bezeichnungsweise¹⁾, d. h. sie können gleichzeitig oder wechselseitig als Organe mehrerer Sinne funktionieren. Sie dienen dem mechanischen, dem thermischen und dem chemischen Sinne in gleicher Weise als Organe, bei manchen Arten ausserdem auch dem photoskiptischen Sinne. Da sämtliche den Actinien möglichen Sinnesthätigkeiten sich vermittelt der Tentakel abspielen können, d. h. keine Sinnes-thätigkeit bei Actinien existirt, welche nicht durch die Tentakel vermittelt werden könnte, sind dieselben sogar universale Wechselsinnesorgane oder Universalsinnesorgane (vergl. an dem unter 1b citirten Orte pag. 25). Wohl die interessanteste Eigenschaft der Tentakel ist ihr Schmeckvermögen, welches ich früher schon deutlich nachweisen konnte, indem die Tentakel geschmacklose Stoffe deutlich von schmeckenden unterscheiden, durch Fleischsaft sich täuschen lassen u. s. f. Süss schmeckende Flüssigkeiten bewirkten Unruhe der Tentakel, in ähnlicher Weise aber auch einfach erwärmtes reines Seewasser.

Sehr leicht ist nun auch der Tastsinn, bezw. die mechanische Erregbarkeit der Tentakel nachzuweisen. Manche Arten (*Anemonia*, *Cerianthus*) heften ihre Tentakel an jeden Gegenstand an, der dieselben berührt. Da das Anheften ein actives ist, muss hierin

1) a. Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen (F. Pietzcker) 1892.
b. Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn etc. Stuttgart (E. Nägels) 1894).

schoß ein Zeichen mechanischer Reizbarkeit gesehen werden. Allerdings brauchte die beim Berühren sich abspielende Erregung zunächst sich noch nicht weiter als auf die Nesselzellen zu erstrecken, welche, durch die Berührung zum Platzen gebracht, die Anheftung besorgen. Nun wird aber allgemein und wohl mit Recht, angenommen, dass die Nesselkapseln unter dem Einflusse des Nervensystems stehen, freilich vorzugsweise mit centrifugaler Innervationsströmung, während es zweifelhaft ist, ob die zu den Nesselkapseln (Cnidoblasten) gehenden Nerven zum Theil auch sensibler Natur sind. Dagegen dürfen wir mit Bestimmtheit sagen, dass in irgend welcher Weise die Erregung im Tentakel von der Spitze zur Basis und von hier wieder zu jenen Elementen geleitet werden kann und geleitet wird, welche die Tentakel als Ganzes bewegen können. Dass eine solche Erregungsleitung existirt, lässt sich ohne weiteres beobachten, wenn man einen Tentakel nahe seiner Spitze irgendwie reizt. Hat man ihn z. B. berührt, so heftet er sich, wie gesagt, bei manchen Arten sofort an den berührenden Gegenstand an, und nun folgt sogleich ein zweiter Akt der Reaktion: Der Tentakel verkürzt sich, bzw. er sucht sich zu verkürzen, wenn der angeheftete Gegenstand ihm nicht ohne weiteres folgt. Der Zug, welcher bei dieser Contraction des Tentakels erfolgt, geschieht zunächst genau in der Axenrichtung des Tentakels. War also der berührende Gegenstand klein und leicht, überhaupt durch eine nicht zu grosse Kraft lokomobil, so zieht der Tentakel ihn gegen seine Basis heran. Diese sowie die weiteren hier in Frage kommenden Vorgänge lassen sich besonders gut an den 10 cm und mehr messenden Tentakeln von *Cerianthus* und *Anemonia* beobachten. Wie erwähnt, bleibt nun die Erregung meistens nicht auf den gereizten Tentakel allein beschränkt, sondern sie geht bei irgendwie stärkerer Reizung von dessen Basis auf diejenige Muskulatur über, welche die Stellung und Richtung des ganzen Tentakels beherrscht. Dieselbe liegt vorzugsweise in den peripheren Theilen der Mundscheibe und wirkt in radialer Richtung. Sie zieht somit den tentakeltragenden Rand der Scheibe gegen deren Centrum heran und verändert damit die Stellung der Tentakel in ähnlicher Weise, wie es die Figuren 11 und 12 andeuten. Hieraus resultirt eine Bewegung des am Tentakel angehefteten Gegenstandes gegen die Mundöffnung hin (vgl. Fig. 14).

Ehe ich nun den Vorgang der Erregung der Tentakel weiter

verfolge, muss ich bemerken, dass der Reizerfolg ganz der gleiche ist, ob er durch einen mechanischen oder chemischen Reiz hervorgerufen wurde, so dass es bei der Darreichung von Nahrung schwer ist, zu sagen, ob die Fangarme mehr durch den Berührungs- oder den Geschmacksreiz zur Contraction und zum Festhalten der Nahrung veranlasst wurden, und dass es besonderer Versuchsanordnung bedarf (wie ich sie früher beschrieben habe)¹⁾, um den Antheil des chemischen und des mechanischen Sinnes an den beobachteten Reaktionen festzustellen. Ich erwähne dies hier, weil die in Rede stehenden Versuche besser gelingen, wenn man die Tentakel mit einem schmeckenden und geniessbaren Gegenstande (Fleischstückchen) berührt, als wenn hierzu eine unlösliche Materie wie Filtrirpapier verwendet wurde. Es summiren sich dann Geschmacks- und Berührungsreiz. Namentlich haftet der Tentakel an einem solchen Objekt weit fester, als einem ungeniessbaren, ja manche Arten (*Adamsia*, *Heliactis*) heften ihre Tentakel nur dann sicher an, wenn ein Geschmacksreiz einwirkt²⁾.

1) Geschmackssinn der Actinien. Versuch 1—8.

2) Es ist seit lange bekannt, dass chemische Reizmittel, wie Essigsäure, die Nesselkapseln, z. B. bei *Hydra*, zur Explosion bringen; diese Wirkung muss aber offenbar von derjenigen der in der Nahrung enthaltenen Geschmacksstoffe verschieden sein, denn sie führt nicht zur Anheftung. Berührt man einen Actiniententakel mit einem Filtrirpapierbällchen, das mit Zucker oder Fleischsaft getränkt ist, so heftet er sich daran an, und zieht dasselbe an sich. Berührt man mit einem ebensolchen, aber mit Essigsäure oder Chinin getränkten Bällchen, so müssen ja die zur Anheftung dienenden Cnidoblasten gleichfalls explodiren, aber es erfolgt keine Anheftung; der Tentakel zieht sich heftig zurück, ohne sich anzuheften (*Adamsia*). Wenn *Adamsia* mit einem abgeschnittenen Tentakel von *Anemonia* berührt wird, zuckt sie heftig zurück, ohne sich anzuheften, berührt man mit Krebsfleisch, so wird dies heftig ergriffen und herangezogen. Diese Unterschiede gehen noch mehr ins Einzelne: So fressen *Anemonia* und *Actinia* nicht abgeschnittene Tentakel der eigenen Art; dagegen frisst *Anemonia* einen Tentakel von *Actinia*, diese aber nicht einen von *Anemonia*; *Adamsia* frisst Stücke von *Beroë* nicht, ebensowenig Tentakel von *Anemonia*, dagegen mit Vorliebe Stücke von *Amphioxus*. *Bunodes rigidus* frisst Tentakel von *Anemonia* und *Actinia*.

Die Tentakel machen also feine Geschmacksunterschiede schon in der ersten Phase ihrer Thätigkeit, in der Anheftung. In der nachfolgenden Retraction besteht dagegen fast kein Unterschied, ob der Reiz ein angenehmer oder unangenehmer oder selbst verletzender und schmerzhafter war.

Der einzelne Fangarm ist nicht im Stande, den ergriffenen Bissen dem Munde zuzuführen. Es ist überhaupt etwas Eigenthümliches mit der Nahrungsaufnahme der Actinien. Im Gegensatze zu den zarten, blumenhaft schönen Formen der Seenelken u. s. w., welche ich hier nicht in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen habe, machen dem Unkundigen Thiere, wie *Anemonia sulcata* mit ihren langen, in steter Unruhe befindlichen Fangarmen, oder wie die breiten Arten von *Actinia* den Eindruck des Unheimlichen, des heimtückischen und gierigen Räubers; es sind die „Polypen“, wie man sie schon aus dem Märchen förmlich als den Typus des Unheimlichen und Verderblichen kennt. Wenn man nun vollends gesehen hat, wie ein solches Ungeheuer sich seiner Beute zu bemächtigen weiss, wie ein unglückliches Lanzettfischchen, das ihm zu nahe kam und einen Arm berührte, von diesem erfasst und herangerissen, von hundert Armen umschlungen wird, wie seine letzten zappelnden Bewegungen den Räuber nur von Neuem reizen, dass seine erstickende Umarmung immer enger wird, bis schliesslich das gelähmte Opfer in dem nimmersatten Schlunde des gierigen Räubers verschwindet, — wer dies beobachtet hat, der muss glauben, in den Polypen ein ebenso gewandtes und hinterlistiges, wie grausames und starkes Thier vor sich zu haben. Die täuschende Ruhe, solange bis ein Opfer naht, das blitzschnelle Ergreifen und Lähmen desselben, die gewandte und scheinbare wohl berechnete Umschlingung — das alles macht geneigt, dem Thiere ziemlich hohe psychische Fähigkeiten zuzutrauen, seien es auch nur solche, die für den Nahrungserwerb von Nutzen sind. Analysirt man nun aber die im Vorhergehenden skizzirten Vorgänge mittelst des Experimentes, so ist man überrascht zu sehen, dass hier alles rein maschinenmässig, wie in einem Uhrwerke, dessen Räder in einander greifen, abläuft, dass von einer Betheiligung der Psyche wenig oder nichts zu merken ist und dass der Mechaniker ohne allzu grosse Mühe einen Apparat herstellen könnte, welcher in ganz der gleichen Weise, wie der Fangapparat einer Actinie funktionirte. Dieser Umstand macht die Actinien zu einem der interessantesten Objecte der vergleichenden Physiologie und Psychologie, noch interessanter dadurch, dass nun doch in anderen Punkten das Thier als Thier sich bekundet, dass es Eigenschaften aufweist, die der Mechaniker seinem Werke nimmer-

mehr geben könnte, dass es die Merkmale des Lebens und der Psyche zeigt.

Wie beschrieben, ist der erste Akt der Nahrungsaufnahme die Anheftung des Tentakels an der Nahrung; dieselbe erfolgt bei *Anemonia* und *Cerianthus* zwangsmässig bei jeder Berührung, bei *Adamsia* und *Heliactis* nur, wenn sich mit der Berührung ein nicht abstossender Geschmacksreiz verbindet. Dann folgt der zweite Akt, die Verkürzung des Tentakels, der dritte (fast gleichzeitig sich abspielende), bestehend in Aufrichtung des Tentakels durch Contraction der unter seiner Basis liegenden Muskeln der Mundscheibe, und jetzt erfolgt in interessanter Weise die Beteiligung auch der anderen Tentakel.

Bisher habe ich nicht dessen Erwähnung gethan, dass die Bewegung sich selten auf einen Tentakel beschränkt, sondern meistens die benachbarten sich mitbewegen. Sehr deutlich sieht man dies z. B. bei folgendem Versuch: Man reicht einem *Cerianthus* oder einer *Anemonia* ein Stückchen Fleisch, berührt mit demselben einen Tentakel, hält es aber mit der Pincette fest, so dass der sich sofort anheftende Tentakel die Beute nicht an sich reißen kann. Während sonst die Basis des Tentakels das *punctum fixum*, die Spitze das *punctum mobile* für seine Contraction ist, wird bei diesem Versuche das Verhältniss umgekehrt, d. h. der Tentakel zerrt an seiner Basis, da seine Spitze, am Fleische angeheftet, nicht nachgeben kann. Diese Zerrung erzeugt eine Erregung des contractilen Gewebes, welchem der Tentakel aufsitzt, und es wird die ganze betreffende Region des Tentakelkranzes etwas nach innen eingebogen. Gleichzeitig verkürzen sich die dem gereizten benachbarten Tentakel energisch, wahrscheinlich in Folge davon, dass die Zerrung in der Nähe ihrer Basis diesen ihren, wie wir oben sahen, für mechanische Reize sehr empfindlichen Theil mit beeinflusst.

Die Verkürzung der benachbarten Tentakel erscheint nutzlos, da sie zum Ergreifen der Nahrungsstoffe in keiner Weise helfen kann. Niemals bemerkt man, dass ein Fangarm einem andern zu Hülfe käme, welcher bestrebt ist, einen Gegenstand heranzuziehen, an dem er sich angeheftet hat. Die einzelnen Tentakel funktionieren somit ganz selbständig, und die Mitbewegungen der benachbarten stellen eine nutzlose Ausbreitung der Erregung dar.

Der eine angeheftete Tentakel zerzt eine Weile an dem ihm vorgehaltenen Fleische, dann reißt er ab und verkürzt sich sammt den ihn umgebenden Tentakeln stark.

Wenn man, statt wie beim letzten Versuche das Fleisch festzuhalten, dasselbe dem Tentakel, der sich daran angeheftet hat, überläßt, pflegt er sich zunächst an der Anheftungsstelle stark zu krümmen, entweder concav um den Bissen herum oder convex von demselben weg. Dies kommt natürlich nur bei Thieren mit langen Fangarmen, wie *Anemonia* und *Cerianthus*, zur Beobachtung, geschieht hier aber ganz regelmässig (Fig. 14). Im gleichen Moment schon retrahirt sich der Tentakel stark, und hierbei nun kommt, was wichtig ist, das Fleischstück nothwendigerweise auch mit anderen Fangarmen (natürlich etwas näher der Basis als am ersten Fangarm) in Berührung; diese heften sich sofort ebenfalls an und ziehen jetzt mit vereinten Kräften. Da sich, wie bemerkt, die Tentakel an der Berührungsstelle immer krümmen (und zwar gewöhnlich dem berührenden Gegenstande zu), ist in einem Augenblicke das Fleischstückchen von zahlreichen Armen umschlungen.

Gleichzeitig mit diesem Vorgange spielt sich schon der weitere ab, vermöge dessen der betreffende Randtheil, dem die gereizten Tentakel angehören, sich nach dem Munde zu umbiegt wie dies die Figuren 13 und 14 andeuten. Hierdurch wird der Bissen dem Munde sehr nahe gebracht, jedoch meistens noch nicht direct auf den Mund hinbefördert. Vielmehr pflegt er (was bei *Adamsia* und *Heliactis* gut zu beobachten ist, nicht aber in dem Tentakelgewirr von *Cerianthus* und *Anemonia*) von den Tentakeln auf die Mundscheibe angepresst zu werden, bei einer grossen *Heliactis* etwa 1 cm vom Mundrande entfernt. Näher an den Mund vermögen die Tentakel den Bissen nicht zu befördern, ausser wenn der ganze Tentakelkranz contrahirt wird, was nur bei grossen Fleischstücken geschieht. Nun nähert sich vielmehr der Mund der Speise, und zwar in seltsamer Weise, oft im Verlaufe von Minuten: der enge runde Mund wird ein wenig erweitert und zieht sich allmählich etwas in die Länge, gegen die Speise hin. Dabei wird die ganze Mundöffnung von der Mitte gegen die Seite hin verzogen, wo sich die Speise befindet. Gleichzeitig schwellen langsam die den Mund umgebenden Höcker oder Wülste an, und gleichzeitig biegt sich auch ganz langsam der Rand, sammt Tentakeln und der von diesen festgehaltenen Nahrung, noch weiter

nach innen, gegen den Mund hin um, bis Mund und Nahrungsstoff sich berühren. Jetzt haben sich die Tentakel so weit über die Speise hinübergedeckt, dass man von den weiteren Vorgängen nichts beobachten kann. Offenbar wird die Speise durch ebensolche ganz langsame, fast unmerkliche Muskelcontractionen in den Schlund hinabgedrückt, wobei die Tentakel durch einfachen Druck von oben nachhelfen werden. Nach längerer Zeit, die ich von einigen Minuten bis zu einer Stunde (je nach der Grösse des Bissens) wechseln sah, ziehen sich die Tentakel in ihre ursprüngliche Lage zurück, die Speise ist verschlungen.

Was an der Art, wie die Tentakel die Speisen zum Munde führen, das Auffallendste ist, das ist das absolut maschinenmässig stereotype Handeln eines jeden Tentakels, bei welchem von einer Beeinflussung durch Ueberlegung und Urtheil nicht das Mindeste zu bemerken ist. Jeder berührte Fangarm krümmt sich etwas und retrahirt sich dann sofort. Von dieser Handlungsweise gibt es keine Abweichung. Zweckmässig wird der ganze Vorgang erst durch die ganze Anordnung des Fangapparates, indem der einmal ergriffene Bissen durch die Retraction des ersten Tentakels sofort mit weiteren in Berührung kommt, die sich nun ebenfalls verkürzen, und alle mit einander dem Munde zugebogen werden. Der ganze Apparat funktionirt also durchaus unbewusst zweckmässig.

Wie zwangsmässig die einzelnen Akte bei diesem Vorgange sich abspielen, sieht man u. a. aus folgender Beobachtung: Nicht selten geschieht es (z. B. bei *Cerianthus*), dass die zur Anheftung dienenden Nesselapparate der Tentakel bei einer Berührung versagen; der Berührungsreiz erzeugt dann aber trotzdem die Tendenz zur Verkürzung des Tentakels, und die Retraction erfolgt, obgleich sie ihren Zweck, das Heranziehen des berührenden Gegenstandes, gar nicht erreicht, doch mit gleicher Energie, wie wenn die Anheftung gelungen wäre. Bei Berührung mit einem indifferenten, geschmacklosen, oder gar mit einem reizenden (etwa bitter gemachten) Körper wäre dies noch nicht auffallend, die beschriebene nutzlose Retraction kann aber auch bei Berührung mit den liebsten Nahrungsstoffen des Thieres erfolgen. Ja, je wirksamer der zur Retraction anregende Geschmacksreiz ist, um so sicherer geschieht es, dass, wenn man durch Festhalten des Fleisches dieses dem Thiere vorenthält, die Tentakel nach einer heftigen Anstren-

gung sich losreißen und, wie oben beschrieben, erfolglos retrahiren. Nun strecken sie sich aber nicht etwa noch einmal aus, um einen neuen Versuch zu machen, die Nahrung sich anzueignen, sondern sowie sie sich von derselben losgerissen haben, hören sie auch auf, zu „wissen“, dass dieselbe überhaupt existirt und sich in der Nähe befindet. Der Fangapparat der Actinien functionirt also durchaus wie ein Reflexapparat, dabei aber im Allgemeinen höchst zweckmässig.

Ein weiteres Beispiel solcher unbewussten Zweckmässigkeit sehe ich in dem verschiedenen Verhalten gegen todte und lebende Beute. Das bisher Gesagte bezog sich auf erstere, d. h. auf Nahrungsstoffe, die keine Eigenbewegung besitzen. Wenn man dagegen, wie ich dies oft gethan habe, einer Actinie einen lebenden Amphioxus reicht, werden an den Fangapparat schon andere Anforderungen gestellt. Der Lanzettfisch macht nämlich, sowie er die nesselnde Berührung der Polypenarme empfindet, die heftigsten Anstrengungen, sich frei zu machen. Die lebhaft schnellenden Bewegungen, welche er hierbei ausführt, haben aber in den allermeisten Fällen nur den Erfolg, dass er desto fester und unlösbarer umschlungen wird. Seine Bewegungen erhöhen den Contactreiz, welche sein Körper auf die Polypenarme ausübt, noch um ein Bedeutendes, dieselben werden gezerrt und die ganze Actinie erschüttert. Die Folge ist, dass der Polyp alle ihm zu Gebote stehenden Hilfsmittel aufbietet, indem er seinen ganzen Tentakelkranz über dem Opfer zusammenklappen lässt und sich so vollständig contrahirt, wie er es sonst nur bei heftigster Erschütterung oder sonstiger gefahrdrohender Reizung thut. Es liegt nach dem bisher Gesagten auf der Hand, dass man hierin nicht eine richtige Abschätzung des nöthigen Kraftaufwandes zu sehen hat, sondern eine einfache Summirung wiederholter Reizungen.

Derartigen Beobachtungen, welche die psychischen Thätigkeiten der Polypen auf die niederste Stufe stellen lassen, stehen andere Fälle gegenüber, wo sich die Psyche in zweifelloser Weise offenbart, und uns, bei aller Einfachheit der Vorgänge, schwierige Räthsel aufgeben kann. Ich habe früher darauf hingewiesen, dass man dem Tentakel einer Adamsia durch fleischsaftdurchtränkte Papierbällchen Nahrung vortäuschen kann, dass aber bei mehrmaliger Wiederholung solcher Versuche die Täuschung mit jedem Male kürzer dauert.

Von Interesse ist nun das Verhalten, welches man beobachtet, nachdem die Actinie der Täuschung inne geworden ist, nachdem also die schmeckbaren Bestandtheile aus dem Papier verschwunden sind. Dies geschieht fast regelmässig schon ehe die Actinie den untergeschobenen Gegenstand in den Mund gebracht hätte, da dies, wie erwähnt, erst spät erfolgt. Jetzt also muss der als unbrauchbar erkannte Gegenstand, welcher auf den den Mund umgebenden Tentakeln liegt, entfernt werden; dieser Akt lässt sich besonders schön bei *Cerianthus* mit seinen langen dünnen Tentakeln verfolgen: Ein oder mehrere Tentakel, welche von den offenbar störenden Papierbällchen berührt werden, heften sich lose an denselben an, und befördern es, indem sie sich mehr oder weniger gerade strecken, nach der Peripherie des Tentakelkranzes hin, jedoch nur ein kleines Stück, vielleicht $\frac{1}{2}$ cm weit. Hier nun muss, da die Tentakel dicht gedrängt stehen, das Papier schon mit weiteren Tentakeln in Berührung kommen, welche dasselbe jetzt den ersten Tentakeln abnehmen. Dies wiederholt sich so lange, bis der Gegenstand am äussersten Rande des Tentakelkranzes angekommen ist, immer in zierlicher, gewöhnlich ziemlich langsamer Bewegung von einem Arm zum andern weiter gegeben. Der äusserste Arm endlich lässt ihn einfach fallen. Dieses Weiterbefördern (das man übrigens ganz ähnlich an den Gehfüsschen der Seesterne und an den Greiffüsschen der Seeigel beobachtet) setzt entschieden einen psychischen Akt voraus, denn anders, als unter der Leitung eines solchen, wäre es nicht möglich, dass die Beförderung stets in bestimmter, zweckmässiger Richtung, nach dem Rande zu erfolgt. Was mir aber das auffallendste an dem eben beschriebenen Vorgange im Vergleiche mit den oben mitgetheilten Versuchen ist, das ist die Thatsache, dass, während man auf experimentell erzeugte Berührung eines Tentakels denselben sich stets mehr oder weniger heftig sich zurückziehen sieht, eine solche Retraktion durchaus nicht eintritt, wenn ein Tentakel dem andern einen geschmacklosen Gegenstand zur Weiterbeförderung überreicht. Träte eine solche auch in diesem Falle ein, so wäre die Hinausbeförderung des störenden Gegenstandes den Thieren völlig unmöglich. Offenbar ist es hierbei von Wichtigkeit, dass das Weiterreichen so langsam und vorsichtig erfolgt. Lässt ein Tentakel einmal den zu transportirenden Gegenstand fallen, wodurch dieser auf die tiefer liegenden Arme

herabfällt, so pflegen diese sich stets energisch zu retrahiren. Durch genaue Beobachtung jenes Vorganges gewinnt man aber doch die Ueberzeugung, dass während desselben dem Thiere die Tendenz innewohnt, den Gegenstand, der auf seinen Armen ruht, zu entfernen. Das Handeln ist kein so maschinenmässiges, wie man es beim Ergreifen der Nahrung beobachtet.

Ich schliesse hier noch einige weitere Beobachtungen an, die ich zu wiederholten Malen gemacht habe.

Adamsia unterscheidet oft, wenn sie mehrere Tage gehungert hat, schmeckende und geschmacklose Stoffe nicht. Sie verschlingt dann auch Fließpapierbällchen, lässt sich also durch den Tastsinn allein eine Speise vortäuschen. Bei *Bunodes rigidus*, *Actinia Cari* und *Anemonia sulcata* kommt dies höchst selten vor, überhaupt nur dann, wenn an Stelle einer Speise ein etwas schwererer Gegenstand, ein Steinchen oder dergl. gereicht wird. Bei geringerem Hungerzustande ergreift zwar *Adamsia* das Papier ebenfalls, betastet es aber nur prüfend mit den Tentakeln, und lässt es dann fallen. Hierbei rollt das Papierbällchen dann häufig auf einen anderen Theil des Tentakelkranzes, dieser wird zunächst wieder getäuscht, ergreift und betastet es. Somit fehlt die Erkenntniss dafür, dass es derselbe Gegenstand war, welcher soeben von einem anderen Theile des Tentakelkranzes vergeblich auf seine Geniessbarkeit geprüft worden war.

Diese psychische Selbständigkeit der einzelnen Theile des Tentakelkranzes zeigt sich auch in den früher von mir mitgetheilten Versuchen, welche darin bestanden, dass ich *Actinia* oder *Anemonia* einen Tentakel abschneiden konnte, ohne eine Reaktion des Gesamtthieres zu beobachten, und dass bei *Adamsia* unter Umständen ein kleines Fleischstück nur von einem Theile des Tentakelkranzes ergriffen und zum Munde geführt wird, während die übrigen Arme unbetheiligt und regungslos ausgestreckt bleiben, als ob sie gar nicht zum gleichen Thiere gehörten.

Am unabhängigsten von einander fand ich die einzelnen Partien des Tentakelkranzes bei *Heliaetis bellis*¹⁾, bei welcher derselbe nicht kreisförmig wie bei *Adamsia* angeordnet ist, sondern durch radiäre Einschnitte in deutlicher Weise in mehrere

1) Den Gegensatz bildet *Aiptasia saxicola*, deren Tentakel fast stets alle gleichzeitig sich contrahiren oder ausstrecken.

hervortretende Bezirke zerfällt. Jeder dieser Bezirke stellt auch eine physiologisch näher zusammenhängende Abtheilung des gesammten Tentakelkranzes dar, er kann für sich allein auf Reize reagieren, kann auch selbständig Nahrung zum Munde führen. Nur bei stärkerer Erregung funktionirt auch hier der gesammte Tentakelkranz als Ganzes.

Häufig, nicht immer, gelingt folgender Versuch, der theoretisch interessant ist. Berührt man einen der zahlreichen Tentakel von *Adamsia* oder *Heliactis* mit einem Glasfaden, so zuckt jener zurück, meist ohne sich anzuheften. Wiederholt man den Versuch mehrmals rasch hintereinander, so bleibt die Reaktion zunächst die gleiche, nur pflegen sich jetzt auch die benachbarten (nicht berührten) Tentakel an der Bewegung zu betheiligen. Bei der fünften oder sechsten Reizung etwa kommt es nun häufig vor, dass plötzlich das ganze Thier sich heftig contrahirt und seine sämtlichen Tentakel einzieht. *Raphael Dubois* würde dies als Aeusserung eines „système avertisseur“ bezeichnen, denn das Verhalten ist sehr ähnlich demjenigen der Siphonen mancher Muscheln, welche ebenfalls zuerst mit kleinen Bewegungen, dann mit einer heftigen Contraktion auf Berührung reagieren. Das Verhalten ist auch ganz analog demjenigen wenig empfindlicher Exemplare von *Carmarina hastata*, welches ich oben beschrieb, und wo es ebenfalls mehrfach wiederholter Reizungen bedurfte, um auf die schwache lokale Reaktion eine energische Reaktion des gesammten Thieres folgen zu lassen. Wie in diesem Falle, und wie auch bei den Muscheln, braucht man bei den Actinien kein système avertisseur, um diese Thatsachen zu erklären. Sie sind einfach der Ausdruck der Summation kleiner Reize, welche, successive das Centralnervensystem treffend, in diesem einen Erregungszustand anbahnen, der, wenn er eine bestimmte Höhe erreicht hat, explosionsartig losbricht und eine heftige Gesamtreaktion bedingt. Die ersten kleinen lokalen Reaktionen beruhen höchst wahrscheinlich theils auf der muskulären Reizung, theils auf der Thätigkeit von Neuromuskelnzellen, theils auf der Erregung untergeordneter, peripher gelegener Ganglienzellgruppen, welche die Funktion motorischer Centren für die Bewegung der Tentakel ausüben.

Schallempfindlichkeit habe ich bei meinen Actinien nie beobachtet. Starke Geräusche liessen selbst die empfindliche *Adamsia* gleichgültig, sofern sie nicht mit gröberen Erschütterungen verknüpft waren. Auch Lichtempfindlichkeit fehlte bei den meisten Arten durchaus. Besonders *Adamsia* habe ich hierauf geprüft, fand aber selbst bei plötzlicher Sonnenbestrahlung nach vorheriger tiefer Beschattung keine augenblicklich eintretende Reaktion; Vermeidung jeglicher Erschütterung war auch hier nothwendig, um reine Resultate zu erhalten. Oefters beobachtete ich, dass Adamsien unter dem Einflusse direkten Sonnenlichtes nach 10–20 Sekunden unruhig wurden, auch wohl nach noch längerer Zeit sich contrahirten; dies war aber offenbar nur Aeussderung von Temperatursinn, welcher, wie früher mitgetheilt, wohl entwickelt ist.

Dagegen konnte ich die Beobachtung von Bronn (Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Bd. 2. pag. 23) bestätigen, dass *Cerianthus membranaceus* lichtempfindlich ist, allerdings auch nur empfindlich für hohe Intensitätsgrade der Beleuchtung. Die Reaktion besteht in Retraktion aller Tentakel und erfolgt sehr bald, $\frac{1}{2}$ –1 Sekunde nach der Belichtung, so dass man hier wohl von einer reinen photoptischen Reaktion (s.o.) sprechen darf. Skioptische Reaktionen konnte ich bei keiner Actinie erzielen.

Dass zwischen den einzelnen Actinienarten in Hinsicht auf Licht und Gehörsinn grosse Unterschiede bestehen, zeigt eine Mittheilung von P. Fischer (Arch. zool. exp. t. 5), welcher *Edwardsia lucifuga* gegen Belichtung sehr empfindlich fand. Ist sie im Dunkeln entfaltet, so bewirkt ein kleiner Lichtstrahl eine starke Contraction der Tentakel und der vorderen Körperpartie; heftigeres Geräusch, ein scharfer Pfiff lässt sie sich noch weiter zusammenziehen. Eine *Phelliopsis nummus* Andr. blieb nur bei vollständiger Geräuschlosigkeit entfaltet (Zool. Jahr. Ber. 1888).

Der Vollständigkeit halber habe ich noch anzuführen, dass die Actinien als echte Wasserthiere keinen Geruchssinn besitzen, und dass ich somit die von Pollock und Romanes und von mir gemachten Beobachtungen über Aeussderungen des chemischen Sinnes dem Geschmackssinn zuzähle. (mit Jourdan). Gerade Actinien sind ein besonders günstiges Objekt, an welchem man zeigen kann, dass die Diffusion der schmeckenden Bestand-

theile einer Speise im Wasser weit ungünstigere Bedingungen vorfindet, als die Verdunstung riechbarer Dämpfe in der Luft. Diejenige Speise, welche ich als die am liebsten von *Adamsia* genommene constatirt hatte, Fleisch von Krebsen, kann den Tentakeln bis auf 1 mm genähert werden, ohne dass dieses Thier, selbst im grössten Hunger, von der Gegenwart der Speise Notiz nimmt. Dies ist ein sicheres Zeichen dafür, dass die Nahrung gar nicht wahrgenommen worden ist. Wird aus Krebs- oder Fischfleisch der Saft ausgepresst und, mit Seewasser verdünnt, in die Nähe des Polypen gebracht, so dass dessen Arme von der schmeckenden Flüssigkeit bespült werden, so gerathen dieselben in Unruhe und suchen im Wasser umher, zum Zeichen, dass sie für Geschmacksreize sehr wohl empfindlich sind. Entfernt liegende Nahrungsstoffe wahrzunehmen, zu „riechen“, sind die Actinien so wenig wie andere Wasserthiere befähigt.

Es dürfte kaum nothwendig sein, hier die Bemerkung anzufügen, dass die hier mitgetheilten Beobachtungen an einigen Actinienarten nicht ohne Weiteres als für sämtliche Actinien geltend betrachtet werden dürfen, ebenso wenig, wie ich die an *Beroë* und *Carmarina* gewonnenen Resultate auf die ganzen Klassen der Ctenophoren bezw. Medusen übertragen möchte. Schon die angeführten Ergebnisse P. Fischer's über die Schatten- und Lichtempfindlichkeit einzelner Actinien liessen beträchtliche Unterschiede der verschiedenen Arten erkennen. Aber auch die mechanische Reizbarkeit weist nicht unwesentliche Verschiedenheiten auf. Solche zeigten sich auch unter den von mir untersuchten Arten, noch grössere Abweichungen aber bestehen, nach einer Angabe Krukenberg's, bei *Sagartia*. Krukenberg sagt (l. c. p. 63): „*Sagartia troglodytes* ist nur für Versuche zu empfehlen, bei denen die Wirkungen schwacher mechanischer Reize in Betracht kommt. Lässt man solche auf einen Theil der äusseren Körperwandung einwirken, so gerathen bei völlig normalen Thieren sofort die der Reizstelle entsprechend inserirten Tentakel in Bewegung, ziehen sich auch wohl zusammen, und es bildet sich oberwie unterhalb der berührten Stelle ein mehr oder minder starker Contractionszustand aus, in Folge dessen die Tentakelscheibe dem Berührungspunkte genähert wird.“

Bei *Sagartia* ist also das Mauerblatt entschieden mechanisch reizbar, was bei den von mir untersuchten Arten theils sicher nicht

der Fall war, theils nicht in zweifelloser Weise sich nachweisen liess.

Krukenberg schliesst sodann einige Mittheilungen über die Wirkungen chemischer Reize an. Da er indessen vorzugsweise Eisessig als Reizmittel verwandte, und theilweise in der Art vorgeing, dass er eine mit Essigsäure befeuchtete Nadel in die Haut der Actinien einstach, sind diese Versuche für die Feststellung des chemischen Sinnes werthlos, ja sie können kaum dazu dienen, überhaupt nur Sensibilität der Haut nachzuweisen, da Eisessig augenblicklich zerstörend auf die Gewebe einwirkt. In jedem Falle kann man nicht wissen, ob die Reizung mittelst der eingeführten Nadel Muskel- oder Nervenzellen erregt hat, wenn man eine Reaktion danach beobachtet.

Nachschrift. Eine soeben erschienene Arbeit von Samassa giebt mir Veranlassung zu folgendem Nachtrage. Bei Gelegenheit seiner Mittheilung „über die Nerven des augentragenden Fühlers von *Helix pomatia*“ (Zoologische Jahrbücher, herausgegeben von Spengel, Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere, Bd. 7) kommt Samassa auf die Bemerkungen zu sprechen, welche ich früher¹⁾ über seine Ausführungen, betreffend das Nervensystem der Ctenophoren (dessen Existenz Samassa läugnet), gemacht habe. Im Hinblick auf seine höchst interessanten und bedeutungsvollen Befunde am Schneckenfühler sieht sich genannter Forscher veranlasst, seine früher²⁾ aufgestellte Definition des Nervensystems vom morphologischen Standpunkte etwas zu modificiren, und betont sodann, dass die von mir (am genannten Orte) als werthvoller bezeichnete Diagnose des Nervensystems nach physiologischen Gesichtspunkten oft nicht anwendbar sei. Dies gebe ich vollkommen zu; man wird in nicht wenigen Fällen im Zweifel sein können, ob eine beobachtete Reaktion auf Rechnung eines Systems von Nerven-Fasern und -Zellen zu setzen sei, oder ob sie sich ohne Voraussetzung solcher, durch die Annahme von Neuromuskelzellen oder mittelst der eigenen Erregbarkeit der

1) Versuche zur Sinnesphysiologie von *Beroë ovata* und *Carmarina hastata*. Pflügers Arch. für die ges. Phys. Bd. 54. pg. 184.

2) Samassa, P., Zur Histologie der Ctenophoren in Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 40. 1892.

contractilen Zellen, erklären lässt. Ich bin weit entfernt (wie mir Samassa nachsagt) „den Umstand, dass ein Thier auf einen Reiz mit Bewegung antwortet, für genügend“ zu halten, „um bei diesem Thiere ein Nervensystem vorauszusetzen“. Vielmehr muss erstens ausgeschlossen sein, dass direkte Reizung contractiler Zellen im Spiele ist, und es muss zweitens die Reaktion schnell und deutlich genug eintreten, um Zufälligkeiten ausschliessen zu lassen. Es wäre mir interessant, zu erfahren, wie Samassa und Andere, welche ein Nervensystem bei Beroë läugnen, die Reaktionen deuten, welche ich auf den vorhergehenden Blättern als Erfolg einer leichten Berührung am Polende, und früher als Wirkung leichtester chemischer Reizung am Mundrande beschrieben habe. Direkte Reizung der contractilen Elemente der Gallerte ist bei diesen chemischen Reizversuchen von selbst ausgeschlossen, da es nicht denkbar ist, dass die für die Gewebe unschädlichen schwachen Lösungen von Chinin und Vanillin so augenblicklich in die Tiefe dringen und jene energischen Reaktionen auslösen könnten. Ein mechanischer Reiz wird leichter, die Haut durchsetzend, in die Tiefe wirken können, und so halte ich auch in der That einen Theil der von mir bei Beroë, Carmarina und Actinien beschriebenen Contractionsphänomene für idiomuskuläre (oder durch Neuromuskulzellen bedingte). Dagegen die in einem einzigen Augenblicke sich abspielende Zusammenziehung der ganzen aboralen Hälfte der Beroë, welche bei Berührung der Polplatten erfolgt, verlangt offenbar die Annahme eines Organsystems, welches den motorischen Impuls fast gleichzeitig den sämtlichen Muskelzellen zuleitet, welche bei der Retraktion des Polendes sich betheiligen.

Es käme nun noch die Möglichkeit in Betracht, dass bei Beroë einerseits die Epithelzellen eine Erregung leicht an das contractile Gewebe weiter zu geben vermöchten, und andererseits dieses selbst die Fähigkeit ebenso rascher Erregungsleitung besässe, wie wir sie sonst nur beim Nervengewebe zu finden gewohnt sind. Samassa meint, als physiologisches Erkennungszeichen des Nervengewebes könne man die Fähigkeit betrachten, „einen Reiz zu leiten, ohne selbst contractil zu sein.“ Dies scheint mir jedoch schon etwas zu weit gegangen; die Hypothese von Arndt, nach welcher die Erregung im Nerven sich in Form einer Contractionswelle fortpflanzt, hat zwar keinen experimentellen Beweis, aber auch durchaus keine entscheidende Wider-

legung erfahren. Die Forderung, zur Reizleitung geeignetes und bestimmtes Gewebe, also Nervengewebe, dürfe nicht contractil sein, ist daher nicht genügend begründet. Es lässt sich eben eine physiologische Definition des Nervensystems, ebenso wie eine vom morphologischen Standpunkte ausgehende, bis jetzt nur in weitester und unscharf begrenzender Fassung geben¹⁾. Gerade auch die hochinteressante Entdeckung eines Lokalnervensystems im Tentakelmuskel der Schnecken durch Samassa ist ein erneuter Beweis für die Unzulänglichkeit unserer seitherigen Kriterien des Nervengewebes. Samassa's Entdeckung scheint mir ganz neue Perspektiven für die Phylogenie und die vergleichende Physiologie des Nervensystems zu eröffnen, was übrigens auch genannter Forscher selbst richtig erkannt und betont hat. Die Annahme eines vom centralen Nervensystem unabhängigen lokalen Nervensystems läuft den hergebrachten Anschauungen durchaus zuwider, scheint mir aber trotzdem sehr glücklich und Erfolg versprechend; auch ist sie mit den Ergebnissen der neuesten Forschungen auf dem Gebiete der feineren Anatomie des Nervensystems höherer Thiere, wie sie uns die Golgi'sche Färbemethode erschlossen hat, wohl vereinbar.

Ich möchte hier darauf hinweisen, dass ich eine solche Entdeckung, wie sie Samassa soeben veröffentlicht hat, nach gewissen experimentellen Erfahrungen eigentlich erwartet habe, und zwar ganz speziell bezüglich der Mollusken. Dem mich hierbei leitenden Gedanken habe ich auch früher schon Ausdruck gegeben²⁾, indem ich mich folgendermassen äusserte: „Noch einen Vergleichspunkt zwischen der galvanischen und den übrigen Reizungsarten habe ich hier zu berühren, nämlich einen Vorgang, welchen man

1) Vielleicht dürfte noch die Entwicklungsgeschichte diejenige Wissenschaft sein, welche am ehesten etwas wesentliches zur Definition des Nervensystems wird beitragen können, dessen Begriff durch die erweiterte vergleichend physiologische und anatomische Untersuchung, anstatt bestimmter zu werden, immer weiter schwimmt. Ob es möglich sein wird, erregungsleitende Elemente ectodermaler Herkunft vermöge eben dieser Eigenschaft von physiologisch ähnlich sich verhaltenden Geweben anderen Ursprungs getrennt zu halten, muss die Zeit lehren.

2) Fortgesetzte Beobachtungen über polare galvanische Reizungen bei Wasserthieren. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 53. 1892. p. 347.

als „lokalisirten Reflex“ bezeichnen kann, d. h. einen Reflex, bei welchem der Reizzustand nicht ins Centralnervensystem gelangt, sondern wahrscheinlich in der Haut lokalisiert bleibt. Wenn man nämlich die Haut einer Meeresschnecke, etwa *Pleurobranchus*, mechanisch, thermisch oder chemisch an irgend einer Stelle reizt, so bildet sich hier, ganz wie bei polarer galvanischer Reizung, eine lokale Einziehung der Haut. Ganz ähnliches beobachtet man an den Siphonen von Muscheln, bei welchen auf diese langsame lokale Reaction dann rasche Einziehung des ganzen Siphos folgt“.

Ich vermute, dass ähnliche Befunde, wie sie Samassa an Schneckenfühlern sah, auch in der Haut (bez. den Siphonen) anderer Mollusken sich ergeben werden. Entsprechende histiologische Untersuchungen, welche ich seit lange beabsichtigte, hoffe ich bald in Angriff nehmen zu können.

Zum Schlusse sei bemerkt, dass R. Dubois¹⁾ früher schon am Schneckenfühler Verhältnisse beschrieben und zu physiologischen Hypothesen verwerthet hat, welche den von Samassa aufgedeckten im Prinzip nahe stehen. Indessen hat Dubois den versuchten Beweis eines organischen Zusammenhanges zwischen Epithel- und Muskelzellen weder für den Schneckenfühler noch für die Siphonen der Muscheln in überzeugender Weise erbringen können und seine an sich schon gewagte Hypothese des „système avertisseur“ entbehrt des thatsächlichen Anhaltes, welchen Dubois gerade in den histiologischen Verhältnissen zu finden glaubte. Dass Dubois diese nicht richtig erkannt hat, ist durch Rawitz's umfangreiche und gründliche Untersuchungen²⁾ überzeugend nachgewiesen, deren Ergebniss ich bezüglich der hier in Betracht kommenden morphologischen Punkte durchaus bestätigen kann.

1) R. Dubois, Sur la physiologie comparée de l'olfaction. Compt. rend. CXI. p. 66—68 und: Anatomie et physiologie comparées de la *Pholade dactyle* etc. Paris 1892.

2) B. Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen. Dritter Theil. Jenaische Zeitschrift. Bd. 27. 1892.