

Ueber die Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden.

Von Dr. **F. Braem** in Breslau.

Am 15. Juli 1892 beschenkte Herr Albert Lang aus Karlsruhe die Wissenschaft mit einer Arbeit¹⁾, in welcher er das Verständnis der tierischen Knospung auf eine neue Basis zu stellen suchte. Man hatte bis dahin geglaubt, dass die Knospung der Metazoen auf dem Zusammenwirken verschiedener Keimblätter beruhe und dass mindestens zwei derselben für die Entstehung des neuen Individuums vorausgesetzt werden müssten. Zahlreiche, wie man meinte, sorgfältige Untersuchungen hatten diese Ansicht befestigt, und auch von Seiten der Theorie war kein Einwurf dagegen erhoben worden. Jetzt hatte Herr Albert Lang, scheinbar mit leichter Mühe, die Unzulänglichkeit jener Untersuchungen und die Haltlosigkeit jener Ansicht nachzuweisen vermocht; vorerst freilich nur für die vielgeduldige *Hydra* und einige ihrer nächsten Verwandten.

Bei diesen Formen, speziell bei *Hydra*, *Eudendrium* und *Plumularia*, sollen nach Lang die Knospen nicht von beiden Blättern des Polypenkörpers gebildet werden, sondern lediglich von dem Ektoderm, welches durch eine Art von multipolarer Gastrulation ein neues Knospentoderm schafft und somit allein die Anlage der Tochtertiere begründet.

Ich gestehe, dass ich der Arbeit Lang's nicht gleich, da ich sie kennen lernte, die ihr gebührende Bedeutung beigelegt habe. Sie schien mir etwas geringfügig im Vergleich zu dem, was Andere über denselben Gegenstand berichtet hatten. Nachdem man aber den „schönen Beobachtungen“ des genannten Autors besonderen Beifall gezollt²⁾ und sie zum Ausgangspunkt einer Reform unserer ganzen bisherigen Theorie der Knospungsbildung gemacht hatte³⁾, schien es mir nötig, mich durch eigene Untersuchung von ihrer Richtigkeit zu überzeugen.

Ich habe, wie Lang, die Knospen an Schnitten studiert und zwar bei folgenden Hydroiden: *Hydra fusca* in einer großen und einer kleineren Spielart, *Hydra viridis*, *Eudendrium racemosum*, *Plumularia echinulata*, *Sertularella polyzonias*. Wie Lang habe ich *Hydra* vorzugsweise durch Uebergießen mit heißer Sublimatlösung getötet, während die übrigen Formen, die ich in Villafranca sammelte, mit kaltem Sublimat fixiert worden waren.

1) Ueber die Knospung bei *Hydra* und einigen Hydropolypen. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 54 (1892), S. 365—385 u. 1 Taf.

2) Franz v. Wagner, Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. Biolog. Centralbl., 1893, S. 289.

3) A. Weismann, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892. S. 204 ff.

In der Schilderung meiner Befunde kann ich mich kurz fassen. Unter allen Knospen, die ich geschnitten habe, und bei besonderer Berücksichtigung derjenigen Stadien, auf welchen die Neubildung des Entoderms angeblich erfolgen soll, fand ich nichts, was die Behauptung Lang's hätte rechtfertigen können. Nirgends ein Verschwinden des einen Keimblattes in das andere; nirgends eine Abspaltung von Zellen des Ektoderms behufs Bildung des Entoderms der Knospe; nirgends ein allmähliches Verdrängen und Zurückschieben des alten Entoderms des Polypen durch das neue, der Knospe angehörige Entodermgewebe; nicht einmal Andeutungen dieser Verhältnisse. Stets, auch bei den jüngsten Knospen, war die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm scharf und klar zu erkennen, niemals ist ihre Existenz mir auch nur fraglich geworden. Ich stehe demnach nicht an, die Resultate Lang's für unrichtig, die daraus gezogenen Folgerungen für gänzlich hinfällig zu erklären.

Das ist freilich ein sehr negatives Ergebnis. Obwohl negativ nur insofern, als es den Behauptungen Lang's sich entgegenstellt. Denn was die älteren Beobachter bei Hydroiden ermittelt haben und was mit den sonstigen Befunden über die Knospung aufs Beste übereinstimmt, das wird durch meine abermalige Untersuchung vollauf bestätigt.

Immerhin steht hier Behauptung gegen Behauptung. Herr Lang will die Abspaltung des Knospenentoderms vom Ektoderm des Muttertieres gesehen haben. Prüfen wir daher, was er gesehen hat, und ob seine Angaben wirklich als vollgiltiger Beweis für seine Behauptungen dienen können.

In der Einleitung zu seiner Arbeit teilt Herr Lang mit, dass „von den vielen marinen Hydromedusen, die er untersuchte, hauptsächlich *Eudendrium racemosum*, *E. ramosum* und *Plumularia echinulata* befriedigende Resultate ergeben haben“. Unter vielen untersuchten Formen waren es also nur 2 Gattungen und 3 Arten, welche seine Ansicht zu stützen vermochten. Das ist, sollte man denken, etwas wenig. Die vielen anderen Formen, die keine „befriedigenden Resultate“ ergaben, haben doch auch, so zu sagen, ihre Daseinsberechtigung. Auch sie wollen gehört sein. Wenn sie die beiden Blätter des Cölenteratenkörpers in deutlicher Trennung zeigten, wenn sie kein Uebergreifen des einen ins andere erkennen ließen, so war das doch immerhin auch für die Frage, welche Lang zu behandeln hatte, von Wichtigkeit. Es hätte ihn zweifelhaft machen können, ob das, was jener kleine Bruchteil der untersuchten Species zu lehren schien, am Ende nicht Täuschung sei. Lang berührt dieses Problem nicht. Für mich aber ist das Geständnis von Wert, dass er nur in verhältnismäßig wenigen Fällen seine vorgefasste Meinung bestätigt fand.

Allerdings erwähnt Lang, dass diese Fälle „hauptsächlich“ zum Ziele geführt hätten. Aber mir scheint dieses „hauptsächlich“ nicht eben schwer zu wiegen. Ich möchte glauben, dass es lediglich eine euphemistische Umschreibung des etwas dünnen, aber um so klareren „allein“ oder „ausschließlich“ sei. Denn so sehr wird Lang doch nicht seine Autorität überschätzt haben, dass er uns einen Teil seines Beweismaterials vorenthielt, wenn dasselbe wirklich als solches angesehen werden konnte. Oder meinte er, dass ein Dutzend höchst fragwürdiger Figuren schon hinreichend sei, um eine alte, bisher allseitig bestätigte Anschauung zu entwurzeln?

Also wir werden zu der Annahme berechtigt sein, dass Lang außer bei *Hydra* nur bei *Eudendrium* und *Plumularia* „befriedigende Resultate“ erhielt.

Es berührt seltsam, den Autor, der doch vor Allem die Aufgabe hat, sein Objekt sprechen zu lassen, schon auf der ersten Seite ein bestimmtes Resultat als das allein befriedigende bezeichnen zu hören. Man muss daher wissen, dass Herr Lang nicht unbefangen an seine Untersuchung herantrat. Vielmehr war ihm von seinem Lehrer Weismann die Weisung gegeben worden, dass sich „das Knospungs-Idioplasmata wahrscheinlich nur in gewissen Zellen des Ektoderms finden werde“, und er hatte die Aufgabe erhalten, „die Knospungsbildung der Hydroiden mittels der Schnittmethode auf diesen Punkt hin zu untersuchen und festzustellen, woher das Zellmaterial des Entoderms der Knospen stammt“ (Lang a. a. O. S. 365).

Lang schildert zunächst die Knospungsbildung bei *Eudendrium*. Von den sechs beigegebenen Figuren (1—6) lassen nur zwei, nämlich Fig. 2 und 5, etwas, das als Einwanderung von Ektodermzellen in das Entoderm gedeutet werden könnte, erkennen. Nur hier ist die Grenze zwischen den beiden Keimblättern an der Stelle, wo die Knospe sich anlegt, nicht klar wiedergegeben. Die anderen Figuren haben nur einen untergeordneten Wert. In Fig. 1 hat die Einwanderung angeblich noch nicht begonnen. Das Ektoderm ist im Bereich der Knospe verdickt und zeigt Spuren lebhafter Wucherung. Das Entoderm ragt „wirr und regellos in das Cönosarkrohr hinein“, inmitten des Knospungsareals bedeckt es nicht einmal die Stützlammelle. Lang scheint diesem Umstände einige Bedeutung beizumessen. Ich halte die Wirrnis des Entoderms für eine durch die Konservierung hervorgerufene Erscheinung und entnehme dem Schnitt nur dies, dass von einer Einwanderung von Ektodermzellen in das Entoderm hier nicht die Rede ist.

Ebensowenig ist in Fig. 3, 4 und 6 die Einwanderung zu erkennen. Nur in Fig. 3 (links) ist ein Kern gerade auf die Stützlammelle gefallen, leider an einer Stelle, wo an Knospungsbildung auch nicht von ferne zu denken ist. Alle drei Bilder geben der Auffassung, dass an der Knospungsbildung beide Blätter in gleicher Weise beteiligt sind, freies Spiel.

Anders dagegen Fig. 2 und 5. In Fig. 2 ist die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm der Knospe nur schüchtern, teilweise garnicht markiert worden. Fragen wir den Text (S. 368), so erfahren wir, „dass die Stützlamele je nach der Einstellung des Tubus bald vollständig, bald unterbrochen erscheint“. Wenn nun in einem Schnitt, der doch in diesem Fall hoffentlich nicht von bedeutender Dicke gewesen ist, eine Lamelle, die hier naturgemäß in der Auflösung begriffen sein muss, bei gewisser Einstellung vollständig erscheint, so will es, glaube ich, nicht viel sagen, wenn bei anderer Einstellung diese Lamelle zum Teil undeutlich wird. Eine kleine Unebenheit des Schnittes, eine leichte Verschiebung der Zellen kann solch eine Wirkung bedingen. Wichtig ist nur, dass Lang trotz seiner Zeichnung die Lamelle vollständig gesehen hat und dass er ein Uebergreifen von Ektodermzellen in das Gebiet des Entoderms nicht beobachtet hat. Er sagt freilich: „wir sehen, dass jene jungen Ektodermzellen, die durch starke Wucherung die Ektodermverdickung hervorriefen, teilweise durch die Stützlamele hindurchgedrungen sind und auf der Entodermseite derselben liegen“. Wörtlich übersetzt heißt das: wir sehen, dass eine Schicht kleiner, plasmareicherer Zellen, ähnlich den indifferenten Ektodermzellen, unterhalb des älteren Entoderms sich gebildet hat und der Stützlamele, dem Ektoderm gegenüber, anliegt. Dass diese Zellen vom Ektoderm her durch die Stützlamele hindurchgedrungen sind, das sehen wir nicht. Gerade der Uebergang, das Hindurchdringen selbst ist es, was Lang uns zeigen soll. Das fait accompli beweist uns hier garnichts.

Wo stammen nun aber die Zellen der Entodermseite her? Aus dem Entoderm selbst, so möchte man glauben. Wie das Ektoderm durch Zellteilung Material für die Neubildung geliefert hat, so auch das Entoderm. Wie jenes in Folge dessen verdickt erscheint, so auch dieses. Was steht dieser Annahme im Wege? Lang verweist uns auf seine Fig. 1, wo die Entodermzellen „wirr und regellos“ bei einander liegen und im Bereich der Knospe im Entoderm eine Lücke ist. Wegen dieser Lücke in Fig. 1 sollen wir uns dazu verstehen, die Entodermverdickung in Fig. 2 auf Rechnung des Ektoderms zu setzen. Aber jene Lücke, jenes ganze regellose Durcheinander ist ein Kunstprodukt, es existiert in Wirklichkeit garnicht. Und selbst wenn dem nicht so wäre, so würde der Vergleich nichts gelten. Denn das Stadium der Fig. 1 ist offenbar älter als das der Fig. 2. In Fig. 1 ist die Cuticula vor der Knospe schon vollständig aufgelöst, in Fig. 2 noch nicht. Dort tritt die Knospe frei nach außen hervor, hier weilt sie noch im Inneren des Cönosarks.

Dann sollen „die kleinen Kerne [der Zellgruppe des Entoderms] deutlich auf ihre ektodermale Herkunft hinweisen“ (S. 370). Als ob nur das Ektoderm durch rege Teilung Zellen mit kleinerem Kern zu

produzieren vermöchte! Der Unterschied in der Größe der Kerne ist ein minimaler. Aber es ist richtig, dass die embryonalen, einstweilen funktionslosen Zellen, die behufs Knospungsbildung zu beiden Seiten der Stützlamelle sich anhäufen, etwas kleinkerniger sind als die peripheren Zellen des Ektoderms und die verdauenden Zellen des Entoderms. Nichts natürlicher, als dass in einer arbeitenden Zelle, die den Höhepunkt ihrer Kraftentfaltung erreicht hat, die einzelnen Elemente, vor Allem der Kern, größer erscheinen, als in einer anderen, die erst allmählich ihrer Bestimmung entgegenreift. Und wenn durch Wucherung des älteren Ektodermgewebes Zellen mit kleinerem Kern entstehen konnten, wie Lang selber annimmt, warum nicht ebenso gut durch Teilung des Entoderms? Es ist ja doch erst zu beweisen, dass das „Knospungs-Idioplasma“ nur im Ektoderm enthalten ist.

Endlich lässt uns dann noch Fig. 5 einen direkten Uebergang von Ekto- und Entoderm möglich erscheinen. Aber diese Figur gibt einen „seitlichen Längsschnitt“ wieder, der durch den Rand der Knospe hindurchgeht. Die Stützlamelle ist schräg getroffen, sie wird halb von der Fläche gesehen. Selbstverständlich, dass sich die Zellen da über einander lagern, dass sie sich gegenseitig verdecken und dass die Grenze der beiden Blätter nicht scharf hervortreten kann. Maßgebend ist allein der Medianschnitt, und dieser, in Fig. 6 dargestellt, lässt nichts an Klarheit zu wünschen übrig. „Solche Stadien“, meint Lang S. 370, „haben wohl zu der Annahme geführt, dass die Knospung der Hydropolyten auf der Ausstülpung beider Schichten der Leibeshaut beruhe, hervorgebracht durch gleichmäßige Hand in Hand gehende Zellwucherung des Ekto- und Entoderms“. Ja, und vorläufig wenigstens sind gegen diese Annahme keine ernsthaften Gründe geltend gemacht worden!

Auf die Knospung von *Plumularia* beziehen sich die Fig. 7—9. Der Unbefangene entdeckt darin nichts als eine etwas skizzenhafte Darstellung allbekannter Verhältnisse. Lassen wir uns von Lang eines Besseren belehren.

Es verweist uns zunächst auf Fig. 8: Längsschnitt durch eine Stammspitze, an der seitlich eine Knospe zu treiben beginnt (etwa im Stadium A⁶ unserer Textfigur 1). „Wir sehen, dass das Ektoderm sowohl der ersten [der Stammspitze] als auch der Knospenanlage mehrschichtig ist“. Die Stützlamelle ist dünn. „Das Entoderm . . . bildet eine einfache, selten doppelte Schicht locker neben einander gereihter, parenchymartiger Zellen“. Ergo „das Knospentoderm wird hier, wie bei der Knospung von *Eudendrium*, von Zellen des verdickten Ektoderms gebildet“.

Wo in aller Welt ist hier eine Beobachtung, die einen solchen Schluss rechtfertigen könnte! Das Ektoderm ist verdickt, ich gebe es zu. Nichts kann natürlicher sein, denn eben an dieser Stelle findet

das lebhafteste Wachstum, der Ausbau der Kolonie statt. Hier liegt das Teilungsgewebe, das Urmeristem des Stockes¹⁾. — Die Stützlamelle

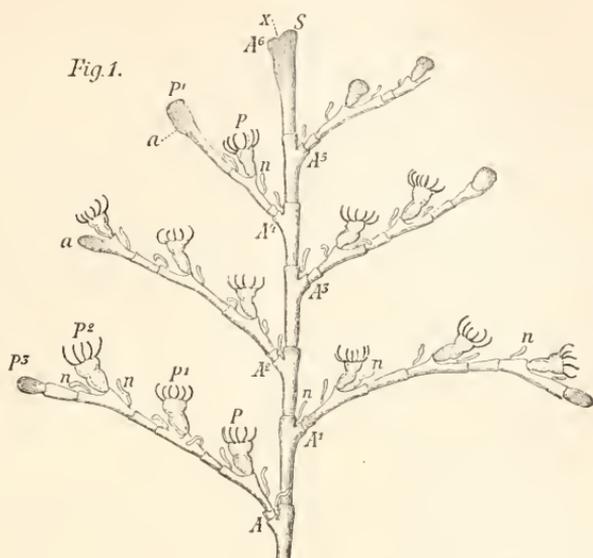


Fig. 1. Oberer Teil eines Wedels von *Plumularia echinulata*, Vergr. 20. *S* die fortwachsende Stammspitze, unterhalb deren die Seitenäste *A* abwechselnd nach rechts und nach links hervorkommen. Das jüngste Aestchen *A*⁶ steht noch im Knospenstadium. Jedes Aestchen erzeugt zunächst an seinem freien Ende das Polypenköpfchen oder den Hydranthen *P* in Gestalt einer keulenförmigen Verdickung (s. *P*¹ am Aste *A*⁴). Unterhalb der Verdickung erscheint in Form einer Knospe (*a* am Aste *A*⁴) die weiterwachsende Astspitze, die nun wieder zunächst den Polypenstiel (*a* am Aste *A*²), dann das Polypenköpfchen (*P*³ am Aste *A*) liefert, an welchem abermals die Astspitze in Knospenform (*a* am Aste *A*⁴) hervortritt. So entstehen an jedem Aste die Polypen *P*, *P*¹, *P*² u. s. w. in successiver Folge. Sowohl der Stamm als auch die Äste sind gegliedert. An den Aesten wechselt je ein polypenloses mit einem polypen tragenden Gliede ab. An den letzteren befindet sich vor und hinter dem Polypenköpfchen je ein Nematophor *n*. Außerdem steht ein solcher an jedem Stammgliede oberhalb der Basis des Astes.

ist da, obwohl sehr dünn. Ja, sehr dick kann sie nicht sein, denn wir haben es hier mit einem in steter Veränderung begriffenen, sich immer erneuernden Vegetationscentrum zu thun. — Das Entoderm ist großzellig, zum Teil mehrschichtig, viel dicker als in den unterhalb der Stammspitze gelegenen Teilen. Auch diese Gewebsschicht befindet

1) Dass die Zellen wirklich in drei und vier Schichten übereinander liegen, wie Lang sie zeichnet, muss ich bezweifeln. Ich finde in meinen Präparaten nur eine Reihe sehr hoher Cylinderzellen, die hie und da durch interstitielle Zellen zweischichtig geworden ist. Ich vermunte, dass der Schnitt kein rechter Medianschnitt ist, sondern dass er die Zellen in schräger Richtung getroffen hat.

sich also in einem Zustand der Wucherung. Denn die großblasigen Zellen sind doch deshalb nicht hohl, wie Lang zu glauben scheint. Sie sind von Nährstoffen erfüllt, die sie den tiefer liegenden Zellen, zuletzt auch dem Ektoderm, zuleiten. Sie ernähren die junge Knospe, die wachsende Stammspitze. Was hat alles dies mit der Einwanderung von Ektodermzellen zu schaffen?

Herr Lang behauptet die Einwanderung zwar, aber er zeigt sie uns nicht. Nur in der Tafelerklärung sind zwei Ektodermzellen der Fig. 8 als „einwandernde“ bezeichnet. Herr Lang muss in besonders vertraulichen Beziehungen zu seinem Objekte gestanden haben, wenn er den Zellen sogar die Absicht, ins Entoderm zu gelangen, ansehen konnte. Denn sie thun es noch nicht, sie wollen es höchstens. Und die eine will es zudem an unrechter Stelle. Sie liegt genau in dem einspringenden Winkel zwischen Stammscheitel und Knospe (Textfigur 1 bei x), an der einzigen Stelle, wo weder an Knospung noch Scheitelwachstum zu denken ist.

Ich müsste mich wiederholen, wenn ich in gleicher Weise auch den in Fig. 7 abgebildeten Querschnitt besprechen wollte. Einige Ektodermkerne sind bis hart an die Stützlamele herangezeichnet, so dass sie dieselbe fast zu durchbrechen scheinen. Aber derartige kleine Ungenauigkeiten konnten bei der schwachen Vergrößerung, welche Lang benutzte ($240 \times$), wohl mit unterlaufen. In Wirklichkeit lagen die Kerne ohne Zweifel ganz ehrlich im Ektoderm. Ich will darüber mit Lang nicht rechten.

Dann aber kommt etwas Neues, Text S. 373. Nämlich nicht nur im Bereich der Knospe, sondern im ganzen Umfange des Schnittes ist „das Ektoderm verdickt, das Entoderm großzellig, . . . die Stützlamele . . . sehr dünn, einige Kerne von Ektodermzellen liegen hart ihr. Aehnliche Bilder“, heißt es dann, „haben mich bewogen anzunehmen, dass auch hier an der Stammspitze eine solche Neubildung des Entoderms aus dem verdickten rege wuchernden Ektoderm stattfindet“. Dies ist in der That von besonderem Interesse. Nicht genug, dass für die Bildung der seitlichen Knospen eine Gastrulation gefordert wird, auch für das bloße Wachstum des Stammes ist sie notwendig. Nicht genug, dass der Stamm selbst, zur Zeit, wo er am kriechenden Stolo als Knospe hervorkam, vermöge einer Gastrulation entstanden ist, auch seine fernere Entwicklung, abgesehen von der Knospenbildung, soll nur durch eine stetig fortgesetzte Delamination der ektodermalen Scheitelzellen behufs Bildung neuer Entodermzellen möglich werden. Ja, hat denn nach Lang das Entoderm überhaupt noch die Fähigkeit, am Wachstum des Stockes sich zu beteiligen? Besteht an den Vegetationspunkten der Kolonie noch ein Unterschied zwischen beiden Blättern? Man sollte erwarten, nein. Warum aber zeigt uns denn Lang nicht das Uebergreifen des einen Blattes ins andere? Warum

ist in keiner seiner Figuren der Uebergang zweifellos zu erkennen? Warum fehlt er in sämtlichen von mir selbst angefertigten Schnitten durch die Spitze des Stammes sowohl als der Seitenzweige? Lang gibt uns keine Erklärung, — vielleicht gelingt es dem Leser, sie zu finden.

Unterhalb des Polypenköpfchens „wird in der Mitte des Stieles das Nematophor angelegt. Zuerst ist es als kegelförmige Verdickung des Ektoderms an der Stelle sichtbar, während das Entoderm darunter sich teilnahmslos verhält und die Stützlamelle geradlinig darunter verläuft. Ich glaube auf Grund dieser Beobachtung [!!] annehmen zu dürfen, dass der aus wenigen Zellen bestehende Entodermfortsatz, der in dem ausgebildeten Nematophor nachzuweisen ist, nicht durch spätere Ausstülpung des Entoderms in die kompakte Ektodermverdickung entstanden ist, sondern analog der Entodermbildung in der Knospe durch Differenzierung aus Ektodermzellen unter Neubildung der Stützlamelle“. Man wolle beachten, auf Grund welcher Beobachtungen Lang zu seinen Annahmen zu kommen pflegt. Weil das, wie er selbst zugibt, nur aus wenigen Zellen bestehende Entoderm des Nematophors nicht von vornherein durch eine auffällige Verdickung des inneren Blattes vorbereitet wird, muss dieses innere Blatt unfähig sein, jene 3 oder 4 Zellen aus sich selbst zu bestreiten, muss eine Delamination ganz eigentümlicher Art eben hier stattfinden. Zum Trost versichert uns Lang trotz dieser Beobachtung, dass er „zu einem absolut sicheren Resultat bei der Untersuchung der Knospung der Nematophoren nicht gekommen“ sei.

Fig. 9 ist ein Schnitt durch eine Gonangienknospe. Die Gewebe sind stark geschrumpft. Von Einwanderung keine Spur. Dafür sorgt folgende Argumentation für das nötige Verständnis (S. 375): „Wären die erwähnten Zellen [des inneren Knospenblattes], die ich mir aus dem Ektoderm der Knospe herstammend denke, wuchernde Entodermzellen, so müsste man ihnen überdies einen so energischen Drang zumuten, in die Knospe zu gelangen, dass sie von außen her sich durch die Hodenanlage gedrängt hätten, die vorher hier direkt der Stützlamelle auflag“. So? Woher weiß es denn Lang, dass jene Zellen sich erst durch die Hodenanlage hindurchdrängen mussten und dass diese letztere ehemals direkt an die Stützlamelle begrenzt hat? Hat er es gesehen? Doch wohl nicht. Und ich denke mir, dass der Drang der Zellen, in die Knospe zu gelangen, noch sehr viel energischer hätte sein müssen, wenn sie vom Ektoderm her, die Stützlamelle durchbrechend, in die Hodenanlage sich eingezwängt haben sollten. Aber lassen wir den Zellen immerhin ihren Drang. Ich konstatiere, dass Lang uns in keinem einzigen Falle den Durchbruch der Zellen hat demonstrieren können. Er spricht nur von Zellen, die entweder schon eingewandert sind, oder von solchen, „die anscheinend im Begriffe sind, ihrem Beispiel zu folgen“. Ich glaube, der „energische

Drang“, gewisse Zellen in die Knospe gelangen zu lassen, ist auf seiner Seite.

Zuletzt folgt die Knospung von *Hydra*, illustriert durch 4 wirkliche und 4 imaginäre Schnitte, Fig. 10—13 und Fig. 14 a—d. Die letzteren, als bloße Schemen, lasse ich unbeachtet.

Fig. 10, das früheste Stadium, zeigt beide Blätter in scharfer Trennung. Nichts Auffälliges an dem ganzen Bilde. Aber das Ektoderm hat sich an der Stelle, wo die Knospe entsteht, verdickt, was für das Entoderm angeblich noch nicht zutrifft. Dieser Umstand gereicht Lang zu wiederholter Verwunderung. Nun, die Beobachtung selbst mag richtig sein. Wäre es dann so unerklärlich, wenn dasjenige Blatt, welches bei der durch die Knospung bedingten Ausstülpung peripher zu liegen kommt, welches demnach in erster Linie das Material für die Oberflächenvergrößerung zu liefern hat, mit der Materialsammlung, d. h. mit der Zellwucherung, etwas früher begänne? Das wäre doch ganz verständlich, daraus könnte doch Niemand folgern, dass lediglich aus dem Ektoderm die gesamte Knospe hervorgehe.

Ich selbst übrigens habe diese zeitliche Differenz in der Anteilnahme der beiden Blätter nicht konstatieren können. Ich finde, dass schon auf den frühesten Stadien der Knospung das Entoderm ganz ebenso Spuren einer lebhafteren Thätigkeit zeigt, wie das Ektoderm. Seine Zellen sind im Bereich der Knospenanlage größer, dichter gedrängt und besser genährt als außerhalb desselben. Die Entodermschicht ist in Folge dessen hier mächtiger als an den gegenüberliegenden Punkten des Querschnittes. Bei der grünen *Hydra* ist in den entodermalen Knospenzellen die stärkere Anhäufung der Chlorophyllkörner sehr merklich (s. Textfigur 2).

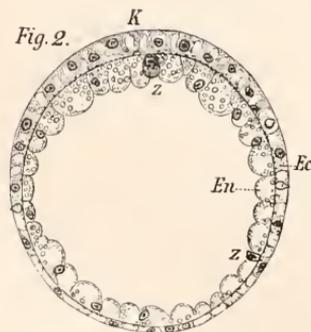


Fig. 2. Querschnitt durch die Knospungszone einer lang ausgestreckten *Hydra viridis* (Breslau; X, 1893), Verg. 190. Die Knospe (bei K) war an dem in mäßiger Kontraktion befindlichen lebenden Tiere eben als leichte Hervorwölbung sichtbar. Ec Ektoderm, von dem Entoderm En überall durch die von Muskelfasern begleitete Stützlamelle geschieden. z embryonale resp. „Sekret“-Zellen des Entoderms. Die übrigen Entodermzellen sind vorzugsweise im Bereich der Knospe von Chlorophyllkörnern erfüllt.

Nachdem nun die Knospe in Form jener Verdickung des Ektoderms zu Tage getreten ist, beobachtet Lang „eine merkwürdige Veränderung der Stützlamelle“. Dieselbe ist nämlich „nicht mehr als scharf konturierte Lamelle sichtbar, sondern scheint völlig aufgelöst zu sein“. In der That, ein merkwürdiges Ereignis! Als ob es nicht vielmehr selbst-

verständlich wäre, dass eine resistente Membran an derjenigen Stelle, wo tiefgreifende Formveränderungen im Organismus notwendig werden, der Auflösung anheimfällt. Aber für Lang ist dieser Vorgang deshalb so merkwürdig, weil er ihm die Brücke baut, auf der nun die Ektodermzellen eine nach der anderen in das Entoderm hinübergeführt werden können. Mit der Auflösung der Membran ist die Scheidewand gefallen, welche den Drang des Ektoderms, sich mit dem Entoderm zu vermischen, bisher gehemmt hatte. Jetzt ist der Weg frei und die legitimen Entodermzellen werden „durch die eindringenden Zellen des interstitiellen Gewebes allmählich gegen die Magenöhle vorgeedrängt. Letztere werden in der Folge zu dem Entoderm der Knospe“.

Als Belegstück dafür dient Fig. 11, eine junge Knospe im Querschnitt. Bei der Betrachtung fällt es sofort auf, dass im unteren Teil der Figur, welcher der linken Seite der Knospe entspricht, die beiden Keimblätter sich sehr deutlich von einander abheben, während in dem oberen Teil, der die andere Knospenhälfte wiedergibt, kaum eine solche Grenze zu konstatieren ist. Schon diese Asymmetrie ist so sonderbar, dass sie gerechte Zweifel an der Korrektheit der Zeichnung wachruft. Aber auch ohne dies müsste ich die Zuverlässigkeit der Figur in Abrede stellen, da ich trotz der Auflösung der Stützmembran in keinem Falle irgend welche Unbestimmtheit in der gegenseitigen Begrenzung der beiden Blätter gefunden habe. Stets, in den jüngsten wie in den ältesten Knospen, sah ich das Ektoderm scharf und klar von dem entodermalen Blatte geschieden, niemals habe ich ein Uebergreifen der Zellen des einen in das Gebiet des anderen wahrgenommen. Ich behaupte daher, dass Lang entweder sein Original ungenau wiedergegeben hat, oder dass dieses letztere selbst durch unangemessene Behandlung entstellt war.

Uebrigens scheint es Lang wohl gefühlt zu haben, wie wenig überzeugend trotz alledem seine Zeichnung geblieben ist. Er sucht deshalb nach weiteren Gründen, welche die Herkunft des Knospentoderms von dem Ektoderm des Polypen erhärten sollen. Da spielt denn zunächst „der Umstand, dass im Entoderm bis zu diesem Stadium der Knospung in keinem Falle Zellteilungen beobachtet wurden“, eine große Rolle. Aber dieser Mangel wird nicht sowohl dem Entoderm als vielmehr dem Beobachter zur Last gelegt werden müssen. Ich kann versichern, dass auf jedem Stadium der Knospung Teilungsfiguren im Entoderm auftreten und dass sie hier verhältnismäßig nicht seltener sind als im Ektoderm. An und für sich mag die Zahl der Kinesen im Entoderm freilich etwas geringer sein. Aber auch die Zahl der Zellen ist kleiner, weil die einzelne Entodermzelle einen viel größeren Raum einnimmt als die Zelle des Ektoderms. Im Allgemeinen kann ich mich hier auf das Zeugnis Pfitzner's berufen, der die Kernteilung der grünen *Hydra* zum Gegenstande eines besonderen Studiums

gemacht hat. „Die beigegebenen Abbildungen“, sagt er¹⁾, „sind meistens dem Ektoderm entnommen, nicht als ob ich hier die meisten Teilungsfiguren gefunden hätte, sondern weil sie hier am deutlichsten waren; bei den Entodermzellen wird die Beobachtung häufig sehr erschwert durch die im Zelleib befindlichen Einlagerungen“. Dies letztere ist vielleicht auch der Grund, warum Lang im Entoderm keine Zellvermehrung hat konstatieren können.

„Dann aber“, fährt Lang fort, „sind diese jungen resp. indifferenten Ektodermzellen [i. e. Entodermzellen] durch Größe und Bau so von den übrigen Ektodermelementen und von den Entodermzellen so verschieden, dass eine Verwechslung absolut ausgeschlossen ist“. Nun, zugegeben, eine Verwechslung dieser Zellen sei ausgeschlossen, so wäre doch deshalb noch nicht die Abstammung ausgeschlossen. Lang selbst nimmt doch wohl an, dass die indifferenten Ektodermzellen gleichen Ursprungs sind wie die übrigen Ektodermelemente. Weshalb sollten dann nicht auch die jugendlichen Entodermzellen gewisse Unterschiede von den älteren erkennen lassen? Aber bezüglich der Kerne zweifle ich sehr, dass dergleichen Unterschiede existieren. Nach Lang sollen die Entodermzellen der Knospe kleinere Kerne besitzen, das Chromatin soll in ihnen gleichmäßig verteilt, das Kernkörperchen nicht gut sichtbar sein. Von einer Verschiedenheit in der Struktur des ruhenden Kerns — dieser bildet doch wohl den Maßstab, obgleich der Hinweis auf das schwer sichtbare Kernkörperchen mich bedenklich macht — finde ich gar nichts. Die Kerne der embryonalen Entodermzellen sind durchschnittlich ein wenig kleiner als die der verdauenden Zellen, aber durchaus nicht so sehr, dass jede „Verwechslung“ ausgeschlossen wäre. Ich glaube, dass sich die Differenz aus der verschiedenen Funktion der Zellen erklärt. Auch die interstitiellen Kerne des Ektoderms sind ja kleiner als die der peripheren Zellschicht des nämlichen Blattes.

Dass „zipfelförmige, bald spitze, bald abgerundete Ausläufer“ der jungen Entodermzellen darauf hinweisen, „dass sie sich in einer Art amöboider Bewegung befanden“, vermute ich auch. Dass aber die Zellen vermöge dieser amöboiden Bewegung aus dem Ektoderm in das Entoderm eingewandert sind, halte ich nicht für notwendig.

Dass ein Teil der in Fig. 11 gezeichneten Entodermzellen „abgestoßen“ wird, ist eine ganz willkürliche Annahme. Auch die entsprechende Partie in Fig. 12 wird nicht abgestoßen, sondern gehört zu einer jener Entodermfalten, die in unserer Textfigur 5 sichtbar sind und deren senkrecht in die Schnittfläche hineinragende Scheitel von ihrer Basis leicht abgetrennt werden können.

1) Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Teilungserscheinungen von Wilh. Pfitzner. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 22 (1883), S. 618.

Fig. 13, die letzte, die für die Einwanderung ins Feld geführt wird, ist belanglos, da laut Erklärung die Knospe unterhalb der Spitze getroffen wurde, die Blätter also schräg durchgeschnitten sind¹⁾.

Es sei mir gestattet, hier einige weitere Bemerkungen über die Knospung bei *Hydra* anzuschließen.

Fraglich kann nur das Eine sein, wo die neu sich bildenden Entodermzellen der jungen Knospen herkommen.

Zunächst kommt in Betracht, dass das Entoderm ebenso wenig wie das Ektoderm der embryonalen Zellen entbehrt, nur dass dieselben hier seltener sind als im Ektoderm. Dergleichen Zellen sind schon von K. C. Schneider²⁾ beobachtet und als indifferente Zellen beschrieben worden. „Sie besitzen ungefähr die gleiche Form, wie die entsprechenden Elemente des Ektoderms, sind auch durchaus nicht größer als diese. Ihr Kern misst 0,009—0,01 mm, der Nucleolus 2—3 μ “. Schneider konstatierte die Umbildung dieser Zellen in die sogenannten „Sekretzellen“, während er den Uebergang in „Nährzellen“, die andere Art der Zellen des Entoderms, nicht feststellen konnte. In der That beobachtet man auf Schnitten alle Zwischenstufen zwischen den embryonalen Zellen und den Sekretzellen, die sich durch Plasma-

Fig. 3

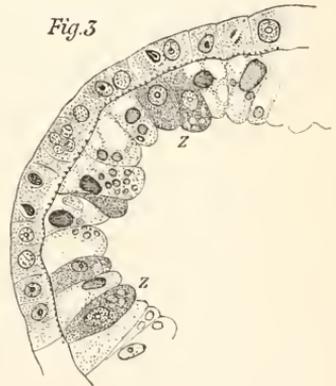


Fig. 3. Teil eines oberhalb der Knospenregion geführten Querschnittes durch *Hydra fusca*, kleine Form (Breslau; VIII, 1891), Vergr. 330. z embryonale resp. „Sekret“-Zellen im Entoderm. In den übrigen Entodermzellen sieht man die durch Karmin stark gefärbten Dotterballen.

1) Dass da, wo es sich um die Wahrnehmung der Grenzen zweier neben einander liegender Schichten handelt, Schrägschnitte nicht maßgebend sein können, ist schon oben (S. 105) betont worden. Aus demselben Grunde kann ich die Behauptung von W. B. Hardy (On some Points in the Histologie and Development of *Myriothela phrygia*. Quart. Journ. micr. sc., V. 32 (1891), p. 505 ff.), dass bei *Myriothela* die Knospen und insbesondere der Gonophor aus einem Blastem hervorgehen, welches durch Verschmelzung des ekto- und entodermalen Blattes des Muttertieres gebildet wird, nicht für bewiesen halten. Denn die Figur, welche uns die Verschmelzung darthun soll, Taf. XXXVI Fig. 10, ist nach einem Schrägschnitt entworfen, kann also keine deutliche Schichtung erkennen lassen. Da im übrigen Hardy sein Knospungsblastem aus beiden Blättern des Cölenteratenkörpers herleitet, so kann von einer Bestätigung der Befunde Lang's nicht die Rede sein.

2) Histologie von *Hydra fusca*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 35 (1890), S. 359.

reichtum und stärkere Färbbarkeit vor den übrigen Konstituenten des Entoderms auszeichnen. In Fig. 2 des Textes sind zwei derselben, in Fig. 3 mehrere sichtbar.

Indessen glaube ich kaum, dass zwischen Nähr- und Sekretzellen eine scharfe Grenze zu ziehen ist. Ich vermute, dass die Sekretzellen selbst nur Vorstufen der Nährzellen sind, dass sie gewissermaßen Reservennährzellen repräsentieren, die im Bedarfsfalle zu wirklichen Nährzellen sich umbilden können.

Wie dem nun auch sein mag, so ist doch jedenfalls so viel sicher, dass in den embryonalen Zellen des Entoderms ein Material vorliegt, von welchem Neubildungen dieses Blattes ausgehen können. Ich rechne dahin vor Allem das Entodermgewebe der Knospen. Die Ableitung desselben aus den embryonalen Zellen erscheint um so natürlicher, als auch die letzteren zu den subepithelialen Zellen gehören. Wir treffen sie in der Tiefe des drüsigen Epithels, in unmittelbarer Nähe der Stützlamelle. Hier begegnet uns auch zuerst das neugebildete Entoderm der jungen Knospe, das sich als einfache Schicht kleiner, plasmareicher und, wie es scheint, membranloser Zellen unterhalb des funktionierenden Entoderms neben der Stützmembran anlegt (s. Textfigur 4, bei K^1). Es kann uns von Wert sein, dass die Existenz embryonaler Zellen im Entoderm von einem Forscher nachgewiesen wurde, dem die Berücksichtigung der Knospungsverhältnisse fern lag und der lediglich histologische Zwecke im Auge hatte.

Fig. 4.

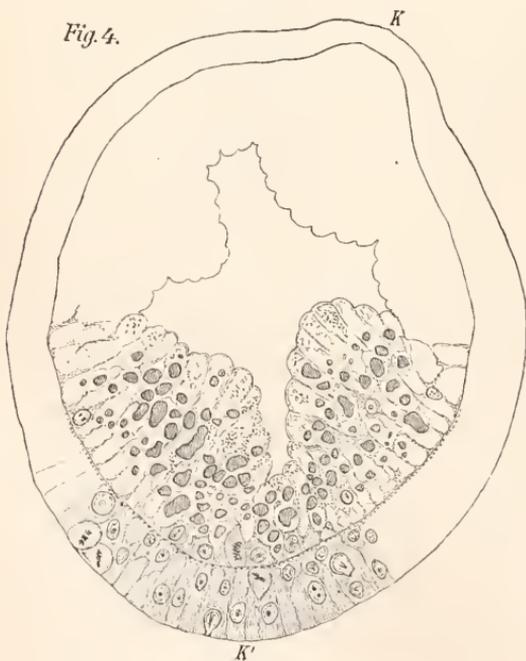


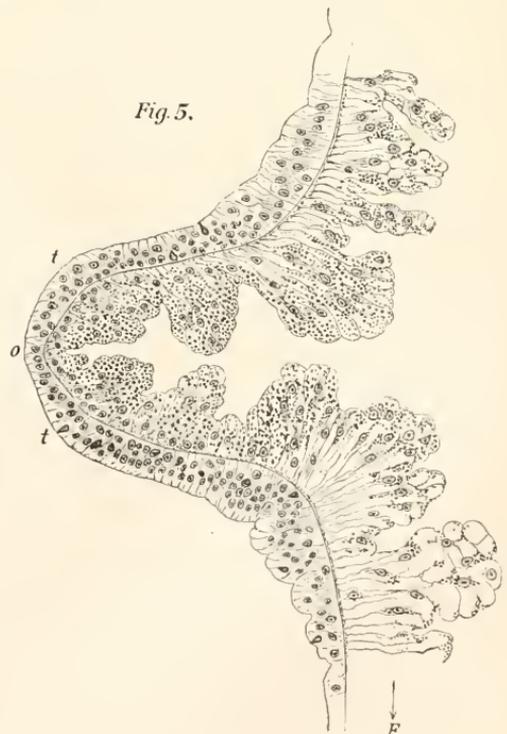
Fig. 4. Querschnitt durch die Knospungszone von *Hydra fusca*, kleine Form (Breslau; VIII, 1891), Vergr. 330. K Ursprungsstelle einer kurz vor der Loslösung stehenden Tochterknospe. K^1 Anlage einer äußerlich noch nicht sichtbaren zweiten Tochterknospe. Beide Blätter sind hier durch die Stützlamelle und die an der Außenseite derselben befindlichen Längsmuskelfasern geschieden. Teilungsfiguren im Ekto- und Entoderm. In der Tiefe des letzteren, der Stützmembran anliegend, hat sich eine Reihe von embryonalen Zellen gesammelt, welche das Entoderm der Knospe bilden. Die dunkeln Körper in den älteren Entodermzellen sind Dotterballen.

Zweifelhaft bleibt immerhin, ob die embryonalen Zellen die einzigen Konstituenten des inneren Blattes sind, welche Neubildungen hervorzurufen vermögen; ob die Ausgaben der Knospung (wie bei den phylaktolämen Bryozoen) allein aus dem Fonds embryonalen Zellmaterials bestritten werden, welcher in dem gegenwärtigen Organismus keine unmittelbare Verwendung gefunden, sich nicht an der Lebensarbeit desselben beteiligt hatte. Durch direkte Beobachtung dürfte das schwer zu entscheiden sein; wenn man aber die kolossale Leistungsfähigkeit einer *Hydra* sowohl im Punkte der Regeneration als der Knospung in Betracht zieht, so wird man es kaum für wahrscheinlich halten. Und da in der That selbst die am weitesten differenzierten Entodermelemente, die Nährzellen, sich nachweislich durch Teilung fortpflanzen, so möchte ich glauben, dass die auf diese Weise fortwährend neu entstehenden Zellen die Fähigkeit haben, sich in embryonale Zellen zurückzuverwandeln, und dass sie von dieser Fähigkeit in allen den Fällen Gebrauch machen, wo der Polyp die Maximalgrenze seines individuellen Wachstums erreicht hat und dem hinzukommenden Material keine Unterkunft mehr zu bieten vermag. Die Teilungsprodukte der funktionierenden Entodermzellen würden alsdann gerade so zur Vermehrung der embryonalen Zellen des Entoderms beitragen, wie es die peripheren (Deck-) Zellen des Ektoderms gegenüber dem interstitiellen Gewebe thun.

Fig. 5. Medianer Längsschnitt durch eine Knospe von *Hydra fusca*, große Form (Breslau; VIII, 1894), Vergr. 86, Detail nach stärkerer Vergrößerung gezeichnet.

F Fußende der Mutterpolypen.
o Stelle der künftigen Mündung des Tochterpolypen.
t Region der Tentakeln.

Die dunkeln Punkte im Entoderm sind Dotterkörner.



Jene Kuppe von embryonalen Entodermzellen, welche im jüngsten Stadium der Knospe der Stützlamelle unmittelbar anliegt, ist auch auf späteren Stadien noch deutlich nachweisbar. Am längsten erhält sie sich im Bereich der Tentakelzone (Fig. 5, *t*) und da, wo die Mundöffnung durchbricht (Fig. 5, *o*). Außerdem aber gehen unzweifelhaft auch die funktionierenden Entodermzellen des Mutterpolypen, welche an der Ursprungsstelle der Knospe gelegen waren, in die letztere über. Sie sind von vornherein durch größeren Dotterreichtum vor den übrigen Entodermzellen ausgezeichnet und lassen diese Eigenschaft auch noch bei weit entwickelten Knospen (Fig. 5), ja bei solchen erkennen, die unmittelbar vor der Loslösung stehen. Sie enthalten das Nährmaterial, welches dem jungen Polypen bis zu seiner vollen Entfaltung die Mittel der Existenz bietet.

Bei *Hydra viridis* treten an Stelle der Dotterballen die grünen Zellen. Auch hier ist schon bei jungen Knospen unterhalb des älteren Ektodermgewebes eine Schicht von Kernen bemerkbar, welche inmitten einer kaum in einzelne Zellterritorien gegliederten Plasmazone der Stützmembran anliegen.

Ich würde die Arbeit von Albert Lang keiner ausführlichen Widerlegung für wert gehalten, die übereinstimmenden Angaben zuverlässiger Beobachter nicht durch nochmalige Untersuchung erhärtet haben, wenn nicht Weismann jene Arbeit vor Kurzem einer ganz neuen Theorie der tierischen Knospung zu Grunde gelegt hätte.

Thatsächlich ist ja auch Weismann der geistige Urheber der Arbeit Lang's, für welche dieser nur das gefügige Werkzeug war. In dem Vorwort zu der genannten Schrift, sowie in seinem zusammenfassenden Buch über das Keimplasma, bekemt Weismann¹⁾, ihm sei „die Vermutung, dass es so sein müsse“, dass nämlich die Knospe der Hydroiden lediglich vom Ektoderm gebildet werde, „durch rein theoretische Erwägungen erst gekommen“. Wenn nun Weismann hinzufügt, dass Untersuchungen, welche Herr Albert Lang auf dem Freiburger Zoologischen Institut auf seine (Weismann's) Bitte ausführte, ergeben haben, „dass es sich wirklich so verhält“, so wird man geneigt sein, hier einen *circulus vitiosus* besonderer Art zu konstatieren, in dem die Untersuchungen, auf welche Weismann seine Theorie stützt, auf Grund der durch eben diese Theorie bedingten „Vermutung, dass es so sein müsse“, und zwar von der Hand eines Schülers ausgeführt wurden.

Die Gründe, warum „es so sein müsse“, formuliert Weismann in folgender Weise. „Es schien mir schwer vorstellbar, wieso nun doch die Knospung so fest und gesetzmäßig an ganz bestimmten Stellen des Polypen und Polypenstockes erfolgen könne, wie es doch that-

1) Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892. S. 206.

sächlich in so vielen Fällen geschieht. Die Annahme, dass alle Zellen des Ektoderms und Entoderms mit dem erforderlichen Neben-Idioplasmata in gleicher Weise ausgerüstet seien, war durch die eben erwähnte Gesetzmäßigkeit der Knospung ausgeschlossen. So kam ich auf den Gedanken, es möchte wohl das „Knospungs-Keimplasma“ nicht auf beide Keimblätter verteilt, sondern in einem allein enthalten sein, und da wir wissen, dass bei den Hydroiden die Bildung der Keimzellen stets von Ektodermzellen ausgeht, so durfte erwartet werden, dass auch das Knospungs-Idioplasmata in Zellen des Ektoderms enthalten sein werde“ (Keimplasma S. 206).

Weismann zieht also aus der Thatsache, dass die Knospung nur in bestimmten Regionen des Körpers von Statten geht, den Schluss, dass nicht alle Zellen des Ektoderms und Entoderms mit dem erforderlichen Knospungs-Keimplasmata versehen seien. Schon dieser Schluss ist ein sehr gewagter. Schneidet man eine knospende *Hydra* derart quer durch, dass die Knospungszone nur in dem einen Teilstück erhalten bleibt, in dem anderen aber nicht, so müsste nach Weismann dieses letztere unfähig sein, sich weiterhin im Wege der Knospungsbildung zu vermehren. Gleichwohl unterliegt die Thatsache keinem Zweifel, dass dieses Stück sich zu einem vollständigen Polypen ergänzt und alsdann ebenso gut wie das andere Knospung treibt. Es ist also evident, dass das „Knospungs-Keimplasmata“ nicht nur auf die Knospungszone allein beschränkt sein kann.

Wir werden vielmehr zu der Annahme berechtigt sein, dass die Knospung sich lediglich aus Zweckmäßigkeitserwägungen in einer bestimmten Körperzone lokalisiert hat, indem hier vermutlich einerseits die Zellen die günstigsten Existenzbedingungen im Haushalte des Individuums fanden, ein Substanzverlust also am leichtesten verschmerzt werden konnte, und indem andererseits an dieser Stelle das Muttertier durch die anhaftenden Tochter- und Enkeltiere am wenigsten belästigt wurde. Denn es ist klar, dass ein festsetzendes Tier, dem am eigenen Leibe fresslustige Konkurrenten erwachsen, in seinem Nahrungserwerb dadurch erheblich geschädigt wird, um so mehr, je näher die Tochtertiere die Region seiner Mundöffnung berühren. Und es ist ferner klar, dass die Tochtertiere sich nicht so kräftig entwickeln könnten, wenn sie an einem Orte entständen, wo das stärkere Muttertier ihnen den größten Teil der zufließenden Nahrung vorwegnähme.

Uebrigens aber gibt es Hydren, bei denen die Knospung über die ganze Oberfläche des Leibes zerstreut sitzen, wo also von einer bestimmt umschriebenen Knospungszone nicht die Rede ist. Ein solches Individuum hat Trembley in seiner Geschichte der Polypen auf Taf. VIII Fig. 8 abgebildet¹⁾.

1) Es ist dies jener merkwürdige Fall, wo 19 Tochter- und Enkeltiere an einem einzigen Mutterpolypen festsetzen. Die Korrektheit der Zeichnung ist

Geben wir indessen zu, dass Weismann mit seiner Annahme Recht hätte, — was könnte uns dann zu der Folgerung nötigen, es möchte „das Knospungs-Keimplasma nicht auf beide Keimblätter verteilt, sondern in einem allein enthalten sein“? Welcher Grund liegt zu solch einer Behauptung vor? Die Schwierigkeit, zu erklären, warum nur an einer bestimmten Stelle des Polypen die neuen Knospen gebildet werden, bleibt doch dieselbe. Ja sie wird insofern vergrößert, als die Lokalisation des Knospungs-Keimplasmas nunmehr eine noch bestimmtere geworden ist, und man nicht allein die Frage zu beantworten hat, warum die Knospen vorzugsweise in einer bestimmten Region der gesamten Leibeswand ihre Entstehung nehmen, sondern auch die, warum innerhalb dieser Region nur gewisse Zellen des einen Keimblattes mit der Aufgabe, Knospen zu bilden, betraut sind.

Welches ist denn nun aber das eine Keimblatt, welches ausschließlich als Träger der Knospungstendenz gelten soll? Auch das hat Weismann schon a priori entschieden. „Da wir wissen, dass bei den Hydroiden die Bildung der Keimzellen stets von Ektodermzellen ausgeht, so durfte erwartet werden, dass auch das Knospungs-Idioplasm in Zellen des Ektoderms enthalten sein werde“.

Wenn dergleichen Gründe stichhaltig sind, so ist wohl die nächstliegende Folgerung die, dass wir überall, wo eine Knospung stattfindet, dasjenige Blatt, von dem die Bildung der Keimzellen ausgeht, auch für die Knospungsbildung, und zwar ausschließlich, in Anspruch zu nehmen haben. Es wäre demnach bei den Bryozoen das Mesoderm der alleinige Knospungsbildner, bei den Tunicaten der gleichfalls mesodermale Genitalstrang. Wenigstens sehe ich keinen Grund, weshalb diese Tiergruppen eine Ausnahme machen sollten, wenn „rein theoretische Erwägungen“ genügten, um hinsichtlich der Hydroiden die Ueberzeugung zu wecken, „dass es so sein müsse“.

Zunächst aber scheint mir die Behauptung nicht zuzutreffen, dass die ektodermale Natur der Geschlechtsprodukte der Hydroiden erwiesen sei. Wenn das für einige Hydroiden geschehen ist, ist es doch lange noch nicht bei allen der Fall. Bei einer ganzen Reihe von Formen hat bisher lediglich ein entodermaler Ursprung der Keimzellen konstatiert werden können, alles andere ist Hypothese. Selbst

um so weniger zweifelhaft, als Trembley das lebende Original selbst gezüchtet und über seine Entstehung Buch geführt hat. Reichliche Nahrung und der Umstand, dass der Mutterpolyp von der Oberfläche des Wassers frei herabhing, begünstigten die Entwicklung der Kolonie (Trembley, Leidener Ausg. S. 176 ff., Göze'sche Uebers. S. 236). Auch erwähnt Trembley ausdrücklich, dass die Knospen nicht an einen einzigen bestimmten Ort gebunden seien, sondern im ganzen vorderen Körperabschnitt, d. h. auch oberhalb der eigentlichen Knospungszone, hervorwachsen könnten (Leidener Ausg. S. 164 ff., Göze S. 220).

da, wo man sich um die ektodermale Herkunft der Keimzellen besonders bemüht hat, ist es nicht immer gelungen, sie zu beweisen; eine Notiz, wie diejenige Ischikawas „über die Abstammung der männlichen Geschlechtszellen bei *Eudendrium racemosum*“¹⁾ kann nicht wohl als Beweis gelten. Sogar bei *Hydra* sind Zweifel nicht ausgeschlossen. Die letzten eingehenden Untersuchungen, welche der Entwicklungsgeschichte dieser Gattung²⁾ gegolten haben, rühren von August Brauer her. Brauer erörtert ausführlich die Frage nach der Herkunft des interstitiellen Gewebes, zu welchem, wie allgemein anerkannt wird, auch die Geschlechtsprodukte gehören. Aus der Art aber, wie Brauer sich über diesen Punkt ausspricht²⁾, fühlt man deutlich die Ungewissheit heraus, die bei ihm über den Ursprung des Zwischengewebes herrscht. Brauer gibt schließlich zu, dass das Zwischengewebe auch vom Entoderm abstammen könne und dass es als eine Art Mesoderm aufzufassen sei.

Mir selbst ist freilich die ektodermale Natur des interstitiellen Gewebes nicht zweifelhaft. Mag auch in der frühesten Zeit der Entwicklung das Verhältnis nicht völlig klar sein, so sind doch später die Zellen der Zwischenschicht überall so scharf von dem inneren Blatte getrennt, mit dem äußeren dagegen so innig verbunden, dass ich sie nur für Bestandteile dieses letzteren halten kann. Ich glaube, dass die interstitiellen Zellen während des ganzen Lebens der *Hydra* aus oberflächlichen Ektodermzellen entstehen können und nur der Lage nach von diesen verschieden sind. Da nun aus ihnen die Geschlechtsprodukte hervorgehen, so habe ich nichts dagegen, wenn man dieselben gleichfalls dem Ektoderm zuzählt. Ja, ich will die Wahrscheinlichkeit zugeben, dass auch für alle übrigen Hydroiden ursprünglich ein ähnliches Verhältnis bestanden hat: Für die Knospung folgt daraus gar nichts.

Auch Weismann ist nicht immer der Meinung gewesen, dass das „Knospungs-Idioplasm“ allein in den interstitiellen Zellen enthalten sein könne.

Am 11. Oktober 1890 unterzeichnete Weismann einen gegen Nussbaum gerichteten Aufsatz über Ischikawa's Umkehrungs-Versuche an *Hydra*³⁾. Nussbaum hatte behauptet, dass abgeschnittene Tentakelstücke von *Hydra* deshalb zur Regeneration nicht geeignet seien, weil ihnen ein wichtiges Arbeitsmaterial, die interstitiellen Zellen, fehlte. Dagegen wendet sich Weismann. In dem genannten Aufsatz heißt es auf S. 637: „Inzwischen hat freilich Ischikawa durch seine Versuche nachgewiesen, dass von einem aufgeschnittenen Polypen, dessen Entodermzellen durch Essigsäuredämpfe

1) Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 45 (1887), S. 669—671.

2) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 52 (1891), S. 196 ff.

3) Bemerkungen zu Ischikawa's Umkehrungs-Versuchen an *Hydra*. Von August Weismann. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36 (1890), S. 627 ff.

getötet, dessen Ektoderm- samt intermediären Zellen aber lebendig geblieben waren, eine Regeneration nicht mehr ausgehen kann. Damit ist also bewiesen, dass das Vorhandensein von Entodermzellen zur Wiederherstellung des Ganzen unentbehrlich ist, dass die intermediären Zellen zur Umwandlung in Entodermzellen nicht eingerichtet sind. A priori hätte das Niemand wissen können“.

Am 11. Oktober 1890 war das also bewiesen. Es war erstens bewiesen, dass Entodermzellen zur Wiederherstellung des Ganzen unentbehrlich sind, und es war zweitens bewiesen, dass die intermediären Zellen zur Umwandlung in Entodermzellen nicht geeignet sind.

Am 12. November 1891 (Vorwort zu Lang) ist das Nämliche nicht allein nicht mehr bewiesen, sondern es zählt auch nicht einmal unter den zu berücksichtigenden Befunden. Da ist es a priori gewiss, dass die Entodermzellen des Polypen das Entoderm der Knospe nicht bilden können; die Entodermzellen sind entbehrlich geworden. Da sind eben jene intermediären Zellen, wegen deren Ueberschätzung Nussbaum ein Jahr zuvor angegriffen ward, nicht nur zur Umwandlung in Entodermzellen vollkommen geeignet, sondern sie sind, sie ganz allein, zur Wiederherstellung des Ganzen notwendig!

Was 1890 Ischikawa in Freiburg bewiesen hatte, das hat 1891 ein anderer Schüler von Weismann bis auf den letzten Rest ausgelöscht. —

Dass die Bestätigung, welche die so schnell wechselnden Ansichten Weismann's durch die Arbeit von Albert Lang erfahren haben, illusorisch ist, habe ich oben gezeigt.

Jetzt noch einige Worte über die neuen Gesichtspunkte, die Weismann für die Knospung des Cölenteraten als maßgebend hinstellt.

Bisher war man der Ansicht, dass die Knospung sich dadurch prinzipiell von der geschlechtlichen Fortpflanzung durch Eier unterscheidet, dass die Vertreter mehrerer Keimblätter, zum wenigsten zweier, durch ihr Zusammenwirken die Anlage des neuen Individuums begründeten. Dies war für die Tunicaten, die Bryozoen, die Würmer und, wie man glauben durfte, auch für die verschiedenen Gruppen der Cölenteraten sicher gestellt. Nun soll für die letzteren, insbesondere für die Hydroiden, nur ein Keimblatt, das Ektoderm, die Knospungspotenzen enthalten.

Wie unpraktisch verfährt da die Natur! An einer Stelle, wo beide primären Keimblätter zu ihrer Verfügung sind, vermeidet sie es gleichsam geflissentlich, das eine derselben zu benutzen, und nur das andere stellt sie in ihre Dienste. So muss nun nicht nur das Ektoderm ein neues Entoderm bilden, sondern das neugebildete Entoderm muss auch das alte, noch vollkommen funktionsfähige Entoderm verdrängen,

um an seiner Stelle zunächst ganz dasselbe zu leisten wie dieses, d. h. in den Verband der resorbierenden Fläche zu treten. Warum die alten Entodermzellen ihres Amtes entsetzt werden, dafür kann nur der eine Grund existieren, dass sie, wie Weismann annimmt, zur Beteiligung an der Knospungbildung nicht fähig sind. Weshalb aber nicht, wenn doch die Ektodermzellen dazu fähig sind, das möchte schwer zu erklären sein.

Lassen wir es immerhin gelten, dass die Natur auf so seltsamen Umwegen zu ihrem Ziele gelangt. Nehmen wir an, das Ektoderm liefert die neue Knospe. Welcher Teil des Ektoderms ist aber dazu im Stande? Eine einzige Zelle, nach Weismann. „Jede Knospung“, heißt es a. a. O. S. 208, „wird ursprünglich nur von einer Zelle ausgehen, wenn sich dies auch bisher nicht direkt nachweisen ließ, und bei der ersten oder doch bei den ersten Teilungen der die Knospung hervorrufenden Zelle wird sich die Determinanten-Gruppe des Ektoderms von der des Entoderms trennen, und die Träger der letzteren werden durch die sich auflösende Stützlamelle in das alte Entoderm einwandern. Das Weitere ergibt sich dann von selbst“.

Was sich von selbst ergibt, das ist nun, wie ich meine, nichts anderes, als dass diese ganze sogenannte Knospung eine besondere Art von parthenogenetischer Ei-Entwicklung ist. Denn wenn eine Zelle alle Keimblätter und ein vollständiges Individuum zu bilden im Stande ist, dann entspricht diese Zelle allen Anforderungen, die wir billigerweise an ein Ei stellen dürfen. Sie hat mit den parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern das gemein, dass sie keiner Befruchtung bedarf, und sie hat nur das Besondere, dass sie einer solchen wahrscheinlich überhaupt nicht fähig ist. Also endlich die vielberufene „Spore“!

In diesem Punkte scheint übrigens Lang seine „Aufgabe“ nicht ganz richtig erfasst zu haben. „Wir sahen“, heißt es auf S. 381 der bewussten Arbeit, „dass die Ektodermverdickung, das erste Stadium der Knospung, nicht von einer Ektodermzelle ausgeht, sondern durch gleichzeitige Teilung vieler Ektodermzellen zu Stande kommt“. Weiter unten spricht er von einer „multipolaren Einwanderung von Ektodermzellen“. Die Spore harret also einstweilen noch ihres Entdeckers, wenngleich sie theoretisch bereits gefunden ist.

Ja, schon vor langer Zeit! Denn die Gedanken Weismann's sind nicht etwa neu, so geistreich sie sein mögen. Sie sind nur bisher nicht immer so siegesgewiss einhergeschritten.

Zehn Jahre vor Weismann schrieb W. Marshall in seiner „Polypenlogik“¹⁾ wie folgt: „Diese Knospen [der *Hydra*] entstehen an derselben Stelle, wo später die Eierkapseln entstehen, und unterscheiden sich in ihrer Anlage in nichts [??] von den Sexualorganen.“

1) Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 37 (1882), S. 695.

Sollte es nach alledem zu viel gethan sein, wenn wir in den *Hydra*-Knospen die Homologa der Geschlechtsorgane und zunächst der weiblichen der Hydren und damit der Medusen anderer Hydroidpolypen erblicken wollen? Ich glaube kaum“.

Und hundert und einige Jahre vor Marshall meinte Ch. Bonnet in seiner *Contemplation de la nature*¹⁾, dass die *Hydra*-Knospen ursprünglich wohl Ei-artige Körper seien, die sich im Muttertier selbst zu einem neuen Polypen entwickelten. „Dans leur premier état, ce sont peut-être aussi des corps oviformes; ils se montrent ensuite sous la forme d'un petit bouton, qui grossit et s'allonge par degrés, et ce bouton est lui-même un vrai polype“.

Ganz ähnliche Gedanken kann man bei Trembley, Schäffer und Rüssel finden. Es scheint also, dass dieselben schon an der Wiege unseres heutigen Knospungsbegriffes gestanden haben. Es muss wohl Gründe gegeben haben, warum die ersten, von solchen Ideen beherrschten Beobachter diesen Ideen entsagten und eine andere Zeugungsform, als Ausnahme von der Regel, anerkannten.

Aber noch im Jahre 1820 bezeichnete Schweigger, in seiner *Naturgesch. der skelettlosen ungegliederten Tiere* S. 321, die Ansicht, dass die *Hydra*-Knospen als besondere Individuen aus den in der Substanz der Mutter versteckten Eiern hervorgingen, als die gewöhnliche. Er fand sich bewogen, dieselbe auf S. 343 auch mit Beziehung auf die Korallenstöcke zu erörtern. Man kann demnach nicht behaupten, dass der Standpunkt Bonnet's, auf den sich Schweigger ausdrücklich beruft, allzu rasch und kritiklos verlassen worden sei.

Bonnet, dessen philosophische Spekulation fast schrankenlos sich ergehen konnte, der noch nicht durch das reiche Thatachenmaterial mikroskopischer Detailforschung gehemmt war, glaubte gleichwohl der Natur ein „Vielleicht“ schuldig zu sein. Weismann, bei seiner Wiedererweckung der alten Idee, bedarf dieses „vielleicht“ nicht mehr. Er weiß a priori, „dass es so sein muss“.

Bleibt zu erwarten, dass man demnächst die Entdeckung macht, die als Knospung gedeutete Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung im Tierreich sei eigentlich gar nichts anderes als eine verkappte Form von Parthenogenesis, eine solche nämlich, bei der das befruchtungsunfähige Ei sich schon im Mutterleibe entwickelt und entweder zeit lebens mit demselben verbunden bleibt oder nach Abschluss der Entwicklung sich von ihm trennt, um dann eine selbständige Existenz zu führen.

Für die Cölenteraten wenigstens ist Aussicht vorhanden, dass diese Erwartung in Bälde erfüllt wird. „Was zunächst die übrigen Cölenteraten betrifft“, sagt Weismann a. a. O. S. 209, „so sind die Unter-

1) III. éd., Yverdon 1768, t. I, p. 379. Vgl. auch Bonnet, la palingénésie philosophique, Genève 1769, t. I, p. 102 ff.

suchungen erst noch zu machen, welche nachweisen sollen, ob bei den Korallenpolypen, den höheren Medusen und den Rippenquallen der Knospungsprozess ebenfalls nur scheinbar von beiden Leibesschichten des Tieres ausgeht, in Wirklichkeit aber doch auch nur von einer. Da man an diese Möglichkeit bisher nicht dachte [s. Trembley, Bonnet], so könnten auch hier Zellenwanderungen übersehen worden sein“.

Ein Knospungsprozess, der bei den Rippenquallen beobachtet wäre, ist mir freilich bisher nicht bekannt geworden. Wenn aber Weismann vermutet, „dass es so sein müsse“, so wird er vorhanden sein, und ohne Zweifel wird die Knospung auch hier von dem Ektoderm, und zwar von einer Zelle desselben, ihren Ausgang nehmen.

November 1893.

Die Fortpflanzung der Foraminiferen und eine neue Art der Kernvermehrung.

Vorläufige Mitteilung.

Von **Fritz Schaudinn**.

Aus dem zoologischen Institut zu Berlin.

Unsere Kenntnisse über die Fortpflanzung der Foraminiferen sind bekanntlich nicht sehr vollständig, es dürften daher einige Mitteilungen über diese Frage erwünscht sein. Seit $1\frac{1}{2}$ Jahren mit dem Studium lebender Foraminiferen beschäftigt, habe ich Gelegenheit gehabt, die Fortpflanzung bei einer größeren Anzahl von Formen zu beobachten und will ich ganz kurz einige Beispiele auführen, um mein allgemeines Resultat zu rechtfertigen. —

I. *Calcituba polymorpha* Roboz.

Bei dieser festsitzenden, kalkschaligen, niedrig organisierten Miliolide teilt sich der vielkernige Weichkörper innerhalb der Schale in zwei oder mehr (bis 10) Teile, die ein- bis vielkernig (60 und mehr Kerne) sein können. Diese Teilstücke wandern als nackte Plasmodien unter lebhafter Pseudopodienbildung aus der Schale heraus und setzen sich an geeigneter, d. h. nahrungsreicher Stelle fest. Dann beginnt die Abscheidung der Schale und das für *Calcituba* charakteristische Wachstum. Vor der Schalenbildung kann das Plasmodium sich auch noch ein- oder mehrere Male teilen, oder selbst längere Zeit (über $\frac{1}{4}$ Jahr) als selbständiger, amöbenähnlicher Organismus leben.

II. *Miliolina seminulum* L.

Der gesamte vielkernige Weichkörper fließt unter reicher Pseudopodienentwicklung durch die Schalenmündung heraus und lagert sich vor derselben in Gestalt eines unregelmäßigen Klumpens; dieser teilt sich dann in zahlreiche (20—50) Teilstücke von verschiedener Größe,

schiedenen Arten agamischer Vermehrung unter den Parasiten? Sie kommen vor, wo keine Art von Ausgabe für Ortsveränderung oder Temperaturerhaltung erfordert wird und der Körper auf allen Seiten von Nahrung umgeben ist. Andere Beispiele liefern uns diejenigen Gruppen, bei welchen die Nahrung zwar nicht reichlich vorhanden ist, die Kosten für den Lebensunterhalt dennoch kaum merklich sind. Unter den Cölenteraten sind es die Hydroidpolypen, die einfachen und zusammengesetzten, und unter den Mollusken haben wir verschiedene Typen Ascidien, feste und bewegliche Botryllidien und Salpen.

(Schluss folgt.)

Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Unter Mitwirkung von K. Bardeleben (Jena); D. Barfurth (Dorpat); G. Born (Breslau); Th. Boveri (München); J. Disse (Göttingen); C. Eberth (Halle a. S.); W. Flemming (Kiel); A. Froriep (Tübingen); C. Golgi (Pavia); F. Hermann (Erlangen); F. Hochstetter (Wien); C. v. Kupffer (München); W. Roux (Innsbruck); J. Rückert (München); Ph. Stöhr (Zürich); H. Strahl (Marburg); H. Strasser (Bern). Herausgegeben von **Fr. Merkel** in Göttingen und **R. Bonnet** in Gießen. 1892. Verlag von J. F. Bergmann in Wiesbaden. I. Band: 1891. Gr. 8. XVIII u. 778 Stn. Preis 25 Mark.

Abweichend von den üblichen Jahresberichten haben wir es hier mit einem eigenartigen Unternehmen zu thun, für welches alle, die sich für Biologie interessieren, den Herausgebern und Mitarbeitern zu großem Dank verpflichtet sind. In übersichtlicher Weise und mit Kritik, welche von berufenster Seite ausgeübt, daher doppelt wertvoll ist, werden die Ergebnisse der Forschung zusammenhängend dargestellt. Auf anatomischem und entwicklungsgeschichtlichem Gebiet sind jetzt so viele emsige Forscher in eifriger Thätigkeit, dass es kaum dem Fachmann, geschweige denn den Vertretern verwandter Gebiete möglich ist, alles zu verfolgen. So eignet sich gerade dieser Wissenszweig vortrefflich für den neuen Versuch der Bearbeitung, welcher hier vorliegt. Aber ich zweifle nicht, dass die Uebertragung auf andre Gebiete ebenso dankbar aufgenommen werden würde, und möchte insbesondere für das nächstliegende, die Physiologie, den Wunsch einer baldigen Nachfolge aussprechen.

Ich halte es für überflüssig, auf eine Besprechung des Werkes im Einzelnen einzugehen. Die Namen der Herren Mitarbeiter sprechen genugsam für ihre Befähigung zur Ausführung des von ihnen Angestrebten. Die Ausstattung ist gleichfalls vortrefflich, so dass wir das Werk geradezu als eine Zierde unsrer Litteratur bezeichnen können.

J. R.

Berichtigungen.

In der Abhandlung von Herrn Braem „Ueber die Knospung bei mehrschichtigen Tieren“ sind folgende Druckfehler zu berichtigen:

S. 146 Zeile 16 v. u. lies „an ihr“.

S. 149 letzte Zeile lies „der grauen *Hydra*“.

S. 151 Anm. 1 Z. 3 lies „(S. 144)“.

S. 154 Abs. 2 Z. 3 lies „Entodermgewebes“.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Braem Fritz

Artikel/Article: [Ueber die Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden. 140-161](#)