

treten wiederum als gedoppelte Centriolen des Blepharoplasts auf (Fig. 3 u. 4). In sich teilender Stäbchenform wurden auch die Centriolen bei einer *Amoeba* des Süßwassers beobachtet, deren Teilung dann verfolgt wurde (Fig. 5).

Die mehr oder weniger ausgesprochene Zweiheit der Centriolen könnte man andererseits auch auf die beiden Gameten-centriolen zurückführen, die nicht verschmelzen und demnach gedoppelt generationsweise übertragen werden. Als Analogie könnte man auf das langandauernde Isoliertsein der Gametenkerne bei der sogen. Befruchtungsspindel der Coccidien und Ciliaten hinweisen. Schließlich verschmelzen die Gametenkerne bei den Myxosporidien gleichfalls ziemlich spät und bei *Amoeba diploidea* nach Hartmann und Nägler (Ges. Naturforsch. Freunde 1908) überhaupt nicht.

Die letztere Annahme scheint mir aber im Verhältnis zu der erstgenannten Hypothese, derzufolge die granulären Gebilde immer im Teilungswachstum wären, eine geringere Wahrscheinlichkeit zu besitzen. Nach dieser Hypothese würden sich die Zellen erst dann teilen, wenn die vegetativen Funktionen der Zelle periodisch etwas zurücktreten, wodurch die durch sie gesetzte Hemmung für die Teilung beseitigt wird.

Manguinhos, Anfang Oktober 1908.

Die Knospung der Margeliden, ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung.

Von F. Braem.

Als Chun im Jahre 1895 das erste Heft seiner „Atlantis“ veröffentlichte (Zoologica, Stuttgart, H. 19, Lfg. 1), standen diejenigen, welche aus den bis dahin bekannten Tatsachen eine allgemeine Theorie der Knospung im Tierreich gefolgert hatten, scheinbar vor einem Zusammenbruch. Die Angaben Chun's über die Knospungsbildung der proliferierenden Medusen bedeuteten ein vollständiges Novum. Zweifel an ihrer Richtigkeit konnten nicht aufkommen. Ich selbst hatte damals Gelegenheit, das Material, das mir der Autor für diesen Zweck bereitwillig zur Verfügung stellte, zu untersuchen. Ich hoffte im Stillen, dass es vielleicht doch noch eine andere Auffassung ermöglichen würde, aber diese Hoffnung schlug fehl. Die strengste Prüfung vermochte die Resultate Chun's nicht zu erschüttern. Dieselben sind inzwischen auch von anderer Seite bestätigt worden (G. Trinci in: Mitt. d. zool. Station Neapel, Bd. 16, 1903, S. 1 ff.).

Früher hatte man die Knospung ansehen dürfen als eine spontane Äußerung des Regenerationsvermögens, das mit sämtlichen innerhalb des betreffenden Organismus überhaupt gesonderten Keimschichten, mindestens also mit zweien, arbeitete. Bei diesem Zu-

sammenwirken von embryonalen Vertretern der Hauptschichten des Körpers vereinigten sich die ursprünglichen Differenzierungsprodukte des Eies zu einer dem Ei analogen, totipotenten Gemeinschaft, und so konnte aus einem scheibenförmigen Zellkomplex der Gesamtorganismus wiederhergestellt werden. Jetzt zeigte es sich, dass in einem zweischichtigen Organismus das eine Keimblatt für die Knospung ganz entbehrlich war und die Knospe sich lediglich aus dem anderen aufbaute.

Wenn zwei gesicherte Tatsachen oder Tatsachenreihen sich so widersprechen, so kann der Widerspruch nicht in den Tatsachen selbst liegen, sondern er muss in unserer Auffassung der Vorgänge begründet sein. Es muss also auch hier notwendig entweder die frühere Deutung der Knospungsbildung modifiziert werden, oder der neue Befund muss eine Auslegung zulassen, welche den Widerspruch aufhebt.

Ich habe bereits in meiner Schrift über die Keimblätter (Biol. Centralbl., Bd. 15, 1895, S. 477; Sep.-Abdr. S. 28) diesen Fall diskutiert und auf zwei Wege hingewiesen, die eine Lösung des Problems ermöglichen könnten.

„Erstens“, sagte ich dort, „könnte die noch unbekannte Embryonalentwicklung von *Rathkea* Aufschluss geben . . .

„Zweitens könnte aus der Tatsache, dass die *Rathkea*-Knospen in derselben Zellregion auftreten, in der sich auch die Geschlechtsprodukte entwickeln, auf eine nahe Beziehung beider geschlossen werden. Die knospenden Zellen wären alsdann nur junge Keimzellen, die, statt sich zu Eiern und Samen zu differenzieren, als indifferente Embryonalzellen zu einer Morula zusammentreten, um so auf dem kürzesten Wege die Bildung des neuen Organismus hervorzurufen. In diesem Falle würde die *Rathkea*-Knospung sich weit von den sonst beobachteten Knospungsweisen entfernen, welche letzteren eine direkte Verwandtschaft der proliferierenden Gewebe mit den Keimzellen nicht erkennen lassen.“

Die Richtigkeit dieser zweiten Auffassung glaube ich jetzt bestimmter vertreten zu können, und ihrer Begründung sind die folgenden Zeilen gewidmet. —

Die Formen, an denen Chun die einblättrige Knospung festgestellt hat, sind *Rathkea octopunctata* und *Lixzia Claparèdei*, beide zur Medusenfamilie der Margeliden gehörig.

Wie bei allen Cölenteraten, so baut sich auch bei den Margeliden der Körper aus zwei Keimschichten auf, einer ektodermalen äußeren und einer entodermalen inneren. An jedem Punkte der Leibeswand finden wir diese beiden Schichten miteinander vereinigt, in ähnlicher Weise, wie es bei der allbekannten Hydra der Fall ist. Überhaupt können wir unserer Vorstellung vom Bau einer Margelide das Bild der Hydra zugrunde legen, da im Prinzip die

gleichen Verhältnisse obwalten, nur dass es sich jetzt nicht um ein festsetzendes Tier, sondern um einen im Meere flottierenden, frei beweglichen Organismus handelt. Die Verschiedenheiten, welche durch die abweichende Lebensweise bedingt sind, können wir hier als nebensächlich außer acht lassen.

Die Knospung vollzieht sich nun folgendermaßen.

An gewissen Stellen des Ektoderms beginnt das Zellgewebe zu wuchern und eine leichte Verdickung zu bilden (Fig. 1, *ec*). Innerhalb dieser ektodermalen Verdickung grenzt sich dann eine Gruppe von Zellen ab (Fig. 2, *en'*), in deren Mitte alsbald ein Hohlraum auftritt, um den sich die Zellen in Form eines einschichtigen Epithels gruppieren (Fig. 3, *en'*), während sie ihrerseits von einer

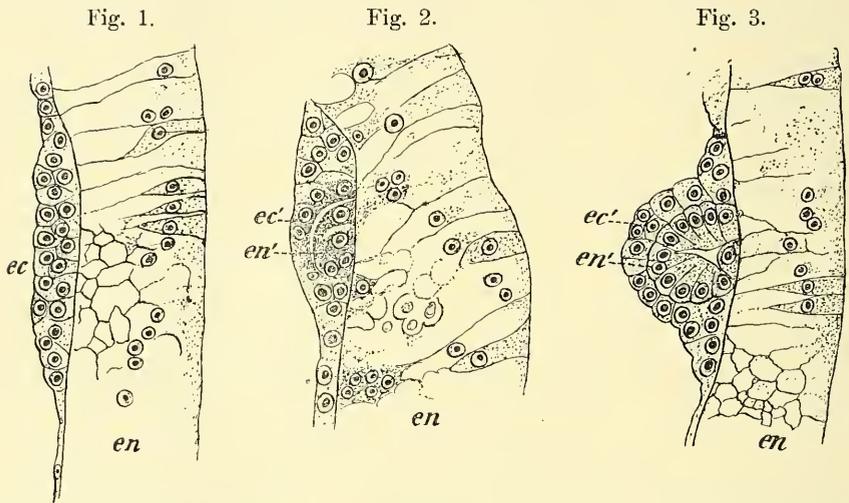


Fig. 1—3. Drei Knospenanlagen von *Rathkea* in mittleren Längsschnitten, nach Chun, l. c. Taf. II, Fig. 6—8. Bei der Reproduktion verkleinert. *ec* Verdickung des mütterlichen Ektoderms als Anlage der jüngsten Knospe; *ec'* Ektoderm der Knospe; *en* Entoderm des Muttertieres; *en'* Entoderm der Knospe.

Zellenlage umgeben werden, die sich aus der äußersten Schicht der Verdickung gebildet hat (Fig. 3, *ec'*, vgl. Fig. 2, *ec'*). Der so entstandene, jetzt bereits scharf umschriebene Auswuchs des mütterlichen Körpers repräsentiert uns die junge Knospe. Ihre beiden den Hohlraum umschließenden Schichten, die äußere und die innere, liefern die entsprechenden Schichten des neuen Tieres, der Hohlraum selbst stellt die verdauende Kavität dar. Nach Wandlungen mannigfacher Art, die wir hier übergangen können, bricht dann am freien Ende der Knospe die Mundöffnung durch, und endlich löst sich das Tochtertier in ganz ähnlicher Weise von der Mutter los, wie wir es bei den reifen Knospen des Hydrapolypen beobachten können.

Das Eigentümliche und in der Tat Befremdende dieser Entwicklung liegt also in dem ersten Ursprung der Knospe, die sich einzig und allein von der mütterlichen Ektodermis schicht herleitet. Überall, wo wir sonst Knospung beobachten, können wir sie auf ein lokalisiertes Wachstum des Muttertieres zurückführen, dessen Keimschichten direkt in die des Tochterindividuum übergehen. So liefern bei Hydra die beiden Blätter der Leibeshöhle auch die entsprechenden Blätter der Knospe, und gerade ihr Zusammenwirken macht uns den ganzen Vorgang erst recht verständlich, da ja, wie schon betont wurde, auf diese Weise die geweblichen Differenzierungsprodukte des Körpers zu einer dem Ei analogen Gemeinschaft sich vereinigen. Denn in den Keimblättern wurden die organbildenden Potenzen des Eies nach zwei verschiedenen Richtungen hin auseinandergelegt, und nur in dem Zusammenspiel dieser beiden Richtungen war fortan die Möglichkeit zur Bildung eines neuen Organismus gegeben. Bei den Margeliden aber kann von solch einem Zusammenwirken verschiedener Keimblätter keine Rede sein. Vielmehr ist es gerade nur das eine Keimblatt, das ektodermale, das unter völligem Ausschluss des anderen, entodermalen, die Knospe bildet. Und zwar begibt sich dabei das Seltsame, dass das proliferierende Ektoderm gleich im Anfang nicht nur das Ektoderm der Knospe, sondern auch deren Entoderm liefert, also eben dasjenige organbildende Element, dessen Fehlen den eigentlichen Charakter des Ektoderms ausmacht.

Wir stehen hier augenscheinlich vor einem Widerspruch. Ein Ektoderm, welches Ekto- und Entoderm liefert, kann kein richtiges Ektoderm sein. Ein Gewebe, das alle Keimblätter und einen vollständigen Organismus hervorbringt, kann nicht mehr als ein bestimmtes Keimblatt betrachtet werden, es ist indifferent wie das Ei selbst, oder wie dessen Teilungsprodukte, bevor sie sich in die verschiedenen Keimblätter sonderten. Und ebenso können auch die Zellen, welche bei den Margeliden die Knospe bilden, keine wirklichen Ektodermzellen sein, mögen sie immerhin durch ihre Lage dem Ektoderm angehören; sie sind indifferent wie die ersten Zellen des Embryo, und sie gleichen denselben auch darin, dass sie durch einen ganz ähnlichen Spaltungsprozess, eine Art Delamination, in die definitiven Keimblätter zerlegt werden.

Diese absolute Embryonalität der proliferierenden Zellen ist das eigentlich Charakteristische bei der Knospung der Margeliden. Die Knospe ist hier nicht mehr das Produkt eines Wachstumsprozesses, bei dem die Keimschichten des Muttertieres gleichmäßig beteiligt sind; sie ist das Produkt einer ganz bestimmten Zellsorte, welche von allen Differenzierungen frei geblieben ist und die organbildenden Kräfte beider Keimblätter, d. h. des Gesamtorganismus, in sich vereinigt.

Nun gibt es unseres Wissens nur eine Zellsorte, bei der ein solches Verhältnis zu Recht besteht, nämlich die Keimzellen, jene Elemente, aus denen sich weiterhin die Geschlechtsprodukte in der zwiefachen Gestalt von Spermatozoen und Eiern entwickeln. Die Keimzellen, männliche und weibliche, repräsentieren zunächst ein gleichförmiges Material, in welchem der Dimorphismus der Geschlechtsprodukte noch nicht ausgeprägt ist, in dem aber doch bereits die organbildende Potenz derselben, die allen Geschlechtszellen gemeinsame Fähigkeit, den Organismus wieder zu erzeugen, gegeben ist. Sie sind demnach die Regenerationszellen *κατ' ἐξοχην*, die einzigen Zellen, welche nach keiner Richtung, auch nicht im Sinne der verschiedenen Keimblätter, differenziert worden sind, die aber gerade deshalb die embryonale Natur des Eies bewahrt haben, von dem sie in direkter Descendenz ihren Ursprung herleiten. Sie sind sozusagen die Stammhalter der regenerativen Kraft dieses Eies, das sich nicht ganz und gar in den ausgestalteten Organen des Tieres erschöpfte, sondern einen Teil seines Materials unverändert beiseite stellte, um daraus die künftigen Generationen zu bestreiten.

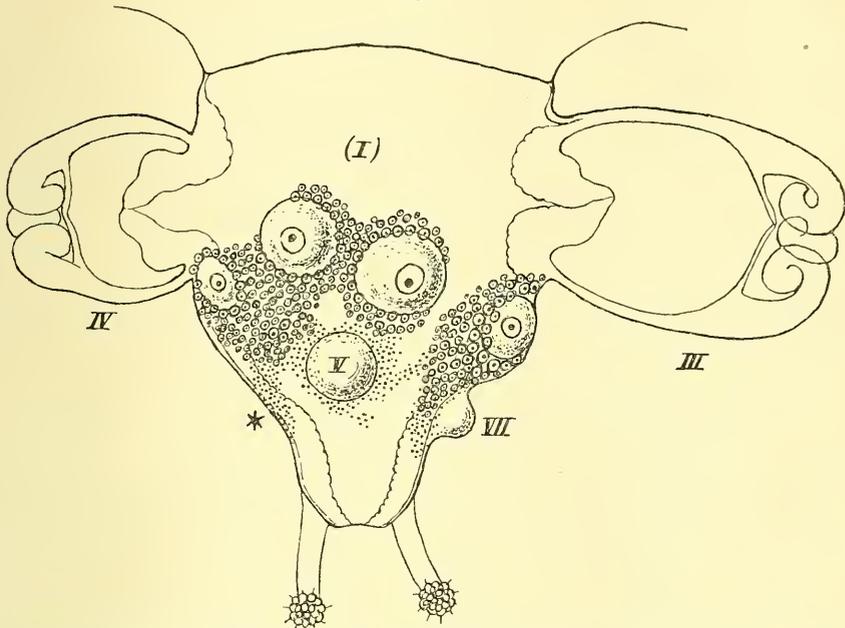
Von der Eizelle, aus der sich das Tier entwickelte, bis zu den Geschlechtsprodukten, die es hervorbringt, spannt sich also eine Brücke von Keimzellen aus, die zwischen beiden eine ununterbrochene Verbindung herstellt. Auf dieser Brücke, der „Keimbahn“, wandern gleichsam die undifferenzierten Teilungsprodukte des Eies durch den Organismus hin, neben und mit ihren mehr oder minder differenzierten Geschwistern, den arbeitenden Körperzellen, und erst auf der letzten Station, zur Zeit wo die Geschlechtsreife eintritt, macht sich auch bei ihnen eine Differenzierung geltend, indem die einen durch Aufnahme von Nährstoffen zu großen, ruhenden Eiern, die andern durch oft wiederholte Teilungen zu kleinen, beweglichen Spermatozoen werden. —

Damit hätten wir denn einen Standpunkt gewonnen, von dem aus die Knospung der Margeliden begrifflich erscheinen würde. Wenn wir nämlich nachweisen könnten, dass es sich bei den knospenden Zellen in Wirklichkeit um Keimzellen handelte, so würde die Funktion dieser Zellen eben dadurch erklärt sein, denn in den Keimzellen sind ja in geradezu idealer Weise die Bedingungen erfüllt, an welche wir allgemein die Wiedererzeugung des Gesamtorganismus geknüpft sehen.

In der Tat ist es nicht schwer, einen solchen Beweis zu liefern. Es steht fest, dass die Geschlechtsprodukte der Margeliden gleich den Knospen im Ektoderm ihre Entstehung nehmen, und zwar aus Zellen, die denen der Knospenanlage vollkommen gleich sind. Sie entwickeln sich ferner zunächst an Punkten, wo wir nach dem Stellungsverhältnis der Knospen auch diese würden erwarten können, so dass es oft fast unmöglich ist zu entscheiden,

ob wir es mit einer Knospe oder mit einer Geschlechtsanlage zu tun haben. Und sie treten endlich zu einer Zeit auf, wo die Knospung bereits ihrem Erlöschen nahe ist, die geschlechtliche Tätigkeit folgt also erst auf die ungeschlechtliche. Dies

Fig. 4.



Manubrium einer weiblichen *Lizzia Claparèdei* mit Knospen und Eiern (Helgoland, 11. Juli 1894). Chromessig-fäure, alkohol. Karmin. Unter Zugrundelegung des Medianschnittes mit Benutzung von Chun's Textfigur 4, l. c. S. 42, nach der Serie kombiniert. In der dem Beschauer zugekehrten Hälfte des Manubriums sind neben den Knospen und den vier großen Eiern diejenigen Gebiete, welche von deutlich differenzierten Ovarialzellen eingenommen werden, durch Andeutung der Kerne bezeichnet. In den punktierten Bezirken liegen embryonale Zellen, die ihrem Aussehen nach ebensogut Knospenzellen wie Ovarialzellen sein können. Ich vermute jedoch, dass die im Umkreise der Knospen V und VII gelegenen Zellen sich größtenteils zu Eiern entwickelt hätten. Der Punkt * ist derjenige, wo nach dem Stellungsgesetz der Knospen die Knospe VIII zu erwarten wäre, ihre Differenzierung ist aber noch nicht eingetreten, und auch dieser Zellbezirk steht mit dem Ovarium in direkter Verbindung. An den weiß gelassenen Stellen hat das Ektoderm den Charakter des differenzierten Epithels der Leibeshöhle. (I) Region der ältesten, schon abgefallenen Tochterknospe; auch die ihr gegenüberliegende, zweite Knospe ist bereits abgeschnürt; III älteste der vorhandenen Knospen; VII jüngste deutlich entwickelte Knospe. Bezüglich der Knospe VI s. die Anmerkung 1.

letztere lehrt uns von neuem, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung wesentlich zur Vermehrung der Geschlechtstiere dient, vor allem aber sehen wir nun, dass die knospenden Zellen wirklich in der Keimbahn gelegen sind, auf jener Zellenstraße, die von

den Geschlechtsprodukten zu der mütterlichen Eizelle zurückführt. Denn wenn die Knospen an den nämlichen Stellen und aus der gleichen Körperschicht sich entwickeln wie die Geschlechtsprodukte, nur früher als diese, so entspringen sie gerade da, wo die Keimbahn gleichsam in die Geschlechtsprodukte ausmündet, notwendig also aus Keimzellen.

Am deutlichsten tritt uns das natürlich auf dem Stadium vor Augen, wo beide Arten der Fortpflanzung sich am nächsten berühren, d. h. wo die Knospung gerade der Geschlechtszellenbildung zu weichen beginnt. Denn der Wechsel vollzieht sich wohl niemals als scharfer Bruch, sondern immer nur als allmählicher Übergang, so dass Knospen und Geschlechtszellen sich eine Zeit lang miteinander vermischen, bis schließlich, nach Loslösung der letzten Knospen, die Geschlechtszellen das Feld behaupten. Eine solche Periode des Übergangs ist in der beigedruckten Figur für ein weibliches Individuum dargestellt. Hier sind mitten unter den Knospen überall schon die Eier sichtbar, und man kann sagen, dass die Knospen aus dem Genitalfelde selbst hervorwachsen¹⁾.

Die Identität der knospenbildenden Zellen und der Keimzellen wird auch noch dadurch bekräftigt, dass diese Art der Fortpflanzung unseres Wissens nur auf dem Medusenstadium, d. h. bei den Geschlechtstieren vorkommt. Leider ist die Entwicklung in ihren früheren Stufen noch nicht direkt beobachtet, aber sie lässt sich mit großer Wahrscheinlichkeit auf Grund der Entwicklung nahe verwandter Formen (*Eudendrium*) erschließen. Danach ist zu vermuten, dass aus den geschlechtlich erzeugten Larven zunächst ein festsitzender Polypenstock hervorgeht, dessen einzelne Glieder ganz wie die Hydraknospen unter Beteiligung beider Keimblätter gebildet werden, und an dem dann auf die gleiche Weise auch die Medusen ihre Entstehung nehmen. Erst bei diesen, den Geschlechtstieren, die sich vom Stocke lösen und frei umherschwimmen, beginnt jene andere, hier erörterte Knospung durch Keimzellen, und wir dürfen wohl annehmen, dass dieselbe nur deshalb nicht bereits früher eintrat, weil sie an ein ganz bestimmtes, der Reife sich näherndes Stadium der Keimzellenentwicklung gebunden ist. Denn wenn die Keimzellen auch schon im jugendlichen Organismus vorhanden sind, so befinden sie sich darin doch in einem Zustande

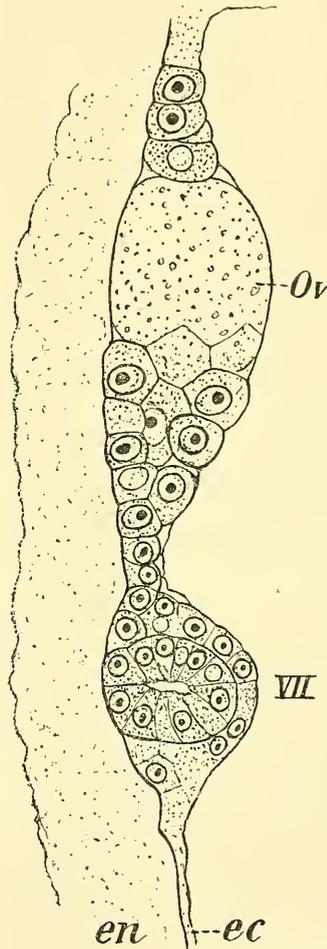
1) In dem der Figur 4 zugrunde liegenden Präparat fehlt die Knospe VI, welche der Knospe V gegenüberstehen und in ihrer Ausbildung die Mitte halten sollte zwischen den Knospen V und VII, vollständig. Daraus folgt, dass das sonst unverbrüchliche Stellungsgesetz der Knospen Ausnahmen erleiden kann, wenn Knospen und Geschlechtsprodukte miteinander konkurrieren. Offenbar hat sich die Knospe VI nicht entwickelt, weil an ihrer Stelle bereits Ovarialzellen differenziert waren, die dort tatsächlich zu finden sind. Es zeigt sich also, dass die Geschlechtsprodukte nicht nur die Knospen ablösen, sondern dass sie innerhalb der Reihe der Knospen als Ersatz dafür auftreten können.

der Ruhe und der Verborgenheit, aus dem sie verhältnismäßig erst spät, mit Beginn der Geschlechtsreife, zu selbständiger Tätigkeit erwachen. Und gerade das Stadium, wo sie einerseits ihren Ruhezustand verlassen, andererseits aber noch nicht in bestimmter Weise zu männlichen oder weiblichen Geschlechtszellen sich differenziert haben, scheint sie zur Bildung von Knospen zu befähigen.

Es ist, als regte sich dann in ihnen ein allgemeiner Trieb, ihre spezifische Energie zu entfalten, d. h. die Wiederverzeugung des Organismus ins Werk zu setzen. Aber dieser Trieb hat sich noch nicht derart in den einzelnen Zellen individualisiert, dass sie, jede für sich, die Entwicklung zu Eiern und Spermatozoen anstreben, sondern sie vereinigen sich gruppenweise, als Knospen, zu gemeinsamer Arbeit, um so auf dem kürzesten Wege ihr Ziel zu erreichen. Der formbildende Trieb herrscht noch über eine Vielheit von Zellen, und erst im weiteren Verlauf der Entwicklung macht sich die einzelne Zelle in ihrer Eigenart geltend, differenziert sich das Zellindividuum in seiner besonderen Weise zum Geschlechtsprodukt. —

So konstatieren wir denn bei diesen Medusen engere Beziehungen zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung als in irgend einem der sonst bekannten Fälle. Dort sahen wir die Knospung durch Zellen vermittelt, welche die Differenzierung zu verschiedenen Keimblättern durchgemacht hatten und damit in den engeren Verband des Individuums getreten waren. Die somatischen Zellen waren die Knospenbildner, ohne dass eine direkte Verwandtschaft zwischen ihnen und den Geschlechtsprodukten erkennbar war. Diese Zellen mussten bei der Knospung in der Weise zusammenwirken, dass ihre Verschiedenheiten sich gegenseitig ergänzten und der totipotente Charakter des Eies in

Fig. 5.



Knospe VII von Fig. 4 nebst dem darüber gelegenen Ovarium, nach dem Medianschnitt. Vergr. 600.
Ov großes Ei, seitlich getroffen.

der Vereinigung wiederhergestellt wurde. Es waren also jedenfalls mehrere verschiedene Zellarten zur Knospenbildung notwendig, mindestens aber so viele, als Keimschichten in dem betreffenden Organismus vorhanden waren. Jetzt dagegen sehen wir die Knospung durch Zellen vermittelt, welche von allen Differenzierungen verschont und im ursprünglichen Besitz der regenerativen Kräfte des Eies geblieben sind. Diese Zellen sind daher für sich allein zur Herstellung des Gesamtorganismus befähigt, es findet keine Wiedervereinigung verschiedener Zellarten statt. Die Geschlechtszellen, unter Ausschluss der somatischen Zellen, sind die Knospenbildner, das ist das Neue und Eigentümliche dieser Entwicklungsform, die dadurch aufs schärfste vor allen anderen Knospungsweisen gekennzeichnet ist²⁾.

Trotzdem haben die beiden Knospungsarten noch genug miteinander gemeinsam, um als bloße Abstufungen der gleichen Entwicklungsrichtung gelten zu können. Auch früher sahen wir die Knospung an embryonale Zellen geknüpft, mit der Maßgabe freilich, dass die Embryonalität keine unbedingte, sondern durch den Charakter des Keimblattes, in dem die Zellen lagen, beschränkt war: es waren die embryonalen Vertreter der Keimblätter, die sich in der Knospe zu einem Ganzen vereinigten. Da es sich aber immer nur um zwei oder drei Keimblätter handelte, so kamen auch für die Knospung nur zwei oder drei verschiedene Zellformen in Betracht, in so viele Teile waren also die organbildenden Qualitäten des Eies auseinandergelegt und differenziert worden. Bei den Margeliden ist nun auch dieser letzte Rest von Differenzierung in Wegfall gekommen. Die Knospung hat einen Schritt weiter getan und noch tiefer ins Embryonalleben zurückgegriffen: es sind die qualitativ unveränderten Teilungsprodukte des Eies, mit denen sie arbeitet, und damit ist sie zugleich bei dem nämlichen Zellmaterial angelangt, aus dem auch die geschlechtliche Fortpflanzung ihren Bedarf deckt, bei den Keimzellen. Ein wichtiger Schritt, aber immerhin nur ein Schritt. Ein Schritt, wichtig besonders deshalb, weil er zwei sonst streng geschiedene Fortpflanzungsarten, die geschlechtliche und die ungeschlechtliche, in allernächste Verbindung bringt.

22. Oktober 1908.

2) Hiernach wäre die Knospung der Margeliden passend als „Gonoblastie“, zu bezeichnen, im Gegensatz zu der gewöhnlichen „somatoplastischen“ Knospenbildung.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [28](#)

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

Artikel/Article: [Die Knospung der Margeliden, ein Bindeglied zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung. 790-798](#)