

12 Weismann, Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen.

Eintreten der Befruchtung derartig fakultativ erscheint, wie in den hervorgehobenen Fällen, sind es sicher Eier gleicher Beschaffenheit, welche das einmal unbefruchtet, das andreremal befruchtet sich entwickeln. Hier, glaube ieh, ist die Annahme sehr unwahrrscheinlich, dass die befruchteten Eier einen männlichen Anteil verloren hätten, den die unbefruchtet sich entwickelnden notwendig noch besitzen müssten, um überhaupt zur Entwicklung zu gelangen. Zwar ließe sich auch für diese hier beispielsweise aufgezählten Fälle eine eventuelle Erklärung im Zusammenhang mit der Minot'schen Hypothese konstruieren. Die nämlich, dass die Elimination der männlichen, respektive weiblichen Anteile aus den Geschlechtsprodukten sich hier nicht völlig vollzogen haben, so dass noch eine wenn auch gesehwächte Entwicklungsfähigkeit der Eizelle, respektive sogar der männlichen Gameten restiere; doch häufen sich in dieser Weise die Annahmen, und die Hypothese wird dadureh unsicherer¹⁾.

Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen²⁾.

Von August Weismann.

Wenn ich in folgendem eine kurze Uebersicht der allgemeinsten Ergebnisse vorlege, zu welchen meine Untersuchungen an Hydrome-

1) Erst einige Zeit nach Vollendung dieses Aufsatzes erhielt ich Kenntnis von der vor kurzem erschienenen interessanten Arbeit über eigentümliche Kernvermehrungs- und Zellenbildungsvorgänge in der Eizelle gewisser Tiere, die wir den Bemühungen von Fol, Sabatier, Roule und Balbiani verdanken. Ich bin zur Zeit noch außer stand, die von den genannten Forschern beschriebenen Vorgänge, welche im wesentlichen auf eine vor der Entstehung der Richtungskörper statthabende Bildung kleiner Zellen seitens der Eizelle, den Follikelzellen nämlich, hinausläuft, mit der von mir entwickelten Theorie in Einklang zu bringen. Jedenfalls müssen sich diese Erscheinungen jedoch in irgend einer Weise mit meiner Theorie vereinigen lassen, wenn dieselbe begründet sein soll. Mein Urteil über die fraglichen Prozesse wird noch dadurch erschwert, dass ich aus Untersuchungen, welche mein Assistent Herr Dr. Blochmann seit einiger Zeit vorgenommen hat, weiß, dass in den Ovarialeiern der Ameisen eine in sehr eigentümlicher Weise verlaufende Kernvermehrung stattfindet, welche jedoch sicherlich nichts mit der Bildung der Follikelzellen zu thun hat, da diese schon lange vor dem Entstehen dieser Kerne vorhanden sind und weiter das Ei sich schon längst mit einem Chorion umkleidete, bevor diese zahlreichen kleinen Kerne in bis jetzt noch unaufgeklärter Weise aus dem Ei verschwunden sind. Da die von Blochmann gefundenen Vorgänge im Ei der Ameisen nun sicherlich eine weitgehende Ueber-einstimmung mit denen besitzen, welche in den Eiern der Tunicaten und Myriopoden gefunden wurden, so scheint mir einstweilen wenigstens deren Zusammenhang mit der Follikelzellenbildung noch etwas unsicher.

2) „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe“ mit 24 Tafeln. Jena 1883.

dusen geführt haben, so geschieht dies, weil es mir scheint, dass dieselben vielleicht auch für einen weiteren Kreis als den der speziellen Fachgenossen von Interesse sein könnten.

Es ist bekannt, wie lange und viel hin und her gestritten wurde, ob die Geschlechtsprodukte der Hydromedusen¹⁾ aus Elementen des Ektoderms oder des Entoderms ihren Ursprung nehmen. Die besten Beobachter konnten sich darüber nicht einigen; die einen behaupteten einen allgemein ektodermalen, die andern einen allgemein entodermalen Ursprung, eine dritte Partei ließ die männlichen Keimzellen aus dem äußern, die weiblichen aus dem innern Keimblatt abstammen, ja man könnte noch eine vierte unterscheiden, welche eine völlige Regellosigkeit des Ursprungs bald in diesem, bald in jenem Keimblatt je nach Gattung oder Art beobachtet zu haben glaubte²⁾.

Wenn nun auch die allgemein gefasste Frage, welches der beiden Keimblätter die Geschlechtszellen liefere, mir wenigstens von jeher von geringerer Bedeutung erschien, indem ihre Beantwortung im besten Fall doch nur eine Thatsache zu liefern versprach, die kaum irgend welche tiefere Einsicht gestattete, so war doch die andere darin verborgene Frage von allgemeiner Bedeutung, die Frage nämlich, ob die Keimzellen innerhalb einer großen Tierklasse überall aus dem gleichen Keimblatt hervorgehen oder nicht. Denn war dies nicht der Fall, entstanden die Sexualzellen bei verschiedenen Arten gleicher Abstammung bald hier, bald da, bald aus Ektoderm, bald aus Entodermelementen, so folgte daraus die weitere Frage, ob etwa eine Kontinuität der die Keimzellen erzeugenden Elemente zwischen den successiven phyletischen Stadien überhaupt nicht stattfinde, ob etwa sprunghweise bald diese, bald jene Zellgruppe des Organismus im Verlauf der Phylogenie Keimzellen liefern könne. Die Feststellung eines solchen Verhaltens aber würde zu weittragenden Schlüssen in bezug auf Vererbung und Fortpflanzung berechtigt haben.

Die Frage nach der Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen erhielt neue Anregung, als ich 1880 die Beobachtung mitteilen konnte, dass bei manchen Hydroidpolypen die Keimzellen gar nicht — wie bisher angenommen worden war — in den Geschlechtspersonen des Stockes entstehen, sondern im Parenchym (Cönosare) des Stockes selbst, näher oder ferner von den Geschlechtspersonen (Gonophoren), und dass dieselben in diese letztern sodann erst mittels amöboider Bewegungen einwandern, um dort nur ihre Reife zu erlangen.

Aber keineswegs bei allen Arten fand sich diese „cönosarcale“ Entstehung der Sexualzellen, vielmehr zeigte sich sogleich, dass bei

1) Ich fasse den Begriff der Hydromedusen enger, als es gewöhnlich geschieht, indem ich die höhern (acraspeden) Medusen davon ausschließe.

2) Die genauere Darlegung der historischen Entwicklung dieser Fragen findet sich a. a. O. S. 1—12.

andern Arten die Sexualzellen wirklich in den Geschlechtspersonen selbst entstehen. Ich bezeichnete diese beiden Bildungsweisen der Sexualzellen als die *cönogene* und *blastogene*.

Diese neuen Thatsachen führten nun zu weiteren Fragen, deren Beantwortung die Arbeit versucht, über welche hier referiert werden soll.

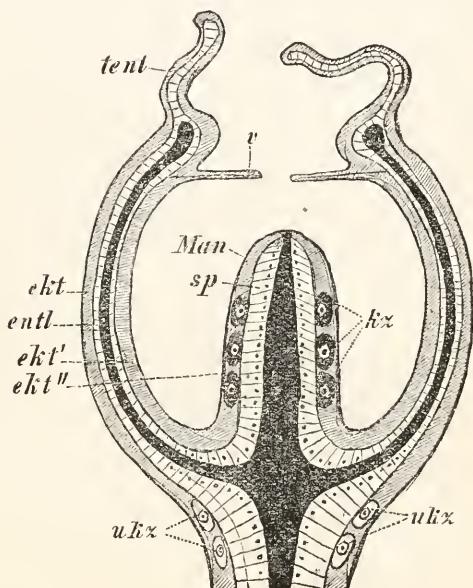
Zunächst drängte sich die Frage auf: besteht überhaupt ein genetischer Zusammenhang zwischen diesen beiden Bildungsweisen der Geschlechtszellen, führen Uebergänge von der einen zur andern hin, oder aber fehlen solche, und müssten wir schließen, dass der Entstehungsort der Sexualzellen im Laufe der Phylogenie je nach Bedürfnis gewechselt und *sprungweise*, bald hier, bald dort aufgetreten ist. Wenn aber diese zweite Möglichkeit zurückgewiesen, wenn wirklich ein Zusammenhang zwischen *blastogener* und *cönogener* Sexualgenese aufgezeigt werden könnte, welche war derselbe? war die *cenosareale* Entstehung das Primäre, und hat sich daran durch Verschiebung des Bildungsherdes in die Geschlechtspersonen erst sekundär die *blastogene* Entstehung gebildet, oder war der Entwicklungsgang der umgekehrte? Daran schloss sich dann die weitere Frage, wie, durch welche Mittel und Wege, und aus welchen Motiven diese Veränderungen vor sich gegangen sind.

Darauf ist nun etwa folgendes zu antworten: Die Lage der „Keimstätte“, d. h. der Stelle, an welcher sich die Keimzellen aus indifferenten Zellen differenzieren, ist keine willkürliche, zufällige oder *sprungweise* wechselnde, sondern vielmehr bei jeder Art eine fest bestimmte, die auch im Laufe der Phylogenie nicht plötzlich anderswohin verlegt, sondern nur allmählich und in kleinsten Schritten verschoben werden kann. Wenn wir heute die Keimstätte an so verschiedenen Orten finden, so beruht dies lediglich auf allmählichen Verschiebungen derselben, welche im Laufe der Phylogenie eingetreten sind; die ursprüngliche Keimstätte aber war bei allen Arten ein und dieselbe, und diese primäre Keimstätte ist auch heute noch bei vielen Arten beibehalten, sie liegt in den Geschlechtspersonen, wie diese ursprünglich beschaffen waren, d. h. in den zu freiem Umherschwimmen sich lösenden Medusen, und ist erst mit der Rückbildung der Medusen zu festsitzenden Brutsäcken mehr und mehr in centripetaler Richtung, d. h. also gegen den Stamm des Polypenstöckchens hin verschoben worden.

Wenn ich einstweilen davon absehe, dass es auch vor der ersten Entstehung von Medusen schon Hydroidpolypenstücke gegeben hat, wenn ich also jenen phyletischen Zustand, in welchem die Geschlechtspersonen der Polypenstücke Medusen waren, als Ausgangspunkt annehme, so lag die ursprüngliche Keimstätte der Sexualzellen beiderlei Geschlechts im Manubrium der Meduse, also im Klöppel des glockenförmigen Tieres, und zwar bildeten sich die Sexualzellen aus

Zellen des Ektoderms. So verhält es sich noch jetzt bei einer großen Zahl von Medusen, und bei diesen liegen auch die Geschlechtsorgane (Gonaden) selbst an dieser Stelle, oder wie ich es ausdrücke: Keimstätte und Reifungsstätte der Geschlechtszellen sind identisch.

Fig. 1 Schema einer zur Loslösung reifen Medusenknospe im Längsschnitt. Manubrium, inmitten der Glocke gelegen und in seinem Ektoderm die Keimzellen (kz) enthaltend, die hier zugleich die primäre Keimstätte und die Lage der späteren Geschlechtsorgane bezeichnen. Die in dem Stiel der Meduse eingezeichneten Zellen ukz beziehen sich auf eine im Referat nicht erwähnte Hypothese und sind hier wegzudenken — Erstes Stadium der Keimstättelagerung.



Von diesem Ausgangspunkt führen nun phyletische Entwicklungsbahnen nach zwei entgegengesetzten Richtungen: es trat eine Verschiebung in centripetaler Richtung ein, oder eine solche in centrifugaler. Die erste allein ist von mir im genaueren untersucht worden, da nur sie mit der Rückbildung der Medusen zu Brutsäcken zusammenhängt, wie sie überhaupt auch die weit ausgiebigere und deshalb lehrreichere ist.

Sie gewinnt noch mehr dadurch an Interesse, dass es nicht schwer ist, das Motiv zu erraten, welches ihr zu grunde liegt und welches nichts anderes ist, als eine Beschleunigung der Geschlechtsreife. Jedenfalls ist dies der thatsächliche Erfolg der Verschiebung. Bei der Meduse entstehen die Keimzellen im Manubrium, somit jedenfalls nicht früher, als wenn dieses bereits angelegt ist, bei solchen Polypenstücken aber, deren Medusen sessil geworden und zu bloßen Brutsäcken herabgesunken sind, differenzieren sich die Keimzellen im Parenchym des Stöckes, an oder in der Nähe von solchen Stellen, an welchen später Brutsäcke hervorknospen, somit also früher, als diese letztern überhaupt nur angelegt werden. Sie können deshalb, wenn später diese Anlage erfolgt ist, in einem bereits weit vorgeschrittenen Stadium in die jungen Brutsäcke (Gonophoren) einwandern und gelangen dort rasch zur Reife.

Im allgemeinen hält diese Rückwärtsverschiebung der Keimstätte gleichen Schritt mit der Rückbildung der Medusen zu sessilen Brutsäcken, so dass also die Verschiebung um so weiter gediehen ist, je größer die Rückbildung der Medusen. Man kann genau alle Stadien der Verschiebung durch Beobachtung feststellen und nicht selten sogar dieselben bei kurzen Reihen nächstverwandter Arten nebeneinander beobachten, ja man findet sogar bei den beiden Geschlechtern ein und derselben Art zuweilen zwei aufeinander folgende Stadien (*Podocoryne, Clava*).

Die ersten Stadien der Verschiebung halten sich noch innerhalb der Geschlechtsknospe und kommen teils bei Brutsäcken, teils aber auch noch bei wirklichen Medusen vor (*Podocoryne*). Die erste Verschiebung zeigt sich darin, dass die Keimzellen schon im „Glocken-

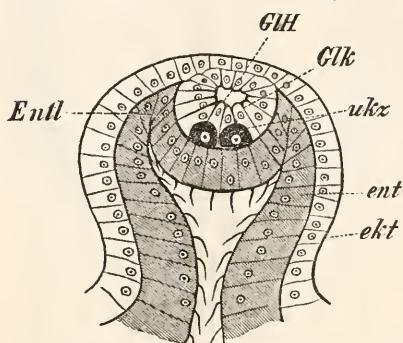


Fig. 2. Zweites Stadium der Keimstätte-Verschiebung.

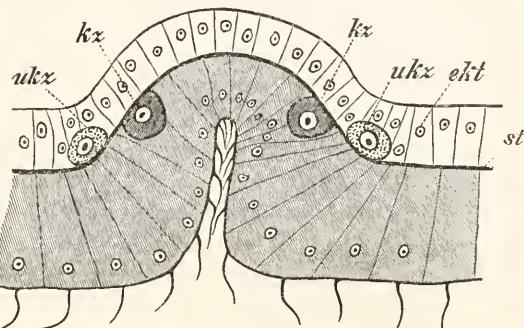
Schema einer jungen Medusenknospe mit Verlegung der Keimstätte in den Glockenkern (glk), ukz, Urkernzellen.

kern“ auftreten, nicht erst in dem aus ihm später hervorgehenden Ektoderm des Manubriums. Als Glockenkern bezeichne ich jene, schon längere Zeit bekannte halbkugelige, zuerst solide, dann hohle Wucherung des Ektoderms, welche in der Kuppe der jungen Medusenknospe auftritt, um sich später zum Ektoderm des Manubriums und der innern Fläche der Glocke auszugestalten. Aus dem Material dieses Glockenkerns geht also auch bei allen Medusen die Geschlechtsanlage hervor, und der Unterschied von der ursprünglichen Lage der Keimstätte und diesem ersten Stadium ihrer Verschiebung liegt nur darin, dass bei jener das Manubrium erst vollständig hergestellt wird, überzogen von einer einzigen Schicht von Ektodermzellen, ehe ein Teil dieser letztern sich zu Keimzellen differenziert und von den übrigen als Epithel überzogen wird, während bei der Verschiebung der Keimstätte in den Glockenkern gar niemals das Manubrium von einschichtigem Ektoderm bekleidet wird, sondern während seines Emporwachsens schon von einer dicken Schichte der Glockenkernzellen bedeckt ist: den primären Keimzellen. So verhält es sich z. B. bei den Brutsäcken von *Tubularia*.

Ein weiteres Zurückziehen der Keimstätte in noch jüngere Zustände des Brutsäcks ist offenbar in doppelter Weise denkbar: die Keimzellen konnten sich im Ektoderm der Seitenwände der

Knospe differenzieren, ehe noch der Glockenkern gebildet war, oder sie konnten sich im Entoderm der ganz jungen Knospe differenzieren, falls dies aus irgend einem Grunde vorteilhafter und zugleich ausführbar war. Beides kommt vor, das letztere aber weit häufiger, so dass man also sagen kann: die weitere Rückwärtsverschiebung der Keimstätte ist meist mit einer Verlegung derselben ins Ektoderm verbunden.

Fig 3. Drittes Stadium der Keimstätte-Verschiebung. Schema einer Brutsackknospe vor Bildung des Glockenkerns. Im Ektoderm ist jederseits eine Urkeimzelle (nkz) angegeben, welche nach Durchbrechung der Stützlamelle (st) später ins Entoderm gelangt und dort sich zu Keimzellen (kz) differenziert.



Die Gründe, warum die weitere Verschiebung vorteilhafter im Entoderm geschah, sehe ich darin, dass nur auf diese Weise der medusoide Bau des Brutsackes beibehalten werden konnte, dass dieser aber in seiner Glockenhöhle eine passende Stätte besonders für die embryonale Entwicklung der Eier darbot. Es gibt auch in der That Arten (*Campanularia flexuosa*), bei welchen nur die weibliche Keimstätte ins Entoderm verlegt ist, während die männliche zwar auch bedeutend zurückgeschoben ist, aber innerhalb des Ektoderms.

Wenn nun die Verschiebung mit Verlegung ins Entoderm verbunden war, so ist die zweite Verschiebungsstation, wie sie z. B. bei den Eizellen von *Podocoryne* vorliegt, das Entoderm der jungen Geschlechtsknospe und nun erfolgt die weitere Verschiebung im Entoderm. Im dritten Stadium differenzieren sich die Keimzellen, noch ehe die dazu gehörige Brutsackknospe sich zu bilden begonnen hat und zwar im Umkreis der Stelle, an welcher sie sich bilden wird, also in der Leibeswand des Polypen, der die Geschlechtsknospen (Gonophoren) hervorbringt. Auf diesem Stadium befinden sich z. B. beide Geschlechter von *Hydractinia echinata*, weibliche und männliche Keimstätte liegen im Entoderm gewisser Polypen (der Blastostyle), und zwar nur an einer sehr beschränkten Stelle. Die Gattung *Hydractinia* bietet in Gemeinschaft mit *Podocoryne* ein gutes Beispiel für den Parallelismus in dem Vorschreiten der beiden phyletischen Prozesse: der Verschiebung der Keimstätte und der Rückbildung der Medusen zu bloßen Brutsäcken. Die beiden Gattungen stehen sich so nahe, ja sind bis in kleinste Einzelheiten so übereinstimmend gebaut, dass es sicher niemandem eingefallen wäre, sie im

zwei Gattungen zu trennen, brächte nicht *Podocoryne* Medusen hervor, *Hydractinia* aber nur sessile Brutsäcke. Dementsprechend finden wir die Keimstätte bei ersterer noch in der Geschlechtsknospe, wenn auch schon um einiges zurückgeschoben, bei letzterer aber bereits im Blastostyl.

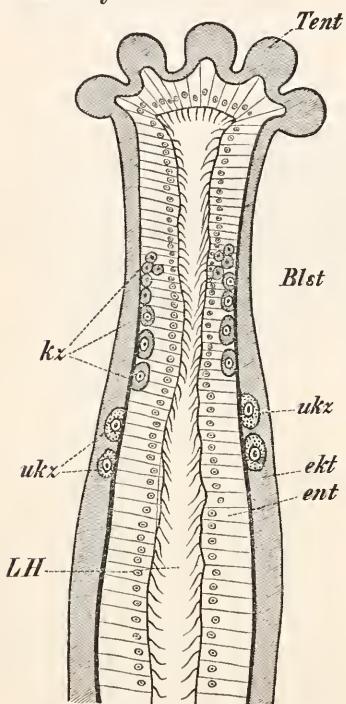


Fig. 4. Viertes Stadium der Keimstätteverschiebung. Schema eines jungen Blastostyls (eines Brutsäcke hervorbringenden Polypen) von *Hydractinia*, ehe noch die Bildung von Brutsäcken begonnen hat. Tent, Tentakel, kz Keimzellen des Ektoderms, ukz die Keimzellen, welche aus den Keimzellen sich differenziert haben, nachdem dieselben ins Entoderm übergewandert sind; LH Leibeshöhle.

Die Verschiebung kann aber noch viel weiter gehen, und dies geschieht besonders bei Arten mit starker baumförmiger Verzweigung des Stockes. Hier rückt sie zunächst aus dem die Geschlechtsknospe treibenden Polypen in den Ast zurück, von welchem dieser entspringt, ja in manchen Fällen (*Eudendrium racemosum*) sogar bis in den Stamm, von welchem dieser Ast seinen Ursprung nimmt, und in solchen Fällen differenzieren sich also die Keimzellen im Stamm früher, als der Seitenast hervorkommt, von welchem später der Polyp entsteht, der die Geschlechtsknospe treibt. Entsprechend dieser starken Verschiebung ist auch die Rückbildung der Meduse dann eine so weit gehende, dass man aus dem Bau des Brutsackes allein nicht mehr auf Medusen-Abstammung schließen dürfte; erst durch Herbeiziehung anderer, hier nicht zu erwähnender Verhältnisse, wird dieser Schluss gerechtfertigt.

In ganz ähnlicher Weise kann nun die weitere Verschiebung der Keimstätte vom Glockenkern aus auch im Ektoderm stattfinden (z. B. bei *Cordylophora*), dann aber ist eine vollständige Rückbildung der Medusenform von vornherein damit verbunden, wie das auch aus mechanischen Gründen zu erwarten war.

Worin bestehen nun diese Verschiebungsprozesse?

Beruhen sie darauf, dass die Fähigkeit sich zu Keimzellen zu differenzieren von einer Zellgruppe auf eine andere überspringt, oder sind es stets die Zellen ein und derselben Abstammungslinie, von denen nur immer frühere Glieder die Differenzierung eingehen? Das letztere ist der Fall, wie die schrittweise erfolgende Verschiebung und andererseits der Umstand beweist, dass, wenn die Verschiebung mit einem Wechsel des Keimblattes verbunden ist, eine wirkliche, wenn auch sehr kurze Wanderung jener Ektodermzellen eintritt, welche den Keimzellen den Ursprung geben, und welche ich als „Urkeimzellen“ bezeichne. Man kann zwar nicht direkt beobachten, wie diese Urkeimzellen die Stützlamelle durchbohren und ins Entoderm eindringen, um sich dort erst zu Keimzellen umzuwandeln, aber man kann diesen Vorgang aus seinen einzelnen Phasen bei einer Reihe von Arten mit aller Sicherheit erschließen, so bei *Pachycordyle napolitana*, bei *Podocoryne*, *Hydractinia*, *Clava*, *Plumularia*, *Campanularia*.

Während nun bei der ganzen Gruppe der Hydroiden mit rückgebildeten Medusen die Keimstätte sich mehr oder minder weit von ihrem ursprünglichen Ort, dem Manubrium, entfernt hat, ist die „Reifungsstätte“ dieselbe geblieben, oder mit andern Worten: bei allen diesen Arten wandern die Keimzellen selbstständig vom Ort ihrer Differenzierung nach dem Brutsaek hin, um in diesem genau den Platz einzunehmen, der dem Ektoderm des Manubriums, der uralten Lagerstätte der Geschlechtsorgane entspricht. Liegt die Keimstätte im Entoderm, so wandern die Keimzellen zunächst im Entoderm hin und durchsetzen erst die Stützlamelle, um ins Ektoderm zu gelangen, wenn sie das Manubrium des Brutsackes erreicht haben. Dieses Durchbrechen ins Ektoderm wird auch dann noch beibehalten, wenn ihm eine physiologische Bedeutung nicht mehr zukommen kann, also in solchen Fällen, in denen die Stützlamelle von so extremer Feinheit wird, dass sie in physiologischer Hinsicht irrelevant erscheint, oder in denen die Eizelle nach ihrem Durchtritt ins Ektoderm doch wieder von Entodermzellen umwachsen wird (*Hippopodius*). Offenbar handelt es sich also hier lediglich um die Beibehaltung einer phyletischen Reminiszenz; so bei *Campanularia*, *Clava*, *Plumularia*, vielen Siphonophoren.

Diese Wanderung wird dann am verwickeltsten, wenn die Keimstätte im Laufe ihrer phyletischen Verschiebung zwar auch zuerst vom Glockenkern aus ins Entoderm gelangte, später aber, bei noch weiterer Verschiebung, wieder ins Ektoderm hinüberschreite. So deute ich wenigstens den Fall von *Eudendrium racemosum*, bei welchem die weibliche Keimstätte im Ektoderm des Stammes-Polypen liegt, und die Eizellen nun von dort zunächst im Ektoderm hinwandern bis in den Seitenast hinein, dort aber ins Entoderm durchbrechen und

20 Weismann, Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen.

nun in diesem weiterwandernd in den Seitenpolypen zweiter Ordnung (Blastostyl), und von diesem aus in die Brutsäcke eintreten, um erst dort wieder ins Ektoderm zurückzukehren. Man hat von jeher die wandernden Zellen höherer Organismen mit Ameisen verglichen, und die Art ihrer Bewegung ist auch wirklich dieselbe. Bei den Hydroiden beschränkt sich aber die Ähnlichkeit mit selbständigen einzelligen Organismen nicht bloß auf die Bewegungs-Erscheinungen des Zellkörpers, vielmehr zeigen diese kriechenden Ei- und Spermazellen, dass sie einen fein ausgebildeten Tast- und Drucksinn besitzen müssen, und dass ihnen die Tendenz, nach einem bestimmten Ziele zu wandern, angeerbt ist. Wie das möglich ist, wie es zu erklären sei, ist eine andere Frage, die Thatsache aber lässt sich nicht bestreiten, denn die Keimzellen wandern keineswegs bloß in einer bestimmten Richtung (meist aufwärts im Stock), sondern sie treten auch an ganz bestimmten Stellen des Stockes aus dem Ektoderm ins Entoderm, oder umgekehrt über und verfehlten diese Stellen nur sehr selten. Ebenso scheinen sie zu wissen, dass sie nicht in Hydranthen-Knospen einzurücken haben, sondern nur in Blastostyl-Knospen, d. h. in Knospen, von denen später Brutsäcke hervorwachsen werden. Bei *Eudendrium* lassen sich diese beiden Knospen-Arten schon ganz früh unterscheiden, indem nämlich bei den mundlosen Blastostylen die Rüssel-Anlage fehlt; obgleich nun nicht selten Knospen beiderlei Art dicht nebeneinander entspringen, verirren sich dennoch die Eizellen nur äußerst selten in eine Hydranthen-Knospe, während die Blastostyl-Knospen schon sehr früh von ihnen erfüllt werden. Dies ist um so auffallender, als später, wenn die Hydranthen-Knospe soweit herangewachsen ist, um selbst wieder Blastostylnospen zu treiben, die Eizellen regelmäßig in sie einrücken.

Diese Wanderungen der Keimzellen bei den Hydroiden sind wohl der erste bekannte Fall von Zellwanderung mit ganz bestimmtem Ziel und bestimmtem, genau vorgeschriebenem Eingreifen in den Aufbau der Gewebe und Organe. Er lässt darauf zurückzuschließen, daß auch bei der gewöhnlichen Anordnung der Zellen in wachsenden Geweben die Druckempfindung der einzelnen Zelle und eine dadurch ausgelöste Eigenbewegung eine Rolle spielt, — dass z. B. die Anordnung der Eizellen in den Ovarien vieler Medusen zu vier radialen Längsstreifen nicht allein auf passivem Geschobenwerden der durch das Wachstum sich drängenden Zellen beruht, sondern zugleich auf aktiver Reaktion der Eizellen selbst, auf der anererbten Tendenz der einzelnen Eizelle, eine Lage unter ganz bestimmten Druckverhältnissen, einzunehmen. Die Beobachtung, dass bei *Podocoryne* wandernde Eizellen sich zu eben solchen vier Ovarien zusammenordnen, zwingt offenbar zu diesem Schluss.

In bezug auf Ererbung von Bewegungstendenzen bei einzelnen Zellen ist auch das Auskriechen der reifen Eizellen aus dem

Brutsack interessant, welches bei *Corydendrium* beobachtet wurde. Hier verlassen die Eizellen selbstständig den Brutsack durch eine Öffnung an der Spitze desselben, kriechen ein Stück weit auf der Außenfläche desselben hin und heften sich dann fest durch Ausscheidung einer Sehale, die eine regelmäßig dicht neben der andern, aber keine auf der andern.

Dieses Auskriechen hat natürlich nicht die phyletische Bedeutung der vorher besprochenen Wanderungen. Ueberhaupt ist es zweifelhaft, ob die langen schlauchförmigen Brutsäcke von *Corydendrium* als rückgebildete Medusen betrachtet werden dürfen. Es darf nicht vergessen werden, dass Hydroid-Polyphen schon zu einer Zeit gelebt haben müssen, als es noch keine Medusen gab, denn diese sind erst aus ihnen hervorgegangen. Nun stimme ich zwar vollständig mit der Ansicht derjenigen Forscher überein, welche wie Allman, Hertwig, Claus und Gegenbaur die Medusen durch Umwandlung der gewöhnlichen Polyphenform (Hydranthen) entstanden denken, dies schließt aber nicht aus, dass nicht in der vormedusoiden Zeit der Hydroid-Polyphen zahlreiche Arten existiert haben könnten, welche durch Rück- und Umbildung von Polyphen bereits Brutsäcke gebildet hatten, denen mit den heutigen, durch Rückbildung von Medusen entstandenen Brutsäcken nur die Funktion, nicht aber die Abstammung gemeinsam war. Und weiter steht an und für sich dem nichts im Wege, dass solche Arten sich bis in die jetzige Zeit herübergerettet haben könnten, dass es also heute noch neben den medusoiden auch noch polypoide Brutsäcke gebe.

Es scheint aber doch sehr zweifelhaft, ob dem so ist. Die überwiegende Mehrzahl aller Brutsäcke, an denen man bisher keinen medusoiden Bau erkennen konnte, hat sich mir bei der Untersuchung auf Schnitten dennoch als medusoid ergeben. So vor allem die Brutsäcke der Plumulariden, bei welchen dieser Nachweis um so schwerer wiegt, als es — soweit wir wissen — keine Plumulariden-Arten mehr gibt, welche freie Medusen hervorbringen. Grade hier liegt zugleich ein förmlicher Beweis dafür vor, dass, wie zuerst v. Koch vermutete, die phyletische Entwicklung von der Meduse zum medusoiden Brutsack vorschritt, nicht — wie früher allgemein angenommen wurde — vom Brutsack zur Meduse. Bei diesen Plumulariden-Brutsäcken finden sich noch alle Schichten des Körpers, welche bei der vollständigen Meduse vorkommen, aber zu ganz feinen Häutchen reduziert; so ist z. B. die Glocke durch zwei dünnteste Ektodermlagen repräsentiert, die eine ebenso minutiöse „Entodermlamelle“ einschließen; diese drei dicht aufeinander liegenden Häutchen können aber nur als Rückbildungen verstanden werden, als aufsteigende Bildungen hätten sie keinen Sinn, da eine einzige wohl entwickelte Zellenlage dieselben Dienste leisten würde, die komplizierte Zusammensetzung also nicht zu begreifen wäre.

Unter allen von mir untersuchten Gattungen können nur drei überhaupt in den Verdacht kommen, polypoide Brutsäcke zu besitzen. Von diesen glaube ich für *Eudendrium* mit Sicherheit, für *Cordylophora* mit großer Wahrscheinlichkeit die medusoide Abstammung behaupten zu dürfen, so dass bloß die einzige Gattung *Corydendrium* möglicherweise als letzter Rest jener hypothetischen, mit Brutsäcken versehenen Polypen aus vormedusoider Zeit übrig bliebe; doch lassen sich auch hier Thatsachen geltend machen, die gegen diese Auffassung sprechen (siehe a. a. O. S. 252 u. 291).

Dennoch gibt es auch heute noch eine Gattung mit polypoiden Brutsäcken, nämlich die Gattung *Sertularella*, aber von ihnen lässt sich nachweisen, dass sie sekundäre Bildungen sind, dass sie trotzdem von Medusen abstammen, und dass die heutige Lage der Geschlechtsorgane in der Wandung eines reduzierten Polypen (Blastostyls) darauf beruht, dass die Medusen, welche früher von diesem Polypen hervorsprossen, nicht nur zu sessilen Brutsäcken umgewandelt, sondern schließlich gänzlich reduziert wurden und ganz in Wegfall kamen, so dass nun die Gonaden sich in die Wand des Polypen selbst einlagern mussten. So ist also hier eine an und für sich einfache Bildung aus einer weit komplizierteren hervorgegangen, und ein Zustand auf einem ungeheuern Umweg erreicht, den man sich direkt hergestellt denken könnte, und der bei jetzt ausgestorbenen Arten vielleicht direkt hergestellt wurde.

Solche Nachweise sind wohl immer wertvoll, weil sie zeigen, dass gleiche Bildungen auf sehr verschiedenem Wege erreicht werden können, und dass somit die Aufeinanderfolge phyletischer Formen nicht auf dem treibenden Zwang innerer Entwicklungskräfte beruht. Im übrigen könnte grade das vollständige oder beinahe vollständige Verschwinden der vormedusoiden Polypenformen mit polypoiden Brutsäcken den Anschein erwecken, als beruhe die phyletische Entwicklung auf solehen innern treibenden Kräften. Dennoch lässt es sich ganz wohl begreifen, wie auch durch die bloße Anpassung an veränderte Verhältnisse Umgestaltungen in gleicher Richtung bei einer ganzen Klasse von Organismen, und nicht nur bei dieser oder jener Art eintreten können. Bei den Polypen z. B. leuchtet es ein, dass die gleichen, und gewiss außerdem noch manche andere Feinde, welche heute ihre festsitzenden Kolonien dezimieren, auch in der Vorzeit ihre Existenz bedrohten, ja dass diese sitzenden oder kriechenden Feinde in dem Maße zunahmen, als die Polypen selbst an Zahl und Ausbreitung zunahmen und dieselben immer mehr in ihrer Existenz bedrohten. Die Entstehung der Medusen aus den Geschlechtpolypen muss diejenigen Arten, welche sich dazu empor schwingen konnten, erheblich in Vorteil gesetzt haben gegenüber den andern, und es ist verständlich, dass der Prozess der Medusenbildung zu dieser Zeit der höchsten Bedrängnis durch kriechende Feinde bei

vielen Arten nahezu gleichzeitig begonnen hat. Ebenso gut lässt sich aber auch verstehen, dass in einer späteren Erdepoche, als die inzwischen entstandenen zahllosen Arten von Medusen auch wieder eine große Zahl von vorher nicht dagewesenen, schwimmenden Feinden großgezogen hatte, dieser Vorteil auf ein Minimum herabsank, und dass es schließlich für viele Arten wieder vorteilhafter wurde, ihre Geschlechtsprodukte am Stock selbst, unter dem Schutz von Wehrpolypen oder starken Schutzkapseln zur Reife zu bringen, statt in den großer Zerstörung ausgesetzten, weil langsam im freien Meer reifenden Medusen. So kam es bei vielen Arten zunächst nur zur Beschleunigung der Geschlechtsreife der Medusen durch frühere Anlage der Keimzellen, dann aber zum Sessilwerden der Medusen, und nun durch immer weitere Zurückverlegung der Keimstätte bis in die Zweige und Aeste des Stockes hinein zur völligen Umwandlung der Medusen zu sessilen Brutsäcken.

Die bisher betrachtete Verschiebung der Keimstätte in centripetaler Richtung ist indess nicht die einzige phyletische Lageänderung, welche in bezug auf die Keimzellen bei den Hydromedusen stattgefunden hat. Es gibt auch eine Verschiebung in umgekehrter Richtung, und zwar zunächst der Geschlechtsorgane selbst. Wie bekannt liegen die Gonaden vieler Medusenfamilien, so bei der ganzen Haeckel'schen Ordnung der Leptomedusen, nicht am Manubrium, sondern an der innern Wand der Glocke, im Verlauf der Radiärkanäle. Wenn nun die Annahme, von welcher ausgegangen wurde, richtig ist — wenn wirklich das Manubrium die ursprüngliche Keim- und Reifungsstätte aller Craspedoten ist, so hätte also hier eine Verschiebung der Reifungsstätte vom Manubrium nach den Radiärkanälen hin stattgefunden. Ob auch die Keimstätte dorthin gefolgt ist, steht dahin, da die früheren Untersuchungen auf eine möglicherweise vorhandene lokale Trennung des Entstehungs- und des Reifungsortes der Keimzellen noch keine Rücksicht nehmen konnten. Mir selbst war es aus Mangel an Material nicht möglich, diese Frage zu entscheiden, inzwischen aber hat Herr C. Hartlaub dieselbe an Eucopiden (*Obelia*) aufgenommen und war wirklich so glücklich, die Keimstätte noch an der Basis des Manubriums nachweisen zu können. Eine genauere Darlegung seiner Resultate wird demnächst erscheinen. Damit ist denn der förmliche Beweis erbracht, dass auch bei Eucopiden die ursprüngliche Lage der Gonaden die am Manubrium war.

Von Siphonophoren wurden hauptsächlich Vertreter der Calycophoriden und Physophoriden untersucht, sowie der Discoideen; auch hier ergaben sich ganz ähnliche Verhältnisse, wie bei den festzitzenden Polypenstöcken. Auch hier liegt bei allen Arten, deren Medusen zu Brutsäcken rückgebildet sind, die Keimstätte außerhalb des Brutsackes, meist an der Basis desselben und im Entoderm; auch hier wandern dann später, wenn das Manubrium des Brutsackes

24 Weismann, Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen.

sich bildet, die Keimzellen, und zwar die männlichen so gut als die weiblichen, im Entoderm distalwärts, durchbohren die Stützlamelle und lagern sich in das Ektoderm des Manubriums. Bei denjenigen Siphonophoren aber, welche wie *Velella* und *Porpita* noch heute freie Medusen als Geschlechtspersonen hervorbringen, enthalten die jungen Knospen derselben, auch wenn sie schon zur Lösung vom Stock reif sind, noch keine Keimzellen; diese entstehen also erst später und zwar, wie aus früheren Beobachtungen von Gegenbaur hervorgeht, aus dem Ektoderm des Manubriums. Wir hätten also bei den Siphonophoren ganz den gleichen Verschiebungsprozess der Keimstätte, vom Ektoderm des Manubriums durch den Gloeckenkern in das Entoderm der jungen Geschlechtsknospe oder noch weiter zurück, wie bei den festsitzenden Polypenstücken.

Was nun die oben berührte Frage nach dem einheitlichen Ursprung der Keimzellen bei allen Hydroïden und Siphonophoren betrifft, so muss ich dieselbe bejahen und die Abstammung aus dem Ektoderm annehmen. Zwar ist es bei den Siphonophoren vorerst noch nicht gelungen, die im Entoderm sich differenzierenden Keimzellen auf ektodermale „Urkeimzellen“ zurückzuführen, aber da bei ihnen dieselbe merkwürdige Wanderung der Keimzellen aus dem Entoderm der Knospe in das Ektoderm des in Bildung begriffenen Manubriums vorliegt, wie bei den Hydroïden mit entodermaler Keimstätte, und da bei diesen die Zurückführung der Keimzellen auf eingewanderte ektodermale Urkeimzellen gelang, so ist der Schluss beinahe unabweisbar, dass auch hier in noch jüngern als den jüngsten von mir untersuchten Stadien ein ähnlicher Uebertritt stattfinden müsse.

Wichtiger als diese Frage, deren nähtere Beantwortung man im Original nachsehen möge, scheint mir der Nachweis einer vollkommenen Kontinuität des Keimprotoplasmas durch die Generationen hindurch zu sein. Alle Verschiebungen der Keimstätte geschehen nur Schritt vor Schritt, niemals sprungweise, und selbst die Verlegung der Keimstätte von der einen (ektodermalen) Seite der Stützlamelle auf die andere (die entodermale) geschieht nicht dadurch, dass die Fähigkeit sich zu Geschlechtszellen zu differenzieren von jenen Ektodermzellen auf Entodermzellen übergegangen wäre, sondern vielmehr dadurch, dass jene Ektodermzellen, welche sich früher im Ektoderm selbst zu Geschlechtszellen umwandelten, jetzt durch die Stützlamelle ins Entoderm einwandern und dort erst zu Keimzellen werden. Dies lässt keine andere Deutung zu, als dass vom Ei her nur ganz bestimmte Zellen und Zellgenerationen die Bedingungen enthalten, welche zur Differenzierung von Geschlechtszellen notwendig sind, und bildet eine starke Stütze der von mir früher schon verteidigten und neuerdings weiter entwickelten Ansicht¹⁾), dass ein Teil des Keimplasmas

1) Eine soeben erschienene Arbeit von M. Nussbaum (Arch. f. mikr.

der sich furchenden Eizelle unverändert bleibe, um in früheren oder spätern Zellgenerationen des sich entwickelnden neuen Individuums oder seiner Nachkommen die Grundlage zur Bildung neuer Keimzellen abzugeben¹⁾. Es werden hier nicht etwa Keimzellen schon bei der Eifurchung, oder beim Aufbau des Embryo abgespalten, und ebenso-wenig Zellen, welche schon in dem oben angegebenen Sinn als „Urkeimzellen“ betrachtet werden könnten. An dem reich verästelten baumförmigen Stöckchen eines Medusen produzierenden Polypen, z. B. einer *Bougainvillea*, gibt es keine irgendwie kenntlichen Zellen, die man als Stammzellen der späteren Sexualzellen der Medusen bezeichnen könnte, und dies nicht etwa bloß deshalb, weil sie eben nicht kenntlich sind, sondern weil sie nicht als Zellen schon vorhanden sind. Fasst man später, wenn die Medusen hervorknospen, den ersten Anfang einer solehen Knospe ins Auge, so sieht man nur völlig gleichartige Zellen des Ektoderms und des Entoderms, und keine von diesen geht als solehe in die Sexualanlage über, oder liefert etwa nur die Sexualzellen. Alle Ektodermzellen — denn nur auf diese kommt es hier an — vermehren sich vielmehr auf das vielfache, der ganze komplizierte Bau der Meduse bildet sich aus, und erst wenn derselbe fertig ist, zeigt sich die erste Spur von Keimzellenbildung. Man möchte vielleicht immer noch geneigt sein zu vermuten, dass einige kleine „embryonale“ Zellen der Beobachtung entgangen wären, und dass nun diese doch den Ausgang der Keimzellenbildung darstellten; allein dem ist nicht so, das Manubrium der jungen Meduse ist nur von einer einzigen Schicht von Ektodermzellen überzogen, und von diesen scheinbar ganz gleichen Zellen bilden sich dann einige zu Sexualzellen um. Ob man nun diese einfache Schicht von Ektodermzellen schon als „histologisch differenziert“ betrachten will oder nicht, darüber lässt sich streiten, da es sehr verschiedene Grade histologischer Differenzierung gibt und sich schwer sagen lässt, wo dieselbe anfängt. Thatsache ist aber, dass die Ektodermzellen des Stockes, aus welchen der ektodermale Teil der Medusenknospe entstand, vorher als Ektoderm funktioniert haben, sowie dass die Ektodermenschicht des Manubriums der jungen Meduse bei vielen Arten (z. B. bei *Cladonema*) ebenfalls schon der losgelösten Meduse als Ektoderm gedient hat.

Anat. Bd. XXIII, S. 155) macht mich darauf aufmerksam, dass dieser Forscher schon in seiner früheren, auch in dem hier besprochenen Werk berücksichtigten Arbeit („die Differenzierung des Geschlechts im Tierreich“, dasselbe Arch. Bd. XVIII) Ansichten über die Entstehung der Sexualzellen aus dem Material des Eies ausgesprochen hat, welche in wesentlichen Punkten mit den meinigen übereinstimmen.

1) Vergl. „Ueber die Dauer des Lebens“, Vortrag gehalten auf der Naturforscherversammlung zu Salzburg (1881), später als besondere Schrift bei G. Fischer in Jena erschienen (1882); ferner: „Ueber die Vererbung“, Jena 1883, und „Ueber Leben und Tod“, Jena 1884.

Uebrigens scheint es mir auf diesen Punkt weniger anzukommen, als vielmehr darauf, dass in der ersten Anlage der Meduse noch keine „Urkeimzellen“ enthalten sind, vielmehr nur Zellen, aus welchen zugleich andere Teile der Meduse und Urkeimzellen hervorgehen. Dies zwingt zu dem Schluss, dass, wenn überhaupt eine Kontinuität des Keimplasmas besteht, diese hier darauf beruht, dass eine Anzahl von Molekülgruppen desselben bei dem Aufbau des Embryos unverändert bleibt und, bestimmten somatischen Zellen (hier des Ektoderms) beigemischt, sich durch sehr zahlreiche Zellgenerationen hinzieht, um dann im Innern bestimmter Ektodermzellen in die Anlage einer Meduse zu gelangen, schließlich in gewisse Ektodermzellen des Manubriums dieser Meduse, um dort nun durch Vermehrung zu Urkeimzellen zu werden und schließlich zu Keimzellen.

Es lässt sich auch ganz wohl einsehen, warum hier die Abspaltung von Geschlechtszellen nicht schon während der Embryonalentwicklung vor sich geht. Man braucht sich nur das winzige Zellmaterial einer Planula-Larve vorzustellen, wie sie aus dem Ei einer Meduse entsteht, und andererseits den Polypenstock mit hunderten von Individuen, wie er aus dieser Larve allmählich hervorwächst, so wird man erkennen, dass es hier auf eine möglichst starke und allseitige Verteilung des zur späteren Bildung von Geschlechtszellen reservierten Keimplasmas ankam, und dass diese sich kaum anders erreichen ließ, als durch Beigabe der Molekülgruppen des Keimplasmas an eine größere Zahl somatischer Zellen. Dazu kommt aber noch ein Umstand, den ich in dem hier referierten Buehe nicht berührt habe, nämlich der späte Zeitpunkt der Differenzierung von Geschlechtszellen.

Dass die Geschlechtszellen der Wirbeltiere, welche doch meist erst nach Jahren geschlechtsreif werden, schon im Embryo als solche angelegt werden, ja — wie M. Nussbaum gezeigt hat — so früh, dass sie in der jungen Larve von *Rana arvalis*¹⁾ noch mit Dotterplättchen erfüllt sind, das deutet darauf hin, dass an und für sich ein Vorteil nicht darin liegt, wenn die propagatorischen Molekülgruppen viele Zellgenerationen hindurch in somatischen Zellen verteilt bleiben. Andererseits ist aber auch nicht zu erkennen, dass die Keimzellen bei den Wirbeltieren viel später in der Embryogenese sich von den somatischen Zellen abspalten, als z. B. bei gewissen Insekten, denn bei diesen sind die ersten Zellen, welche sich bei der Furchung von der übrigen Masse des Eies trennen, die sogenannten Polzellen nach Mecznikow und Balbiani grade eben die Geschlechtszellen. Dies ist nur von der Ordnung der Dipteren be-

1) „Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung; ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung“, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII, S. 155.

kannt, bei Insekten also, welche sich sehr rasch entwickeln und sehr früh schon zur Fortpflanzung gelangen. Weiter können die Blattläuse (Aphiden) angeführt werden, bei welchen nach Mecznikow ebenfalls die Geschlechtszellen sich sehr früh in der Embryogenese abspalten und welche andererseits sich unmittelbar nach ihrer Geburt fortpflanzen. Ein weiteres Beispiel früher Trennung der Fortpflanzungszellen von den somatischen Zellen bieten die Daphniden, von welchen Grobboen gezeigt hat, dass die Anlage der späteren Geschlechtszellen etwa in der fünften Phase der Furchung in Gestalt einer besondern Zelle kenntlich wird. Grade die Daphniden aber pflanzen sich ebenfalls schon sehr früh fort, oft tragen sie schon am sechsten Tag nach ihrer Geburt selbst wieder Brut.

Das sind freilich nur spärliche Tatsachen, aber wenn man sie zusammenhält mit den Verhältnissen bei den Hydroïden, so scheinen sie mir doch sehr bestimmt darauf hinzudeuten, dass es wesentlich der Zeitpunkt der Geschlechtsreife ist, der die frühere oder spätere Abspaltung der propagatorischen von den somatischen Zellen mit bedingt. Wir werden erwarten müssen, dass überall da, wo das aus dem Ei entstehende Individuum sehr bald schon zur Fortpflanzung schreitet, auch die Abspaltung der Molekülgruppen des Keimplasmas in Gestalt besonderer Zellen schon früh in der Embryogenese eintritt, während umgekehrt überall da, wo die geschlechtliche Fortpflanzung sehr spät erst, oder überhaupt gar nicht von dem aus dem Ei direkt entstandenen Individuum ausgeführt wird, vielmehr erst von einer der späteren Generationen ungeschlechtlich auseinander hervorgehender Individuen, zu erwarten steht, dass es erst in diesen späteren Generationen zur Bildung von Propagationszellen kommt, und zwar durch Vermehrung der vorher in bestimmten somatischen Zellen zerstreuten Keimplasmagruppen.

Die Annahme soleher direkt nicht nachweisbarer Molekülgruppen in bestimmten somatischen Zellen und Zellenfolgen scheint mir aber unabweisbar nach den bei den Hydromedusen vorliegenden Thatsachen, und grade deshalb vor allem scheinen mir dieselben von großem Werte. Wäre nämlich nicht schon vom Ei her durch alle Zellgenerations hindurch bis zur Medusenknospe hin Keimplasma in feinster und deshalb für uns nicht wahrnehmbarer Verteilung in gewissen somatischen Zellen enthalten, so ließe sich nicht absehen, warum die Bildung von Geschlechtszellen schließlich an ein bestimmtes Keimblatt, an eine ganz bestimmte Stelle gebunden sein sollte, und noch weniger, warum jede kleinste phyletische Verschiebung dieser Keimstätte von einem Keimblatt ins andere nur durch wirkliche Zellwanderung sich vollziehen könnte. Nur wenn bestimmte Zellfolgen allein die Träger des Keimplasmas sind, können wir verstehen, warum eine so minutiöse Verschiebung der Keimstätte, wie jene oben bezeichnete von der einen Seite der Stützlamelle auf die andere auf

keine andere Weise geschehen konnte, als durch Auswanderung der Träger des Keimplasmas. Eine lange Reihe von Zellgenerationen trennt zwei Zellen, von denen die eine auf der ektodermalen, die andere auf der entodermalen Seite der Stützlamelle dicht beisammen liegt; beide hängen nur an der Wurzel des ganzen Polypenstocks zusammen, d. h. ein Furchungsprozess des Eies, aus welchem der erste Polyp des Stocks hervorging. Wenn bisher die Ektodermzelle das Keimplasma in sich enthielt, welches sie befähigte, unter gewissen Umständen zur Keimzelle sich zu differenzieren, wie sollte es möglich werden, dass nun plötzlich die Entodermzelle diese Funktion übernehme? Sobald die Anschauung von der Kontinuität des Keimplasmas durch die Generationen hindurch richtig ist, wäre eine solche Uebertragung eine reine Unmöglichkeit, und da nun die Thatsachen zeigen, dass sie wirklich nicht vorkommt, dass auch die kleinsten Verschiebungen der Keimstätte nur durch Zellwanderung ausführbar waren, so darf jene Anschauung wohl als begründet gelten.

Sie wird danach auch auf Organismen übertragen werden dürfen, bei welchen solche Indicien nicht beizubringen sind, so vor allem auf die höhern Pflanzen. Wie diese in ihrer Zusammensetzung aus zahlreichen Individuen eine gewisse Analogie mit einem Polypenstock zeigen, so auch darin, dass bei ihnen die Differenzierung von Keimzellen erst sehr spät und sehr weit entfernt vom ersten, aus dem Samen entstandenen Individuum des Stocks erfolgt; hunderte oder gar tausende von Zellgenerationen werden hervorgebracht, ehe es in den letzten von ihnen zur Bildung von Sexualzellen kommt, und es unterliegt auch hier keinem Zweifel, dass diese Sexualzellen vorher noch nicht als besondere Zellen vorhanden waren, dass sie vielmehr Abkömmlinge somatischer Zellen sind. Wenn nun die Kontinuität des Keimplasmas bei den Tieren wirklich besteht und die Grundlage der Vererbungserscheinungen bildet, dann wird man nicht umhin können sie auch für die Pflanzen anzunehmen, und für diese Annahme kann man sich auf das Verhalten der Hydromedusen stützen. Uebrigens ist bereits eine ähnliche Theorie für die Pflanzen aufgestellt in dem kürzlich erschienenen höchst bedeutenden Buch von Nägeli¹⁾. Sein „Idioplasma“ ist allerdings nicht ganz identisch mit dem „Keimplasma“, wie ich es mir vorstelle, allein es wird doch auch als Träger der spezifischen Konstitution der Art gedacht, und verbindet in materieller Kontinuität die Keimzellen der Generationen.

Zum Schluss sei auch noch die Frage berührt, ob durch den Nachweis einer cönosarealen Entstehung der Keimzellen etwa die Auffassung der Fortpflanzung der betreffenden Hydroïden als Generationswechsel verändert wird. — Es ist dies behauptet

1) C. v. Nägeli, „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“, München u. Leipzig, 1884,

worden¹⁾), indem man sagte, die Brutsäcke seien hier gar nicht die Geschlechtspersonen, da ja die Keimzellen nicht in ihnen entstünden, sondern nur reiften. Sobald man indess die Genese der cönosarcalen Entstehung der Keimzellen kennt und weiß, dass sie nur auf einer Verschiebung der ursprünglichen Keimstätte beruht, dass diese aber im Innern der Geschlechtsperson selbst lag, so wird eine solche Auslegung bedeutungslos. Wollte man bei der cönosarealen Genese der Keimzellen nicht mehr von Generationswechsel reden, so käme man überdies in die Verlegenheit, bei manchen Arten den Männchen einen Generationswechsel zuzuschreiben, den Weibchen ihn absprechen zu müssen, denn die männlichen Keimzellen entstehen z. B. bei *Clava* im Innern des Brutsackes, die weiblichen außerhalb desselben. Vom genetischen Gesichtspunkt aus wird man einfach sagen, die phyletische Verschiebung der Keimstätte sei bei den Weibchen etwas weiter vorgeschritten als bei den Männchen, und es lässt sich sogar eine Erklärung für dieses öfters vorkommende Voranschreiten der Weibchen in der phyletischen Entwicklung geben (siehe a. a. O. S. 235).

Die Verschiebungsprozesse der Keimstätte bei den Hydroiden werfen auch neues Licht auf den kürzlich in seiner Berechtigung angezweifelten Generationswechsel der Salpen. Mit dem von Brooks²⁾ erbrachten Nachweis, dass das Ovarium der Salpen nicht in den Geschlechtspersonen selbst, sondern in jenem Stiel (Stolo prolifer) liege, von dem dieselben hervorsprossen, glaubte man sich nicht mehr berechtigt, die Geschlechtspersonen als Zwitter zu betrachten, sondern erklärte sie für Männchen, indem man das Ovarium im Stiel der geschlechtslosen Amme zurechnete, von der der Stiel hervorwächst. Nach den Erfahrungen an Hydroiden aber liegt es weit näher, auch hier eine Verschiebung der weiblichen Keimstätte nach rückwärts anzunehmen, so also, dass das Ovarium der Kettensalpen früher in ihnen selbst gelegen hätte, alnmäßig aber, behufs rascherer Erreichung der Geschlechtsreife, in den Stolo prolifer zurückgerückt wäre. Damit könnte denn auch hier noch fernerhin von Generationswechsel gesprochen werden, wenn auch von einer modifizierten Form desselben. Die Natur kümmert sich eben um unsere Schemata von Generationswechsel, von geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Individuen nicht, sie rückt die Keimstätten je nach Bedürfnis vor oder zurück, und ich glaube nicht zu irren, wenn ich voraussage, dass solche Verschiebungen der Keimstätte an vielen Stellen des Tierreichs eine erhebliche Rolle gespielt haben und noch spielen. Nicht nur Rück-

1) De Varenne, „Recherches sur les Polypes Hydriaires“. Arch. Zool. expér. et génér. Vol. X. Paris 1832.

2) „The origin of the eggs of Salpa“ Studies from the biological Laboratory. John Hopkins University, Baltimore Vol. II, 1882

wärtsverschiebung und infolge dessen frühere Anlage der Keimzellen wird vorkommen, sondern ebensowohl auch Vorwärtsbewegungen, denn unter Umständen kann zu frühe Anlage der Gonaden ein ganz unnützer Aufwand sein, und es wird ganz von den Lebensbedingungen, dem allgemeinen Wachstum und tausend andern Bedingungen abhängen, ob und in welcher Richtung eine Verschiebung der Gonadenanlage anzustreben ist.

Zum Schluss fasse ich die Hauptergebnisse in folgende kurze Sätze zusammen:

- 1) Die Keimzellen der Hydromedusen stammen von Ektodermzellen ab.
- 2) Die älteste, sicher nachweisbare Keimstätte ist das Ektoderm des Medusen-Manubriums.
- 3) In späterer Zeit ist die Keimstätte verschoben worden, und zwar teils in centrifugaler Richtung (gewisse Medusen), teils in centripetaler.
- 4) Die centripetale Verschiebung bewirkt eine Beschleunigung der Geschlechtsreife und findet sich bei allen Arten mit rückgebildeten, zu sessilen Brutsäcken umgewandelten Medusoiden.
- 5) Die Verschiebung der Keimstätte lässt mehrere Stadien unterscheiden; vom Manubrium geht sie zunächst in den Glockenkern, dann in die Seitenwand der jungen Gonophoren-Knospe, und weiter in die Wand des Polypen, der die Brutsäcke hervorbringt (Blastostyl), dann in den Seitenpolypen, der das Blastostyl hervorbringt, und bei *Eudendrium* noch weiter zurück bis in den Hauptpolypen, von dem der Seitenpolyp entspringt. Vom Glockenkern ab kann diese phyletische Verschiebung sowohl im Ektoderm, als im Entoderm stattfinden.
- 6) Die Verschiebung der Keimstätte hält im allgemeinen gleichen Schritt mit der Rückbildung der Medusen.
- 7) Sobald sie mit einer Verlagerung ins Entoderm verbunden ist, wird sie in jeder einzelnen Ontogenese durch Wanderung der Keimzellen aus dem Ektoderm ins Entoderm vermittelt.
- 8) Diese Rückwärtsverschiebung der Keimstätte ist nicht verbunden mit einer Verschiebung der Reifungsstätte, vielmehr wandern in jeder Ontogenese die Keimzellen von ihrer heutigen Keimstätte zurück nach ihrer alten Reifungsstätte, dem Ektoderm des Manubriums.
- 9) Diese Wanderungen der (männlichen und weiblichen) Keimzellen müssen auf Vererbung eines Triebes zum Wandern nach bestimmtem Ziele beruhen.
- 10) Die Art und Weise, wie die Keimstätte phyletisch verschoben wird, lässt darauf schließen, dass bestimmte somatische Zellen und Zellfolgen Träger von Molekülgruppen des Keimplasmas sind und die Kontinuität des Keimplasmas durch die Generationen hindurch vermitteln. Die Hydromedusen bilden somit einen Beweis

dieser Kontinuität auch für diejenigen Fälle, in welchen die Keimzellen sich noch nicht während der Embryonalentwicklung von den somatischen Zellen trennen.

G. Bunge, Ueber das Sauerstoffbedürfnis der Darmparasiten.

Zeitschrift für physiol. Chemie, Band VIII, 1 u. 2. Heft S. 48.

Die früher allgemein geltende Anschauung, dass die lebendige Kraft im Tierkörper allein aus der Einwirkung des eingeatmeten Sauerstoffs auf die zugeführte Nahrung resultiere, ist in den letzten Jahren durch verschiedene Beobachtungen erschüttert worden. Neuere Forschungen weisen darauf hin, dass Spaltungsprozesse der Nahrung, welche vor der Oxydation im Tierkörper eintreten, und welche bisher bei der Besprechung der Frage wenig berücksichtigt sind, als beträchtliche, wenn nicht als Hauptquellen der Muskelkraft angesehen werden müssen. Die Thatsache, dass der Muskel auch in sauerstofffreien Medien sich kontrahieren kann, um dabei ohne Aufnahme von Sauerstoff Kohlensäure abzuspalten, die Erfahrung, dass einige Kaltblüter, welche sehr viel Muskelkraft entwickeln, zehn- bis hundertmal weniger Sauerstoff verbrauchen als Warmblüter, die schon alte Beobachtung, dass kleine Tiere, welche bei relativ größerer Körperoberfläche mehr Wärme abgeben, mehr Sauerstoff nötig haben als verwandte größere Tiere — alles das scheint dafür zu sprechen, dass die Muskelkraft hauptsächlich durch die Spaltung der Nahrung, die Körperwärme vorherrschend durch die Oxydation erzeugt wird. Uebereinstimmend mit dieser Annahme müssten Tiere, welche, in warmblütigen Tieren als Parasiten lebend, keine Wärme zu entwickeln brauchen, das minimalste Sauerstoffbedürfnis haben. Die Entozoen des Darmes leben nun auch in einem fast sauerstofffreien Medium, in welchem hauptsächlich Reduktionsprozesse stattfinden, und wenn wir von dem an und für sich unwahrscheinlichen Fall absehen, dass sie, fest an die Darmwand sich ansehniegend, den aus den Geweben der Darmwand diffundierenden Sauerstoff aufnehmen, so liegt die Möglichkeit vor, dass sie mit Spuren von Sauerstoff leben oder überhaupt gar kein Sauerstoffbedürfnis haben. Um dies festzustellen hat Bunge eine Reihe interessanter Versuche mit dem im Dünndarm der Katze lebenden Spulwurm, *Ascaris mystax*, angestellt, dessen Beweglichkeit eine sehr große ist. Als geeignetste Flüssigkeit, in welcher die Ascariden ohne jegliche Nahrung am längsten leben, erwies sich eine 1,1prozentige wässrige Lösung, welche 1,0 NaCl und 0,1 Na₂CO₃ auf 100 enthielt.

Die Lösungen wurden durch Auskochen (in Reagensgläsern) von absorbiertem Sauerstoff, soweit dies möglich, befreit, die Ascariden

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1884-1885

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Weismann August

Artikel/Article: [Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. 12-31](#)