

# Ueber die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroideen.

Von

**Johannes Thallwitz,**

cand. rer. nat.

Hierzu Tafel XII—XIV.

---

Die Nachrichten, welche bis jetzt über die histologische Entwicklung der männlichen Geschlechtsprodukte bei den Hydroideen vorliegen, sind ziemlich spärlich und vielfach einander widersprechend. Selbst die Frage, in welchem der beiden Keimblätter die Geschlechtszellen der Hydromedusen ursprünglich zur Differenzierung gelangten, ob sie von Ektoderm- oder Entodermelementen herzuleiten seien, war bis in die neueste Zeit noch unentschieden. WEISMANN'S umfassende Untersuchungen<sup>1)</sup> haben inzwischen Licht hierüber verbreitet. Es gelang diesem Forscher, die Abstammung der Sexualzellen beider Geschlechter vom Ektoderm her endgiltig nachzuweisen, und zwar auch für jene Fälle, in denen dieselben in Entoderm zur Differenzierung gelangen und zahlreichen früheren Beobachtern eine entodermale Herkunft vorgtäuscht hatten. Die Histogenese der männlichen Keimzellen in ihren einzelnen Phasen zu verfolgen, befand sich indessen ausserhalb der Gesichtspunkte, von welchen die in WEISMANN'S Werke niedergelegten Arbeiten ausgingen und konnte in demselben nur geringe Berücksichtigung finden.

Die ältesten Angaben über Spermaentwicklung bei Hydroideen haben wir von KLEINENBERG,<sup>2)</sup> KOROTNEFF<sup>3)</sup> und BERGH<sup>4)</sup> mit

---

<sup>1)</sup> WEISMANN: Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen etc., Jena 1883.

<sup>2)</sup> KLEINENBERG: Hydra.

<sup>3)</sup> KOROTNEFF: Versuch einer vergleich. Anatomie der Cölenteraten. Moskau 1880. S. 46. (russ.).

<sup>4)</sup> BERGH: Nogle Bidrag til de athecate Hydroiders Histologie etc. Kjöbenhavn 1877—78 citirt bei KOROTNEFF.

Bezug auf die Gattung Hydra erhalten. Nach KLEINENBERG gehen die Kerne der Hodenzellen zu Grunde, und an Stelle derselben treten einige stark lichtbrechende, kugelige oder ovale Körperchen auf. Ob diese durch Umwandlung aus den Kernen hervorgehen, oder Neubildungen sind, lässt er unentschieden. Die Zelle verwandelt sich hierauf in eine zarte, wasserhelle Kugel, aus welcher sich direct das Spermatozoid bildet.

Nach den beiden anderen Autoren aber soll bei der Samenbildung der Kern der Spermamutterzelle erhalten bleiben, die Spermatozoenkopfen sollen sich ganz unabhängig von den Spermatoblastkernen entwickeln. KOROTNEFF berichtet, dass bei der starken Vermehrung der interstitiellen Zellen an der Stelle, wo das samenbildende Organ entstehen soll, die diesen Zellen zugehörigen Kerne sich aus hellen Bläschen in compacte Körper von grobkörniger Consistenz verwandeln. Nucleoli sind in letzterem Falle schon nicht mehr zu unterscheiden. Weiter beginnen im Zellkern die Anzeichen einer gleichzeitigen Theilung in mehrere (3—4) Theile. Hierauf erscheint in jeder der kleineren Zellen ein Spermatozoid, was dadurch kenntlich wird, dass in der Zelle, in der Nähe des Kerns (im Gegensatz zu der Beschreibung KLEINENBERG'S), ein helleuchtender Punkt auftritt, aus welchem ziemlich rasch ein länglicher Körper wird. Solcher Körper können in einer Zelle zu gleicher Zeit 2 auftreten. Weiter bildet die Zelle einen Plasmaauswuchs, welcher zum Schwanz des sich entwickelnden Spermatozoids wird. Aehnlich sollen die Schilderungen BERGH'S lauten.

Es ist zu bemerken, dass diese Angaben aus einer Zeit datiren, zu der die Meinung einer freien Köpfchenbildung im Plasma der Mutterzelle sich noch einer allgemeineren Verbreitung erfreute.<sup>1)</sup> Soviel ich ferner aus den Schilderungen ersehe, wurden die betreffenden Beobachtungen am frischen Gewebe angestellt, welches allein einen tiefern Einblick in die Entwicklungsverhältnisse der Keimzellen nicht gestattet.

---

<sup>1)</sup> Uebrigens scheint BERGH später an seiner diesbezüglichen Beobachtung selbst wieder unsicher geworden zu sein. Ich schliesse dies aus einer Anmerkung, die ich in einer spätern Arbeit dieses Forschers: „Studien über die erste Entwicklung des Eies von *Gonothyrea Lovéni*“, Morpholog. Jahrbuch, Bd. V. S. 43, finde. Es heisst dort: „Aber wissen wir wirklich dieses mit Sicherheit, dass die Substanz des Spermakerns vom Protoplasma geliefert wird? Keineswegs!“

Zu anderer Auffassung ist FRAIPONT<sup>1)</sup> bei der Untersuchung von *Campanularia angulata* gelangt. Seine Ausführungen stützen sich gleichfalls auf Beobachtungen am lebenden Thier. Er lässt den Inhalt des Hodengewebes durch rapide Vermehrung der Spermamutterzellen, deren Zahl anfangs eine geringe ist, und die in den jüngeren Gonophoren rundliche, deutliche Kerne mit constanten Kernkörperchen besitzen, allmählig in eine grosse Anzahl kleiner, kuglicher Körperchen übergehen, bis sich endlich in den älteren Hoden das Hodengewebe in eine kolossale Zahl kleiner, sehr lichtbrechender Körperchen umgebildet hat. In dieser Zeit werden die Spermatozoen gebildet. Von letzteren sagt er: L'interprétation que nous croyons devoir donner à nos observations est celle-ci: chaque corps de spermatozoïde est constitué par un petit noyau ou fragment de noyau entouré d'un peu de protoplasme. Le reste du protoplasme de l'ancienne cellule spermatique constitue la queue.“

Neuerdings bemühte sich DE VARENNE<sup>2)</sup> die Spermatogenese der Hydroideen bei den Arten *Campanularia flexuosa*, *Campanularia angulata*, *Antennularia antennina* und *Podocoryne carnea* näher zu verfolgen. Von dem durch WEISMANN bereits widerlegten Irrthum DE VARENNE'S, die Keimzellen für alle die genannten Arten aus Entodermzellen des Cönosarcs hervorgehen zu lassen, kann ich hier absehen und will an dieser Stelle nur seine Nachrichten über die Entwicklung der Spermatoblasten und die Bildung der Spermatozoen berücksichtigen. Im Uebrigen werde ich auf die Arbeit DE VARENNE'S öfter zurückkommen müssen, da sie sich zum Theil auf Arten erstreckt, welche auch mir als Untersuchungsobjecte dienten. — Seine cellules mères primaires begrenzen ursprünglich einerseits die Leibeshöhle<sup>3)</sup> und sind auf der andern Seite in Contact mit der Stützlamelle<sup>4)</sup>. Sie ähneln

1) Recherches sur l'organisation histologique et le développement de la *Campanularia angulata*. Archives de Zoologie expérimentale et générale de Henri de Lacaze-Duthiers. Tome huitième. 1879 et 1880.

2) Recherches sur les polypes hydriques par André de Varenne. Paris. 1882. p. 67 § 4. Développement des spermatozoïdes.

3) Bereits WEISMANN zeigte, dass dies in Wahrheit niemals der Fall ist.

4) op. cit. p. 57 § 1. Origine des spermatozoïdes de la *Campanularia flexuosa*. § 2. p. 62. *Gonothyraca Lovéni*, Origine des spermatozoïdes. § 3 p. 64. *Podocoryne carnea*. Origine des spermatozoïdes.

anfangs durchaus jungen Eiern, nur dass sie von solchen an Grösse etwas übertroffen werden. Dieselben Zellen findet er auch im Entoderm der jungen Gonophoren, doch soll sich später die untere Lage der gewöhnlichen Entodermzellen durch Bildung einer neuen stützlamellenartigen Membran von der Hodenmasse abgrenzen, sodass letztere scheinbar in's Ektoderm zu liegen kommt. Seine weitere Darstellung leidet an einigen Widersprüchen. Wenige Seiten später (p. 67, § 4) sagt er: „nous savons encore que ces cellules mères primaires renferment plusieurs noyaux“, was allerdings bei der grossen Aehnlichkeit mit jungen Eiern nicht wohl der Fall sein könnte. Diese „plusieurs noyaux“ scheinen ihm den Anlass zur Bildung eben so vieler Tochtterspermatoblasten (cellules mères secondaires) zu geben, die sich ihrerseits gleicherweise mehrfach theilen, um schliesslich eine Hodenmasse von beträchtlichem Volumen zu bilden. Zu gewisser Zeit besteht diese Hodenmasse aus einer enormen Zahl von Spermatoblasten (cellules mères), welche mehrere Kerne besitzen. Er beschreibt deutliche amöboide Bewegungen und ausserdem eine eigenthümliche oscillatorische Bewegung dieser Spermatoblasten. Als Quelle derselben beobachtete er einen oder mehrere kurze und sehr feine Fäden, welche Undulationsbewegungen ausführten und zwar viel langsamer als die Bewegungen des Fadens reifer Spermatozoen. Bei sehr jungen Spermatoblasten konnte er diese Fäden noch nicht bemerken, dagegen traf er amöboide Bewegung auf fast allen Stadien. Die Kerne der Spermatoblasten sollen in der Folge ihr Volumen nicht verändern und scheinen ihm in directem Zusammenhange mit den Fäden der Spermamutterzelle zu stehen. Er glaubt, dass sie den Kopf des Spermatozoons bilden werden, und dass sich der Schwanz desselben auf Kosten des Protoplasma's entwickelt, welches diesen Kern umgiebt. Auf jene Unveränderlichkeit der Spermatoblastkerne legt er besondern Nachdruck: „Le fait qui me paraît intéressant et sur lequel j'insiste est que, dans toute la durée du développement des spermatozoïdes, en prenant la cellule mère dès son début, le noyau n'a pas changé; le protoplasma qui l'entourait a, au contraire, continuellement diminué à mesure que la queue du spermatozoïde s'allongeait, et dans le spermatozoïde bien mûr il ne reste plus que le noyau qui forme la tête et le filament caudal, qui provient du protoplasma qui entourait ce noyau dans la cellule mère“. Den Besitz mehrerer Kerne betont er für die Spermatoblasten gleichfalls und lässt aus diesen mehrkernigen Zellen mehrere Spermatozoen her-

vorgehen: „La cellule mère renferme cependant plusieurs noyaux et chaque filament aboutit à un de ces noyaux: chaque cellule mère secondaire forme donc plusieurs spermatozoides“. Seltsamerweise hat er in seinen Figuren<sup>1)</sup> den Spermatoblasten nur einen Faden und einen Kern beigegeben, ja er bemerkt dazu, dass es in der That schwierig sei, deren mehrere zu beobachten. Von Widersprüchen sind seine Angaben, wie gesagt, nicht ganz frei.

WEISMANN,<sup>2)</sup> obwohl derselbe sein Augenmerk fast ausschliesslich auf den Ursprung der Geschlechtsproducte, nicht aber auf ihre histologische Entwicklung gerichtet hatte, war doch im Stande, auch einiges über die letztere zu berichten. Er giebt im Wesentlichen an, dass es sich bei der Samenbildung der Hydroideen um Theilungs- und Veränderungsvorgänge der Spermatoblasten handelt. Die Einzelheiten der Samenbildung wurden indessen nicht genauer verfolgt, er schildert nur kurz, dass die Samenbildner bei ihrer Vermehrung kleiner und kleiner werden, und dass die kleinsten derselben sich schliesslich zu den Samenfäden umbilden.

Meine eigenen Untersuchungen, welche den Zweck hatten, die Einzelheiten der Spermatogenese bei dieser Gruppe im Genaueren kennen zu lernen, erstrecken sich auf die Arten: *Campanularia flexuosa*, *Opercularella lacerata*, *Pennaria Cavolinii*, *Clava squamata*, *Tubularia mesembryanthemum* und *Podocoryne carnea*. Das Material, welches mir zur Verfügung stand, war meist in Alkohol, zum Theil auch in Chromsäure und chromsauer Salzen conservirt. Als Methoden der Untersuchung dienten einerseits die Schnittmethode, andererseits wurde der Hodeninhalte der Gonophoren verschiedenen Alters isolirt und fein zerzupft, um die Beschaffenheit einzelner isolirter Keimzellen und ihrer Kerne zu studiren. Auch mit Zertrümmerung und Zerzupfung von Schnitten half ich mir, wenn es galt, Zellen zu isoliren. Von Färbungsmitteln wurden angewendet: Boraxkarmin, Pikrokarmin, Methylgrün, Hämatoxilin und Safranin, letztere beiden erhielten den Vorzug. Was die Beobachtung anbelangt, so wurde dieselbe, wenn es galt, feinere Verhältnisse zu studiren, bei bestem Licht im Dunkelkasten ausgeführt. Ausser den oben genannten Arten, welche ich einer ganz speciellen, möglichst auf alle Einzelheiten gerichteten Untersuchung unterwarf, prüfte ich noch eine andere Anzahl von Formen nach Präparaten, welche mir von Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr.

1) Pl. XXX.

2) op. cit.

Weismann gütigst zur Verfügung gestellt wurden. Die Prüfung dieser Formen geschah hauptsächlich nur mit Rücksicht auf die Frage, ob ich berechtigt sei, einen der Hauptsache nach einheitlichen Verlauf der Spermatogenese für alle Hydroideen anzunehmen, oder ob sich etwa innerhalb dieser Gruppe wesentliche Verschiedenheiten nachweisen liessen. Hier sind zu nennen: Sertularella polyzonias, Plumularia echinulata, Plumularia halecioides, Gonothyraea Loveni, Cladocoryne floccosa, Eudendrium capillare und Hydractinia echinata. Bei einzelnen dieser Formen ergab sich von selbst noch die Nothwendigkeit einer etwas eingehenderen Betrachtung. Ich beginne mit:

### Campanularia flexuosa.

Um zunächst die Frage nach der Herkunft der männlichen Geschlechtszellen zu berühren, welche nicht in den Gonophoren selbst ihren Ursprung nehmen, so stehen sich die Angaben von DE VARENNE und WEISMANN schroff gegenüber. Nach ersterem<sup>1)</sup> entstehen dieselben im Entoderm des Stammes, bevor noch Gonophoren auftreten, nach letzterem<sup>2)</sup> hingegen entstehen sie im Ektoderm des Blastostyls und der letzten Zweige, von welchen die Gonangien entspringen. Dort differenzieren sie sich aus jungen Ektodermzellen.

Meine Befunde lassen mich die Ausführungen WEISMANN'S durchaus bestätigen. Auch ich fand die primären Spermatoblasten im Ektoderm der letzten, gonangientragenden Zweige, sowie im Ektoderm des Blastostyls, niemals aber konnte ich ähnliche Zellen im Entoderm bemerken, das letztere war vielmehr überall einschichtig. Tafel XII Fig. 1 zeigt einen solchen Zweig, Fig. 2 das ein wenig weiter oben an ihm entspringende Gonangium in seinem untern Theile dargestellt. Man sieht auf beiden Figuren die primären Spermatoblasten (*kz*) im Ektoderm liegen, scharf durch die Stützlamelle vom Entoderm geschieden. Sie zeichnen sich durch ihre bedeutendere Grösse und die Grösse ihrer Kerne vor den übrigen Ektodermzellen aus. Ihr Zellkörper ist sehr protoplasmareich und stark tingirbar, ihre Form verräth theilweise schon, dass sie sich in amöboider Bewegung befinden (besonders in Fig. 2), und zwar scheinen sie nicht nur auf der Stützlamelle, sondern selbst zwischen und mitten durch die andern Zellen des

<sup>1)</sup> Polypes hydriques, p. 57 § 1.

<sup>2)</sup> op. cit. p. 147.

Ektoderms hinzukriechen, wie dies auch von WEISMANN geschildert wurde. Die Kerne sind rundlich oder mehr oder minder oval und enthalten ein ziemlich grosses, wohlgefärbtes Kernkörperchen. Gemessen wurde die auf Fig. 1 zu oberst dargestellte Keimzelle: der Längsdurchmesser der Zelle beträgt 0,0152, ihr Querdurchmesser 0,0076 mm., der Durchmesser des Kernes beträgt etwa 0,0060, der des Kernkörperchens 0,0030 mm., die übrigen sind zum Theil etwas kleiner, zum Theil aber auch grösser<sup>1)</sup>. Der auffallende Protoplasmareichthum, welchen die Keimzellen zeigen, so lange sie noch nicht in die Gonophoren eingewandert sind, dürfte ihnen jedenfalls bei der raschen Folge der Vermehrung zu Statten kommen, der sie nach jener Einwanderung in den Gonophoren unterworfen sind, um zur Bildung der Hodenmasse Anlass zu geben. In der That nimmt in den jüngsten Gonophoren die Menge der Keimzellen sehr bald erheblich zu, während dort die Zellen im Verhältniss zur Grösse des Kerns einen weniger umfangreichen protoplasmatischen Zellkörper besitzen. Ueberhaupt büsst das Protoplasma der Keimzellen immer mehr an Volumen ein, je weiter die Vermehrung derselben vorwärts schreitet, so dass man auf den spätern Entwicklungsstadien nur noch einen spärlichen Protoplasmaleib zu erkennen vermag. Auf Fig. 2 ist oben ein junges Gonophor mit bereits ziemlich beträchtlicher Hodenmasse sichtbar (*G*). Die Bildung der jungen Gonophoren wurde schon von WEISMANN näher beschrieben. In seltenen Fällen bemerkte derselbe an der Spitze der jungen Knospe eine glockenkernartige Anhäufung von Ektodermzellen, die jedoch für die weitere Bildung ganz bedeutungslos erscheint. Ein wirklicher Glockenkern im Sinne junger medusoider Knospen ist nicht vorhanden, ebensowenig kommt es zur Anlage einer Entodermlamelle. Die Gonophoren stellen hier also einfache, aus Ektoderm und Entoderm bestehende Sporophoren vor, deren Bildung auf eine Ausstülpung der Wand des Blastostyls zurückzuführen ist.<sup>2)</sup>

Bereits frühzeitig lagern sich in das Ektoderm der sich emporstülpenden Knospe die jungen Spermatoblasten, welche bestimmt

1) Bei allen folgenden Massangaben werde ich bestrebt sein, mittlere Grössenmasse anzugeben. Absolute Masse lassen sich nicht anführen, doch gelten die genannten Masse fast immer für die bei weitem grössere Mehrzahl der Zellen resp. Kerne des gemessenen Stadiums.

2) Bei weiblichen Gonophoren kommt es dagegen zur Bildung einer Entodermlamelle. Siehe WEISMANN: op. cit.

sind, die Hodenanlage zu bilden (Taf. XII Fig. 3 j G). Bei dem weiteren Wachsthum des Gonophors vermehren sich die Spermatoblasten bedeutend und stellen bald ein Spermarium dar, welches auf dem Längsschnitt von hufeisenförmiger Gestalt erscheint (Taf. XII, Fig. 3 G 1 r u. G 2 l). Die ursprünglichen Ektodermzellen der früheren Knospe ordnen sich später in zwei Lagen, deren eine die Hülle des Gonophors und damit zugleich den Epithelüberzug des Hodens bildet (*ect'*), während die andere sich über sämtliche Gonophoren des Gonangiums als gemeinschaftliche Gonophorenhülle (*ect''*) hinzieht.

DE VARENNE lässt die von ihm beschriebenen entodermalen Keimzellen auch in das Entoderm des jungen Gonophors einrücken<sup>1)</sup> wo sich erst später die Hodenmasse gegen eine unterliegende, zum Theil neugebildete Lage entodermaler Geisselzellen abgrenzen soll. Ich kann nur sagen, dass ich weder im Entoderm des Blastostyls noch im Entoderm von Gonophorenknospen jemals Gebilde gesehen habe, die man für Keimzellen halten könnte, letztere liegen vielmehr von vornherein im Ektoderm und bleiben daselbst, wie dies von WEISMANN vollkommen richtig dargestellt wurde.

In Gonangien, welche bereits reifere Spermarien enthalten, sind die Gonophoren dem Alter nach derart angeordnet, dass die jüngsten an der Basis, die ältesten an der Spitze des Gonangiums dem Blastostyle aufsitzen (Taf. XII Fig. 3), allerdings befinden sich hierbei immer mehrere nahe bei einander stehende Gonophoren in nahezu gleichen Entwicklungszuständen. Im Vergleiche der Aufeinanderfolge der einzelnen Phasen bei der Entwicklung der Keimzellen ist hier jener Anordnung halber ein Irrthum unmöglich, ich habe deshalb auch aus praktischen Gründen *Campanularia* an die Spitze meiner Betrachtungen gestellt, obwohl ich die Untersuchungen selbst bei tubulariden Formen zuerst aufgenommen hatte.

Wie schon erwähnt, nimmt bei der Bildung der Gonophoren die ursprüngliche Grösse der Keimzellen infolge ihrer starken Ver-

---

<sup>1)</sup> op. cit. p. 59. „Un peu plus haut, à la base du Gonangium, on voit un diverticulum formé par l'endoderme, l'ectoderme et, entre les deux, la lamelle intermédiaire; l'endoderme du diverticulum est occupé par les cellules différenciées et la lamelle intermédiaire passe pardessus et les sépare nettement de l'ectoderme. Ces cellules mères des spermatozoïdes sont encore en contact immédiat avec la cavité gastro-vasculaire du diverticulum, qu'elles contribuent à délimiter“. In der That bildet er sie auch dort ab.

mehrung etwas ab, und zwar ist es zuerst der Zellkörper, welcher an Protoplasmareichthum einbüsst, allmählig jedoch, je mächtiger sich die Masse des Hodens mit dem Wachsthum der Gonophoren entwickelt, erscheinen auch die Kerne der Spermatoblasten kleiner, ohne aber zunächst das Aussehen zu verlieren, das sie bisher characterisirte. Der Kern selbst ist hell und nimmt wenig oder gar keinen Farbstoff an, während er ein grosses und stark tingirbares Kernkörperchen besitzt, ein Kerngerüst ist selten schwach, meist gar nicht wahrnehmbar. Solche Keimzellen, dem Inhalt der Gonophoren *G 21* u. *G 1r* der Figur 3 entsprechend, sind auf Fig. 4 *a* u. *b* abgebildet. Ihrer Form nach zu schliessen, sind sie auf diesen Stadien lebhaft amöboid, sie strecken oft einen oder mehrere längere Fortsätze aus. Das Protoplasma derselben ist wie das der jüngsten Spermatoblasten noch recht wohl färbbar. Die Kerne der kleinern (*b*) messen ca. 0,0038 mm. Bald aber, nachdem die Keimzellen durch ihre rapide Vermehrung das voluminöse Hodengewebe gebildet und dabei allmählig an Grösse abgenommen haben, tritt mit ihrer weitem Entwicklung eine chemische Veränderung in der Substanz der Kerne ein. Dieselbe langt darin zur Anschauung, dass der Kern weit grössere Anziehung auf Farbstoffe auszuüben beginnt als bisher. Während vorher das dunkel gefärbte Kernkörperchen sich gegen die übrige, hellere Substanz des Kerns scharf absetzte, übt jetzt der ganze Kern eine starke und ziemlich gleichmässige Anziehung auf die Farbstofflösung aus, sodass besonders bei Hämatoxilin-färbung der Kern in diesem Zustand meist intensiv dunkel gefärbt erscheint. Dass es sich dabei nicht um zufällige Färbungsunterschiede handelt, hat schon WEISMANN für die Gatt. *Corydendrium* hervorgehoben. Auf dem Schnitt durch ein Gonangium von *Campanularia*, welches diese verschiedenen Entwicklungsphasen der Spermatoblasten in seinen aufeinanderfolgenden Gonophoren enthält, fallen die Unterschiede in der Kernfärbung sofort auf (vergl. Fig. 3 *G 1r* u. *G 2r*) und treten besonders bei Anwendung von Hämatoxilin- oder Safraninfärbung schön hervor. Andererseits kann man auch beiderlei Kernzustände in einem einzigen Hoden bei einander finden (Fig. 3 *G 3l* u. Fig. 4 *c*). Man sieht anfangs im Kern, namentlich an der Membran, Farbstoffklümpchen auftreten, die an Zahl und Ausdehnung gewinnen, bis der ganze Kern ziemlich gleichmässig den Farbstoff aufnimmt und ein homogenes Aussehen erhält. Genauer beobachtet wurden die Einzelheiten dieser Umbildung bei *Tubularia*, deren Kerne sich hierfür günstiger zeigten;

sie werden dort eingehender geschildert werden. Höchst wahrscheinlich tritt mit der chemischen Umwandlung eine geringe Verdichtung der Kernsubstanz ein; die Masse dieser Kerne schwanken ungefähr zwischen 0,0038 u. 0,0030 Mm., und zwar sind es gewöhnlich die kleinern, welche am intensivsten gefärbt erscheinen. Selbst bei starken Vergrößerungen zeigt sich der Kern in diesem Zustande völlig homogen und lässt keinerlei Struktur mehr erkennen. Das Protoplasma der Spermatoblasten, welches im Verlaufe der Vermehrung derselben mehr und mehr an Volumen abgenommen hat und jetzt nur noch als spärlicher Saum oder Anhang zu erkennen ist, verliert nunmehr im Gegensatz zum Kern seine bisherige Tinktionsfähigkeit (Fig. 4d) und färbt sich schwach, später gar nicht mehr. Es tritt also auch hier eine Umwandlung ein, vielleicht steht dieselbe mit der Veränderung der Kernsubstanz in engerem Zusammenhang. Die Gonophoren *G 2r* u. *G 4l* auf Fig. 3 enthalten Spermatoblasten, deren Kerne bereits sämmtlich in jenes Stadium hochgradiger Tinktionsfähigkeit eingetreten sind. Nur die Keimzellen sind es, welche diese Umwandlungen erleiden, die Zellen des Entoderms und der übrigen Gewebe werden nicht davon berührt.

Sobald die Spermatoblasten in das letzterwähnte Entwicklungsstadium eingetreten sind, findet keine Vermehrung der Keimzellen mehr statt zu Gunsten der weitem Volumenzunahme der Hodenmasse, wie dies im Wesentlichen bisher der Fall war, vielmehr ist die weitere Vermehrung sofort mit einem bedeutenderen Grössenverlust der Spermatoblasten verknüpft und leitet die Spermabildung ein.

Hie und da trifft man unter den dunkeln Spermatoblastkernen einige, welche sonderbare Bilder zeigen (Taf. XII Fig. 5b), Bilder, die wohl auf Reagentienwirkung und dadurch verursachte Zusammenballung der färbbaren Substanz zurückzuführen sein dürften. Ich erwähne sie hier nur, weil es ähnliche Verhältnisse vielleicht gewesen sind, welche ältere Autoren der Spermatogenese zur Annahme einer intranucleären Entstehung der Spermatozoen führten. In der That zeigen die oft eigenthümlich der Kernmembran anliegenden Ballen zuweilen eine gewisse Aehnlichkeit mit jugendlichen Köpfchen der Spermatozoen. Man kann indessen alle möglichen Uebergänge zu den gleichmässig dunkeln Kernen finden. Eine hellere Partie, die manchmal im Innern des dunkel gefärbten Kerns sichtbar ist (Fig. 5a), ist wohl gleichfalls auf Reagentien-

wirkung<sup>1)</sup> zurückzuführen. Auch erscheinen auf manchen, gewöhnlich älteren Hoden die Spermatoblastkerne zuweilen eigenthümlich einseitig gefärbt dadurch, dass sich die färbbare Substanz des Kerns ein wenig von der Kernmembran zurückgezogen hat (Fig. 5 b).

Die fernere Vermehrung der Keimzellen führt, wie schon erwähnt, zur Bildung der Spermatozoen und ist mit einer erheblichen Grössenabnahme verbunden. Die aus dieser Vermehrung resultirenden kleineren Spermatoblasten sind in den Gonophoren *G 3r* und *G 5l* Taf. XII Fig. 3 dargestellt, desgleichen bei stärkerer Vergrösserung auf Fig. 4 e derselben Tafel. Die Kerne derselben messen nur noch etwa 0,0015 Mm., die Gestalt des Kernes ist vorerst noch vollkommen rund, und das Protoplasma umgiebt ihn als zarter, ungefärbter, fast wasserklarer Saum. Auch hier übt der Kern eine starke und gleichmässige Anziehung auf die Farbstofflösungen aus. Die grösseren Spermatoblasten und ihre kleineren Abkömmlinge kann man zuweilen in einem Hoden bei einander finden (Fig. 5 a), sofern man denselben auf einem Stadium antrifft, in welchem der Uebergang der Keimzellen von einer Entwicklungsphase in die andere noch nicht beendet ist. Es kommt vor, dass der Hoden am Rande weiter in der Entwicklung fortgeschritten ist als in der Tiefe. Auf solchen Gonophoren, deren Spermarium zugleich verschiedene Entwicklungsphasen der Keimzellen in sich birgt, lassen sich häufig Bilder constatiren, welche auf Zelltheilungs- und Kerntheilungsvorgänge der Spermatoblasten hinweisen.

Im grossen Ganzen scheint bei *Campanularia*, wie ich gesehen habe und wie ein Blick auf das Gonangium Taf. XII Fig. 3 lehrt, die Entwicklung des Hodeninhaltes eines Gonophors ziemlich gleichmässig vorwärts zu schreiten, sodass wir in einem Spermarium die Spermatoblasten meist alle auf ein und derselben Entwicklungsphase antreffen. Allerdings sind auch Uebergangsstadien aufzufinden.

Die reifen Spermatozoen treffen wir in den obersten Gonophoren des ausgebildeten Gonangiums (Fig. 3 *G 4r* und *G 6l*). Die Kerne der kleinen Spermatoblasten verlieren ihre rundliche Gestalt und strecken sich in die Länge, um die schlanken Spermatozoenköpfchen zu bilden. Letztere sind von geringer Grösse und erscheinen stabförmig oder besser biskuitförmig mit leichter, aber

<sup>1)</sup> Behandlung mit verdünnter Salzsäure nach Hämatoxilin-färbung.

wohl bemerkbarer Einschnürung in der Mitte (Taf. XII Fig. 4f). Sie färben sich sehr intensiv und sind stark lichtbrechend. Die Länge der Köpfchen beträgt ca. 0,0030 Mm., während ihre Breite eine ganz geringe ist. Auf Schnitten durch reife Spermarien sieht man neben den gestreckten, biskuitförmigen Köpfchen auch Gruppen kleiner, rundlicher Kerne von sehr geringem Durchmesser (Fig. 4f), die ich für die Querschnitte (seien es optische, seien es wirkliche) von senkrecht zur Schnittfläche angeordneten Köpfchen ansprechen muss. Andererseits erscheinen auch manche Köpfchen von birnförmiger oder zapfenförmiger Gestalt, doch wird diese Täuschung durch den Blick auf die Schräglage des Köpfchens bewirkt. Dass die Köpfchen der reifen Hoden alle die oben angegebene Form besitzen, kann man am Besten an Präparaten sehen, die man in Nelkenöl macerirt, fein zerzupft und isolirt hat. Verursacht man durch leisen Druck auf das Deckgläschen eine Lagenveränderung der isolirten Köpfchen, so bemerkt man immer ihre charakteristische Gestalt, sobald sie sich dem Auge in der Horizontallage präsentiren, während man sie bei weiterer Wendung in scheinbar zapfenförmige und rundliche Formen übergehen sieht. Diese Verhältnisse zu kennen ist nöthig, um vor Täuschungen in Bezug auf das Urtheil über die Umbildung der letzten Spermatoblasten zu den Köpfchen bewahrt zu bleiben. Wenn man zwei Spermarien, deren Inhalt den Stadien *e* und *f* der Fig. 4 Taf. XII entspricht, mit einander vergleicht, so könnte man meinen, dass die oben erwähnten, sehr kleinen, scheinbar runden Kerne, welche oft gruppenweise auf Stadium *f* angetroffen werden, als Theilungsproducte aus den Kernen und Spermatoblasten des vorhergehenden Stadiums (*e*) hervorgegangen seien, und dass sie erst die Köpfchen zu bilden hätten. Erhöht wird diese Täuschung noch dadurch, dass die Köpfchen, namentlich bei schwächerer Vergrößerung, durch ihre gracile Form einen viel zierlicheren Anblick gewähren, als die rundlichen compacteren Kerne der letzten Spermatoblasten (*e* und *f*). Ich glaube indessen mit Sicherheit eine abermalige Theilung der Spermatoblasten, wie sie die Gonophoren *G5l* und *G3r* der Figur 3 enthalten und wie sie grösser auf Fig. 4 *e* abgebildet sind, ausschliessen zu können und bin vielmehr zu der Ueberzeugung gekommen, dass sie es sind, deren Kerne durch Veränderung ihrer Form die Köpfchen der Spermatozoen zu liefern haben, während das Protoplasma des kleinen Zellchens sich in den Schwanzfaden des Spermatozoons auszieht. Auf 6 nebeneinanderliegenden reifenden Gonophoren ein und desselben

Präparates lassen sich alle Uebergänge von der runden Kernform der kleinen Spermatoblasten bis zur vollkommen ausgebildeten schlanken Biskuitform des Köpfchens recht wohl verfolgen. In dem Spermarium des unteren Gonophors dieses Präparates bemerkt man nur Kerne, wie sie Fig. 4*e* zeigt, der folgende Hoden enthält gleichfalls zum bei weitem grössten Theile solche Kerne, dabei aber auch andere, die sich bereits etwas in die Länge gestreckt haben. Je mehr sich die Kerne strecken, desto graciler erscheinen sie. In den Spermarien der nächsten Gonophoren werden die gestreckten Kerne zahlreicher und erscheinen vorherrschend schlanker, bis endlich der Hoden der letzten, der Deckenplatte des Gonangiums zunächststehenden Gonophoren, fast nur gestreckte und biskuitförmig geschnürte Kerne — die nunmehrigen Köpfchen — zeigt. Nur eine geringe Anzahl zapfenförmiger bis rundlicher und dann sehr kleiner Kerne ist hier noch zu sehen, Formen, die jedoch, wie erwähnt, mit anderer Lagerungsweise der gestreckten Köpfchen in Verbindung zu bringen sind. Die Bilder *g* und *h* der Fig. 4, welche Hoden dieses Präparates entnommen sind, werden diese Uebergänge anschaulich machen. Keine einzige Erscheinung aber konnte ich auffinden, welche für eine erneute Theilung der kleinen Spermatoblasten (Fig. 3 *G5l* u. *G3r* und Fig. 4*e*) spräche, und wenn bei schwächerer Vergrösserung die Hoden der letzten Stadien scheinbar mit kleineren Kernen erfüllt sind (wie ich dies auf Fig. 3 darstellen musste), so beruht diese Täuschung eben auf der gracilen Form der Spermatozöenköpfchen. Dass vielleicht bei der Streckung noch eine geringe Verdichtung des Kerns mit im Spiele ist, mag durchaus nicht ausgeschlossen sein, die sehr intensive Färbung der Köpfchen würde eher dafür sprechen, eine abermalige Theilung jedoch muss ich nach dem Gesagten ausschliessen.

Das Protoplasma ist auf den letzten Entwicklungsstadien der Keimzellen fast wasserklar und nicht mehr färbbar. Der zarte Protoplasmasaum, welcher die Kerne der kleinen Spermatoblasten anfangs noch allseitig umgiebt, bevor sie sich in die Länge ausdehnen (Fig. 4*e*), verschmälert sich bei der Streckung des Kerns um denselben und erscheint mehr und mehr als einseitiger Anhang, der sich später im Laufe der weitem Streckung jedenfalls zum Schwanzfaden auszieht. Diese Meinung stützt sich auf Bilder, wie ich sie auf Taf. XII Fig. 8*b* wiedergegeben habe. Runde, sowie etwas gestreckte Kerne mit einseitigem Protoplasmaanhang trifft man häufig auf Schnitten oder noch besser auf Zupfpräparaten

reifender Hoden. Weniger schwierig erkennbar sind solche Formen, wenn das Protoplasma, wie dies ausnahmsweise vorkommt, noch etwas Farbstoff angenommen hat. Solche ausnahmsweise, wenn auch schwache Färbung des Protoplasma's unterstützt auch die Erkennung der Schwanzfäden, welche von den vollendeten Köpfchen ausgehen. Andernfalls muss das charakteristische, allerdings schwache Lichtbrechungsvermögen des Protoplasmas auf diesen Stadien als Führer dienen. Die Schwänze der reifen Spermatozoen sind nicht gerade leicht und nur mit stärkeren Systemen wahrzunehmen. Die Bewegung des Schwanzes, welche seine Erkennung beim lebenden Sperma so wesentlich unterstützt, kommt ja leider bei conservirten Thieren in Wegfall. Durch die verschiedenen Manipulationen, welche bis zur Isolirung der kleinen Spermatozoen vorgenommen werden müssen, nehmen die zarten Schwanzanhänge natürlich ausserordentlich leicht Schaden; so kommt es, dass die meisten Köpfchen auf den Präparaten der Schwänze beraubt erscheinen oder doch nur kurze Schwanzstümme zeigen, und dass es nur selten gelingt, die Schwänze eine grössere Strecke weit zu verfolgen. In günstigen Fällen indessen ist der Schwanz doch noch recht wohl eine längere Strecke weit nachzuweisen, und wenn man ihn einmal erkannt hat, verliert man ihn nicht so leicht wieder aus dem Auge. Da, wo er sich an das Köpfchen ansetzt, erscheint der Schwanz am stärksten, obwohl von einem eigentlichen Halstheil keine Rede sein kann (Fig. 8a). Seine Länge übertrifft die des Köpfchens jedenfalls um ein Mehrfaches, allerdings blieb mir der Faden wohl nirgends in seiner ganzen Länge erhalten.

Was die Vermehrung der Spermatoblasten anbelangt, so geschieht dieselbe auf allen Stadien, auf denen überhaupt eine solche stattfindet, auf dem Wege der Zelltheilung verbunden mit indirecter Kerntheilung. Mehrkernige Spermatoblasten werden in der Regel nicht gebildet, doch trifft man zuweilen zwei-, selten auch dreikernige Zellen in Hoden, die wohl als unvollständig durchgeführte Zelltheilungen aufzufassen sind. Solche Zellen sind aber nur Ausnahmen, in der Regel repräsentirt jede Keimzelle eine einkernige Zelle. Kernfiguren, welche auf indirecte Kerntheilung hinweisen, konnte ich in ziemlich grosser Anzahl constatiren. Dieselben sind allerdings keineswegs gut erhalten und wären für das Studium der Kernfiguren selbst nicht gerade geeignet; auf dieses Studium kam es mir hier indessen weniger an, mein Hauptziel war vielmehr, mit Sicherheit nachzu-

weisen, wo überall Theilung stattfindet und auf welchem Wege dieselbe vor sich geht. Dass der Erhaltungszustand der Kernfiguren hier zu wünschen übrig lässt, ist schon bei der Kleinheit der Objecte nicht zu verwundern, andererseits kamen Conservierungsflüssigkeiten zur Anwendung, welche gern zur künstlichen Conglutinirung der Kernfiguren führen. Schädlich in dieser Hinsicht wirkt besonders auch der Alkohol<sup>1)</sup>. Die Figuren, auf welche ich mich berufe, sind jedoch, wie aus den Zeichnungen zu ersehen ist, mit Bestimmtheit als Kernfiguren in Anspruch zu nehmen und lassen keine andere Deutung zu. Schon in den Spermarien der jüngsten Gonophoren, wie sie auf *G2l* und *G1r* der Fig. 3 Taf. XII dargestellt sind, treffen wir gar nicht selten Kerntheilungszustände an. Eine solche Kernfigur aus einem diesbezüglichen Hoden wurde auf Taf. XII Fig. 6*a* abgebildet, sie entspricht offenbar dem sog. Stadium der Tochterfiguren, deren Fäden hier nur durch Reagentienwirkung verklumpt sind<sup>2)</sup>. Uebrigens lassen sich bei Anwendung von Immersion und sehr guter Beleuchtung noch recht wohl dunklere und hellere Parteen an den sonst scheinbar homogen aussehenden Figuren unterscheiden. Einen ähnlichen Kern habe ich auf derselben Figur unter dem Buchstaben *b* aus einem Hoden abgebildet, welcher dem Stadium *G3l* der Fig. 3 entspricht, daneben befindet sich eine zweikernige Zelle (*c*) aus demselben Stadium, wie solche ausnahmsweise anzutreffen sind. Eine andere Kernfigur, welche zweifellos der Phase der Aequatorialplatte (*e*) entspricht, ist gleichfalls einem Spermarium dieses Entwicklungszustandes entnommen. Auch hier unterscheidet man bei Anwendung von Immersion abwechselnd dunklere und hellere Parteen der scheinbar homogenen Platte. Die letzte Kernfigur endlich, welche auf diesem Bilde dargestellt ist (*f*), repräsentirt eine Phase, bei welcher die Bestandtheile der Aequa-

<sup>1)</sup> Sonst ist ja der Alkohol ein sehr vortreffliches Aufbewahrungs- und Härtungsmittel, nur eignet er sich gerade für die reine Erhaltung dieser Verhältnisse, namentlich bei kleinern Kernen, nicht so gut. Meine Hydroidstöcke aber wurden ursprünglich nicht für die Zwecke von Kerntheilungsstudien conservirt.

<sup>2)</sup> FLEMMING weist öfter darauf hin, dass bei kleinen Kernen Tochterfiguren, Sterne und Aequatorialplatten ausserordentlich leicht durch die Reagentien verschrumpft und zu homogenen klumpigen Massen geballt werden. Siehe FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Archiv für mikroskop. Anatomie, Band 18, pag. 174, 181, 186, 216 etc.

torialplatte bereits auseinander gewichen sind, um die Tochterfiguren zu bilden<sup>1)</sup>. Manchmal findet man auch Kerne, welche scheinbar mit vielen Kernkörperchen erfüllt sind (*d*). Ich möchte diese Kerne gleichfalls mit der Vorbereitung auf die Kerntheilung in Beziehung bringen und glaube, dass es sich hier nicht um eigentliche Kernkörperchen, sondern um optische Durchschnitte von Fäden, eventuell um kleine verbackene Fadenschleifen handelt, welche bei der Kleinheit des Objectes nur den Anblick von Kernkörperchen vortäuschen. Auf manchen dieser scheinbar multinucleolären Kerne konnte ich in der That erkennbare Fäden und Fadenknäuel constatiren. Aehnliche Kerne finden sich übrigens hie und da in Spermarien verschiedener Entwicklungsstadien, auch zuweilen auf Hoden des Stadiums *G4l* der Fig. 3 Taf. XII. Hier erscheint alsdann die färbare Substanz nicht mehr gleichmässig durch den Kern vertheilt, sondern parthieenweise knäuelförmig verschlungen. Der Kern verliert bei dieser Anordnung natürlich sein homogenes Aussehen<sup>2)</sup>. Namentlich finden sich solche Kernformen auf diesem Stadium in Spermarien, welche zweierlei Spermatoblasten in sich bergen, d. h. deren Spermatoblasten zum Theil bereits infolge von Theilung in die nächstfolgende Entwicklungsphase eingetreten sind. Auch auf solchen Hoden ist die indirecte Kerntheilung noch anderweitig nachzuweisen (Fig. 7*b*). Die Bilder der Fig. 7 Taf. XII sind diesem Stadium entnommen. Wir sehen unter *d* etliche jener Kerne dargestellt, welche ziemlich deutlich Knäuel erkennen lassen. Andere Bilder (*c*) geben den Eindruck wieder, wie man ihn von solchen Kernen erhält, sobald sie Knäuel oder Fadenbeschaffenheit ihrer färbaren Substanz nicht mehr wahrnehmen lassen. Die auf Fig. 6 und 7 der Taf. XII abgebildeten Kernfiguren sind keineswegs die einzigen, welche ich bei Durchmusterung der verschiedenen Spermarien gesehen, vielmehr sind dieselben auf meinen zahlreichen Präparaten in grösserer Anzahl zu finden. Jedenfalls scheinen mir Kernfiguren in genügender

1) Vergl. FLEMMING, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc., Archiv für mikrosoc. Anatomie, Taf. 8, Fig. 25.

2) Ein solcher Verlust der Homogenität dunkler Kerne, welcher mit der Vorbereitung zur neuen Theilung in Zusammenhang steht, wurde auch von VAN BENEDEN und JULIN bei den Spermatogonien von *Ascaris megalocephala* beobachtet. Eine erneute Volumenzunahme, wie sie dort stattfindet, konnte ich hier allerdings nicht feststellen. EDOUARD VAN BENEDEN und CHARLES JULIN, La Spermatogénèse chez l'*Ascaride mégalocéphale*.

Zahl vorhanden zu sein, um die Annahme eines andern Kerntheilungsmodus als den der sog. indirecten Kerntheilung bei der Vermehrung der Spermatoblasten hier überflüssig zu machen. Ich werde bei den Schlussbetrachtungen dieser Arbeit wieder darauf zurückkommen. Am häufigsten und zugleich auffallendsten sind die Bilder, wie sie auf Fig. 6 *a* und *b* zur Darstellung gelangten. In günstigen Fällen trifft man deren mehrere auf einem einzigen Schnitte. Gerade diese Figuren werden durch die Reagentien nicht leicht so weit entstellt werden können, dass sie etwa als Kernfiguren nicht mehr zu diagnosticiren wären, dies mag vielleicht auch die Ursache ihrer Häufigkeit sein. Von anderen Phasen konnte ich eben nur solche Bilder zur Beurtheilung heranziehen, die sich noch mit Sicherheit als Kernfiguren erkennen liessen. Die indirecte Kerntheilung wurde für alle Gonophoren nachgewiesen, auf denen eine Vermehrung der Spermatoblasten überhaupt stattfindet.

Den Spermatoblasten kommt, ihrer Form nach zu schliessen, eine amöboide Beweglichkeit zu. Dieselbe erlaubte den jüngsten Spermamutterzellen, von ihrer Keimstätte, dem Ektoderm der gonangientragenden Zweige und des Blastostyls, nach den Gonophorenknospen hinzuwandern und wird auch in den Gonophoren selbst beibehalten. DE VARENNE beschreibt dieselbe nach Beobachtungen am lebenden Gewebe für die Spermatoblasten aller Stadien <sup>1)</sup>.

Auf Schnitten durch die ältesten Spermarien bemerken wir eine radiäre, ziemlich regelmässige Streifung. Dieselbe beruht auf feinen Fortsätzen, welche von der Stützlamelle her ausstrahlen und so den Inhalt des Hodens in pyramidale Gruppen abtheilen. Letztere stehen mit ihrer Spitze der Stützlamelle auf und sind mit ihrer Basis nach der Peripherie des Gonophors gerichtet. Diese Erscheinung wurde bereits von WEISMANN <sup>2)</sup> beschrieben. Der Beginn einer Strahlung der Stützlamelle macht sich schon auf frühern Stadien bemerkbar.

Jedes Spermarium functionirt nur einmal. Die Entleerung der Samenelemente wurde von FRAIPONT geschildert <sup>3)</sup>. Ein klei-

<sup>1)</sup> DE VARENNE, op. cit. p. 71: „Les mouvements amöboïdes du protoplasma, qui entoure le noyau, se sont continués même jusqu'au moment, où il n'en restait qu'une faible couche. Il change sans cesse de forme.“

<sup>2)</sup> WEISMANN, op. cit. p. 148.

<sup>3)</sup> FRAIPONT, Recherches sur l'organisation etc. Archives de Bd. XVIII. N. F. XI.

ner Druck verursacht den Riss der Hülle des Hodens. Zur selben Zeit, wo dieser Riss stattfindet, zerreisst die Cuticula der obren Aussenseite des Gonangiums und öffnet sich zu einem Munde, welcher den Geschlechtsstoffen den Durchgang frei macht<sup>1)</sup>. Zur Zeit des Zerreisens der Hodenwandung wird sein Inhalt mit einer gewissen Kraft nach aussen geschleudert. Unmittelbar darauf beginnen die Spermatozoen im Contact mit dem Seewasser mit grosser Lebhaftigkeit nach allen Seiten hin vorzudringen. Der Schwanz des Spermatozoons ist nach FRAIPONT's Angaben sehr dünn und sehr lang, er misst bis zehn und zwölf Mal die Länge des Köpfchens.

Was den Bau der Gonophoren anbetrifft, so zieht ausser der speciellen epithelialen Ektodermhülle des Spermariums (Taf. XII Fig. 3 *ect'*) noch über sämtliche Gonophoren des Gonangiums eine gemeinsame, gleichfalls ektodermale Gonophorenhülle hin (*ect''*). An diesem zarten Epithelüberzug, welcher von Gonophor zu Gonophor übergreift, lässt sich die ausserordentliche Länge einzelner Epithelzellen oft recht schön beobachten. So sind auf Fig. 9 Taf. XII zwei Gonophoren mit einem Theile ihrer peripherischen Parteien abgebildet (es sind die Gonophoren *G1r* und *G2r* der Fig. 3 derselb. Tafel), zwischen denen auf dem Schnitt eine einzige, lange Epithelzelle die Brücke schlägt. Ich erwähne diesen Fall hier, weil es mir bei der Untersuchung anderer Formen zuweilen vorkam, dass ich statt eines Epithels streckenweise nur eine scheinbar cuticulare Membran verfolgen konnte, und doch handelte es sich in solchen Fällen um eine Strecke Epithels, dessen Kerne auf dem Schnitt nicht getroffen wurden. Solch' zarte und sich dabei weithin erstreckende Fortsätze von Epithelzellen können einem übrigens unter Umständen leicht entgehen, und daran mögen wohl auch die Behauptungen älterer Autoren Schuld tragen, welche bei Hydroiden Keimzellen an der Begrenzung der Leibeshöhle theilnehmen liessen.

Werfen wir noch einmal einen kurzen Rückblick auf die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei *Campanularia*! Die primären Spermatoblasten vermehren sich nach Ankunft in den Gonophoren beträchtlich, doch ist diese Vermehrung anfangs nur mit allmäliger Grössenabnahme der Keimzellen verbunden. Sie

---

Zoologie expérimentale et générale de Henri de Lacaze-Duthiers. Tome huitième. 1879 et 1880.

<sup>1)</sup> Demnach muss auch die Deckenplatte zerreißen.

geschichte Hand in Hand mit dem gleichzeitigen Wachsthum des Gonophors und veranlasst die Bildung einer voluminösen Hodenmasse. Mit der Vermehrung der Keimzellen vermindert sich fortgesetzt das Volumen ihres Protoplasmakörpers. Später, nachdem sich in den Kernen und alsbald auch im Protoplasma der Spermamutterzellen eine chemische Umwandlung vollzogen hat, nehmen sie, sobald sie sich weiter vermehren, sogleich beträchtlich an Grösse ab und geben kleinen Spermatoblasten den Ursprung, welche bestimmt sind, durch ihre Umbildung die Spermatozoen zu liefern. Das Köpfchen des Spermatozoons entstammt dem Kern, der Schwanzfaden dem Protoplasma der kleinen Samenbildner. Die Vermehrung der Keimzellen geschieht in den Spermarien der verschiedensten Entwicklungsstadien auf dem Wege der Zelltheilung, verbunden mit indirecter Kerntheilung.

### **Opercularella lacerata.**

Ueber die Entstehung der männlichen Geschlechtszellen bei *Opercularella* liegen bisher nur Nachrichten von WEISMANN<sup>1)</sup> vor. Meine Befunde weichen nicht von den Angaben dieses Forschers ab. Hatte bei *Campanularia flexuosa* DE VARENNE die männlichen Keimzellen irrthümlicher Weise vom Entoderm des Stockes her in die Gonophoren einwandern lassen, so liegt bei *Opercularella* die Keimstätte der männlichen Sexualzellen in der That im Entoderm und zwar theils in dem unteren Theile der kurzen Hydranthenstiele, von welchen die Gonangien entspringen, theils in dem Ast oder Stamm, dem der Hydranth aufsitzt. Taf. XII Fig. 10 stellt ein Stück der Seitenwand eines Zweiges unterhalb eines jungen Gonangiums im Längsschnitt dar. Die Keimzellen (*kz*) erblickt man in der Tiefe des Entoderms, sie begrenzen nicht die Leibeshöhle, sondern sind durch die epithelialen Entodermzellen von derselben getrennt<sup>2)</sup>. Was die Herkunft der Keimzellen betrifft, so differenziren sie sich wahrscheinlich aus Zellelementen, die vom Ektoderm her eingewandert sind<sup>3)</sup>. Ihrer Form nach zu schliessen, die sich zuweilen in spitze Fortsätze auszieht, sind die primären Spermatoblasten amöboid und wandern

<sup>1)</sup> WEISMANN, op. cit. p. 150.

<sup>2)</sup> Die Lücke zwischen Entoderm und Stützlamelle auf dem Schnitt ist künstlich.

<sup>3)</sup> Vergl. WEISMANN op. cit. *Opercularella lacerata* p. 152 und allgemeiner Theil p. 236 u. folg.

augenscheinlich im Zweige aufwärts. Wie die Form, so ist auch die Grösse dieser Zellen nicht immer ganz die gleiche. Der Kern <sup>1)</sup> derselben misst ungefähr 0,0060, sein Kernkörperchen 0,0028 Mm., der Protoplasmaleib einer dieser Zellen zeigte die Länge von 0,0114 und eine Breite von 0,0076 Mm. Die primären Keimzellen sind Zellen specifischen Characters, ihr Protoplasma ist lebhafter tingirbar, der ziemlich grosse, wohl contourirte Kern besitzt ein glänzendes, gegen die übrige Kernsubstanz scharf abgesetztes Kernkörperchen.

Die jungen Gonangien zeigen das Entoderm ihrer Seitenwände bereits von eingewanderten Spermatoblasten erfüllt, noch ehe es zur Bildung eines Gonophors gekommen ist (Taf. XII Fig. 11). Die Einwanderung der Keimzellen geschieht von dem Hydranthenstiele her, von welchem das Gonangium entspringt. Die Entodermkuppe am oberen Ende des Gonangiums, welche zur Bildung der Deckenplatte (*Dp*) Veranlassung giebt, bleibt immer frei von Keimzellen. Die die Entodermwand des jungen Gonangiums erfüllenden Spermatoblasten haben im Wesentlichen noch ihre geschilderten Eigenschaften beibehalten, nur haben sie in Folge von Vermehrung schon ein wenig an Grösse eingebüsst. Ihre Kerne messen noch circa 0,0046—0,0053 Mm., während das Mass der ganzen Zelle ungefähr 0,0076 Mm. beträgt. Die Zahl der Keimzellen im Entodermschlauch des Gonangiums nimmt rasch zu, indem immer neue Schaaren jener vom Stiel her in das Gonangium einwandern. In jedem Gonangium bildet sich nur ein einziges Gonophor. Bau und Bildung desselben sind von WEISMANN näher beschrieben worden. Die Seitenwand des Entodermschlauches schwillt sehr bald bedeutend an, und das Lumen verengt sich. Das Gonophor bildet sich als blindsackartige Ausstülpung des Blastostyls unterhalb der sich gleichfalls anlegenden Deckenplatte, und nun brechen die Keimzellen durch die Stützlamelle hindurch und lagern sich in's Ektoderm. Dort umgeben sie massenweise zusammengehäuft als Spermarium den Spadix. Letzterer gabelt sich später. WEISMANN stellt auf seiner Tafel XXIV Fig. 3 ein junges Gonangium dar, in welchem die Hauptmasse der Spermatoblasten bereits die Stützlamelle des Spadix durchsetzt und das Spermarium

<sup>1)</sup> Am wenigsten differiren auf ein und demselben Stadium die Grössenmasse der Kerne, auf die ich deshalb bei dem Urtheil über Grössendifferenzen des Spermatoblasten in den verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung am meisten Rücksicht nehme. Dies gilt für alle von mir untersuchten Formen.

des Gonophors gebildet hat, während mehrere Nachzügler noch im Entoderm des Blastostyls oder im Spadix liegen.

Auch ich fand die Keimzellen im Ektoderm der jungen Gonophoren wieder. Dieselben haben sich dort ihrem Aussehen nach noch nicht weiter verändert, ebenso ist die Grösse der Zellen noch im Ganzen dieselbe geblieben, allenfalls hat der protoplasmatische Zellkörper bei der weitem Vermehrung im Verhältniss zum Kern an Grösse abgenommen; die Kerngrösse indessen ist die alte<sup>1)</sup>. Im Hoden behalten die Keimzellen ihre amöboide Beweglichkeit noch bei, wie aus ihrer Form leicht zu erschen ist. Das Protoplasma, welches noch wohl tingirbar ist, zeigt bei den verschiedenen Zellen eine verschiedene Gestaltung und entsendet oft einen oder mehrere spitze Fortsätze (Taf. XII Fig. 12 a).

Bei dem weitem, rapiden Wachstum des Gonophors und mit ihm des Hodens büssen die Spermatoblasten nach und nach an Grösse ein, ihre Kerne messen schliesslich nur noch ca. 0,0038 Mm. (Fig. 12 b). Der Protoplasmaleib hat im Verhältniss zur Kerngrösse bedeutend abgenommen und zeigt sich später nur noch als schmaler Saum. Auch bei den männlichen Keimzellen von Opercularella vollzieht sich nunmehr eine chemische Umwandlung der Kernsubstanz, welche durch die starke Farbstoffannahme des Kerns zum Ausdruck kommt (Fig. 12 c u. d), sodass der Kern allmähig ein gleichmässig homogenes Aussehen erlangt. Wie bei *Campanularia* finden sich hier nicht selten auf älterem Hoden Kerne dieses Stadiums, deren färbare Substanz sich einseitig von der Membran zurückgezogen hat. In andern Fällen kommt es vor, dass der ganze Kern eine sichelförmige Gestaltung annimmt. Möglich, dass solche Formen (siehe 12 d) mit einer gleichzeitigen Verdichtung der Kernsubstanz in Beziehung stehen. Das Mass der dunkel gewordenen Kerne beträgt etwa 0,0030–0,0038 Mm. Hand in Hand mit der chemischen Veränderung der Spermatoblastkerne geht eine solche des Protoplasma's, welch letzteres, im Gegensatz

1) Dass sich die Spermatoblasten bald nach ihrem Eintritt in's Ektoderm lebhaft vermehren, um das Volumen des Spermariums mehr und mehr zu vergrössern, unterliegt keinem Zweifel und lässt sich, abgesehen von der Zunahme der Hodenmasse, auch durch das Auffinden von Theilungszuständen nachweisen. Wenn also die Spermatoblasten dabei zunächst nicht wesentlich an Grösse einbüssen, so ist dies natürlich nur dadurch zu erklären, dass die bei der Vermehrung resultirenden Tochterzellen bald wieder die ursprüngliche Grösse ihrer Mutterzelle erreichen.

zu früher, nur noch eine schwache und bald gar keine Anziehung mehr auf die Farbstofflösungen ausübt.

Von nun ab verkleinern sich die Keimzellen bei fernerer Vermehrung sofort erheblich, während dies bisher nur nach und nach geschah. Ihre Vermehrung zu Gunsten der Volumzunahme des Hodens ist beendet, dieselbe führt nunmehr direct zur Spermabildung. Die Kerne der bei der erneuten Vermehrung resultirenden Spermatoblasten (Fig. 12 *e*) messen nur noch 0,0015 Mm.; das helle, meist wasserklare und spärliche Protoplasma erscheint entweder als mehr oder minder schmaler Saum um die Kerne oder macht sich gar schon als einseitiges Anhängsel des Kerns bemerkbar. Die grösseren Keimzellen und ihre kleinen Abkömmlinge sind hier gleichfalls zuweilen in einem Spermarium bei einander zu treffen (Fig. 12 *f*).

Was die Bildung der Köpfchen aus den Kernen der kleinen Spermatoblasten anbelangt, so lassen sich auch hier bei aufmerksamer Beobachtung und Vergleichung Uebergangsphasen recht wohl constatiren (Fig. 12 *i*). Die anfangs runden Kerne sind auf ältern Hoden zum Theil schon in die Länge gestreckt, ohne aber zunächst noch irgend eine Einschnürung zu zeigen. Das spärliche Protoplasma erscheint alsdann fast immer schon einseitig angelagert. Je mehr sich die Kerne gestreckt haben, desto graciler ist ihre Form, bei den schlankeren unter ihnen bemerkt man auch bald eine leichte mittlere Einschnürung, und das Protoplasma erscheint auf der einen Seite fadenförmig ausgezogen. Die reifen Köpfchen ähneln durchaus denen von *Campanularia*. Wie bei jener Gattung ist ihre Form biskuitförmig und dabei sehr zierlich (Fig. 12 *g*), in der Grösse stimmen sie gleichfalls mit den Köpfchen der genannten Gattung überein. Sie zeigen bei starker Färbbarkeit ein ziemlich hohes Lichtbrechungsvermögen. Ganz kleine runde Kerne, die man hier und da oft gruppenweise in reifen Hoden erblickt, sind auf den Anblick senkrecht zur Schnittfläche stehender Köpfchen zurückzuführen, andere erscheinen infolge ihrer Schräglage zapfen- oder birnförmig.

Die Schwänze der Spermatozoen sind auch hier schwer sichtbar, da sie sich nur in vereinzelt Fällen schwach tingiren, manchmal aber sind sie doch noch deutlich eine grössere Strecke weit zu verfolgen (Fig. 12 *h*). Ihr Lichtbrechungsvermögen ist bedeutend schwächer als das der Köpfchen; an Länge übertreffen sie letzteres jedenfalls um ein Mehrfaches. Zuweilen gelingt es, die Fäden bündelweise zur Anschauung zu bringen.

Die Theilungsvorgänge der Spermatoblasten beruhen auf Zelltheilung, verbunden mit indirecter Kerntheilung. Mehrkernige Spermatoblasten werden in der Regel nicht gebildet, selten trifft man zweikernige Spermamutterzellen im Hoden an, vielmehr erscheinen sie als selbstständige Zellen individualisirt und behalten wie bei *Campanularia* ihre amöboide Beweglichkeit wohl durch alle Entwicklungsphasen bei. Figuren, welche auf indirecte Kerntheilung hinweisen, liessen sich auch hier in genügender Menge auffinden, und zwar aus den verschiedensten Entwicklungsstadien der Spermarien. Abgesehen von scheinbar multinucleolären Kernzuständen, die gleichfalls hier zuweilen angetroffen werden und jedenfalls auch mit der indirecten Kerntheilung in Beziehung zu bringen sind, finden sich Bilder, welche zweifellos als Kernfiguren zu deuten sind, wengleich sie ihre ursprüngliche Fadenstruktur durch Verklumpung grösstentheils eingebüsst haben. Wie ausserordentlich leicht dies bei kleinen Kernen geschieht, ist bereits erwähnt worden. Unter den Kernbildern, welche die charakteristische Vertheilung und Anordnung der färbbaren Substanz mit Sicherheit als Figuren der indirecten Kerntheilung erkennen lässt, befinden sich sowohl solche, die eine äquatoriale Anordnung der färbbaren Substanz zeigen (Aequatorialplatte), als auch solche, deren Chromatin bereits zur Bildung der Polfiguren auseinandergerückt ist (Fig. 12 *c*). Da die betr. Figuren denen von *Campanularia* entsprechen, so brauche ich nur auf jene zu verweisen (Taf. XII Fig. 6). Die indirecte Kerntheilung wurde auch bei *Opercularella* auf allen Entwicklungsstadien gefunden, auf denen überhaupt eine Vermehrung der Spermatoblasten stattfindet.

Die Deckenplatte des Gonangiums ist mit der Vergrösserung des Gonophors und der Hodenmasse einem immer stärkern Druck ausgesetzt. Je voluminöser sich Gonophor und Hoden entfalten, desto mehr zusammengedrängt und desto dünner erscheinen die Bestandtheile der Deckenplatte, sodass man auf ältern Gonangien ihre Gewebe meist nicht mehr deutlich auseinander halten kann. Schliesslich, nach völligem Ablauf der Spermatogenese und damit verbundener Reife des Hodens wird die Deckenplatte durch die empordrängende Hodenmasse gesprengt, und das Spermarium tritt theilweise aus dem Gonangium heraus. Nun dürfen nur noch die gleichfalls sehr dünn gewordenen Hüllen des Gonophors an irgend einer Stelle reissen, und der Entleerung des Sperma's steht nichts mehr im Wege. Das Gonangium bildet kein zweites Gonophor weiter, es functionirt nur einmal und degenerirt dann.

### Pennaria Cavolinii.

*Pennaria Cavolinii* wurde in Bezug auf die Architektonik seines Stockes, den Bau seiner Gonophoren und den Ursprung der Geschlechtszellen gleichfalls von WEISMANN <sup>1)</sup> genauer untersucht und beschrieben. Er fand, dass männliche wie weibliche Keimzellen aus Elementen des Glockenkerns hervorgehen und mithin wie dieser ektodermalen Ursprungs sind. WEISMANN untersuchte speciell die Entstehung und den Bau der weiblichen Gonophoren, fügt aber seinen Schilderungen zugleich hinzu, dass die Entwicklungsgeschichte der männlichen Gonophoren der Hauptsache nach mit der weiblichen zusammenfalle.

In der That ist die Uebereinstimmung eine grosse und erstreckt sich selbst auf das Aussehen der primären Keimzellen, sodass man längere Zeit hindurch nach dem blossen Anblick des Schnittes nicht angeben könnte, ob man ein männliches oder ein weibliches Gonophor vor sich habe. Die Gonophoren der diöcischen Stöcke besitzen einen medusoiden Bau, und nach KÖLLIKER's <sup>2)</sup> Angaben sind die männlichen sogar mit Augenflecken versehen. Eine eigentliche Glockenhöhle ist kaum noch vorhanden, dennoch sollen die ältesten Gonophoren sich vom Stocke loslösen und schwache Schwimmbewegungen ausführen. Nach WEISMANN zerfallen die Hydranthen des Stockes in Haupthydranthen (= die grösseren Endhydranthen des Stammes und der Seitenäste) und Seitenhydranthen, nur die letzteren bringen Gonophoren hervor. Diese entspringen vom Köpfchen des Hydranthen innerhalb des Kreises der aboralen Tentakeln zu zwei bis vier, so aber, dass dieselben nicht gleichalterig sind, sondern eines in der Regel bedeutend weiter entwickelt ist als die andern. Man findet im grossen Ganzen die ältesten Gonophoren an denjenigen Seitenhydranthen, welche der Ursprungsstelle des Zweiges am nächsten stehen, während an den entfernteren (und jüngern) Hydranthen noch weniger entwickelte Gonophoren hervorsprossen.

Die erste Anlage des männlichen Gonophors besteht in einer sackförmigen Ausstülpung, an der sich beide Keimblätter sowie die zwischenliegende Stützlamelle betheiligen. Frühzeitig schon macht sich an der Spitze dieser Ausstülpung eine Wucherung des Ektoderms geltend, von welcher aus der Anstoss zur Bildung eines

<sup>1)</sup> WEISMANN op. cit. p. 122.

<sup>2)</sup> Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. IV, 1853 p. 303.

Glockenkerns gegeben wird. Die Zellen des Glockenkerns drängen bei ihrer fortgesetzten Vermehrung das unterliegende Entoderm vor sich her (Taf. XII Fig. 13), sodass sich letzteres gegen die Höhlung des Sackes mehr und mehr einbiegt und zur Bildung der Entoderm lamelle (*entl*), sowie durch die spätere Verwachsung in den Interradien zur Entstehung der anfangs noch mit weitem Lumen versehenen Radiärkanäle Veranlassung giebt. Im Glockenkern tritt secundär eine Glockenhöhle auf, welche später durch den empordringenden Spadix zum Theil wieder verdrängt werden kann. Der Glockenkern enthält die Urkeimzellen, seine bisher noch gleichartigen Zellen differenziren sich bei der weitem Entwicklung in die specifischen Keimzellen und die Epithelzellen des Hodens und der Subumbrella. Die Zellen des Glockenkerns zeigen einen polygonalen und ziemlich wohl tingirbaren protoplasmatischen Zellkörper, der hellere Kern derselben besitzt ein stark sich färbendes, deutlich hervortretendes Kernkörperchen. Die Scheidung dieser Zellen in Keimzellen und Epithelzellen macht sich zuerst zu jener Zeit bemerkbar, in welcher von der unterliegenden Entodermkuppe her der Spadix sich emporzuwölben beginnt (Taf. XIII Fig. 15). Die der Entoderm lamelle und den Radiärkanälen zunächst liegenden Zellen des Glockenkerns platten sich nun ab, um das künftige Subumbrellarepithel (*epz*) zu liefern. Auch die übrigen Zellen des Glockenkerns zeigen bereits einen zweifach verschiedenen Habitus. Während eine grössere Anzahl von ihnen ihren bisherigen indifferenten Character noch beibehalten hat, machen sich die eigentlichen Keimzellen schon durch stärkere Farbstoffanziehung ihres plasmareichen Zellkörpers bemerkbar (*kz* Fig. 15) und zwar sind dies besonders die in der Tiefe des Glockenkerns liegenden Zellen. Die Kerne der Keimzellen erscheinen meist schärfer umschrieben als die der übrigen Zellen und behalten die Eigenschaft der prägnanteren Kernfärbung auch in der Folge bei. Diese primären Spermatoblasten ähneln in ihrem Aussehen durchaus den jungen weiblichen Keimzellen derselben Art.

Von dem übrigen noch indifferenten Theil des Glockenkerns liefern später die der Peripherie zunächst liegenden Zellen den Epithelüberzug des Hodens, während die innere Partie der Glockenkernzellen vollends in die Bildung der primären Spermatoblasten eingeht. Das Subumbrellarepithel ging aus dem obern Blatt des Glockenkerns hervor, der Hoden und sein Epithel entstammen dem untern Blatt. Auf einem weitem Entwicklungsstadium ist

diese Differenzirung der Zellen des ursprünglichen Glockenkerns bereits vollendet, und das junge Spermarium mit seinem Epithelüberzug gebildet. Der Spadix ragt in der Mitte des Spermariums weit empor, überhaupt zeigt uns das junge Gonophor nach Beendigung jener Prozesse schon im Wesentlichen alle Charactere seines medusoiden Baues, und ein Querschnitt durch dieses Stadium (Taf. XIII Fig. 16) erinnert durchaus an den Querschnitt einer echten Meduse. Ein dicker Mantel von Spermatoblasten, deren wohlgefärbter Zellkörper auf dem Schnitt polygonal erscheint, und deren Kern sich noch durch den Besitz eines einzigen, scharf hervortretenden Kernkörperchens auszeichnet, umhüllt den Spadix (*Ho*). Die Keimzellen besitzen etwa eine Grösse von 0,0076 Mm., ihre Kerne messen ca. 0,0060 Mm. Es waren die Keimzellen von vornherein nicht viel grösser, doch zeigte ihr Zellkörper anfangs mehr Protoplasmareichthum. Die frühzeitig voluminöse Anlage des Hodens bedingt eine starke Reduktion der Glockenhöhle, welche so schmal ist, dass sie auf Schnitten oft scheinbar verschwindet, und der zarte Epithelüberzug des Manubriums (Hodenepithel *Hep*) fast unmittelbar dem Epithel der Subumbrella (*sbu*) anliegt (Fig. 16). Auffallend ist die quadratische Gestalt, welche bei jungen Gonophoren das Manubrium in seiner Totalität auf dem Querschnitt zeigt.

Bei dem weitem bedeutenden Wachsthum des Gonophors vergrössert sich auch die Masse des Hodens durch Vermehrung der Spermatoblasten. Trotz dieser lebhaften Vermehrung nehmen die Spermatoblasten nur ganz allmählig an Grösse ab, vor allem aber büssen sie zunächst an Protoplasmareichthum ein. Auf Schnitten durch ältere Gonophoren, auf welchen das Spermarium beträchtlich herangewachsen ist, sind die Keimzellen etwas kleiner geworden, haben sich aber sonst noch nicht weiter verändert. Später indessen gehen bei *Pennaria* die Kerne der Spermatoblasten gleichfalls jene chemische Veränderung ihrer Substanz ein, welche sich in bedeutend erhöhter Anziehung der Farbstofflösung geltend macht. Man sieht die Farbstoffklümpchen zuerst an der Membran auftreten, die Kerne erhalten dadurch ein eigenthümlich grob granulirtes Aussehen, welches gleichfalls häufig an multinucleoläre Zustände erinnert und mit solchen nicht verwechselt werden darf (Tafel XIII Fig. 17). Die Farbstoffklümpchen gewinnen mehr und mehr an Ausdehnung, zuletzt erscheinen die Kerne ganz gleichmässig mit Farbstoff erfüllt und gewähren auch bei stärkster Vergrösserung einen homogenen Anblick (Taf. XIII Fig. 18). Umge-

kehrt verliert jetzt die nur noch dünne Protoplasmalage der Keimzellen ihre bisherige Tinktionsfähigkeit und erscheint fast gar nicht mehr gefärbt. Auf Fig. 18 *a* wurde ein Stück eines solchen Gonophors dargestellt, dessen Spermatoblasten die erwähnten Umwandlungen eingegangen sind, rechts davon sind einige dieser Keimzellen bei stärkerer Vergrößerung abgebildet (18 *b*).

Nach Vollendung des Hodenwachsthums ist die weitere Theilung der Spermatoblasten sofort mit einer erheblichen Verkleinerung der Abkömmlinge verbunden und bezeichnet den eigentlichen Beginn der Spermabildung. Es scheint, dass die Keimzellen eines erwachsenen Hodens sich beinahe zu gleicher Zeit auf diese Theilung vorbereiten, und dass der ganze Hoden die Theilungsprocesse seiner reifenden Keimzellen sehr rasch hinter einander zum Abschluss bringt. Man findet nämlich entweder Spermarien, deren Inhalt nach dem letztgeschilderten Stadium (Fig. 18) entspricht, oder man findet solche, deren Keimzellen bereits sämmtlich in die nächstfolgende Entwicklungsphase eingetreten sind und kleinen Samenbildnern den Ursprung gegeben haben (Taf. XIII Fig. 19), fast nie aber trifft man beiderlei Zellformen in einem Hoden beisammen, wie solches bei den vorher beschriebenen Arten nicht allzu selten der Fall war.

Kernfiguren, welche auf indirecte Theilung der Spermatoblasten hinweisen, finden sich auch bei *Pennaria*; zwei von diesen, eine Pol- und eine Aequatorialfigur habe ich auf Taf. XII Fig. 14 abgebildet, von der Darstellung der übrigen konnte ich absehen, da sie einen ganz ähnlichen Anblick gewähren<sup>1)</sup>. Die Theilung der Spermatoblasten ist also auch bei *Pennaria* mit indirecter Kerntheilung verbunden.

Anscheinend multinucleoläre Kernzustände finden sich vereinzelt bei Keimzellen früherer Stadien, sie werden auch mit indirecter Theilung in Beziehung zu bringen sein. Zweikernige Spermatoblasten giebt es ausnahmsweise auf verschiedenen Stadien, in der Regel aber ist jede Keimzelle eine selbständige Zelle mit einem Kern.

Die Keimzellen des erwachsenen Hodens geben also bei ihrer Theilung kleinen Spermatoblasten den Ursprung (Taf. XIII Fig. 19 und 20 *a*), deren Kern nur noch eine Grösse von etwa 0,0015 Mm. besitzt, gleichfalls eine starke Anziehung auf Farbstoffe äussert

---

<sup>1)</sup> Bezüglich der Erhaltung dieser Figuren gilt das bei den vorigen Arten Gesagte.

und ganz homogen erscheint. Dieser Kern ist von einem zarten, hellen Protoplasmasaum umgeben. Es versteht sich auch hier, dass jene gleichmässig gefärbten Kerne der grössern Mutterzellen ihre Homogenität vor der erneuten Theilung verlieren, da sie bei derselben die charakteristische Substanzanordnung indirecter Theilungsphasen zeigen. Ganz reife Gonophoren habe ich nicht vor mir gehabt, es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Geschlechtsstoffe ihre volle Reife erst nach Loslösung der medusoiden Geschlechtsperson erreichen. In der That ist eine solche Loslösung von Geschlechtspersonen bei *Pennaria* beobachtet worden <sup>1)</sup>, allerdings ohne Feststellung des Geschlechtes, doch dürfte sie am ersten wohl, wenn sie nicht beiden Geschlechtern eigenthümlich sein sollte, den mit Augenflecken versehenen Männchen zukommen. Der Mangel ganz ausgereifter Gonophoren an männlichen Stöcken würde dafür sprechen.

Die geschilderten kleinen Spermatoblasten theilen sich jedenfalls nicht weiter, sondern gehen selbst in die Bildung der Spermatozoen ein, wie dies bei den erstbeschriebenen Arten der Fall war. Die Beobachtung widerspricht dieser Meinung nicht. Auf den ältesten Gonophoren, die ich finden konnte, und deren Inhalt ich zerzupfte, traf ich nicht selten Kerne, die sich ein wenig gestreckt hatten. Ihr Protoplasmasaum liess zuweilen bereits eine Art Schwanzfortsatz erkennen (Taf. XIII Fig. 20*b* u. *c*). Die definitive Gestalt des Köpfchens konnte ich jedoch nicht sicherstellen, vielleicht aber entsprechen die kleinen birnförmigen Kerne (20*c*), welche ich hie und da traf, schon den fertigen Köpfchen.

Die Entleerung des Sperma's dürfte nach Dehiscenz des Hodenepithels durch den Glockenmund erfolgen.

Die Stützlamelle, welche in den Polypen manchmal eine beträchtliche Dicke erreicht, ist in den Gonophoren ausserordentlich dünn.

### **Clava squamata.**

Die Gonophoren von *Clava squamata* scheinen, wenn man sie auf reiferen Stadien flüchtig betrachtet, einfache, doppelwandige Sporophoren zu sein, deren Medusenähnlichkeit fast vollständig geschwunden ist. Dennoch lässt sich an sehr gut erhaltenen Exemplaren ihr medusoider Bau auch im Alter noch nachweisen, und ganz unzweifelhaften Aufschluss über denselben giebt die Entwick-

<sup>1)</sup> WEISMANN, op. cit.

lungsgeschichte des Gonophors. Diese sowohl als die Herkunft der Geschlechtszellen wurde schon von WEISMANN<sup>1)</sup> eingehender studirt. Nach dessen Schilderung entstammen die männlichen Sexualzellen den Zellen des Glockenkerns<sup>2)</sup> und sind wie dieser ektodermalen Ursprungs. Meine Untersuchungen lassen mich diese Angabe bestätigen.

An der Spitze der jungen Gonophorenknospe macht sich frühzeitig eine Einwucherung des Ektoderms gegen das Entoderm hin geltend, welche zur Bildung des Glockenkerns führt (Taf. XIII Fig. 21 *Glk*). In diesem ist gleichfalls sehr früh eine Glockenhöhle bemerkbar (*Glh*). Durch das Vordringen des Glockenkerns kommt es zur Entstehung der ihn umgebenden Entoderm lamelle (*entl*), die hier indess keine Radiärkanäle mehr anlegt, sondern sehr bald eine einschichtige Zellenlage darstellt. Wie gegen das äussere Ektoderm, so ist sie auch gegen den Glockenkern hin durch eine feine hyaline Stützlamelle (*st*) abgegrenzt. Der Glockenkern, welcher anfangs seinen Zusammenhang mit dem Ektoderm noch bewahrt hatte (Fig. 21), wird allmähig von der Entoderm lamelle völlig unwachsen, und zwar geschieht dies fast zu gleicher Zeit mit der Erhebung des Spadix von der unterliegenden Entodermkuppe her (Fig. 22). Nun scheiden sich die noch indifferenten Urkeimzellen des Glockenkerns in Epithelzellen und eigentliche Keimzellen (*kz*), und zwar liefert das obere Blatt des Glockenkerns ein Epithel, welches dem Subumbrellarepithel einer Meduse entspricht (*sbu*), während das Spermarium (*Ho*) mit seinem Epithelüberzug (*Hep*) aus dem untern Blatt hervorgeht (Fig. 22). Wir sehen, dass bei den Gonophoren von Clava noch zahlreiche Anklänge an den Bau einer Meduse vorhanden sind.

Die Epithelzellen nehmen eine flachere Form an und pflegen weniger plasmareich zu sein als die Keimzellen des jungen Hodens. Diese sind specifischen Characters, färben sich wohl, erscheinen besser contourirt und besitzen Kerne mit einfachem, meist scharf hervortretendem Kernkörperchen.

Mit dem Wachsthum des Gonophors vergrössert sich auch das Volumen der Hodenmasse bedeutend (Taf. XIII Fig. 23), trotz ihrer regen Vermehrung aber nehmen die Spermatoblasten nur langsam an Grösse ab, und zwar auch hier zunächst auf Kosten

<sup>1)</sup> op. cit. p. 21.

<sup>2)</sup> Anders verhalten sich die weiblichen Geschlechtszellen derselben Art. Siehe WEISMANN op. cit. p. 23.

des protoplasmatischen Zellkörpers, doch zeigen später auch die Kerne eine etwas geringere Grösse. Ihren Character ändern die Keimzellen in dieser Zeit nicht wesentlich, abgesehen davon, dass man zuweilen Kernzustände bei ihnen findet, welche auf Theilung hinweisen.

Der Epithelüberzug des Hodens und jenes andere Epithel, welches der Epithelauskleidung der Subumbrella entspricht, schliessen dicht aneinander an und sind bei weiterm Wachsthum des Gonophors nicht mehr in ihrem ganzen Verlaufe auseinanderzuhalten. Am deutlichsten bemerkt man ihre ursprüngliche Zweifheit an der Spitze des Gonophors, wo sich das Hodenepithel gegen den Spadix hin einsenkt, und wo zwischen beiden Epithelien ein Rest der Glockenhöhle bemerkbar ist (Taf. XIII Fig. 23 u. 24 *Glh.*).

Sobald das Gonophor herangewachsen ist, geht die Substanz der Spermatoblastkerne jene chemische Umwandlung ein, welche sich in ziemlich starker und gleichmässiger Anziehung der Farbstoffe <sup>1)</sup> geltend macht (Taf. XIII Fig. 24 u. Fig. 25 *a*). Ein Unterschied von Nucleolen, hellerer Kernsubstanz etc. sowie sonstige Strukturverhältnisse sind im Kern nicht mehr wahrzunehmen. Umgekehrt verliert der Protoplasmakörper der Keimzelle die Fähigkeit, Farbstoffe anzunehmen und erscheint ganz hell. Derselbe hat mit der Vermehrung der Spermatoblasten an Umfang beträchtlich eingebüsst und stellt sich hier nur noch als ungefärbter spärlicher Saum oder Anhang dar, ist aber immerhin noch wohl nachweisbar, wenn es auch bei schwächerer Vergrösserung erscheint, als wäre der Hoden lediglich von dunkeln Kernen erfüllt. Gegenseitige Abgrenzung der Zellen ist gleichfalls noch erkennbar. Verdichtung der Kernsubstanz dürfte bei der erwähnten chemischen Umwandlung in geringem Maasse mit in's Spiel kommen. Bevor oder während der Kern in diese Umwandlung eintritt, gewährt er ein eigenthümliches grobgranulirtes Aussehen (Fig. 25 *b*). Der Farbstoff erfüllt ihn allmähig mehr und mehr und lässt ihn schliesslich völlig homogen erscheinen.

Von der folgenden Theilung, welche die Spermabildung einleitet, und bei welcher die Abkömmlinge der Spermatoblasten sich beträchtlich verkleinern, wird immer eine grössere Partie von Keimzellen fast zu gleicher Zeit ergriffen, ja im ganzen Spermarium selbst müssen diese Prozesse in ziemlich kurzer Zeit hin-

<sup>1)</sup> Eine hellere mittlere Partie, die man hie und da bei solchen Kernen bemerkt, ist jedenfalls auf Reagentienwirkung zurückzuführen.

tereinander sich abspielen, da man die Spermatoblasten eines Hodens häufig alle auf ein und derselben Entwicklungsphase antrifft. Zuweilen aber gehen auch die Keimzellen schichtenweise die Theilung ein, man findet nämlich Spermarien, deren peripherische Partien bereits aus kleinen Spermatoblasten bestehen, während weiter nach innen noch die grösseren Spermamutterzellen liegen (Taf. XIII Fig. 26). Der äussere Mantel hat also bereits die Theilungsprocesse durchlaufen, während die innere Lage noch nicht von denselben erfaßt worden ist. Uebrigens sind diese Schichten hier keineswegs scharf gegen einander abgesetzt.

Auf den reiferen Gonophoren endlich sehen wir das Spermarium ganz mit jenen kleinen Zellchen erfüllt, wie wir sie schon bei den vorigen Arten angetroffen haben (Fig. 27 *a* u. *c*). Der ungefärbte, häufig einseitig gelagerte, feine Protoplasmasaum beginnt sich bald in die Länge zu ziehen (Taf. XIII Fig. 28 *a*). Es sind diese kleinen Spermatoblasten bestimmt die Spermatozoen zu liefern. Sie stehen, wie dies schon WEISMANN schilderte, kettenförmig miteinander in Zusammenhang (Taf. XIII Fig. 27 *b*). Um das Köpfchen des Spermatozoons zu bilden, streckt sich der ursprünglich runde Kern der kleinen Keimzelle und nimmt birnförmige Gestalt an, sein dickeres Ende bildet den obern Theil des Köpfchens, während der feine Faden von einem äusserst zarten Protoplasmasaum am entgegengesetzten Pole ausgeht. Das Protoplasma der letzten Stadien färbt sich nicht mit, und der Faden ist deshalb ziemlich schwer wahrzunehmen, doch konnte ich ihn zuweilen eine längere Strecke weit verfolgen (Fig. 28 *b*). Uebrigens bildet WEISMANN<sup>1)</sup> die Spermatozoen von *Clava* nach lebenden Exemplaren ab; auch aus seinen Bildern ersieht man, dass der Schwanz gegenüber dem Köpfchen eine ansehnliche Länge aufweist.

Die Kerntheilung der Spermatoblasten geht, wie bei den bisher betrachteten Formen, auf dem Wege der indirecten Kerntheilung vor sich, man trifft sowohl Aequatorial- als Polfiguren an, von denen ich einige auf Taf. XIV Fig. 29 *b* abgebildet habe. Diese Figuren sind theils jüngern, theils ältern Stadien entnommen. Abgesehen von dem vereinzelt Vorkommen zweikerniger Spermatoblasten, stellen die Keimzellen auf allen Stadien selbständige Einzelzellen mit Kern und zugehörigem Protoplasmakörper dar.

Eigenthümlich ist das von WEISMANN zuerst beobachtete Vor-

<sup>1)</sup> op. cit. Taf. V, Fig. 12 *C*.

kommen von Nesselzellen im Hoden von *Clava* (Taf. XIII Fig. 24*n*k), über deren Herkunft ich leider nicht völlig in's Reine kommen konnte, da sie auf Schnitten durch gehärtete jüngere Gonophoren ziemlich selten unverletzt bleiben, und Zupfpräparate in dieser Beziehung nichts lehren können. Vielleicht sind es eine Anzahl von Ektodermzellen des ursprünglichen Glockenkerns, welche bei der Anlage des jungen Hodens nicht mit in die Bildung von Keimzellen eingehen, sondern ein Stroma liefern, in welchem jene Nesselkapseln zur Entwicklung kommen. Ein solches Stroma ist allerdings nachweisbar, indem man im Hoden zuweilen Zellen bemerkt, die einen andern Habitus als die Keimzellen zeigen und blässere, weniger markirte Kerne besitzen. Die Möglichkeit, dass die Nesselzellen von der äusseren Ektodermhülle her in den Hoden gelangen, ist indess nicht auszuschliessen, doch würden sie in diesem Falle erst die Entoderm lamelle passiren müssen, was mir nicht gerade allzu wahrscheinlich erscheint. Eine Einwanderung derselben in den Glockenkern, so lange dieser noch nicht vom Entoderm umschlossen wird, ist gleichfalls nicht anzunehmen, da die Nesselzellen im Hoden eine Zeit lang an Zahl zunehmen, differenzirte Nesselzellen aber wohl schwerlich die Fähigkeit der Vermehrung noch besitzen. Somit gewinnt es an Wahrscheinlichkeit, dass die Bildung von Nesselkapseln von Zellen jenes Stroma's ausgehen wird, welches den Hoden durchsetzt und jedenfalls wie der ganze Glockenkern ektodermaler Abstammung ist.

Die Erhebung des Spadix, welcher in der Mitte des Gonophors aufsteigt, ist manchmal verschieden hoch. Selten wird er bei mehr einseitiger Entwicklung der Hodenmasse etwas seitwärts gedrängt. Eine Verästelung desselben kommt nicht vor.

Die Entleerung der Spermatozoen dürfte bei *Clava* nach Zerreißen der am ausgebildeten Gonophor stellenweise sehr dünn gewordenen Gonophorenwand erfolgen.

### ***Tubularia mesembryanthemum.***

Bei *Tubularia mesembryanthemum* sprossen die medusoiden Gonophoren an der Basis des aboralen Tentakelkreises vom Hydranthenköpfchen und zwar an besondern Gonophorenträgern, hohlen und verästelten Stielen, hervor. WEISMANN<sup>1)</sup> untersuchte auch diese Art auf die Genese der Keimzellen und berichtet, dass beiderlei Geschlechtszellen aus dem ektodermalen Glocken-

<sup>1)</sup> op. cit. p. 127.

kern hervorgehen. Ich fand bei meinen Untersuchungen männlicher Gonophorenknospen die Angaben des genannten Forschers vollkommen zutreffend.

Der Glockenkern giebt durch sein Vordringen Veranlassung zur Bildung einer Entoderm lamelle (Taf. XIII Fig. 30 u. 31 *entl*) diese beginnt den Glockenkern mehr und mehr zu unwachsen, doch umschliesst sie ihn nicht völlig wie bei Clava. Ursprünglich war der Glockenkern vollkommen solid, bald aber ist in ihm eine secundär durch Auseinanderweichen der Zellen entstehende Höhlung zu bemerken (Fig. 31 *Gth*). Sobald der Spadix sich gegen den Glockenkern erhebt, kommt es zur primären Hodenanlage dadurch, dass eine Differenzirung der Urkeimzellen des Glockenkerns in eigentliche Keimzellen und Epithelzellen beginnt. Beiderlei Zellen zeichnen sich schon durch ihr verschiedenes Verhalten zur Farbstofflösung aus. Die Keimzellen tingiren sich im Allgemeinen lebhafter, als die blassern Epithelzellen, ihre Kerne erscheinen schärfer umschrieben als die jener.<sup>1)</sup> Auf Querschnitten sieht man, dass es immer der innere, dem Spadix zunächst liegende Mantel ist, dessen Zellen die erwähnte Beschaffenheit zeigen (Fig. 32 *Kz*). Zwischen den künftigen Keimzellen können anfangs einzelne Zellen noch indifferenten Characters liegen (*z*). Die der Entoderm lamelle zunächst liegenden Zellen des Glockenkerns platten sich später ab und führen zur Bildung des Subumbrellar-epithels. In gleicher Weise bildet die folgende Zellenlage an der Peripherie der Hodenanlage ein zweites Epithel, welches das Keimlager des jungen Spermariums überzieht. Die Kerne der Spermatoblasten besitzen auch hier anfangs ein grösseres gegenüber der hellern Kernsubstanz wohl hervortretendes Kernkörperchen.

Gonophor und Hoden wachsen allmählig bedeutend heran, die Keimzellen aber nehmen trotz ihrer rapiden Vermehrung nur sehr wenig an Grösse ab und treten vorläufig in keine neue Entwicklungsphase ein (Taf. XIII Fig. 33). Zwischen Hodenepithel (*Hep*) und Subumbrella (*sbu*) lassen sich zuweilen Rudimente einer Glockenhöhle (*Gth*) erkennen. Meist aber wird dieselbe völlig durch das voluminöse Spermarium ausgefüllt.

<sup>1)</sup> Auch hier handelt es sich überall nicht um zufällige Färbungsverschiedenheiten, denn auf Schnitten anderer Gonophoren des gleichen Stadiums treten immer wieder die ähnlichen Bilder auf, zudem erblickt man solche Unterschiede, gleichviel ob man Karmin- oder Hämatoxilin färbung anwendet, sie müssen also in der chemischen Beschaffenheit der Zellen begründet sein.

Sobald der Hoden herangewachsen, machen die Spermatoblastkerne eine Umwandlung durch, welche sich durch erhöhte und ziemlich gleichmässige Farbstoffanziehung bekundet. Diese Umwandlung konnte hier in ihren Details verfolgt werden, sie geht aus vom Kerngerüst. Während auf früheren Stadien ein Kerngerüst meist gar nicht oder doch nur schwach nachweisbar war, wird dasselbe nunmehr chromatinreicher und zeigt sich deutlich gefärbt. Man sieht bei starker Vergrösserung (Zeiss  $\frac{1}{8}$  homogene Immersion, Abbé'scher Beleuchtungsapparat) meist vier färbbare Stränge vom Nucleolus nach der Kernmembran hin verlaufen (Taf. XIV Fig. 41a und b). Die Stränge färben sich allmählig immer stärker; je chromatinreicher und je stärker sie erscheinen, desto mehr büsst das Kernkörperchen an Deutlichkeit ein (vergl. a, b und c). Es scheint demnach, dass dieses sein Chromatin allmählig an das Gerüst abgibt. Nun zieht sich das Gerüst nach und nach an die Membran zurück (e, f, g), so dass der Kern im Innern hell bleibt (g). An der Membran, jedenfalls im Zusammenhang mit dem sich dort ausbreitenden Kerngerüst, sieht man einige Chromatinballen erscheinen (g, h). Diese nehmen an Umfang zu und erscheinen mehr und mehr homogen (h, i), der Kern nimmt den Farbstoff nun immer lebhafter auf und zeigt sich schliesslich immer gleichmässiger gefärbt, bis er sich auch den stärksten Vergrösserungen völlig homogen repräsentirt (i bis l). Sobald diese Verhältnisse nicht deutlich wahrnehmbar sind, so häufig unter Wasserimmersion und namentlich bei schwächerer Vergrösserung, erscheint der Kern während dieses Umwandlungsprocesses grob granulirt (m u. n) oder von scheinbar multinucleolärem Aussehen, wie dies auf den Figuren 34, 38, 39 und 40 dargestellt werden musste. In dieser Weise erschienen auch derartige Kerne bei den bisher beschriebenen Arten, wo diese Verhältnisse der Beobachtung nicht so günstig waren, und wurden dort so abgebildet. Es kann indessen wohl kein Zweifel herrschen, dass dort dieselben Prozesse obwalten. Eine ganz ähnliche Umwandlung der Kernsubstanz wurde von VAN BENEDEN ET JULIN<sup>1)</sup> bei den Spermatogonien von *Ascaris megalocephala* geschildert, es scheint, dass wir es hier mit einem allgemeiner verbreiteten gesetzmässigen Prozesse zu thun haben. Eine Reduction der Kerne, wie sie dort geschildert, sowie eine nachträgliche Grössen-

1) La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale, p. 12.

zunahme<sup>1)</sup> der Zelle nach Verlust der Homogenität des Kernes kann ich an meinen Objecten allerdings nicht constatiren.

Das geringe Protoplasma der Keimzelle zeigt nach Umwandlung des Kernes gar keine Tinktionsfähigkeit mehr.

Zumeist schon an dieser Umwandlung, sowie an den weitem Entwicklungsvorgängen der Spermatoblasten betheiligt sich übrigens bei Tubularia nicht der ganze Hoden gleichzeitig, sondern es gehen die Keimzellen mehr oder minder regelmässig schichten- oder zonenweise in diese Vorgänge ein. Diese Zonen erscheinen, namentlich wenn man die Schnitte bei schwächerer Vergrößerung betrachtet, manchmal sogar ziemlich scharf gegeneinander abgegrenzt (Taf. XIV Fig. 34 u. ff.). Immer ist es ein äusserer, der Peripherie des Hodens zunächst liegender Gürtel, welcher in der Entwicklung voranschreitet und welcher zuerst in die Spermabildung eingeht, die Zellen dieser Zone werden fast zu gleicher Zeit oder doch rasch hintereinander von der folgenden Vermehrung erfasst, einer Vermehrung, aus der vorerst die Bildung kleiner Spermatoblasten resultirt (Fig. 35 *kz''*).

Von Theilungszuständen sind bei Tubularia gleichfalls hauptsächlich Pol- und Aequatorialfiguren nachzuweisen. Ich erwähnte schon, dass gerade diese Phasen durch die auffallende Gruppierung der färbaren Substanz am leichtesten als Kernbilder erkennbar sind, während andere bei der Kleinheit der Kerne nicht immer mehr mit Sicherheit als Kerntheilungsfiguren zu diagnosticiren sind. Da es mir indessen hauptsächlich darauf ankam, das allgemeinere Vorkommen der indirecten Theilung im Hoden überhaupt festzustellen, so konnte ich jene füglich unberücksichtigt lassen.

Ich habe keine Belege dafür erhalten können, dass die kleinen Spermatoblasten, wie sie auf Taf. XIV Fig. 35 *kz''* abgebildet sind, sich etwa noch weiter vermehrten, ich glaube vielmehr, dass sie direct an der Bildung der Spermatozoen theilnehmen. Allerdings könnte ein Schnitt, wie er auf Taf. XIV Fig. 37 dargestellt ist, die gegentheilige Ansicht erwecken. Man sieht hier eine äussere Lage kleiner Zellchen mit intensiv gefärbtem und schon stark lichtbrechendem Kern (*kz'''*), deren ungefärbter Protoplasmasaum häufig als einseitiger Anhang erscheint, dazwischen aber schieben sich noch Reste jener kleinen Spermatoblasten (*kz''*) ein, wie sie die vorige Figur zeigte, und welche Abkömmlinge der grössern Spermatoblasten (*kz'*) sind, wie solche noch der dem Spadix auf-

<sup>1)</sup> op. cit. p. 16.

liegenden tiefern Zone des abgebildeten Schnittes angehören. Allein man muss im Auge behalten, dass sich die Kerne der mit *kz'''* bezeichneten kleinsten Zellchen bedeutend intensiver färben als die Kerne der sich zwischen sie einschiebenden mit *kz''* bezeichneten Spermatoblasten (siehe auch Taf. XIV Fig. 42 *b* und *c*), dass also die Möglichkeit vorliegt, es seien letztere aus ersteren durch Veränderung bezügl. Verdichtung der Kerne hervorgegangen. In der That bestehen hier solche Verdichtungsvorgänge, wie sie auch anderwärts bei der Umbildung des Kerns beobachtet worden sind.<sup>1)</sup> Ich fand mehrfach Präparate, welche alle Uebergangsformen zwischen beiderlei Kernzuständen zeigten, und zwar nahm die Intensität der Färbung und des Lichtbrechungsvermögens mit der Kleinheit der Kerne allmähig zu, so dass man ersieht, es geht die Grössenabnahme des Kerns Hand in Hand mit der Veränderung seiner Substanz; die Spermatoblastkerne werden diesmal kleiner, ohne eine neue Theilung einzugehen. Für eine weitere Theilung finden sich keinerlei Beweise. Die geschilderte Veränderung und Grössenabnahme des Spermatoblastkernes hängt zusammen mit der Köpfchenbildung. Auf Taf. XIV Fig. 37 hat noch nicht der ganze äussere Mantel diese Umbildung<sup>2)</sup> erlitten, auf Fig. 36 ist dieselbe vollendet und bereits der Anfang zur Spermatozoenbildung gemacht. Die kleinen, anfänglich noch rundlichen, intensiv gefärbten und stark lichtbrechenden Kerne zeigen bald einen spärlichen, einseitigen, protoplasmatischen Anhang, der sich in einen dünneren, häufig eine Strecke weit verfolgbareren Faden auszieht (Fig. 42 *c* und *d*). Die ältesten Spermatozoen, welche ich finden konnte, besaßen birnförmige Köpfchen mit zartem Protoplasmasaum an der Unterseite und mehr oder minder langem Schwanzfaden, der auch hier ungefärbt bleibt und deshalb nicht immer leicht erkennbar ist. Sein Lichtbrechungsvermögen ist im Gegensatz zu dem des Köpfchens ein schwaches und gleicht dem Lichtbrechungsvermögen des Protoplasmas, wie es die Spermatoblasten der letzten Stadien zeigen. Auf feinen Schnitten erscheint es zuweilen, als ob die Spermatozoen in mehr oder minder regelmässigen Zügen radiär nach der Glockenwand zu gerichtet wären (Fig. 36).

<sup>1)</sup> z. B. NUSSBAUM: Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte etc. p. 160.

<sup>2)</sup> Uebergänge in mehr oder minder grosser Zahl lassen sich übrigens auf allen solchen Präparaten ermitteln.

Trotzdem *Tubularia sessile* Gonophoren erzeugt, konnte ich doch niemals solche finden, deren Hodeninhalte etwa vollständig ausgereift wäre, immer bestanden die tieferen, dem Spadix zunächst liegenden Partien noch aus grösseren Keimzellen, und von diesen waren wiederum die am Grunde des Spadix liegenden Zellen in Bezug auf ihre Entwicklungsphase am weitesten zurück. Der peripherische Mantel der reifen Spermatozoen dürfte jedenfalls früher durch den Glockenmund entleert werden, als die unterliegenden Keimzellen selbst in der Spermabildung eingegangen sind. Hiermit stimmt die Beobachtung WEISMANN'S,<sup>1)</sup> dass im Innern der Glocke, wenn das Sperma theilweise schon durch den Glockenmund entleert ist, freier Raum bleibt, in welchem man dann Massen von Spermatozoen umherwimmeln sieht. Eine ähnliche partienweise und wiederholte Entleerung des Sperma's wurde auch von KLEINENBERG bei *Hydra* angetroffen.

Was die Entwicklung der Gonophoren von *Tubularia mesembryanthemum* betrifft, so bringt die Entodermlamelle ein Lumen von Radiärkanälen überhaupt nicht mehr zur Anlage. Ganz ausnahmsweise indessen habe ich junge männliche Gonophoren gefunden, bei denen eine solche Anlage sich noch nachweisen liess, ja ein weibliches Gonophor ist mir vorgekommen, bei welchem selbst auf einer fortgeschritteneren Entwicklungsstufe die Lumina der Radiärkanäle deutlich vorhanden waren. Es erscheint mir dieser in seltenen Fällen vorkommende individuelle Rückschlag auf die einstige Medusenform interessant genug, um ihn hier zu erwähnen.

Obwohl die Entwicklung des Hodeninhalts bei *Tubularia* im Allgemeinen zonenweise vorwärts schreitet, so geschieht dies doch nicht immer ganz regelmässig, sondern man trifft auch zuweilen mitten unter den Spermatoblasten früherer Entwicklungsstadien vereinzelte Gruppen späterer Stadien inselförmig eingelagert. Schnitte, welche dies zeigen, sind auf Fig. 38 und 39 der Taf. XIV abgebildet. Allerdings dürfte dann wohl die Weiterentwicklung der benachbarten älteren Spermatoblasten nicht lange mehr auf sich warten lassen. Fig. 40 zeigt uns ein Gonophor, dessen Hoden zugleich drei verschiedene Entwicklungsstadien in aufeinander folgenden Zonen aufweist. Derartige Bilder sind auf ältern Gonophoren durchaus nicht selten anzutreffen.

Blasse, anders als die Keimzellen geartete Zellen findet man

<sup>1)</sup> op. cit. p. 128.

hie und da, allerdings spärlich, in reiferen Hoden, sie scheinen eine Art Stroma darzustellen.

### **Podocoryne carnea.**

*Podocoryne carnea* ist eine von denjenigen Tubularien, deren Polypencolonien sich ablösende, freischwimmende Medusen hervorbringen. Ich war deshalb nicht im Stande, bei dieser Art die Entwicklung der Keimzellen durch alle Stadien hindurch zu verfolgen, sondern konnte diesen Vorgängen nur soweit nachgehen, als dieselben ablaufen, während die junge Meduse sich noch nicht vom Blastostyl losgelöst hat. Mein besonderes Augenmerk habe ich darum bei dieser Gattung auf die erste Bildung des Hodens, sowie auf die Genese der Keimzellen gerichtet, über welche letztere bisher die total von einander abweichenden Angaben von DE VARENNE und WEISMANN vorlagen.

Nach ersterem entstehen die primären Spermamutterzellen aus Entodermzellen des Blastostyls, nach letzterem aus dem Ektodermüberzug des Manubriums der jungen Meduse. Die primären Spermamutterzellen, welche DE VARENNE beschreibt, sollen durchaus jungen Eizellen derselben Art ähneln. Seine Abbildungen stimmen damit überein. Sowohl im Entoderm des Blastostyls als in dem der jungen Medusenknospen, welche DE VARENNE auf verschiedenen Stadien der Entwicklung dargestellt hat, sieht man diese eizellenartigen Gebilde liegen. Später soll die Hodenmasse das Entoderm des Manubriums einnehmen und anfangs sogar in Contact mit der Leibeshöhle stehen, doch findet sehr bald, nach seiner Beschreibung, eine Reconstitution des epithelialen Entoderms statt, das sich nun durch eine stützlamellenartige Membran gegen die Hodenmasse absetzt. Zu gleicher Zeit sollen die eigentliche Stützlamelle und das Ektoderm des Manubriums sehr dünn werden und als einfache Membran über den Hoden wegläufen. Wenn man diese Phänomene nicht von Anfang an verfolgt hat, sagt DE VARENNE, könnte man jetzt glauben, dass das Spermarium im Ektoderm des Manubriums liege, und dass die männlichen Geschlechtsproducte ektodermalen Ursprungs seien. Ganz anders, wie gesagt, lauten die Schilderungen WEISMANN'S. Derselbe verlegt die Entstehung der männlichen Geschlechtszellen in eine viel spätere Zeit und an einen ganz andern Ort, nämlich das Ektoderm des emporwachsenden Manubriums der Knospe.

Die jüngsten Knospen, welche ich bei meiner eigenen Untersuchung antraf, repräsentiren sackförmige Ausstülpungen des

Blastostyls, noch ohne jede Anlage des Glockenkerns, die sich aber bald in einer Wucherung des Ektoderms an der Spitze der Knospe geltend macht (Tafel XIV Fig. 43 *W*), Das Entoderm dieser Knospen ist ebenso wie das des Blastostyls durchaus einschichtig, von Gebilden, wie sie DE VARENNE beschrieben und dargestellt hat, ist nirgends etwas darin zu sehen. Auf ein wenig weiter entwickelten Knospen (Fig. 44) hat sich der Glockenkern (*Glk*) bereits gebildet, die Glockenhöhle (*Glh*) ist als sekundär in ihm entstehende Spalte angelegt (ursprünglich ist der Glockenkern solid). Auch hier ist das Entoderm der Knospe überall einschichtig, interstitielle Zellelemente des Entoderms, die etwa von diesem her in den Glockenkern einwandern könnten, sind nirgends bemerkbar. Jene Zellen, welche DE VARENNE für dieses Stadium in der unter dem Glockenkern befindlichen Entodermlage (*entlk*) abgebildet hat,<sup>1)</sup> sind mir auf keinem einzigen Schnitt zu Gesicht gekommen. Die strenge Einschichtigkeit des Entoderms gilt auch noch für das folgende Stadium (Fig. 45). Die Knospe ist gewachsen, und die Glockenhöhle hat sich bedeutend erweitert, schon beginnt sich die künftige Subumbrella anzulegen (*sbu*). An der Spitze der Knospe, wo sich später die Ocellarbulben bilden werden, zeigt sich eine ektodermale Wucherung. Der Ektodermüberzug des spätern Manubriums, welches wir bereits durch eine leichte Erhebung angedeutet sehen, ist gleichfalls noch vollkommen einschichtig (*ect'*); derselbe bezeichnet die künftige Keimstätte.

Nochmals hebe ich hervor, dass nicht nur das unterliegende Entoderm des sich empor wölbenden Spadix, in welchem auch hier DE VARENNE seine eizellenähnlichen Spermanutterzellen abbildet<sup>2)</sup>, noch ganz und gar einschichtig ist, sondern ebenso auch die übrige Entodermauskleidung der Knospe. Wenn Zellen vom Entoderm her nach der spätern Keimstätte gelangen sollten, so müssten sie in der That auf diesem und den vorhergehenden Stadien zu treffen sein<sup>3)</sup>, da solche Zellen aber auf Serien feinsten Schnitte durch diese Stadien niemals angetroffen werden, so ist eine entodermale Herkunft der männlichen Keimzel-

<sup>1)</sup> Und welche seiner Figur nach deutlich erkennbar sein müssten (Taf. XXXVII Fig. 3 und 4).

<sup>2)</sup> op. cit. Taf. XXXVII Fig. 5.

<sup>3)</sup> So verhält es sich denn auch bei der nahe verwandten *Hydractinia echinata*, deren Keimzellen aus dem Entoderm her in den Glockenkern wandern. Siehe WEISMANN: op. cit. p. 79.

len mit Sicherheit auszuschliessen. Ich bemerke, dass ich entscheidenden Werth hier auf Schnittserien gelegt habe, welche durch ein und dieselbe Knospe angefertigt worden waren, sodass also von einem Uebersehen primärer Keimzellen oder auch nur von Zellen, die man als solche verdächtigen könnte, keine Rede sein kann.

Sobald der Spadix etwa bis zur Hälfte seiner künftigen Höhe emporgewachsen ist, macht sich die erste Anlage des Hodens bemerkbar. Von den Ektodermzellen des Manubriums treten einige grösser und protoplasmreicher hervor (Taf. XIV Fig. 46 *kz*), sie zeichnen sich ferner vor den benachbarten Zellen durch eine differente Beschaffenheit ihrer Kerne aus, welche nicht nur grösser sind, sondern auch schärfer contourirt erscheinen als die Kerne der Nachbarzellen. Ihr Kernkörperchen ist gleichfalls ziemlich gross, stark tingirbar und wohl gegen die hellere Kernsubstanz abgesetzt. Dies sind die primären männlichen Keimzellen. Sie stehen anfangs noch in Reih und Glied mit den übrigen Zellen des Ektodermüberzuges am Manubrium und begrenzen wie diese die Glockenhöhle. Es scheint mir dies Verhältniss gleichfalls beachtenswerth zu sein. Wären die Keimzellen vom Entoderm her eingewandert, so würden sie schwerlich in Reih und Glied mit den Ektodermzellen des Manubriums stehen und an der Begrenzung der Glockenhöhle theilnehmen, sondern jedenfalls in der Tiefe des Ektoderms verharren, durch dessen überliegende Epithelzellen ohne Weiteres geschützt. So aber muss es erst nachträglich noch zur Bildung eines schützenden Hodenepithels kommen. Zwischen den Keimzellen können sich anfangs noch indifferente Zellen des Ektodermüberzuges befinden. In diesem Stadium ist derselbe also, obwohl er bereits die primären Keimzellen enthält, noch einschichtig. In der Nachbarschaft der Keimstätte erhalten seine Zellen einen epithelialen Character (*epz*).

Schon auf diesem Stadium zuweilen bemerkt man, wie die benachbarten Epithelzellen anfangen, die Keimstätte zu überwachsen, um das künftige Hodenepithel zu bilden (Fig. 46 *Hep*). Die Bildung eines Schutzepithels für das Keimlager findet demnach frühzeitig statt, und zwar geht sie aus von den der Keimstätte benachbarten Epithelzellen. Dieser Bildungsmodus des Hodenepithels dürfte für alle Medusen in Anspruch zu nehmen sein, deren Keimstätte ihre ursprüngliche Lage am Ektoderm des Manubriums bewahrt hat. Eine Umbildung schon differenzirter

Spermatoblasten an der Peripherie des Hodens zu einem schützenden Epithel darf man wohl für alle Fälle ausschliessen.

Das Entoderm des Spadix ist zur Zeit der frühesten Hodenanlage allerdings nicht mehr durchweg einschichtig, vielmehr macht sich an seinem distalen Ende eine Wucherung der Zellen (*W*) bemerkbar. Gerade am proximalen Ende aber, wo der Hoden sich bildet, ist das unterliegende Entoderm noch einschichtig, und Zellen, die etwa Keimzellen ähneln und in's Ektoderm auswandern könnten, sind in der Nähe der primären Bildungsstätte des Hodens durchaus nicht zu bemerken. Wie schon WEISMANN mit Recht betont hat, hängt die entodermale Zellwucherung am distalen Ende des Spadix auf diesen und den nächstfolgenden Stadien offenbar mit dem raschen Wachstum des Spadix zusammen.

Bald wird die Hodenanlage durch Vermehrung der primären Spermatoblasten mehrschichtig (Taf. XIV Fig. 47 *Ho*) und zeigt sich nun völlig vom Epithel (*Hep*) überwachsen. Die Keimzellen ändern bis zur Loslösung der Meduse ihren ursprünglichen Character nicht wesentlich, ihre weitere Entwicklung durchlaufen sie später, und die Reifung der Spermaelemente wird jedenfalls erst längere Zeit nach der Lösung eintreten. Bei den ältern zur Loslösung fast reifen Knospen (Taf. XIV Fig. 48) liegt der Hoden in Gestalt vier interradianaler Wülste am Manubrium, reicht aber nicht bis zum distalen Ende desselben. In den Radien setzt sich das Hodenepithel in das einschichtige Ektodermepithel des Manubriums fort (*epz*).

Wie wir gesehen haben, muss ich mich nach meinen Befunden den Angaben WEISMANN'S vollkommen anschliessen. Auch ich fand, dass die primären männlichen Keimzellen bei Podocoryne sich aus Ektodermzellen des jungen Manubriums differenziren, dass sie fortwährend ihre ektodermale Lage beibehalten, und dass auch eine etwaige Einwanderung vom Entoderm her nicht statt hat. Wie DE VARENNE zu seinen Irrthümern gelangte, ist mir nicht recht erklärbar, vielleicht hat derselbe junge weibliche Knospen vor sich gehabt.<sup>1)</sup> Seine Schilderungen aber von der ento-

<sup>1)</sup> Die weiblichen Keimzellen von Podocoryne differenziren sich allerdings im Entoderm und wandern später in's Ektoderm des sich emporwölbenden Manubriums aus. Da hierin die Angaben DE VARENNE'S von denen WEISMANN'S ebenfalls abweichen, so unterwarf ich auch weibliche Knospen einer näheren Prüfung und gelangte abermals zu einer Bestätigung der WEISMANN'Schen Resultate.

dermalen Lage des älteren Hodens, von der Reconstitution des unterliegenden Entoderms etc., wie er sie entsprechend übrigens auch für *Campanularia flexuosa* entwirft, muss ich in's Bereich der Phantasie verweisen.

An die bisher besprochenen Arten schliesse ich jene an, welche ich auf Uebereinstimmung in Bezug auf den allgemeinen Gang der Spermatogenese prüfte, ohne sie jedoch nochmals einer speciellen auf die Details dieser Vorgänge gerichteten Untersuchung zu unterwerfen.

### **Sertularella polyzonias.**

Die männlichen Geschlechtszellen, welche auf ihre Genese von WEISMANN untersucht wurden, differenziren sich im Entoderm des Stammes und der Aeste. WEISMANN hob auch zuerst hervor, dass im Gonangium ein eigentliches Gonophor im Sinne einer morphologischen Individualität hier nicht existirt, sondern dass der Blastostyl selbst die Geschlechtsprodukte enthält und zur Reife bringt. Oft liegen drei solcher Pseudogonophoren auf verschiedenen Entwicklungsstadien in einem Gonangium, junge Gonangien zeigen deren erst eines. Das unterste jener Gonophoren enthält Spermatoblasten, welche hinsichtlich ihrer Gestalt und Grösse, sowie der Beschaffenheit ihrer Kerne und des Zellkörpers durchaus an die jüngern Spermatoblasten der übrigen Campanularien erinnern. Aehnliche Keimzellen wie im jungen Hoden findet man im Entoderm des Stammes wieder, nur dass sie gewöhnlich jene hier noch an Grösse übertreffen. Die Gestalt der erwähnten Zellen deutet auf amöboide Beweglichkeit hin.

Die Spermatoblasten vermehren sich lebhaft auf dem Wege der Zweitheilung, verbunden mit indirecter Kerntheilung. Später im reifern Hoden machen sie gleichfalls die bekannte Umwandlung durch, welche durch erhöhte Farbstoffannahme der Kerne zum Ausdruck kommt, während das Protoplasma seine Tinktionsfähigkeit verliert. Vorher gewinnen sie auch hier durch die lebhaftere Farbstoffannahme bei schwächerer Vergrösserung ein granulirtes Aussehen und tingiren sich allmählig immer dunkler und gleichmässiger. Die Spermatozoen im reifern Hoden sind, wie dies auch von WEISMANN angegeben wurde, nesterweise gruppirt und in eine Art Stroma eingebettet, um dessen kugelige Maschenräume die Köpfchen sich ordnen. Die letzteren sind stabförmige Gebilde, deren Protoplasmafaden auf dem Präparat sehr schwer zur Anschauung zu bringen ist. Kernfiguren (sehr häufig fand ich

hier Aequatorialplatten) finden sich nicht nur zahlreich im Hoden selbst, sondern ich erblickte solche auch bei den noch im Entoderm des Stammes befindlichen Spermatoblasten, ein Zeichen, dass die primären Keimzellen sich bereits vermehren können, ehe sie in die Spermarien gelangen.

Der Hoden bleibt hier dauernd im Entoderm des Blastostyls, die Spermatoblasten durchlaufen dort ihre Entwicklungsstadien, ohne dass sie ins Ektoderm übertreten. Wenn die Keimzellen das Ziel ihrer Wanderung erreicht haben und das Spermarium im Blastostyl sich gebildet hat, grenzt es sich allerdings später gegen die untere, die Leibeshöhle des Blastostyls umschliessende Lage von endodermalen Geisselzellen ab, indem zwischen dieser und der Hodenmasse eine feine hyaline Membran abgeschieden wird, eine Art secundärer Stützlamelle. Obwohl der Hoden jetzt anscheinend zwischen Ektoderm und Entoderm zu liegen kommt, so liegt er doch eigentlich niemals ganz ausserhalb des Entoderms, indem zwischen den einzelnen Pseudogonophoren des Blastostyls, sie gegenseitig abgrenzend, eine Entodermlage von geringer Mächtigkeit erhalten bleibt. Das Ektoderm bildet hier gewöhnlich eine einspringende Falte. Sodann sind auch endodermale Zellen an der Peripherie des Hodens bemerkbar, ja es scheint, dass der junge Hoden auch noch von Entodermzellen durchsetzt wird, denn man sieht zuweilen zwischen den Spermatoblasten kleinere, oft lang gestreckte Zellen mit ziemlich blassen Kernen, kurz Zellen von anderem Habitus, als ihn die amöboiden Keimzellen mit ihren hier noch grösseren und lebhafter markirten Kernen zeigen. Von diesen entodermalen Zellen geht jedenfalls die Bildung des maschigen Stromas aus, worin später die Spermatozoen eingebettet liegen. Dasselbe beginnt sich schon auszubilden, noch ehe die Keimzellen ihre Entwicklungsphasen durchlaufen und Spermatozoen den Ursprung gegeben haben, so im mittleren, mit den dunkelkernigen Spermatoblasten angefüllten Hoden eines Schnittes, dessen Blastostyl 3 Pseudogonophoren verschiedenen Alters enthielt.

### **Plumularia echinulata.**

Plumularia echinulata erzeugt in ihren Gonangien sessile Gonophoren. Die männlichen Keimzellen differenzieren sich im Entoderm. Die Genese derselben, sowie die Entstehung der Gonangien und Gonophoren ist von WEISMANN<sup>1)</sup> näher erforscht und

<sup>1)</sup> WEISMANN, op. cit. p. 177.

geschildert worden. Die primären Hodenanlagen liegen in den obersten Stammgliedern, im Allgemeinen dem Alter nach angeordnet, die jüngeren weiter oben, die älteren weiter unten. Ueber ihnen entsteht die sog. Ektodermkuppe, welche den Anfang der Gonangienbildung bezeichnet. Die Keimzellen sind plasmareiche, lebhafter tingirbare Zellen spezifischen Characters, ihr wohlcontourirter Kern zeigt ein deutlich hervortretendes Kernkörperchen; der äusseren Form nach zu schliessen, sind sie zu dieser Zeit lebhaft amöboid. Trotzdem sie sich schon im Cönosarc stetig vermehren, nehmen sie vorerst nicht an Grösse ab. Während der Bildung des Gonangiums wandern die Keimzellen mit in dasselbe ein und sammeln sich an einer Stelle des Gonangiums wieder an, an der sich nun bald das Gonophor bildet. Schon im Beginn der Gonophorenbildung wandern die Spermatoblasten ins Ektoderm aus (vergl. WEISMANN). In den jungen Gonophoren behalten die Keimzellen ihre amöboide Beweglichkeit bei, sie haben ihr Aussehen und namentlich das ihrer Kerne noch nicht wesentlich verändert, doch büssen sie bei der weiteren Vermehrung nach und nach an Grösse ein. Zu gewisser Zeit treten die Spermatoblasten in jenes Stadium ein, auf welchem ihre Kerne den Farbstoff begierig aufnehmen. Sodann geben sie in rascher Vermehrung, von welcher der ganze Hodeninhalt mehr oder minder gleichmässig ergriffen wird, kleinen Spermatoblasten den Ursprung, welche schliesslich die Spermatozoenbildung veranlassen. Die Köpfchen scheinen hier eine mehr rundliche Form beizubehalten, wenigstens konnte ich langgestreckte oder biskuitförmig geschnürte auf den durchmusterten Präparaten nicht zu Gesicht bekommen.

Verschiedenen Stadien nach zu urtheilen, die mir auf Präparaten von *Plumularia halecioides* zu Gebote standen, schliesst sich diese Art in Bezug auf die Entwicklung der männlichen Keimzellen eng an die vorige an.

### **Gonothyraea Lovéni.**

Gonothyraea producirt in ihren Gonangien keine frei werdenden Medusen, sondern sog. Meconidien, d. h. festsitzende Medusen, in denen sich die Geschlechtsstoffe entwickeln. Auch sie wurde von WEISMANN<sup>1)</sup> auf die Herkunft der Keimzellen untersucht. Er gelangte bezüglich der männlichen Geschlechtszellen zu dem Resultate, dass dieselben im Cönosarc des Stockes, und

<sup>1)</sup> WEISMANN, op. cit. p. 137.

zwar im Entoderm sich differenziren, später aber in den ektodermalen Glockenkern einwandern. Die Keimzone liegt im Entoderm des Zweiges unterhalb der Knospungsstelle eines Gonangiums, aber die Keimzellen entstehen auch hier jedenfalls aus eingewanderten Ektodermelementen, Die histologische Entwicklung des Samens wurde von WEISMANN nicht näher erforscht.

Ich fand, dass die primären Spermatoblasten, so lange sie noch im Entoderm der Zweige und des Blastostyls junger Gonangien liegen, ungefähr denselben Anblick darbieten, wie die jüngsten, noch im Cönosarc befindlichen Keimzellen der von mir genauer untersuchten Campanularien. Sie sind plasmareich mit wohl contourirtem Kern und einfachem Kernkörperchen. Ihre Beschaffenheit deutet darauf hin, dass sie amöboid beweglich sind und im Stocke aufwärts wandern. Eine Vermehrung der Keimzellen muss bereits im Cönosarc stattfinden, im Entoderm des Blastostyls erscheinen dieselben schon ein wenig kleiner. Auch in der jungen Gonophorenanlage befinden sich die Spermatoblasten vorerst noch im Entoderm, dann aber wandern sie, wie dies von WEISMANN eingehender geschildert wurde, in den Glockenkern ein. In den Hoden der Gonophoren jüngerer Gonangien, oder in den jüngsten Hoden älterer Gonangien zeigen die Keimzellen noch dasselbe Aussehen und dieselbe Kernbeschaffenheit, wie im Entoderm des Blastostyls. Amöboid bleiben sie auch noch im Hoden. Betrachten und vergleichen wir weiter herangewachsene Gonophoren, so zeigt sich, dass das Spermarium an Volumen zunimmt, während die Keimzellen trotz starker Vermehrung nur ganz allmählig ein wenig an Grösse einbüßen. Ihre Beschaffenheit ändert sich dabei nicht wesentlich. Auf älteren Hoden aber üben die Spermatoblastkerne auch hier jene stärkere Anziehung auf Farbstoffe aus, wie wir dies bei anderen Formen kennen gelernt haben. Kernfiguren, welche auf indirecte Theilung hinweisen, sind in verschiedenen Gonophoren zu finden. In den Gonophoren, welche dem distalen Ende des Blastostyls näher stehen, bemerken wir den Hodeninhalt aus kleinen Spermatoblasten mit dunkeln Kernen und farblosem Protoplasma bestehend. An die Spitze des Gonangiums gerückte Meconidien kamen mir auf den Schnitten nicht zu Gesicht, und ich habe daher auch ganz reife Spermatozoen nicht erblickt. Dieselben wurden jedoch von BERGH<sup>1)</sup> abgebildet und

<sup>1)</sup> BERGH, Studien über die erste Entwicklung des Eies von *Gonothyrea Lovéni*. Morphol. Jahrbuch, Bd. V, 1879, Tafel IV, Fig. 22.

bestehen aus einem Filament mit biskuitförmig geschnürten Köpfchen, ähnlich denen der von mir eingehender geschilderten Campanularien. Auf den älteren Gonophoren von *Gonothyraca* ist eine feine Strahlung im Hoden sichtbar, welche, wie bei *Campanularia*, von der Stützlamelle ausgeht.

Mit ausnahmsweise zwittrigen Stöcken hat uns WEISMANN bekannt gemacht.

### **Cladocoryne floccosa.**

Die männlichen Geschlechtszellen dieser Corynide entstehen, wie WEISMANN berichtet, aus einem ektodermalen Glockenkern. Auf den jüngern Gonophoren zeigen die Spermatoblasten Kerne mit einem deutlich gegen die hellere Kernsubstanz abgesetzten Kernkörperchen. Später, wenn Gonophor und Hoden herangewachsen sind, erscheinen auch hier die Kerne der Keimzellen lebhaft dunkel gefärbt, während das Protoplasma von da ab die Fähigkeit verliert, Farbstoffe anzunehmen. Diese Spermatoblasten geben nun kleineren Zellen den Ursprung, welche ihrerseits in die Bildung von Spermatozoen eingehen. Beiderlei Keimzellen, die grösseren und ihre kleineren Abkömmlinge, kann man zuweilen in einem Gonophor bei einander treffen. Verdichtungsvorgänge scheinen auch hier, wie fast immer, in geringem Maasse bei der Köpfchenbildung mit ins Spiel zu kommen, wenigstens sind die Kerne der der Peripherie des Spermariums näher liegenden Zellchen fast immer ein klein wenig kleiner und intensiver gefärbt, ohne dass sich aber hierin eine schärfere Grenze zu den unterliegenden Particellen des fast reifen Hodens bemerken liesse. In dem der Peripherie genäherten Theile der reifen Hodenmasse geht schon die Umbildung der Kerne in die zapfen- oder birnförmigen Köpfchen vor sich, deren einseitigen Protoplasmasaum man hier und da fadenförmig ausgezogen sieht.

### **Eudendrium capillare.**

Die Gonophoren von *Eudendrium* sprossen am Ende von besonderen Blastostylen hervor. In jedem Gonophor bilden sich nach einander drei bis vier in Abständen hintereinander gelegene Hoden, die alle, mit Ausnahme des an der Spitze stehenden ersten Hodens, vom Entodermis Schlauch durchsetzt werden. Dieser ist durch die Stützlamelle gegen die Spermarien abgegrenzt. Die Lösung der Frage nach der Entstehung der männlichen Keimzellen wurde von WEISMANN bei einer anderen Art, *Eudendrium*

racemosum, in Angriff genommen. Ich beschränke mich hier auf dessen Darstellung zu verweisen <sup>1)</sup>).

Die Durchsicht der Präparate von *Eudendrium capillare* lehrte mich, dass die Spermatoblasten dieser Art eine ganz ähnliche histologische Entwicklung, wie die der übrigen bisher besprochenen Hydroideen durchlaufen. Die Keimzellen der jüngeren Hoden zeigen einen wohlgefärbten Protoplasmakörper mit hellerem Kern und ziemlich grossem, scharf hervortretendem Kernkörperchen. Später treten die Spermatoblasten in ein Stadium ein, in welchem sich die Kerne ziemlich gleichmässig dunkel färben, und ein Unterschied zwischen Kernkörperchen und hellerer Kernsubstanz nicht mehr nachzuweisen ist. Das Protoplasma bleibt nun ungefärbt. Zuweilen findet man in einem Hoden beiderlei Kernzustände neben einander, wenn der Hoden im Begriff war, von einem Stadium in das andere überzugehen, desgleichen Kerne von marmorirtem Aussehen, welche den Uebergang vermitteln. Man sieht dabei auch, dass mit der chemischen Umwandlung der Kernsubstanz eine geringe Verdichtung Hand in Hand geht, die dunkeln Kerne erscheinen ein klein wenig kleiner, als die hellen (letztere messen auf solchen Hoden 0,0038, erstere 0,0030 Mm.).

Auf weiter entwickelten Hoden, nachdem die Spermatoblastkerne jene Veränderung durchgemacht haben, bemerkt man neben den dunkeln Kernen zuweilen auch noch scheinbar multinucleoläre Zustände derselben. Dieser Verlust der Homogenität der Kerne dürfte ähnlich wie bei *Campanularia* mit der erneuten Theilung, welche die Spermabildung einleitet, in Zusammenhang stehen, und die scheinbaren Nucleolen dürften verbackenen Fadenbildungen entsprechen. In der That bemerkt man oft gestreckte und gebogene Gebilde darunter, und sodann findet man hier häufig Kerntheilungsfiguren, namentlich jene auffallenden Pol- und Aequatorialfiguren. Bei der weiteren lebhaften Vermehrung der Spermatoblasten resultiren kleinere Keimzellen mit kleinen dunkeln Kernen, welche später die Spermatozoen liefern, indem sich ihr Kern zu dem Köpfchen, der Protoplasmasaum dagegen zum fadenförmigen Schwanzfortsatz ausbildet. Besonders sind es die am intensivsten gefärbten kleinen Kerne auf reiferen Spermarien, die sich bereits ein wenig gestreckt und geschnürt haben und bei denen ein fadenförmiger Schwanzfortsatz wahrzunehmen ist.

---

<sup>1)</sup> WEISMANN, op. cit. p. 107.

### Hydractinia echinata.

Hydractinia echinata wurde gleichfalls von WEISMANN auf die Entstehung der Sexualzellen eingehend untersucht und beschrieben <sup>1)</sup>. Obwohl dieselbe medusoide Gonophoren erzeugt, deren Bildung durch einen ektodermalen Glockenkern vermittelt wird, so stellt doch hier, wie der genannte Forscher nachgewiesen hat, weder im weiblichen noch im männlichen Geschlecht der Glockenkern die Geschlechtsanlage dar, beiderlei Geschlechtszellen differenzieren sich vielmehr im Entoderm des Blastostyls und wandern erst nachträglich in die Knospe und deren Glockenkern ein. So lange die Keimzellen noch im Entoderm des Blastostyls und der Knospe liegen, zeigen sie einen wohl tingirbaren Protoplasmakörper, ihr Kern besitzt anfangs ein grösseres, deutlich hervortretendes Kernkörperchen. Einige wenige von ihnen aber besitzen Kerne, welche an jene anscheinend multinucleolären Kernzustände erinnern, und man darf wohl annehmen, dass die Keimzellen bereits im Entoderm in Vermehrung begriffen sind. In der That liesse schon die Menge derselben darauf schliessen. In jungen Hoden, in denen die Spermatoblasten ins Ektoderm übergetreten sind, nehmen die Keimzellen trotz ihrer lebhaften Vermehrung vorerst nicht an Grösse ab, bei der weiteren Entwicklung und Volumenvergrösserung des Spermariums aber büssen sie nach und nach, doch ganz allmählig, etwas an Grösse ein. Ihre sonstige Beschaffenheit verändern sie indess vorläufig nicht weiter, abgesehen davon, dass man hie und da im Hoden Kernzustände antrifft, welche an Theilung erinnern. Von Kernfiguren sind es auch hier Pol- und Aequatorialfiguren, welche man als am augenfälligsten am meisten findet. Später machen die Kerne der Spermatoblasten eine Umwandlung ihrer Substanz durch, welche sie lebhaft dunkel tingirt erscheinen lässt. Auch auf solchen Spermatarien lassen sich Anzeichen von Theilung auffinden. Diesmal nimmt der ganze Hodeninhalte ziemlich gleichmässig an der ferneren Vermehrung Theil, die mit beträchtlicher Verkleinerung der Spermatoblasten verknüpft ist. Dieselben stellen nunmehr kleine Zellchen mit hellem, ungefärbtem Protoplasma und dunklem Kern vor. Die Theilung muss sehr rasch hinter einander ablaufen, denn man trifft selten Hoden, welche noch beiderlei Spermatoblasten enthalten. Die kleinen Keimzellchen bilden sich später zu den Spermatozoen um, man sieht auf reiferen Gono-

---

<sup>1)</sup> op. cit. p. 73.

phoren schon einen Schwanzfortsatz von ihrem Protoplasma ausgehen. Ganz reife Hoden mit Spermatozocininhalt habe ich nicht erblickt, vielleicht wird das Sperma alsbald nach der Reife entleert.

### Schlussbetrachtung.

Die Darstellungen, welche ich in vorliegender Arbeit über die Spermatogenese der Hydroideen gegeben habe, weichen von den Schilderungen anderer Autoren in einigen wesentlichen Punkten ab. Im Gegensatz zu KOROTNEFF und BERGH fand ich, dass die Köpfcchen der Spermatozoen aus den Kernen der ehemaligen Spermatoblasten hervorgehen, nicht aber unabhängig von jenen entstehen. Die früher verbreitete Meinung, dass der Spermakern vom Protoplasma geliefert würde, ist wohl jetzt allgemein aufgegeben, diesbezügliche Angaben haben sich bisher immer als nicht ganz stichhaltig erwiesen. Freie Köpfcchenbildung im Plasma der Mutterzelle ist bei der Spermatogenese noch nirgends mit voller Sicherheit beobachtet worden<sup>1)</sup>. Die Kerne der Spermatoblasten betheiligen sich denn auch bei den Hydroideen an der Bildung der Spermatozooköpfenden.

Vielfach in Widerspruch befinden sich meine Angaben mit der neuerdings erschienenen, hier mehrfach erwähnten Abhandlung von DE VARENNE. Derselbe legt, wie bereits in der Einleitung dargethan wurde, besonderes Gewicht auf die Angabe, dass die Kerne der Keimzellen sich während der Entwicklung dieser nicht weiter veränderten. „Dans toute la durée du développement des spermatozoides, en prenant la cellule mère dès son début, le noyau n'a pas changé.“ Aus meiner Darstellung wird zur Genüge hervorgehen, dass diese Behauptung keineswegs zutreffend ist. Der Kern erleidet vielmehr mannigfache Veränderungen, ehe er in die Bildung des Köpfcchens eingeht, Veränderungen, die zum Theil schon durch die Vermehrung der Spermatoblasten gegeben sind oder auf der Umbildung des Kernes der zuletzt resultirenden kleinen Samenbildner zum Köpfcchen des Spermatozoons beruhen. Aber auch in Bezug auf seine Substanz

<sup>1)</sup> So hat NUSSBAUM neuerdings den Beobachtungen METSCHNIKOFF's und GROBBEN's beim Flusskrebbs eine andere Deutung zu geben versucht, darnach würden auch hier die Kerne der Spermamutterzellen an der Köpfcchenbildung theilnehmen. NUSSBAUM, Ueber die Veränderung der Geschlechtsproducte bis zur Eifurehung, p. 205.

erleidet, wie ich zeigte, der Kern Veränderungen und Umbildungen. Nach DE VARENNE sollen die Kerne der Spermamutterzellen im Verlauf der Keimzellenentwicklung sogar ihr Volumen nicht ändern, indessen sind die Köpfchen der Spermatozoen sehr klein zu nennen im Vergleich zu den Kernen der jüngeren Spermatoblasten (vergl. Taf. XII, Fig. 4, 12 etc.). Sodann schildert jener die Spermamutterzellen der Hydroideen als mehrkernige Gebilde. Dem kann ich wiederum nicht beistimmen. Die Spermatoblasten besitzen von Anfang an den Character individualisirter einkerniger Zellen und behalten denselben bei ihrer Vermehrung im Hoden bei. Diese Zellen zeigen bei manchen Formen eine grosse Selbstständigkeit, die sie anfangs nicht selten zur Ausführung von Wanderungen befähigt (Taf. XII Fig. 1, 2 etc.). Auch später in den Spermarien zeigen sie vielfach noch selbstständige Beweglichkeit (Fig. 4 a u. b etc.), während sie bei andern Formen dieselbe wenigstens auf den älteren Stadien annehmen dürften. Mehrkernige (und dann bei weitem am häufigsten nur zweikernige) Spermatoblasten kommen bei den Hydroideen nur ganz ausnahmsweise vor und sind wohl als aus irgend welcher Ursache nicht völlig durchgeführte Theilungsvorgänge aufzufassen. In dem oft citirten Werke beschreibt allerdings auch WEISMANN bei der Gattung *Corydendrium* mehrkernige Spermatoblasten. Jeder Spermatoblast soll schliesslich zu einer grossen, pyramidenförmigen, viele Kerne enthaltenden Riesenzelle heranwachsen. WEISMANN hat jedoch später auch hier Zellgrenzen gesehen, und ich konnte solche gleichfalls auf meinen Präparaten von *Corydendrium* bemerken, wenngleich dieselben hier schwieriger wahrzunehmen sind, als bei vielen andern Formen<sup>1)</sup>. Jede männliche Keimzelle ist eine einzelne Zelle mit gesondertem Protoplasmakörper und Kern (vergl. z. B. Taf. XII Fig. 4). Die Aehnlichkeit der primären männlichen Keimzellen mit jugendlichen weiblichen Keimzellen, wie sie bei den Hydroideen häufig sehr auffällt (*Pennaria*, *Tubularia* etc.), scheint im Thierreich weit verbreitet zu sein und gilt ja auch nach den Berichten LA VALETTE ST. GEORGE'S<sup>2)</sup> und anderer für die höheren Metazoen.

<sup>1)</sup> Die Absicht, *Corydendrium parasiticum* in den Kreis meiner specielleren Untersuchungen zu ziehen, musste ich wieder aufgeben, da die Stöcke, welche mir vorlagen, fast alle die gleichen Entwicklungsstadien zeigten. *Corydendrium* hat nämlich die Eigenthümlichkeit, dass die Gonophoren eines Stockes sich sämmtlich auf nahezu derselben Entwicklungsstufe befinden.

<sup>2)</sup> Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XV, p. 308.

Der Verlauf der Spermatogenese ist bei sämmtlichen von mir untersuchten Hydroideen etwa folgender:

„Die primären Spermatoblasten, welche sich aus den Urkeimzellen differenzirt haben und sich gewöhnlich von Anfang an durch charakteristisches Verhalten gegen die Reagentien, sowie durch Plasmareichthum und scharfe Kerncontouren auszeichnen, vermehren sich eine Zeit lang, ohne erheblich an Grösse abzunehmen<sup>1)</sup>. Wenn aber bei ihrer bedeutenden Vermehrung eine Grössenabnahme eintritt, geschieht sie vorerst nur ganz allmähig, so lange die Vermehrung der Keimzellen den Zweck hat, das Volumen des Spermariums zu vergrössern, d. h. so lange der Hoden wächst. Der Protoplasmareichthum der Keimzellen geht dabei verloren. Der Protoplasmakörper verringert sich im Verhältniss zur Grösse des Kerns immer mehr, so dass es auf entwickelten Hoden zuweilen den Anschein hat, als sei derselbe fast nur mit Kernen prall gefüllt. Immer aber ist noch ein spärlicher Protoplasmakörper der Keimzelle nachzuweisen, wie sich auch die Umgrenzung der Zelle constatiren lässt (Zellen mit zwei Kernen sind, wie erwähnt, seltene Ausnahmen). Später machen die Spermatoblasten eine Umwandlung ihrer Substanz durch, welche darin zum Ausdruck kommt, dass der Kern lebhaftere Anziehung auf die Farbstoffe auszuüben beginnt, sodass ein Kernkörperchen, welches sonst gegen die übrige hellere Substanz des Kernes wohl abgesetzt erschien, nicht mehr unterscheidbar ist, sondern der ganze Kern den Farbstoff begierig aufnimmt und völlig homogen erscheint. Eine geringe Verdichtung desselben dürfte hierbei mit in Betracht kommen. Dieser Umwandlungsprozess geht aus vom Kerngerüst, das sich vorher nach der Membran zurückzieht. Er wurde in seinen Einzelheiten bei *Tubularia* geschildert (p. 418 u. Taf. XIV, Fig. 41). In anderen Fällen, wo derselbe weniger gut erkennbar ist, zeigen die Kerne vor der Umwandlung ein grobgranulirtes Aussehen, indem man namentlich an der Membran des Kernes Chromatinklumpchen auftreten sieht, die an Ausdehnung gewinnen, bis sich schliesslich der ganze Kern gleichmässig färbt. Zu gleicher Zeit verändert sich das Protoplasma der Keimzelle und verliert seine bisherige Tinktionsfähigkeit. Möglich, dass beiderlei Um-

<sup>1)</sup> Es müssen also in dieser Zeit die bei der Theilung resultirenden Tochterzellen bald wieder die Grösse ihrer Mutterzellen erreichen, wie solches ja auch anderweitig der Fall ist. (Siehe FLEMING, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, p. 241 u. 242.

wandlungsprozesse in causalem Zusammenhange stehen, und dass Substanz vom Protoplasma her an den Kern abgegeben wird, die dort gewisse chemische Umsetzungen erleidet, wie solches auch anderwärts schon für das Wachstum der Kerne und Kerngerüste in Anspruch genommen worden <sup>1)</sup>).

Jene Eigenschaften von Protoplasma und Kern characterisiren auch die aus der weiteren Vermehrung hervorgehenden kleineren Spermatoblasten. Bei dieser Vermehrung, von welcher entweder der ganze Hoden oder doch grössere Parteen der Keimzellen, sei es gleichzeitig, sei es sehr rasch hintereinander, erfaßt werden, und welche die Einleitung zur Spermaproduction bildet, verkleinern sich die Keimzellen im Gegensatz zu früher erheblich <sup>2)</sup>). Die aus diesen Theilungen resultirenden kleinen Samenbildner liefern die Spermatozoen durch Umbildung ihrer Kerne zu Köpfchen und Streckung ihres vorerst sich mehr einseitig lagernden Protoplasmas zu Schwanzfäden. Die Spermatozoenköpfchen besitzen gewöhnlich ein starkes Lichtbrechungsvermögen, welches sich Hand in Hand mit der Umbildung der kleinen Spermatoblastkerne zu Köpfchen stärker zu erkennen giebt.

Die Kerntheilung der Keimzellen verläuft überall auf dem Wege der sog. indirecten Theilung; dieselbe konnte für alle Entwicklungsphasen constatirt werden, bei denen überhaupt Theilung zu erwarten ist (s. *Campanularia* etc.) und wurde bei allen von mir darauf untersuchten Gattungen und Arten angetroffen.“

Obwohl ich bei der Beurtheilung bezüglich des Vorkommens indirecter Theilung nur solche Bilder berücksichtigt habe, welche zweifellos als Kernfiguren zu deuten sind (Taf. XII Fig. 6, 14 etc. etc.), so habe ich doch bei manchen Arten gesehen, dass die indirecte Theilung häufig genug vorkommt, um die Annahme eines anderen Theilungsmodus vollkommen überflüssig erscheinen zu lassen. Ich habe aber guten Grund, anzunehmen, dass Theilungszustände noch häufiger zu constatiren sein würden, wenn nicht die Kleinheit der

---

<sup>1)</sup> FLEMMING, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, p. 241, letzter Abschnitt.

<sup>2)</sup> Die Grössenabnahme der Keimzellen während des Wachstums der Hodenmasse, ehe dieselben die geschilderte Umbildung eingehen, kann, wie z. B. die Vergleichung der Masse bei *Campanularia* ergibt, immerhin ziemlich beträchtlich sein; doch ist sie keine plötzliche, sondern eine allmälige, während später, sobald die Einleitung zur Spermaproduction beginnt, die Keimzellen sich plötzlich auffallend verkleinern.

Kerne eine Diagnose vielfach unsicher machte. Von anscheinend multinucleolären Kernzuständen, die auf manchen Hoden höchst wahrscheinlich auch zur Kerntheilung in Beziehung zu bringen sind, will ich deshalb hier gleichfalls absehen; auch ohne ihre Berücksichtigung ist das allgemeine Vorkommen indirecter Theilungen sicher gestellt. Die Keimzellen können sich bereits auf diesem Wege vermehren, ehe sie überhaupt noch in die Geschlechtspersonen eingetreten sind. Für die Annahme noch eines anderen Kerntheilungsmodus bei der Vermehrung der Spermatoblasten als der indirecten Kerntheilung, wie wir sie sonst kennen, fehlen hier directe Beweise. Bilder, welche an die von LA VALETTE und anderen geschilderte maulbeerförmige Kerntheilung erinnerten, habe ich in keinem einzigen Falle gesehen. Dagegen sind mir zuweilen langgestreckte und dabei seitlich geschnürte Kerne zu Gesicht gekommen, ohne dass dieselben irgend eine substantielle Anordnung zeigten, welche an das Bild einer Kernfigur gemahnt hätte. Wie FLEMMING<sup>1)</sup> hervorgehoben, sind solche Kerne aber noch keineswegs für die Annahme directer Kernzerschnürung beweisend. So lange die Verfolgung des Theilungsvorganges bei Kernformen, welche als Vorkommnisse von anderweitiger Theilung zu deuten versucht wurden, immer nur ein negatives Resultat ergiebt, erscheint auch die Annahme gerechtfertigt, die indirecte Theilung, wie sie ihrem Verlaufe nach bisher bekannt geworden, als beständigen und einzigen Theilungsmodus bei der Spermatogenese überhaupt zu betrachten, denn sie ist es, welche bis jetzt mit Sicherheit überall nachgewiesen wurde, wo die Vorgänge der Spermatogenese genauer verfolgt werden konnten. Maulbeerförmige Kerne habe ich bei den Hydroideen nie finden können.

Die Gestalt der Spermatozoenköpfchen ist bei den verschiedenen von mir untersuchten Formen nicht ganz die gleiche. Die Samenfäden der einen Hydroideen besitzen ziemlich langgestreckte stabförmige (Sertularella) oder seitlich eingeschnürte (Campanularia etc. Taf. XII Fig. 4) Köpfchen, bei anderen erscheinen dieselben gedrungener und sind mehr birnförmig gestaltet (Clava, Tubularia etc. Taf. XIII Fig. 28*b* und Taf. XIV Fig. 42*d*). In der Form der Spermatozoen finden sich indessen auch bei anderen einander nahestehenden Thiergruppen mancherlei Variationen. Dieselbe wird wohl immer von den specielleren Geschlechtsverhältnissen der betreffenden Gattung oder Art, der Beschaffenheit der

<sup>1)</sup> FLEMMING, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung.

Eier oder Eihüllen etc. etc. mit abhängig sein, wenn wir auch freilich nicht im Stande sind, für bestimmte Formen bestimmte Bedingungen anzugeben.

Die Hodenmasse ist bei Hydroideen, welche sessile Gonophoren hervorbringen, ausserordentlich voluminös. Wir sahen, dass es bei medusoiden Gonophoren zu einer oft vollständigen Ausfüllung und Verdrängung der Glockenhöhle durch das mächtig entwickelte Spermarium kommt. Die Zahl der Spermatozoen, welche ein Gonophor liefert, ist demnach eine sehr grosse. Auch diese ist ja abhängig von den Befruchtungsverhältnissen des Thieres, und die grosse Menge des Spermas braucht uns bei den fest-sitzenden Formen nicht Wunder zu nehmen. Die Spermatozoen derselben werden in das umgebende Seewasser entleert und dürften dort in grosser Zahl zu Grunde gehen, ohne ihrem eigentlichen Zwecke dienstbar zu werden. Die allermeisten Hydroidstöcke sind diöcisch, männliche und weibliche Geschlechtsindividuen halten sich also keineswegs in unmittelbarer Nähe auf. Die Schwierigkeiten, welche sich dem Zusammentreffen der Spermatozoen und Eier in den Weg stellen, werden durch die riesige Zahl der ersteren compensirt.

Die Spermatozoen und schon die kleinen Spermatoblasten des reiferen Hodens zeigen fast immer eine bestimmte Anordnung und liegen entweder zu Ketten oder doch sonst in mehr oder minder regelmässigen Zügen oder Gruppen geordnet. An der Peripherie reift der Hoden gewöhnlich am frühesten (*Tubularia* — vergl. Taf. XIV Fig. 35 u. f. — *Clava* etc.)<sup>1)</sup>. Die Köpfchen scheinen häufig der Peripherie zugewendet zu sein, bei *Sertularia* jedoch sind dieselben um Maschen eines Stromas gruppirt. Ein solches Stroma, sei es je nach Bau und Lage des Hodens ektodermaler oder entodermaler Natur, erscheint vielfach verbreitet, wenn auch nicht überall so mächtig entwickelt, wie bei *Sertularia*. In manchen Fällen kommt eine den reiferen Hoden durchsetzende Strahlung der Stützlamelle zur Ausbildung, welche die Samenzellen in Gruppen abtheilt (*Campanularia* etc.) oder eine solche Gruppenbildung wird durch tiefe Einsenkung des Epithels erreicht (*Corydendrium*).

Die Anwesenheit von Nesselzellen im Hoden von *Clava* wurde

---

<sup>1)</sup> FRAIPONT war bei *Campanularia angulata* zu einer gegentheiligen Ansicht gelangt, doch zeigt die Durchmusterung von Schnitten die Richtigkeit meiner Angaben.

von WEISMANN zuerst beobachtet, er vermuthet darin eine Schutz-einrichtung gegen einen diese Art speciell bedrohenden Parasiten. Das Experiment, welches er anstellte, spricht für diese Vermuthung.

Die Untersuchungen, deren Resultate ich in dieser Arbeit niedergelegt habe, mussten sich allerdings meistens auf Hydroidformen beschränken, welche keine freischwimmenden Medusen hervorbringen, allein sie erstrecken sich auf Arten der verschiedensten Gattungen und Familien, und da alle, von geringen Unterschieden abgesehen, im grossen Ganzen in Bezug auf den allgemeinen Verlauf der Spermatogenese übereinstimmen, wie different auch zeitliche und örtliche Entstehung der Geschlechtsprodukte, sowie Anlage und Bau der Gonaden bei den einzelnen Formen sein mögen, so darf ich wohl annehmen, dass sich erhebliche Abweichungen bei den freie Medusen erzeugenden Hydroideen nicht finden werden, und dass auch dort die männlichen Keimzellen Entwicklungs- und Umbildungsphasen durchlaufen werden, welche sich mit denen der gonophorentragenden Hydroidformen parallelsiren lassen. Weitere Untersuchungen werden dies lehren.

Zum Schlusse dieser Arbeit, welche auf dem zoologischen Institut der Universität Freiburg ausgeführt wurde, sei es mir gestattet, meinen hochverehrten Lehrern, Herrn Geh. Hofrath Prof. Dr. WEISMANN und Herrn Prof. Dr. GRUBER für die Liebenswürdigkeit, mit welcher sie mir jederzeit ihren Rath, sowie auch die Hilfsmittel des Instituts zur Verfügung gestellt haben, meinen tief empfundenen Dank auszusprechen.

Freiburg im Breisgau, Juli 1884.

---

## Tafelerklärung.

## Bezeichnungen:

<i>ect</i> = Ektoderm,	<i>sp</i> = Spadix,	<i>Ho</i> = Hoden,
<i>ent</i> = Entoderm,	<i>Glk</i> = Glockenkern,	<i>Hep</i> = Hodenepithel,
<i>entl</i> = Entoderm lamelle,	<i>Glh</i> = Glockenhöhle,	<i>G</i> = Gonophor,
<i>st</i> = Stützlammelle,	<i>sbu</i> = Subumbrella,	<i>kz</i> = Keimzellen,
<i>ps</i> = Perisarc,	<i>epz</i> = Epithelzellen,	<i>B</i> = Blastostyl.

## Tafel XII.

## Campanularia flexuosa.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Stammglied unterhalb eines jungen Gonangiums. Im Ektoderm liegen die primären Keimzellen (*kz*). Vergr. 460.

Fig. 2. Das oberhalb dieses Stammgliedes liegende junge Gonangium in seinem unteren Theile dargestellt. Primäre Keimzellen (*kz*) im Ektoderm des Blastostyls. Vergr. 460.

Fig. 3. Längsschnitt durch ein älteres Gonangium, Hoden fast aller Stadien, unten die jüngsten, oben die ältesten, enthaltend. *jG* = junges Gonophor, *ect'* = specielle Gonophorenhülle, *ect''* = gemeinsame Gonophorenhülle. Vergr. 150.

Fig. 4. Spermatoblastzellen aus Hoden verschiedener Entwicklungsstufen bei starker Vergrößerung dargestellt und Umwandlung der Kerne zu Köpfchen (*g*, *h*, *f*). Vergr. 1000.

Fig. 5. *a* Grössere und kleinere Spermatoblasten eines in der Weiterentwicklung begriffenen Hodens. *b* Durch Reagentien entstellte Spermatoblasten eines älteren Hodens. Vergr. 930.

Fig. 6. Kernfiguren und zweikernige Zellen, erstere durch Alkoholwirkung geballt. *a*, *b*, *e* u. *f* Vergr. 1000, *c* u. *d* schwächer.

Fig. 7. *a* Zweikernige Spermatoblasten älterer Hoden. *b* Kernfiguren aus einem älteren Hoden. Vergr. 1000. *d* Fadenknäuel im

Kern. Vergr. 1360. *c* Ebensolehe Kerne, deren Knäuel nicht mehr mit Sicherheit als solche erkennbar sind. Vergr. 1000.

Fig. 8. *a* Spermatozoen. *b* Spermatoblasten, der Umwandlung zu Spermatozoen nahe. Vergr. 1000.

Fig. 9. Peripherische Theile zweier Gonophoren, um die Länge einzelner Zellen des gemeinsamen Gonophorencpithels (*ect''*) zu zeigen.

#### *Opercularella lacerata.*

Fig. 10. Längsschnitt durch ein Stammglied, auf der einen Seite dargestellt. Keimzellen (*kz*) im Entoderm. Vergr. 450.

Fig. 11. Junges Gonangium, noch ohne Gonophor. Keimzellen (*kz*) im Entoderm. Vergr. 305.

Fig. 12. Keimzellen verschiedener Entwicklungsstadien und reife Spermatozoen (*g*, *h*). Vergr. 1000.

#### *Pennaria Cavolinii.*

Fig. 13. Junge Gonophorenknospe. Zellen des Glockenkernes noch indifferent. Vergr. 305.

Fig. 14. Kernfiguren. Vergr. 1000.

### Tafel XIII.

#### *Pennaria Cavolinii.*

Fig. 15. Junge Knospe, Glockenhöhle nicht mit getroffen. Die Elemente des Glockenkerns differenziren sich in Epithelzellen (*epz*) und primäre Keimzellen (*kz*). Vergr. 305.

Fig. 16. Querschnitt durch eine weiter entwickelte Knospe. Der Hoden (*Ho*) hat sich gebildet. Vergr. 305.

Fig. 17. Stück eines erwachsenen Gonophors. In den Kernen der Keimzellen treten Chromatinballen auf. Vergr. 460.

Fig. 18. *a* Stück eines erwachsenen Gonophors. Die Keimzellen haben eine chemische Umwandlung erfahren, ihre Kerne (nur diese eingetragen) ziehen den Farbstoff lebhaft und gleichmässig an. Vergr. 460. *b* Einzelne dieser Zellen stark vergrößert, Kerne gleichmässig dunkel, Protoplasmasaum farblos. Vergr. 1000.

Fig. 19. Stück eines erwachsenen Gonophors. Hoden mit kleinen Spermatoblasten erfüllt (nur die Kerne eingetragen). Vergr. 460.

Fig. 20. *a* Kleine Spermatoblasten eines älteren Hodens (siehe Fig. 19). *b* Spermatoblasten in die Spermabildung eingehend. *c* Sperma. Vergr. 1000.

## Clava squamata.

Fig. 21. Junge Gonophorenknospe im Längsschnitt. Vergr. 305.

Fig. 22. Junge Knospe. Die Zellen des Glockenkerns differenzieren sich in Keimzellen (*kz*) und Epithelzellen, welche letztere Subumbrellarepithel (*sbu*) und Hodenepithel (*Hep*) liefern. Vergr. 305.

Fig. 23. Gonophor mit wohl entwickeltem Hoden; Keimzellen haben schon an Grösse abgenommen. Vergr. 450.

Fig. 24. Gonophor mit Hoden, dessen Spermatoblasten bereits eine chemische Umwandlung erfahren haben und dunkelgefärbte Kerne zeigen (nur diese eingetragen). An der Spitze senkt sich das Hodenepithel gegen den Spadix ein. Vergr. 450.

Fig. 25. *a* Spermatoblasten eines älteren Hodens, wie er dem Stadium der vorigen Figur entspricht. *b* Spermatoblasten des unmittelbar vorhergehenden Stadiums, sie sind im Begriff, die chemische Umwandlung einzugehen. Vergr. 930.

Fig. 26. Stück eines Hodens, dessen Spermatoblasten am Rande bereits kleineren Abkömmlingen den Ursprung gegeben haben. Vergr. 450.

Fig. 27. *a* Stück eines älteren Hodens. Vergr. 460. *b* Kleine Spermatoblasten in kettenförmigem Zusammenhang. *c* Kleine Spermatoblasten. Vergr. 930.

Fig. 28. *a* Die kleinen Spermatoblastkerne beginnen sich zu strecken und birnförmige Gestalt anzunehmen. Protoplasma zieht sich in die Länge. *b* Spermatozoen von Clava. Vergr. 1000.

Fig. 29. *a* Knäuel und anscheinend multinucleoläre Kerne. *b* Kernfiguren. Vergr. 1000.

## Tubularia mesembryanthemum.

Fig. 30. Junge Knospe, Glockenkern noch solid. Vergr. 200.

Fig. 31. Junge Knospe. Im Glockenkern tritt eine Glockenhöhle auf (auf dem Schnitt nicht völlig getroffen, sondern durchscheinend). Vergr. 305.

Fig. 32. Querschnitt einer jungen Knospe. Zellen des Glockenkerns scheiden sich in Epithelzellen (*epz*) und Keimzellen (*kz*), zwischen letzteren noch indifferenten Glockenkernzellen (*z*). Vergr. 305.

Fig. 33. Weiter entwickeltes Gonophor im Längsschnitt (Spadix nicht in der ganzen Länge getroffen). Hoden und sein Epithel haben sich gebildet. Zwischen Hodenepithel und Subumbrellarepithel sieht man Reste der Glockenhöhle. Vergr. 200.

Tafel XIV.

*Tubularia mesembryanthemum.*

Fig. 34. Die Keimzellen gehen eine chemische Umwandlung ein. Dieselbe hat in der inneren Zone des Schnittes begonnen, die Kerne erscheinen dort grobgranulirt ( $kz$ ), in den äusseren Lagen ist sie vollendet, und die Kerne tingiren sich gleichmässig lebhaft ( $kz'$ ). Vergr. 450.

Fig. 35. Stück eines Hodens. In der tieferen, dem Spadix näher liegenden Zone bemerkt man die grösseren Spermatoblasten ( $kz'$ ) mit den dunklen Kernen, in der äusseren Zone kleinere Keimzellen ( $kz''$ ). Vergr. 450.

Fig. 36. Stück eines Hodens. Die innere Lage enthält gleichfalls noch grössere Spermatoblasten ( $kz'$ ), der äussere Mantel bereits nahezu reife Spermatozoen ( $kz'''$ ).

Fig. 37. Stück eines Hodens, Keimzellen von dreierlei Grösse enthaltend ( $kz'$ ,  $kz''$ ,  $kz'''$ ), die kleinsten ( $kz'''$ ) intensiv gefärbt und stark lichtbrechend.

Fig. 38. Stück eines Hodens mit dreierlei Keimzellen. Die innere Lage ist im Begriff, ihre chemische Umwandlung zu vollenden, während die äussere bereits kleinen Spermatoblasten den Ursprung gegeben hat.

Fig. 39. Stück eines Hodens mit dreierlei Spermatoblasten. Der äussere Mantel der grösseren dunkelkernigen Spermatoblasten ist im Begriff, in die nächstfolgende Entwicklungsphase einzugehen und kleineren Keimzellen den Ursprung zu geben, welche man schon gruppenweise unter ihnen bemerkt ( $kz''$ ).

Fig. 40. Hoden mit dreierlei Spermatoblasten, welche zonal aufeinander folgen, die jüngsten der Peripherie zunächst.

Fig. 41. Umwandlung der Spermatoblastkerne. Zeiss  $\frac{1}{8}$  homogene Immersion.

Fig. 42. Spermatoblasten reifender Hoden ( $a$ ,  $b$ ,  $c$ ) und Spermatozoen ( $d$ ). Vergr. 690.

*Podocoryne carnea.*

Fig. 43. Sehr junge Gonophorenknospe, aus Ektoderm und Entoderm bestehend. Letzteres überall einschichtig. An der Spitze des Ektoderms eine Wucherung ( $W$ ), welche den Anfang der Glockenkernbildung bezeichnet. Vergr. 450.

Fig. 44. Junge Knospe. Glockenkern und Glockenhöhle haben sich gebildet. Entoderm überall einschichtig. Vergr. 450.

Fig. 45. Etwas ältere Knospe. Subumbrella beginnt sich anzulegen. Entoderm der ganzen Knospe einschichtig. Vergr. 450.

Fig. 46. Manubrium einer Knospe. Am Ektodermüberzug desselben treten einige Zellen durch differente Beschaffenheit vor den übrigen hervor (*kz*), die künftigen Keimzellen. Die benachbarten Epithelzellen des vorerst noch einschichtigen Ektodermüberzuges fangen schon an, die Keimstätte zu überwachsen (*Hep*). *W* = Wucherung am distalen Ende des Spadix. Vergr. 460.

Fig. 47. Knospe mit Hodenanlage (*Ho*) am proximalen Theile des Manubriums (Schnitt nicht genau interradianal), welche vom Hodenepithel (*Hep*) überzogen wird. *Oc* = Ocellarbulben. *R* = Ringgefäß. *ms* = Muskeln. *v* = Velum. Vergr. 460.

Fig. 48. Etwas ältere Knospe im Querschnitt, zur Hälfte dargestellt. Hodenwülste in den Interradien des Manubriums. *t* = Tentakeln (eingestülpt). *r* = Radiärgefäß. Vergr. 450.





Fig. 15.



Fig. 16.

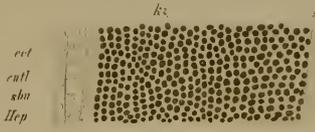
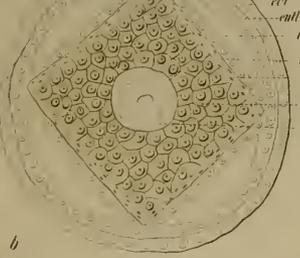


Fig. 18.

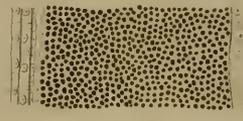


Fig. 19.



Fig. 21.

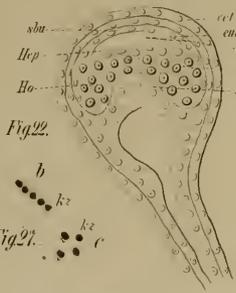


Fig. 22.

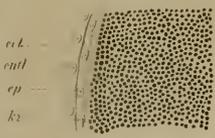


Fig. 23.



Fig. 24.

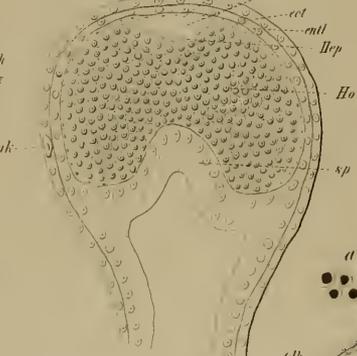


Fig. 25.

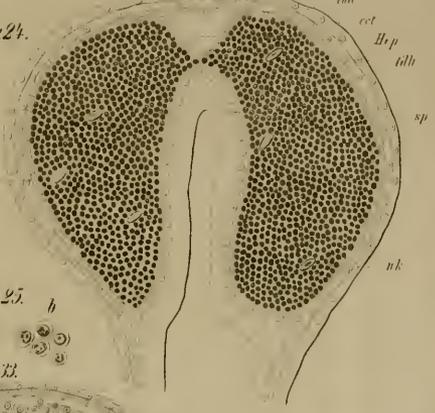


Fig. 26.

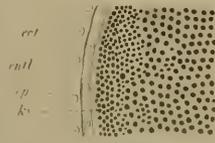


Fig. 27.

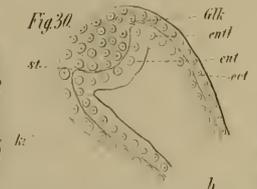


Fig. 28.

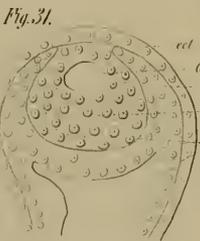


Fig. 29.

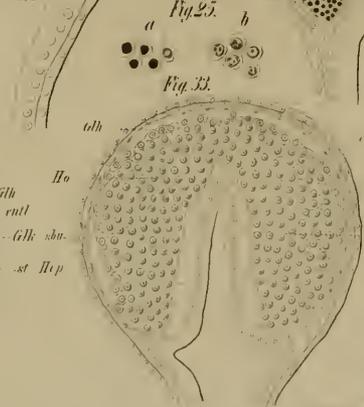


Fig. 30.

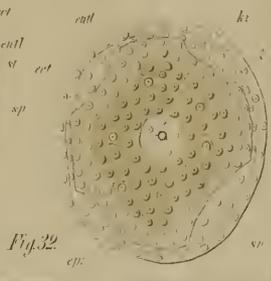


Fig. 31.

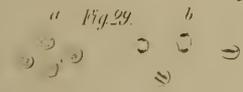
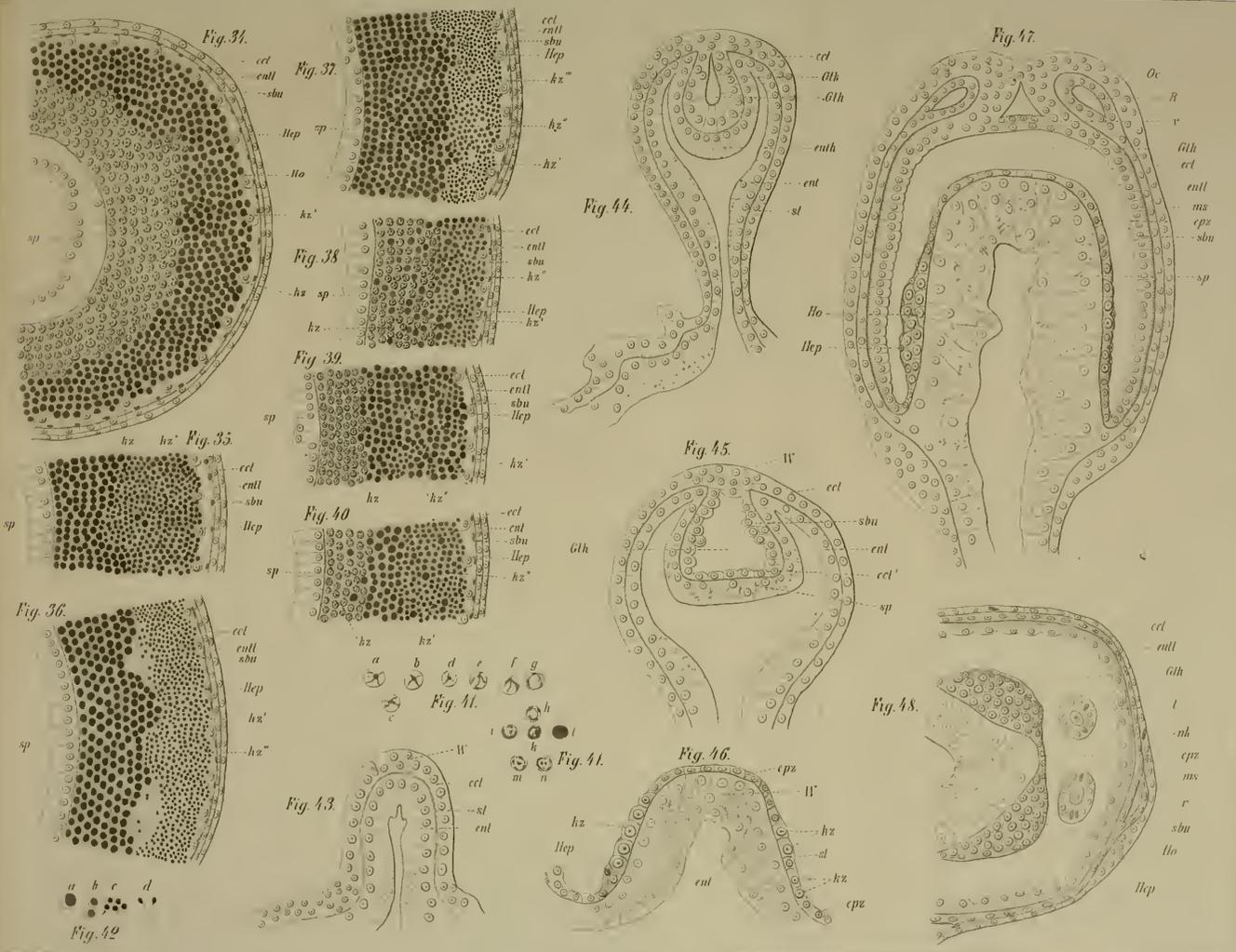


Fig. 29.





# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [NF\\_11](#)

Autor(en)/Author(s): Thallwitz Joh.

Artikel/Article: [Ueber die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroideen. 385-444](#)