

Die Entstehung der Knospe bei *Hydra*.

Von **Jovan Hadži**, Agram (Zagreb).

(Mit zwei Tafeln.)

Die Frage nach der Entstehung der Knospe bei *Hydra* wird allgemein als gelöst angesehen. Wir verstehen unter dieser Frage das genetische Verhältnis der beiden Körperschichten der Knospe zu jenen des Muttertieres. Der Satz, daß bei *Hydra* geradeso wie bei allen übrigen Hydroidpolypen die Knospe nichts weiter ist, als eine Ausstülpung der beiden Körperschichten des Muttertieres, ist allgemein verbreitet und wird auch gelehrt. Das Ektoderm der Knospe entsteht aus dem Ektoderm des Muttertieres und dasselbe gilt für das Entoderm.

In der neueren Literatur findet man nur eine Angabe, die der herrschenden Meinung widerspricht, und dieser hat man keinen Glauben geschenkt. Es ist dies die Arbeit von LANG (14), mit einem Vorworte von WEISMANN versehen.

Auf ganz theoretischem Wege (Verteilung des Idioplasmas im Körper der Hydroiden) kam WEISMANN zu dem Postulate, daß die Knospen nur aus dem Ektoderm des Muttertieres entstehen dürfen (ebenso wie das WEISMANN für Geschlechtszellen forderte). LANG hat dies auch durch Untersuchung bestätigt. Für einige Hydroidformen (*Hydra*, *Eudendrium* und *Plumularia*) beschrieb LANG die Knospung kurz folgendermaßen: Nur das Ektoderm gibt das Material für die Bildung der Knospe ab, das Entoderm des Muttertieres ist dabei gar nicht beteiligt. Die Darmhöhle der Knospe gelangt zur Kommunikation mit jener des Muttertieres durch eine Dehiszenz der Stützlamelle und des mütterlichen Entoderms. Die der Arbeit beigelegten Abbildungen waren sehr wenig überzeugend.

Es hat nicht an Widerspruch gefehlt. Gleich danach trat BRAEM (1) gegen die Arbeit von LANG auf. Auf Grund eigener Untersuchung und einer scharfen Kritik der Arbeit LANGS verwarf BRAEM die von LANG geschilderte Entstehungsweise der Knospen

der Hydropolyphen und stellte die alte Auffassung wieder in ihre Rechte. BRAEM sah nie die Stützlamelle schwinden und auch das Entoderm des Muttertieres wird nicht, nach ihm, an der Stelle, wo die Knospe entsteht, resorbiert. Zwischen den beiden Körperschichten der Knospe und des Muttertieres besteht fortwährend eine vollkommene Kontinuität. Es soll bemerkt werden, daß BRAEM nur ganz rohe Textabbildungen als Belege bringt.

Etwas später hat SEELIGER (17) für *Eudendrium* und *Obelia* in Übereinstimmung mit BRAEM gezeigt, daß die Knospe nur eine Ausstülpung beider Körperschichten ist, und nimmt dasselbe auch für *Hydra* an.

Die Auffassung LANGS ist ganz allgemein fallen gelassen worden, wie man aus Zusammenfassungen (CHUN in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches) und Lehrbüchern (CLAUS-GROBBEN, Lehrbuch der Zoologie, HERTWIG etc.) sehen kann.

Durch meine Befunde an *Hydra* bin ich aber genötigt, die Knospung bei *Hydra* (ich bemerke wohl: nur bei *Hydra*) anders aufzufassen, als es allgemein geschieht, auch anders als es LANG getan. Im folgenden werde ich das über die Entstehung der Knospe bei *Hydra* an Schnitten Gesehene rekonstruieren und noch andere Beobachtungen, insbesondere über die sogenannten indifferenten Zellen, die dabei eine große Rolle spielen, daran anknüpfen. Im allgemeinen Teile wird die Bedeutung der Befunde zur Besprechung kommen.

Spezieller Teil.

Als Untersuchungsobjekt diente die gewöhnliche braune *Hydra* (*Hydra fusca* L.). Es unterliegt kaum einem Zweifel, daß sich auch die übrigen Hydraarten, was die Entstehungsart der Knospe anbelangt, gleich der braunen *Hydra* verhalten. Die braune *Hydra* hat insbesondere gegenüber der grünen *Hydra* den Vorteil, daß ihre Zellelemente verhältnismäßig groß sind, was bei der hier zu behandelnden Frage von Wichtigkeit ist. Noch ein anderer Umstand läßt die braune *Hydra* für unsere Untersuchungszwecke günstiger erscheinen, nämlich der, daß bei der braunen *Hydra* gewöhnlich 2 bis 3 Knospen verschiedenen Alters auf einmal anzutreffen sind. Nachdem die Stellung der nacheinander sich entwickelnden Knospen eine regelmäßige ist, kann man auf Grund dessen die jüngsten Stadien der Knospenentstehung leicht auffinden.

Die Tiere wurden in halb kontrahiertem Zustande mit Sublimat-eisessig fixiert und in Schnittserien zerlegt. Als zweckmäßigste

Färbung hat sich jene HEIDENHAINS mit Eisenhämatoxylin erwiesen. Bei entsprechender Differenzierung mit Eisenalaunlösung bleiben die sogenannten indifferenten Zellen tief gefärbt, die Muskel-epithelzellen hingegen werden hell, dadurch werden auch die Grenzen der beiden Zellgattungen leicht sichtbar. Es wurde nur an Längsschnittserien untersucht. Alle Zeichnungen sind mit dem Zeichenapparat (ABBE) angelegt.

Es wird von Vorteil sein, der Darstellung der Entstehungsweise der Knospe eine kurzgefaßte Beschreibung der Histologie der Knospungszone vorzuschicken.

Das Ektoderm besteht aus großen euepithelialen Muskelepithelzellen, die auf der freien Fläche eng aneinander schließen, sonst aber ein kompliziertes Lückensystem zwischen sich lassen. Darin finden Platz die zahlreichen tekti- und basiepithelialen Zellelemente. Es sind dies die Nesselzellen (in der Knospungszone nicht sehr häufig), Nesselbildungszellen, Nervenzellen, Nervensinneszellen und die indifferenten Zellen. Die letzten sind in großer Menge vorhanden und werden oft in Teilung getroffen. Die indifferenten Zellen sind die nicht differenzierten embryonalen Bestandteile der Körperschichte nach außen von der Stützlamelle und bilden das eigentliche interstitielle Zellager.

Im Entoderm finden wir, abgesehen von den selten vorkommenden basiepithelialen Elementen, in der Knospungszone nur Nährmuskelzellen und die tektiepithelialen Eiweißdrüsenzellen. Beide Zellarten sind hoch differenziert.

Das erste Zeichen einer beginnenden Knospenbildung tritt im Ektoderm auf (Taf. I, Fig. 1). Es ist die reichliche Anhäufung der indifferenten Zellen, die sich durch lebhafte Teilungen vermehren. Geradeso fängt nach CHUN (6) die Knospenbildung bei den Margeliden an. Im Gegensatz dazu finden wir bei den bis jetzt untersuchten Seehydroiden (ich selbst habe es an Schnitten von *Syncoryne* beobachtet), daß die Knospungsstelle am Epithel selbst zu erkennen ist: die Epithelzellen sind plasmareich und dicht gedrängt, sie vermehren sich durch Teilung, die indifferenten Zellen spielen keine Rolle.

Die Knospenbildungsstelle ist auch dadurch ausgezeichnet, daß sich da, und zwar mehr an der Peripherie, nur wenige Nesselbildungszellen vorfinden. Unter den indifferenten Zellen sieht man solche von verschiedener Größe. Ein Schwinden der Muskelfasern (also eine

Rückbildung der Muskelepithelzellen) ist nicht beobachtet worden; ebensowenig sind Teilungen der Muskelepithelzellen in den ersten Stadien der Knospentwicklung zur Beobachtung gelangt.

Das Entoderm zeigt gar keine Veränderung. Auch hier ist weder eine Teilung noch eine Rückbildung beobachtet worden. Auch die Stützlamelle zeigt keine Veränderung.

Ein etwas späteres Entwicklungsstadium, wo die Knospungsstelle auch schon äußerlich durch eine leichte Ausbuchtung kenntlich geworden ist, zeigt folgendes:

Im Ektoderm sind die großen, leicht kenntlichen Kerne der Muskelepithelzellen im Ruhezustand geblieben (die Grenzen der Muskelepithelzellen sind nicht gut sichtbar). Zwischen solchen Kernen findet man kleinere intensiver sich färbende Kerne, die auch von tiefer gefärbtem Plasma umgeben sind (Taf. II, Fig. 2). Bei genauer Prüfung mehrerer Schnitte einer Serie kommt man zur Überzeugung, daß diese neuen Epithelzellen aus indifferenten Zellen entstanden sind und daß sich dadurch die Oberfläche des Epithels vergrößert hat (als Folge tritt die Ausbuchtung nach außen auf, die Stützlamelle macht die Ausbuchtung natürlich mit).

Man sieht schon größer gewordene indifferente Zellen, wie sie sich gegen die Oberfläche zu förmlich drängen, einige sind schon zur Oberfläche gelangt und sind noch immer deutlich als indifferente Zellen zu erkennen (Taf. II, Fig. 2, 6, 8). Alle Übergänge von rein basiepithelialen indifferenten Zellen bis zu jungen Epithelzellen, vorläufig ohne Muskelfasern, sind zu beobachten. Durch ihre starke Vermehrung drängen die indifferenten Zellen die alten Muskelepithelzellen auseinander und keilen sich zwischen dieselben ein; einige erreichen auch die Oberfläche und werden selbst zu Epithelzellen. So möchte ich mir den Vorgang aus dem Gesehenen rekonstruieren.

Diese sozusagen Intussuszeption von indifferenten Zellen geschieht nicht nur in der Mitte der Knospenanlage (an der „Vegetationsspitze“), sondern im ganzen Umfange derselben. In den ersten Entwicklungsstadien geht das Einkeilen neuer Zellen in das Epithel allerdings in der Mitte am häufigsten vor sich, wie denn überhaupt in erster Zeit die meisten indifferenten Zellen sich in der Mitte der Knospenanlage befinden, einen ganzen Haufen bildend; später verteilen sie sich mehr auf die ganze Knospenanlage.

Wenden wir uns jetzt der Betrachtung des Entoderms zu. Vorher soll bemerkt werden, daß die Stützlamelle wie zuvor vorhanden ist. Als bald treten auch im Entoderm Veränderungen

auf; man sucht aber vergeblich nach Teilungsfiguren, wenigstens in den ersten Entwicklungsstadien der Knospenbildung. Das Epithel gewinnt merklich an Fläche. An gelungenen Präparaten wird man bald ins reine kommen, wieso es dazu kommt.

Die früher im Entoderm so seltenen indifferenten Zellen werden jetzt am Knospungsterritorium viel häufiger angetroffen. Sie sind aber nicht durch Vermehrung einzelner von früher her im Entoderm vorhandener indifferenten Zellen entstanden. Eine Teilung der indifferenten Zellen findet man im Entoderm zunächst nicht. Die indifferenten Zellen wandern vielmehr aus dem Ektoderm, die Stützlamelle durchbohrend (Taf. I, Fig. 1, 2, 3, 4, 5, 6), gleich den Geschlechtszellen vieler Seehydroiden und den Nesselzellen bei *Tubularia*, in das Entoderm. Da ja verhältnismäßig viele Zellen hinüberwandern, sind verschiedene Momentbilder dieser Wanderung nicht selten zu sehen. Es sind da Bilder, wie zum Beispiel eine indifferente Zelle, die noch außerhalb der Stützlamelle liegt, gerade einen pseudopodienartigen Fortsatz in dieselbe vorgestreckt hatte, dann solche, in welchen der Kernteil der indifferenten Zelle in der Stützlamelle selbst steckt, endlich solche, wo der Kern und der größte Teil des Zelleibes schon innen von der Stützlamelle gelegen sind, ohne weiteres aufzufinden (Taf. I, Fig. 1, 3, 4, 5, 6).

Ich schließe, weil es direkt *intra vitam* zu beobachten kaum möglich sein dürfte, aus den gesehenen Bildern, daß es eine rein aktive Bewegung ist, durch welche die indifferenten Zellen aus dem Ekto- in das Entoderm gelangen, geradeso wie es bei den wandernden Nesselzellen sein dürfte.

Was das Wachstum des Entodermepithels anbelangt, sind hier dieselben Vorgänge wie im Ektoderm der Knospe zu beobachten. Die eingewanderten indifferenten Zellen wachsen heran und haben eine Stellung mit ihrem Längsdurchmesser senkrecht zur Stützlamelle eingenommen (Taf. I, Fig. 2, 6). Sie drängen sich dabei zwischen die alten Nährmuskelzellen hinein und werden selbst zu solchen.

Die Kerne solcher junger Epithelzellen bleiben zunächst einige Zeit kleiner als es jene der alten Nährmuskelzellen sind, wodurch sie auch später, solange sie nicht die Größe jener der alten Nährmuskelzellen erreicht haben, zu erkennen sind. An der Basis der Knospe (am Übergang vom Knospenepithel in jenes des Muttertieres) sieht man dann zwischen den alten heller gefärbten größeren Kernen kleinere, dunklere, neue Kerne. Auch das Plasma der neuen Epithelzellen ist zunächst dunkler gefärbt und solider als jenes der alten Nährmuskelzellen. Bald treten aber im Plasma Nahrungsballen

(Eiweißkügelchen, Fett) auf und es bietet sich dann so ziemlich dasselbe Bild, wie bei dem Plasma alter mütterlicher Zellen (Taf. I, Fig. 6). Neue Drüsenzellen treten in den jüngsten Stadien noch nicht auf.

Durch Einwandern der indifferenten Zellen aus dem Ektoderm vergrößert das Entodermepithel seine Oberfläche und kann die Ausbuchtung mitmachen. Als aktives Element bei dieser Ausbuchtung wirken nur die ursprünglich im basalen Gebiet des Ektoderms (dem interstitiellen Zellager) liegenden indifferenten Zellen. Den Anfang macht das Ektoderm. Es scheint uns wahrscheinlich zu sein, daß auch bei weiterer Ausbuchtung beider Körperschichten das Ektoderm die führende Rolle spielt, es bilden sich in beiden Epithelien Zug- beziehungsweise Druckverhältnisse, die dann durch das Nachwachsen des Entoderms ausgeglichen werden. (Im Ektoderm hauptsächlich Druck, im Entoderm Zug, die grobe Struktur des Plasmas würde dafür sprechen. Doch das nur nebenbei.)

Als Fazit der Beobachtungen an jungen Knospenanlagen von *Hydra* wäre hervorzuheben: Die Hauptrolle spielen die zuerst im Ektoderm (richtiger: interstitiellen Zellager) befindlichen indifferenten Zellen. Durch die Aktivität derselben kommt die Knospe zustande. Das ektodermale und entodermale Epithel des Muttertieres wird an der Knospungsstelle durch indifferente Zellen, die sich zwischen die alten Zellen einkeilen, verjüngt und zum Wachstum fähig gemacht. Die Muskel epithelzellen des Ektoderms wie die Nährmuskelzellen des Entoderms scheinen zu weit spezialisiert, differenziert zu sein, als daß sie imstande wären, das Material für die Knospe abzugeben.

Ich will hier noch einschalten, daß in dem Ektoderm des stielartigen Fußes von *Hydra*, der bei solchen Hydren, welche schon einige Knospen produziert haben, besonders lang ist, sehr wenige indifferente Zellen zu finden sind, und davon sind die meisten bestimmt, Nesselkapseln zu produzieren. Der lange Fußteil solcher Hydren zeigt Degenerationszeichen, die Epithelzellen werden „marklos“, es bleiben von ihnen bloß Kerne und eine dünne häutige Zellwand übrig. Ich habe weiterhin beobachtet, wie sich ein solcher Fußteil vom übrigen Hydraleibe durch quere Einschnürung ablöst. Bei vielen Hydren mit langem Fußteil (das heißt bei solchen, die viele Knospen produziert haben) fällt derselbe bei der Fixation ab. Das führe ich als Indizium dafür an, daß die alten Muskel epithelzellen sich nicht rückzudifferenzieren vermögen, was im Einklange mit der vorgebrachten Entstehungsursache der Knospe von *Hydra* steht.

Verfolgen wir nun weiter die Ausbildung der Knospe. Das eigentümlichste an der Entstehung der Knospe von *Hydra* ist zwar schon am Anfang derselben geschehen (die Aktivierung der indifferenten Zellen des Ektoderms), aber auch im weiteren Verlaufe der Ausbildung der Knospe kommt manches Erwähnenswerte vor.

Die Knospe wächst nicht bloß an ihrer Spitze (obwohl hier am ausgiebigsten), sondern in ihrem ganzen Umfange. Die indifferenten Zellen treten einzeln und nicht in Haufen in die Epithelien ein. Die Stützlamelle bleibt auch weiterhin unaufgelöst; die durchwandernden indifferenten Zellen zerstören nicht die Stützlamelle (weil sie eben immer nur einzeln wandern). Von den neu entstehenden Epithelzellen muß offenbar neue Stützlamellensubstanz ausgeschieden werden.

Im Ektoderm ist die weitere Umwandlung von indifferenten Zellen in Muskelepithelzellen unverkennbar. Man kann leicht an den verschieden aussehenden indifferenten Zellen erkennen, wozu sie sich herausbilden werden, ob zu Nesselzellen oder Muskelepithelzellen. In etwas vorgeschrittenen Stadien der Knospenausbildung kann man hie und da sich teilende Muskelepithelzellen finden (Taf. I, Fig. 6), es sind dies zweifellos die jungen, aber aus indifferenten Zellen entstandenen. Die durch Teilung der jungen Muskelepithelzellen bedingte Vergrößerung des Epithels kann nach dem Beobachteten keine irgendwie ins Gewicht fallende sein. Die Umwandlung der indifferenten Zellen in die Muskelepithelzellen bleibt auch weiter die Hauptquelle für das Wachstum des Epithels.

Die indifferenten Zellen vermehren sich fortwährend und ersetzen dadurch ihr Kontingent, das sich durch ihre Umwandlung in spezialisierte Zellarten sonst vermindern würde. Daß die indifferenten Zellen eigentlich keine Epithzellen sind, sieht man auch daraus, daß bei der Teilung die Teilungsfigur (Spindel) in ihrer Stellung zum Epithelium gar keine Regelmäßigkeit aufweist (Taf. I, Fig. 2). Erst durch ein Einverleiben in das Epithel (wenn sie zu Muskelepithelzellen werden) werden sie bestimmt polarisiert.

Das Entoderm verhält sich im weiteren Verlaufe der Knospenbildung insoweit etwas abweichend vom Ektoderm, als hier die Neubildung der Nährmuskelzellen doch nur am Pol der Knospe vor sich geht. Hier hat sich aus den schon eingewanderten und immer neu einwandernden indifferenten Zellen sozusagen ein Meristem, ein Bildungsherd für Nährmuskelzellen gebildet (Taf. I, Fig. 2, 8). Die schon großkernig gewordenen indifferenten Zellen trifft man nicht selten in Teilung begriffen (Taf. I, Fig. 2, 8). Nur

selten sind Teilungen an Zellen, die schon Charaktere einer Nährmuskelzelle angenommen haben, zu beobachten.

Bei den werdenden Nährmuskelzellen ist das Plasma zunächst solid (aber schon mit sich tief färbenden Körnern reichlich versehen) und füllt den ganzen Zelleib aus (Taf. I, Fig. 3, 4), später, nachdem sie keulenförmig geworden sind, konzentriert sich das Plasma in dem der freien Fläche (dem Gastralraum) genäherten Teil, basal bleibt es nur mit einigen Strängen an der Stützlamelle befestigt (Taf. I, Fig. 2, 8). Auch der Kern verändert sich, abgesehen davon, daß er größer wird. Der Kern einer mehr indifferenten Zelle färbt sich im ganzen tiefer und zeigt noch mehrere schwarz gefärbte Kernchen (Taf. I, Fig. 4, 8). Bei der Ausbildung zu einer Nährmuskelzelle wird der Kern immer heller, es bleibt nur ein (in manchen Fällen zwei) Nukleolus als schwarzes Körnchen und das Plasma wird mehr schwammig mit ganz kleinen Körnchen in den Netzknoten. Inzwischen bildet sich auch die Muskelfaser aus. Über die Bildung der Wimper konnte ich nichts beobachten.

In mehr basalen (dem Muttertiere genäherten) Teilen der Knospe wandern auch später indifferente Zellen in das nun ziemlich ausgebildete Entoderm (Taf. I, Fig. 8, 9, 10), sie werden aber nicht zu Nährmuskelzellen, sondern zu Drüsenzellen, diese kommen also nachträglich hinzu. Bei diesen vergrößert sich der Kern kaum mehr, nur der Zelleib wächst und nimmt allmählich die Form und Struktur der Drüsenzellen an (es treten Sekretballen auf; werden diese von Reagenzien ausgelöst, so zeigt das Plasma eine schwammige Struktur). Die werdenden Drüsenzellen drängen sich zwischen die Nährmuskelzellen und werden zu tektiepithelialen Zellen.

Ich will noch erwähnen, daß auch im fertig gewordenen Entoderm der Knospe an der Stützlamelle nur wenig indifferente Zellen zu treffen sind, auch davon zeigen die meisten eine Tendenz (durch Streckung senkrecht zur Stützlamelle, das Hinaufdrängen zwischen die Nährmuskelzellen und die Veränderung am Plasma) zu Drüsenzellen (Eiweißdrüsenzellen) zu werden.

Aus der beschriebenen Art und Weise der Knospenentstehung resultiert ein merkwürdiges Durcheinander der Mutter- und der Knospenzellen. Wir können an einer bereits fortgeschrittenen Knospe drei Zonen (an der Knospe quer gedacht) unterscheiden, was die Anordnung der Mutter- und Knospenzellen in den beiden Epithelien anbelangt. In der ersten schmalen Zone, unmittelbar am Übergang von der Knospe zum Muttertier, werden noch viele alte, vom Muttertier herrührende Muskel- und Nährmuskelzellen vorhanden

sein, zwischen denselben einige neue aus den indifferenten Zellen entstandene. In der zweiten Zone werden die jungen Epithelzellen vorherrschen. In der dritten Zone finden wir nur neugebildete Epithelzellen. Je weiter die Ausbildung der Knospe vorgeschritten ist, desto mehr schwinden die ersten zwei Zonen der dritten gegenüber, so daß wir bei einer fertigen Knospe zeigen können, daß sie bloß aus Derivaten der aus dem Ektoderm stammenden indifferenten Zellen des Muttertieres bestehen.

Während des Wachstumes bleibt die Kontinuität der beiden Epithelien bestehen, dasselbe gilt für die Stützlamelle, wie schon früher bemerkt worden ist. Anfangs sind die Muskelfasern etwas schütter, weil die sich einkeilenden neuen Epithelzellen zunächst keine Muskelfasern ausgeschieden haben, werden aber bald durch neue Muskelfasern ergänzt. In späteren Stadien sind an der Wachstumsspitze keine Muskelfasern vorhanden, da sie erst nachträglich von den neuentstandenen Epithelzellen gebildet werden.

Je weiter die Entwicklung der Knospe (man kann mit Recht eine „Entwicklung“ sagen, weil es doch von indifferenten, embryonalen Zellen bewerkstelligt wird) vorgeschritten ist, desto weniger wandern die indifferenten Zellen am freien Ende der Knospe (dem künftigen Mundpol) aus dem Ektoderm in das Entoderm. Das Wachstum des Entodermepithels geschieht durch Vermehrung der am Wachstumspol befindlichen indifferenten Zellen. Es wandern wohl auch weiter am ganzen Körper einzelne indifferente Zellen, diese werden aber zu Drüsenzellen (die untere, basale Region der Knospe verdaut schon Nahrung und verbraucht Drüsenzellen, die ersetzt werden müssen).

Im Ektoderm sind nicht mehr die meisten indifferenten Zellen am Mundpol, sondern im Umkreise desselben (Taf. I, Fig. 8), wo dann die Tentakel entstehen sollen, denn diese brauchen für ihre Bildung sehr viel indifferente Zellen. Zuletzt wird das Mundfeld neben der Fußscheibe die an indifferenten Zellen ärmste Stelle (hier werden keine Nesselzellen gebildet).

An der Bildung des Entodermepithels der Tentakel scheinen mir die schon im Entoderm befindlichen indifferenten Zellen beteiligt zu sein; ich habe nie Bilder gesehen, die auf eine neuerliche Einwanderung aus dem Ektoderm zu schließen gestatten würden. Dabei erschöpfen sich die an der Bildung der Tentakel beteiligten indifferenten Zellen ganz, um das Nähreithel entstehen zu lassen, was daraus ersichtlich ist, daß keine indifferenten Zellen als solche übrig bleiben. Auf der Innenseite der Mundscheibe bilden die noch

zahlreich vorhandenen indifferenten Zellen die Schleimdrüsenwülste aus, zwischen welchen die Mundöffnung durchbricht. Im Entoderm der Mundscheibe bleiben die meisten indifferenten Zellen, um durch Umwandlung in Schleimdrüsenzellen die verbrauchten zu ersetzen.

In Anbetracht der wichtigen Aufgabe, die den indifferenten Zellen bei der Knospung von *Hydra* zukommt, wird es wohl am Platze sein, hier etwas im Zusammenhange über die Naturgeschichte der indifferenten Zellen vorzubringen.

Fangen wir mit ihrer Entstehung in der Ontogenie an. Es liegen darüber mehrere Angaben [KLEINENBERG (11), KOROTNEFF (12), BRAUER (4)] vor. Nach KOROTNEFF (12) sollen die indifferenten Zellen vom Entoderm aus entstehen und dann unter das Ektodermepithel wandern. Mehr Wahrscheinlichkeit hat die Angabe BRAUERS (4) (wenn er es auch selbst nicht für bewiesen hält), daß die indifferenten Zellen vom Ektoderm aus entstehen, indem nämlich einzelne Ektodermepithelzellen sich aus dem Verbinde lösen und unter das Epithel gleiten. Jedenfalls ist die Frage nicht endgültig beantwortet.

Die indifferenten Zellen bilden nach BRAUER (4) eine ganz selbstständige, zwei Zellreihen mächtige Schichte zwischen Ektoderm und Entoderm. BRAUER möchte sie direkt Mesoderm nennen. Zu dieser Zeit ist keine Stützlammelle als scharfe Grenze zwischen Ekto- und Entoderm vorhanden. Immerhin halten sich die indifferenten Zellen (hier besser: die interstitiellen genannt) mehr an das Ektoderm.

Bemerkenswert erscheint mir, daß die indifferenten Zellen erst sekundär, nachdem die Epithelzellen des Ektoderms ihre Fortsätze zur Muskelfaserbildung zwischen die indifferenten Zellen gesendet haben, zu basiepithelialen Elementen werden. Erst jetzt wird die Stützlammelle als solche sichtbar. Alle Autoren, die diese Stadien untersucht haben (KLEINENBERG, KOROTNEFF, BRAUER), stimmen darin überein, daß im Entoderm keine indifferenten Zellen vorhanden sind, was auch die Abbildungen klar erkennen lassen; es müssen also die indifferenten Zellen, die man später im Entoderm findet, aus dem Ektoderm (genauer gesagt, von jenseits der Stützlammelle) gekommen sein. Sobald sich eine Gelegenheit dazu ergeben wird, werde ich trachten, dies auch durch Beobachtung zu bestätigen; es wäre überhaupt von Interesse, auch anderer Fragen wegen Hydraembryonen dieser Stadien genauer zu untersuchen.

BRAUER (1) bemerkt ausdrücklich, daß von allem Anfange an das Ektoderm der Fußregion arm an indifferenten Zellen ist. Sehen wir uns die Verteilung der indifferenten Zellen im Körper einer ausgewachsenen *Hydra* an. Die Verteilung der indifferenten Zellen ist von Interesse, weil sie mit der Aufgabe dieser Zellen in innigem Zusammenhange steht.

Der Hauptsitz der indifferenten Zellen ist das Ektoderm der Geschlechts- und Knospungsregion. Wenige finden wir am Mundfelde (innerhalb des Tentakelkranzes), ganz selten, wenn überhaupt, welche in den Tentakeln, daher die große Wahrscheinlichkeit, daß die zum Ersatz der verbrauchten Nesselzellen notwendigen als solche vom Leibe in die Tentakel wandern, wie wir es bei vielen anderen Hydroidpolypen finden [HADŽI (8)]. Unterhalb der Knospungsregion sind die indifferenten Zellen, je näher zur Fußscheibe, desto seltener. Es ist schon früher erwähnt worden, daß sich bei Tieren, die schon mehrere Knospen gebildet haben, diese untere an indifferenten Zellen arme Region vergrößert.

Das Entoderm entbehrt nach dem oben Erwähnten der autochthonen indifferenten Zellen. Alle Hydrauntersucher [ich erwähne hier nur die namhaftesten: KLEINENBERG (11), JICKELI (10), NUSSBAUM (15), SCHNEIDER (19, 20)] sind darin einig, daß das Entoderm sehr arm an indifferenten Zellen ist. Wir können sagen, daß sie im Entoderm nur dort vorkommen, wo es Drüsenzellen gibt, also an der Mundschleibe und in der Geschlechts- und Knospungsregion.

Nach meinen Beobachtungen halten sich die indifferenten Zellen subepithelial im Entoderm nur interimistisch auf, nur auf der Durchreise aus dem Ektoderm, um sich in die tektiepithelialen Drüsenzellen umzuwandeln. An geeigneten Schnittserien sind sowohl alle Stadien der Durchwanderung der Stützlamelle einerseits, wie auch die Umwandlung der eingewanderten indifferenten Zellen in Drüsenzellen andererseits zu beobachten (Taf. II, Fig. 2, 3, 4, 5, 6), das letztere ist schon von SCHNEIDER als sehr wahrscheinlich hingestellt worden. Ich will bemerken, daß diese Überwanderung nicht immer gleich häufig vor sich geht. An Individuen, die vor der Fixation verdaut haben (beziehungsweise vorverdaut, HADŽI), ist die Überwanderung am besten zu sehen, was mit der weiteren Aufgabe der überwandernden Zellen in innigstem Zusammenhange steht.

Die Verwendung der indifferenten Zellen ist, wie schon mehrfach hervorgehoben, eine sehr mannigfache. Sie verhalten sich durchaus wie embryonale Zellen. Man kann ruhig sagen, daß aus den

indifferenten Zellen unter Umständen alle bei *Hydra* vorkommenden Zellarten entstehen können. Ihre gewöhnlichste Aufgabe ist es, sich in Nesselbildungszellen umzuwandeln. Nesselzellen und Drüsenzellen (des Entoderms) werden während des ganzen individuellen Lebens der *Hydra* gebildet.

Daß die männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte aus den indifferenten Zellen entstehen, ist schon längst bekannt; in der vorliegenden Arbeit ist es für die Knospen gezeigt worden.

Die Untersuchung über die Entstehung der Knospe hat ergeben, daß die Muskelepithelzellen sowie die Nährmuskelzellen aus den indifferenten Zellen entstehen; ob es auch für die Nerven-, Nervensinnes- und Sinneszellen der Fall ist, ist nicht durch Beobachtung bewiesen, wird aber durch bloße Überlegung höchst wahrscheinlich.

Über die Beteiligung der indifferenten Zellen am normalen Wachstum der *Hydra* gibt es keine strikten Angaben in der Literatur.¹⁾ Es ist zu bemerken, daß sich teilende Deckepithelzellen so selten in Präparaten zu finden sind, daß alle beobachteten Fälle in entsprechenden histologischen Arbeiten besonders angegeben zu werden pflegen. SCHNEIDER (19) hat eine Umwandlung von indifferenten Zellen in Nervenzellen beschrieben, es scheint aber, daß die Bilder nicht ganz richtig gedeutet sind, weil es doch höchst unwahrscheinlich ist, daß im ausgewachsenen Tiere noch Nervenzellen, und zwar ziemlich viele, neu gebildet werden. Ein Teil der von SCHNEIDER gezeichneten Umwandlungsreihe wird auf wandernde, mit kleinen Pseudopodien versehene indifferente Zellen oder abortive Nesselbildungszellen, der andere auf aus dem Nervennetz gerissene Nervenzellen zu beziehen sein. Nichtsdestoweniger ist es bei den Knospen und Embryonen von *Hydra* zu erwarten, daß die Nervenzellen aus den indifferenten Zellen ihren Ursprung nehmen.

Eines verdient noch erwähnt zu werden. Nach KOROTNEFF (13) verfallen die Muskelepithelzellen des Ektoderms zu Anfang des Herbstes einer fettigen Degeneration. Das neue Epithel wird von den sich zuvor stark vermehrenden indifferenten Zellen gebildet („Hiemalmetamorphose des Ektoderms“). Im Entoderm werden zur selben Zeit die Zellgrenzen verwischt. Auch diese Angabe einer Regeneration (Verjüngung) des Ektodermepithels spricht für die Unfähigkeit alter Muskelepithelzellen, sich rückzubilden und zu

¹⁾ JICKELI (10) erwähnt, Beobachtungen gemacht zu haben, die auf eine Entstehung der Muskelepithelzellen aus indifferenten Zellen schließen lassen.

teilen. Bei vielen Seehydroiden, die im Hydranten nur wenig indifferente Zellen besitzen, wird der alte Hydrant einfach in toto abgeworfen und ein neuer Hydrant von dem embryonalen (indifferenten) Cönosark gebildet, auch die Knospung verläuft bei diesen Hydroidpolypen anders als bei *Hydra*.

Obwohl so viele Arbeiten über die Regulation und Regeneration von *Hydra* bestehen, finden wir doch so wenig Angaben darüber, welche Zellen des Hydrakörpers daran beteiligt sind.¹⁾ Meines Wissens behandelt nur eine Arbeit ausschließlich die histologischen Veränderungen während der Regeneration, es ist jene von H. T. ROWLEY (15), und auch diese ist von keinen Abbildungen begleitet und gibt auch sonst zu wenig Auskunft. Eines ist sicher, daß die indifferenten Zellen bei jeder Regulation oder Regeneration stark, wenn nicht ausschließlich beteiligt sind. Als erste Reaktion jedes operativen Eingriffes tritt die Aktion der indifferenten Zellen auf, sie vermehren sich stark, jedenfalls nicht nur um Nesselzellen zu bilden (in den ersten Stadien der Regeneration werden eher die schon fertigen Nesselzellen rückgebildet als neue produziert). Aus der Angabe von ROWLEY, infolge welcher auch Epithelzellen in Teilung begriffen getroffen werden, kann man noch nicht schließen, daß sich das alte Epithel an der Regeneration aktiv beteiligt, weil es auch junge eben aus den indifferenten Zellen entstandene Epithelzellen sein könnten, die man sich teilen sieht, ähnlich wie von mir an den Knospen beobachtet wurde. Es ist auch die Methode, die ROWLEY bei der Untersuchung angewendet hatte, nicht zweckmäßig; ein jedes Tier wurde in einige kleine Stücke zerschnitten. Diese zuweit gehende Zerkleinerung übt einen allzugroßen allgemeinen Reiz aus, alles verändert sich und die Bilder werden zu unklar, deshalb konnte ROWLEY zu keinem sicheren Ergebnis gelangen.

Meine diesbezüglichen Untersuchungen sind im Gang. Vorläufig bringe ich nur ein Bild (Taf. II, Fig. 1). Es ist ein Längsschnitt durch die Stelle (aus der unteren Knospungsregion), wo eine durch einen Einschnitt angebrachte Verwundung repariert wurde.

¹⁾ Einen sehr wichtigen Hinweis auf die Zellverhältnisse bei der Regeneration gibt uns die unter anderen von NUSSBAUM (15) festgestellte Tatsache, daß abgeschchnittene Tentakel nicht imstande sind zu regenerieren. Ich schließe mich vollkommen der von NUSSBAUM geäußerten Meinung an, daß der Mangel an indifferenten Zellen daran schuld ist. Auch das Mißlingen einer Umkehrung der Körperschichten von *Hydra* spricht dafür, daß die Epithelzellen nicht imstande sind, sich rückzubilden.

An der ganzen Serie ist keine Epithelzelle weder im Ektoderm noch im Entoderm in Teilung begriffen vorzufinden, wohl aber die indifferenten Zellen (an der beiliegenden Abbildung eine). Im Ektoderm sieht man einige indifferente Zellen sich strecken, was auf eine Umwandlung in Epithelzellen hindeutet. Eine indifferente Zelle ist gerade bei der Durchwanderung der Stützlamelle getroffen. Drei weitere stehen so knapp an dem Entoderm, daß man geneigt wäre, sie demselben zuzurechnen. Die rege Beteiligung der indifferenten Zellen tritt klar hervor.

Überaus charakteristisch ist für die indifferenten Zellen das Vermögen der aktiven Fortbewegung. Es ist schon früher dargelegt worden, daß, wenn die Bewegung der indifferenten Zellen auch nicht intra vitam beobachtet worden ist, doch mit größter Wahrscheinlichkeit auf eine solche geschlossen werden kann. Diese Eigenschaft hätte ja nichts Ungewöhnliches an sich. Wir kennen ja schon von früher her sogar Derivate der indifferenten Zellen bei vielen Hydroidpolypen, die sich aktiv fortzubewegen imstande sind. Erst unlängst habe ich es für die Nesselzellen gezeigt [HADŽI (8)]. Für die Eizellen ist es in der neuesten Zeit von STSCHELKANOWZEFF (21) und GOETTE (7) gezeigt worden.

Ich glaube, daß aus allen dem Vorhergehenden die embryonale Natur der indifferenten Zellen ohne weiteres zu erkennen ist und so wird man sich in Anbetracht des Umstandes, daß die Epithelzellen der beiden Körperschichten so hoch differenziert sind (jedes Epithel hat eine Doppelfunktion, das äußere die Deck- und Bewegungsfunktion, das innere die Nähr- und Bewegungsfunktion), nicht wundern, daß die Rolle, das neue Material für die Knospen zu liefern, den indifferenten Zellen zugefallen ist.

Literatur.

In der Einleitung habe ich ganz kurz die bis dahin vorliegenden Literaturangaben erwähnt, jetzt will ich sie einer näheren Kritik unterziehen und meinen Befunden gegenüberstellen.

Die so allgemein verurteilte Arbeit von A. LANG (14) enthält doch (hier wird natürlich nur der Abschnitt über die Knospung bei *Hydra* berücksichtigt) manche richtige Beobachtung. Ihr größter Fehler ist, daß die Abbildungen nicht sehr genau sind; es scheint weiter, daß die Präparate nicht ganz entsprechend waren (Schnitt-richtung, Färbung). Jedenfalls hat LANG (14) die überwandernden indifferenten Zellen gesehen. Mit Recht hebt er die rege Vermehrung der indifferenten Zellen hervor, hat aber von dem Vor-

gang, wie sich dieselben an der Bildung der Knospe beteiligen, keine richtige Vorstellung gewonnen. LANG läßt bloß das Entoderm aus indifferenten Zellen entstehen, das neue Ektodermepithel soll einfach durch die Teilung der alten Muskelepithelzellen entstehen. Die Stützlamelle soll in der ganzen mittleren Partie der Knospe sich einfach auflösen, sie verschwindet; solche Bilder kann man nur an ganz schiefen Schnitten gewinnen. Die Angabe, daß das mütterliche Entoderm in der Mitte der Knospenanlage zerfällt und resorbiert wird, entspricht nicht den Tatsachen; auch lassen seine Abbildungen gar nicht darauf schließen, es ist nur eine falsche Deutung der Bilder. Stellenweise sieht man an den Abbildungen LANGS ganz schön, wie sich die eingewanderten indifferenten Zellen zwischen die alten Nährmuskelzellen einkleiden. Es ist besonders der Umstand hervorzuheben, daß LANG in keinem Falle eine Teilung der Nährmuskelzellen beobachtete, wohl aber solche der indifferenten Zellen. Im Ektoderm sah er Epithelzellen sich teilen.

BRAEM (1) behauptet mit größtem Nachdruck, den Angaben von LANG gegenüber, daß während der ganzen Knospenentwicklung die Stützlamelle bestehen bleibt, respektive daß die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm scharf bleibt, und sieht dies als Hauptargument gegen LANGS Angaben an. Wir haben aber gesehen, daß auch trotz der Integrität der Stützlamelle die indifferenten Zellen aus dem Ektoderm in das Entoderm wandern können. Eine solche Wanderung hat BRAEM nicht beobachtet, es scheint, daß seine Präparate viel schuld daran waren (soviel man aus den rohen Abbildungen schließen kann). Interessant ist es, wie sich BRAEM das Wachstum beider Körperschichten vorstellt. Im Entoderm findet BRAEM auch indifferente Zellen und diese wandeln sich in Drüsenzellen um; zwischen Drüsen- und Nährmuskelzellen soll es aber keine scharfe Grenze geben, die Drüsenzellen können sich nach Bedarf in Nährmuskelzellen umwandeln. Das ist aber nie beobachtet worden und ist von vornherein ganz unwahrscheinlich, besonders für jeden, der die Histologie von *Hydra* gut kennt. Wozu ist eine solche kühne Annahme notwendig? Sie wird herangezogen, weil doch seltener die Nährmuskelzellen in Teilung begriffen gefunden werden. Das Vorhandensein von vielen indifferenten Zellen im Entoderm wird demonstriert an einem Bilde, welches ein schon fortgeschritteneres Stadium der Knospenbildung zeigt, das geht aber nach dem, was wir gezeigt haben, nicht an; diese indifferenten Zellen, die übrigens schon größer geworden sind [eine teilt sich;

BRAEM (1), S. 152, Abb. 4], stammen ganz gewiß aus dem Ektoderm. In der Fig. 2 (S. 148) und Fig. 3 (S. 151) sind im Entoderm keine indifferenten Zellen zu finden. Auf die von BRAEM angeführte Möglichkeit, daß sich die Nährmuskelzellen zurückverwandeln und durch Teilung „zur Vermehrung der embryonalen Zellen des Entoderms beitragen, wie es die peripheren (Deck-)Zellen des Ektoderms gegenüber dem interstitiellen Gewebe tun“ (S. 153), will ich gar nicht eingehen. Es ist ja ganz verkehrt zu sagen (oder zu glauben), „daß die interstitiellen Zellen während des ganzen Lebens der *Hydra* aus oberflächlichen Ektodermzellen entstehen können und nur der Lage nach von diesen verschieden sind“ (S. 157), während doch der umgekehrte Fall richtig ist.

Die anderen Angaben über die Entstehung der Knospe bei *Hydra*, die wir in der Literatur vorfinden [CHUN (5), SEELIGER (17)], brauche ich nicht in Betracht zu ziehen, da sie nicht auf eigenen eingehenden Untersuchungen beruhen.

Allgemeiner Teil.

Es erübrigt uns noch, die in dieser Arbeit vorgebrachten Befunde auf ihre Bedeutung für die Auffassung der Knospung überhaupt und speziell die der Hydroiden zu prüfen.

Als das Charakteristische für die Knospung hält man gewöhnlich, daß die Knospe durch das lokale Wachstum mehrerer Körperschichten entsteht, was für die allermeisten Fälle zutrifft. Am einfachsten, typisch ist es, wenn jede Körperschicht des Muttertieres die entsprechende Körperschicht des Tochtertieres bildet. Es sind schon längst Fälle im Tierreich bekannt, wo die Knospe ihr Zellmaterial nicht von allen vorhandenen Körperschichten bezieht (Ektoderm, Mesoderm, Entoderm), sondern nur von zweien darunter (*Bryozoa*). Stets ist aber die mittlere Körperschicht (Mesoderm oder Mesenchym) bei der Knospung beteiligt.

Die Cölenteraten galten lange als ausnahmslos typisch knospende Tiere (die Ctenophoren vermehren sich nicht durch Knospung). Von den beiden Körperschichten liefert jede ihrerseits das Material für die Knospe. Die zwischen den beiden Körperschichten gelegenen Zellen werden selten als besondere Schicht behandelt. Wir werden dann verstehen, weshalb man der Angabe LANGS, daß die Knospe von *Hydra* bloß aus Ektoderm entsteht, so wenig Glauben entgegengebracht hat; sie paßte durchaus nicht in das gewöhnliche Schema hinein und dabei diente sie als Grundlage der Ansichten WEISMANN'S über das Wesen der Knospung,

wonach hier die Knospung beinahe zu einer Sporogonie gemacht wird. Das letztere (die Entstehung der Knospe von einer einzigen indifferenten Zelle) nachzuweisen, gelang aber nicht, weil es eben den Tatsachen nicht entspricht.

CHUN (6), der selbst Stellung gegen LANG und WEISMANN nahm, konnte an Margeliden, knospenden Medusen, zeigen, daß hier „ausnahmsweise“ die Knospe ganz ohne Beteiligung des mütterlichen Entoderms entsteht. Es ist dies hier noch schärfer ausgedrückt als nach LANG bei *Hydra*, weil die Stützlamelle, beziehungsweise die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm während der ganzen Knospung scharf bleibt und die Gastralhöhle der Knospe mit jener des Muttertieres erst später in Kommunikation tritt. Ich will gleich hier darauf hinweisen, daß das Knospungsmaterial nicht von den ektodermalen Epithelmuskelzellen des Manubriums, wie man es im Berichte von SEELIGER lesen kann, seinen Ursprung nimmt; es geht aus der Darstellung von CHUN vielmehr hervor, daß es ein Haufen embryonaler Zellen ist, der die Knospe aus sich entstehen läßt und der sich nach CHUN anscheinend verschieben soll, um auch für die weiteren Knospen das Material zu liefern.

Da schließen sich meine Befunde an *Hydra* an. Ich bin nicht geneigt, die Knospungsbildung bei *Hydra* als ursprünglich anzunehmen. Eine derartige Entstehungsweise der Knospen steht meiner Ansicht nach im engen Zusammenhange mit dem Umstande, daß bei *Hydra* im Gegensatze zu den allermeisten Seehydroiden das ganze Epithel höher differenziert ist. Dieser Umstand steht wieder damit im Zusammenhange, daß *Hydra* als solitäres, freibewegliches Tier keine Peridermbildung hat. Nur dem Umstande verdankt *Hydra* ihre Sonderstellung.

Man soll eigentlich nicht sagen, daß die Knospe von *Hydra* bloß aus Ektoderm entsteht. Die Knospe entsteht aus embryonalen Zellen, die schon in der embryonalen Entwicklung als solche entstehen und nur der Lage nach dem Ektoderm näher zu stehen scheinen als dem Entoderm. Die indifferenten Zellen haben alle Charaktere einer mittleren Körperschichte, eines Mesoderms, sind aber doch eine Mittelschichte sui generis („Interstitielles Zellager“), weder mit jener der Scypho- und Anthozoa noch mit jener der Cölomata direkt vergleichbar, besonders dann nicht, wenn man sich auf den rein morphologischen Standpunkt stellt, was aber heute meistens nicht der Fall ist.

Durch diese Betrachtung verliert die beschriebene Entstehungsweise viel vom absonderlichen. Es braucht eben die Knospe nicht

aus allen oder mehreren Körperschichten des Muttertieres zu entstehen, nur das embryonale Gewebe ist in jedem Falle notwendig. Man braucht deshalb nicht von Polysporogonie [SEELIGER (18)] zu reden, es ist wie jede andere Knospung eine „ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Wachstumsprodukte“ (HAECKEL: Schizogonie). Die Knospungsarten müssen ja nicht monophyletisch sein. Die Knospung, wie sie bei *Hydra* anzutreffen ist, hat sich höchstwahrscheinlich aus einer typischen entwickelt, dadurch, daß die indifferenten Zellen immer mehr und mehr an der Knospenbildung teilgenommen haben.

Nach ZYKOFF (22) (im Gegensatz zu GOETTE) sollen die Gemmulae von Ephydatia bloß aus indifferenten Parenchymzellen entstehen, da haben wir auch eine ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Wachstumsprodukte einer Körperschichte.

Man wird sich vielleicht wundern, daß so wenig Fälle einer derartigen atypischen Knospung bis jetzt bekannt geworden sind. Dagegen läßt sich aber einwenden, daß auch nicht viel danach gesucht worden ist. Bei Hydroidpolyphen, bei welchen die Knospen meistens aus Stiel- oder Wurzelcoenosark entstehen, ist ja gar nicht eine andere Knospungsart als durch Wachstum beider Epithelien zu erwarten. Hier sind die Epithelien jugendlich, undifferenziert. Wir sehen da Keimzellen aus beiden Keimblättern entstehen [GOETTE (6)]. Nach GOETTE (7) sollen es in einigen Fällen direkt die Epithelzellen des Entoderms sein, die die Keimzellen liefern.

Am ehesten sind ähnliche Knospungsverhältnisse wie bei *Hydra*, an Medusenknospen der Clavidae und Corynidae, die an den Hydranten selbst entstehen, zu erwarten, oder überhaupt dort, wo die Knospen an Stellen entstehen, die von hochdifferenziertem Epithel gebildet sind, die aber indifferente Zellen enthalten. Gerade die allerersten Entwicklungsstadien der Medusenknospen wurden bei der Untersuchung bis jetzt wenig berücksichtigt.

Die Knospungsarten könnte man folgendermaßen einteilen: 1. Die Knospe entsteht durch lokales Wachstum der Körperschichten, aus denen das Muttertier besteht (bei Cölenteraten sehr verbreitet, zum Beispiel Eudendrium, nach SEELIGER). 2. Die Knospe entsteht aus einigen (zum Beispiel aus einer, aber nicht allen) Körperschichten unter Mitwirkung der embryonalen Zellen der Mittelschichte (Mesenchymzellen), zum Beispiel Bryozoa nach BRAEM. 3. Die Knospe entsteht bloß aus den embryonalen Zellen der Mittelschichte, zum Beispiel *Hydra*.

Am Ende will ich noch eine Bemerkung über die Stellung zur Keimblattlehre machen. Die in vorliegender Arbeit gebrauchten

Begriffe Ekto-, Meso-, Entoderm (äußere, mittlere, innere Körperschichte) will ich nicht streng morphologisch aufgefaßt haben. Wenn dies der Fall wäre, dürfte man bei *Hydra* nicht vom Mesoderm sprechen. Den Begriff Mesoderm habe ich für *Hydra* erst am Ende eingeführt, nachdem ich durch Charakterisierung der indifferenten Zellen zunächst ihre Natur und Entstehungsweise klargelegt habe. Stellt man sich auf den berechtigteren physiologischen Standpunkt [BRAEM (2)] innerhalb der Keimblätterlehre, dann wird es auch gestattet sein, von einem, wenn auch mesenchymatischen Mesoderm zu reden. Die Stützlamelle kann man doch nicht als dazu vorhanden annehmen, damit sie uns die Grenze zwischen Ekto- und Entoderm stets klar anzeigt. Die Stützlamelle hat ihre Funktion, sie ist sozusagen ein inneres Skelett, ein Angriffspunkt der Muskelfasern. Betrachten wir das Entwicklungsstadium von *Hydra*, wo es drei deutlich gesonderte Körperschichten aufweist [BRAUER (4)] und denken wir dann an den Wirkungskreis der interstitiellen Zellage der indifferenten Zellen. Die Lagerung der interstitiellen Zellschichte, das dürfen wir nicht vergessen, ist eine sekundäre. Die indifferenten Zellen werden umgriffen von den Fortsätzen der ektodermalen Epithelzellen.¹⁾ Die indifferenten Zellen dienen sowohl dem Ekto- wie dem Entoderm. Die basiepithelial gelegenen Nervenzellen sind nicht zu der interstitiellen Zellage zu rechnen, ihre Entstehungsweise in der Ontogenie ist noch fraglich.

Wenn man sich auf den physiologischen Standpunkt der Keimblätterlehre stellt, wird man keinen Anstoß daran nehmen, die interstitielle Zellage als (mesenchymatisches) Mesoderm zu bezeichnen, wenn sie auch, wie es höchst wahrscheinlich ist, vom Ektoderm entsteht und nicht vom Entoderm.

Kurze Zusammenfassung.

1. Die Knospe von *Hydra* entsteht nicht durch einfache „Ausstülpung“ der beiden Körperschichten des Muttertieres.
2. Sie entsteht vielmehr durch lokale Aktivierung der unter dem Ektodermepithel liegenden indifferenten Zellen (dem interstitiellen Zellager).
3. Das erste Stadium der Knospentstehung ist durch rege Vermehrung der indifferenten Zellen gekennzeichnet.
4. Im zweiten Stadium rücken die indifferenten Zellen einerseits zwischen die ektodermalen Epithelzellen und werden selbst zu

¹⁾ Bei *Tubularia* werden die basalen Teile der Muskelepithelzellen sogar selbständig und werden zu echten Muskelzellen.

solchen, andererseits durchwandern sie die Stützlamelle, keilen sich zwischen die „mütterlichen“ Nährmuskelzellen und werden zu solchen.

5. Für die Bildung des Entoderms der Tentakel wandern keine neuen indifferenten Zellen in das Entoderm ein.

6. Die Einwanderung der indifferenten Zellen aus dem interstitiellen Zellager des Ektoderms geht während des ganzen Lebens der *Hydra* vor sich (häufiger nach größerem Verbrauch von Eiweißdrüsenzellen).

7. Die in das Entoderm (nicht bei Knospung) eingewanderten indifferenten Zellen differenzieren sich zu Eiweißdrüsenzellen.

8. Bei der Entstehung der Knospe müssen weder alle Körperschichten noch überhaupt Epithelien Anteil nehmen, es genügen auch bloß indifferente (mesenchymatische) Zellen dazu.

9. In Anbetracht der Entstehungsweise und des Arbeitskreises des interstitiellen Zellagers kann man dieses trotz seiner Lagerung als Mesoderm (mesenchymatisches) bezeichnen, sobald man sich auf den physiologischen Standpunkt der Keimblätterlehre stellt.

Literaturverzeichnis.

1. F. BRAEM, Über die Knospung bei mehrschichtigen Tieren, insbesondere bei Hydroiden. Biolog. Zentralbl., Bd. XIV, 1894, pag. 140—161.
2. F. BRAEM, Was ist ein Keimblatt? Biol. Zentralbl., Bd. XV, 1875, pag. 427—443, 446—476, 491—506.
3. F. BRAEM, „Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers“. Bibliotheca Zool., Heft 6, 1890.
4. A. BRAUER, Über die Entwicklung von *Hydra*. Mit 4 Taf. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie., Bd. LII, 1891, pag. 169—217.
5. C. CHUN, Cölenterata in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig 1894 u. 1896.
6. C. CHUN, Atlantis. Biblioth. Zool., Heft 19, 1896, pag. 25—33.
7. A. GOETTE, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydropolyphen. Mit Taf. I—XVII, pag. 1—331. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXXXVII, 1907.
8. J. HADŽI, Über die Nesselzellenwanderung bei den Hydroidpolyphen. Mit 2 Taf. Arbeiten aus den zoologischen Instituten der Universität Wien und der zoologischen Station in Triest. Tom. XVIII, Heft 1, 1907, pag. 65—94.
9. J. HADŽI, Über das Nervensystem von *Hydra*. 2 Taf. Arbeiten der zoologischen Institute Wien etc., Tom. XVIII, 1909.
10. C. F. JICKELI, Der Bau der Hydroidpolyphen I. Über den histologischen Bau von *Eudendrium* EHRB. und *Hydra* L. Gegenb. Morpholog. Jahrbücher, Bd. VII, 1883, pag. 401.
11. N. KLEINENBERG, *Hydra*. Leipzig 1872.

12. A. KOROTNEFF, Zur Kenntnis der Embryologie von *Hydra*. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXXVIII, pag. 314—322.
13. A. KOROTNEFF, Anatomische, biologische und embryologische Beobachtungen von *Hydra*. Bericht über einen Vortrag in „Verhandl. der zoologischen Sektion der VI. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte“. Ref. von BRANDT. Zoolog. Anzeiger, Bd. III, 1880, pag. 165—167.
14. A. LANG, Über die Knospung bei *Hydra* und einigen Hydropolyphen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LIV, 1892, pag. 365—385, Taf. 18.
15. M. NUSSBAUM. Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mitteilung. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus *Hydra* (7 Taf.). Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXIX, 1887.
16. H. T. ROWLEY, Histological changes in *Hydra viridis* during regeneration. The amerik. naturalist. Vol. XXXVI, 1902, pag. 579—583.
17. O. SEELIGER, Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölateraten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LVIII, 1901, pag. 152—188.
18. O. SEELIGER, Natur und allgemeine Auffassung der Knospentpflanzung der Metazoen. Verhandl. d. deutschen zoolog. Gesellsch., Bd. VI, 1896, pag. 25—59.
19. K. C. SCHNEIDER, Histologie von *Hydra fusca* mit besonderer Berücksichtigung des Nervensystems der Hydropolyphen (3 Taf.). Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. XXXV, 1890, pag. 321—379.
20. K. C. SCHNEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
21. J. STSHELKANOWZEFF, Untersuchungen über den Bau und Entwicklungsgeschichte der Cölateraten (russisch). Berichte d. kaiserl. Gesellsch. d. Freunde f. Naturgeschichte, Anthrop. u. Ethnogr. in Moskau. Archiv d. zoologischen Abt., Tom. XVI, 1905 mit 5 Tafeln.
22. W. ZYKOFF, Die Entwicklung der *Gemmulae* der *Ephydatia fluviatilis* Auct Zoologischer Anzeiger. 1892, pag. 95.

Tafelerklärung.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

<p><i>Drb</i>, Drüsenbildungszelle, <i>Eb</i>, Muskelepithelbildungszelle, <i>Edz</i>, Eiweißdrüsenzelle, <i>Ek</i>, Ektodermepithel, <i>En</i>, Entodermepithel, <i>I</i>, indifferente Zelle, <i>Ke</i>, Kern der Muskelepithelzelle, <i>Kn</i>, Kern der Nährmuskelzelle,</p>	<p><i>M</i>, Muskelfaser, <i>Nk</i>, Nahrungskörper, <i>Nz</i>, Nesselzelle, <i>Nbz</i>, Nesselbildungszelle, <i>Nmb</i>, Nährmuskelbildungszelle, <i>Stl</i>, Stützlamelle, <i>W</i>, wandernde indifferente Zelle.</p>
---	--

Für alle Figuren gilt folgendes: es sind durchwegs Fragmente von Längsschnitten von *Hydra fusca*, die mit Sublimat-Eisessig fixiert sind und mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin gefärbt wurden. Alle Abbildungen sind, was ihre Konturen und Zellpositionen anbelangt, mit dem ABBESCHEN Zeichenapparat entworfen und nachher ohne Zeichenapparat ausgeführt.

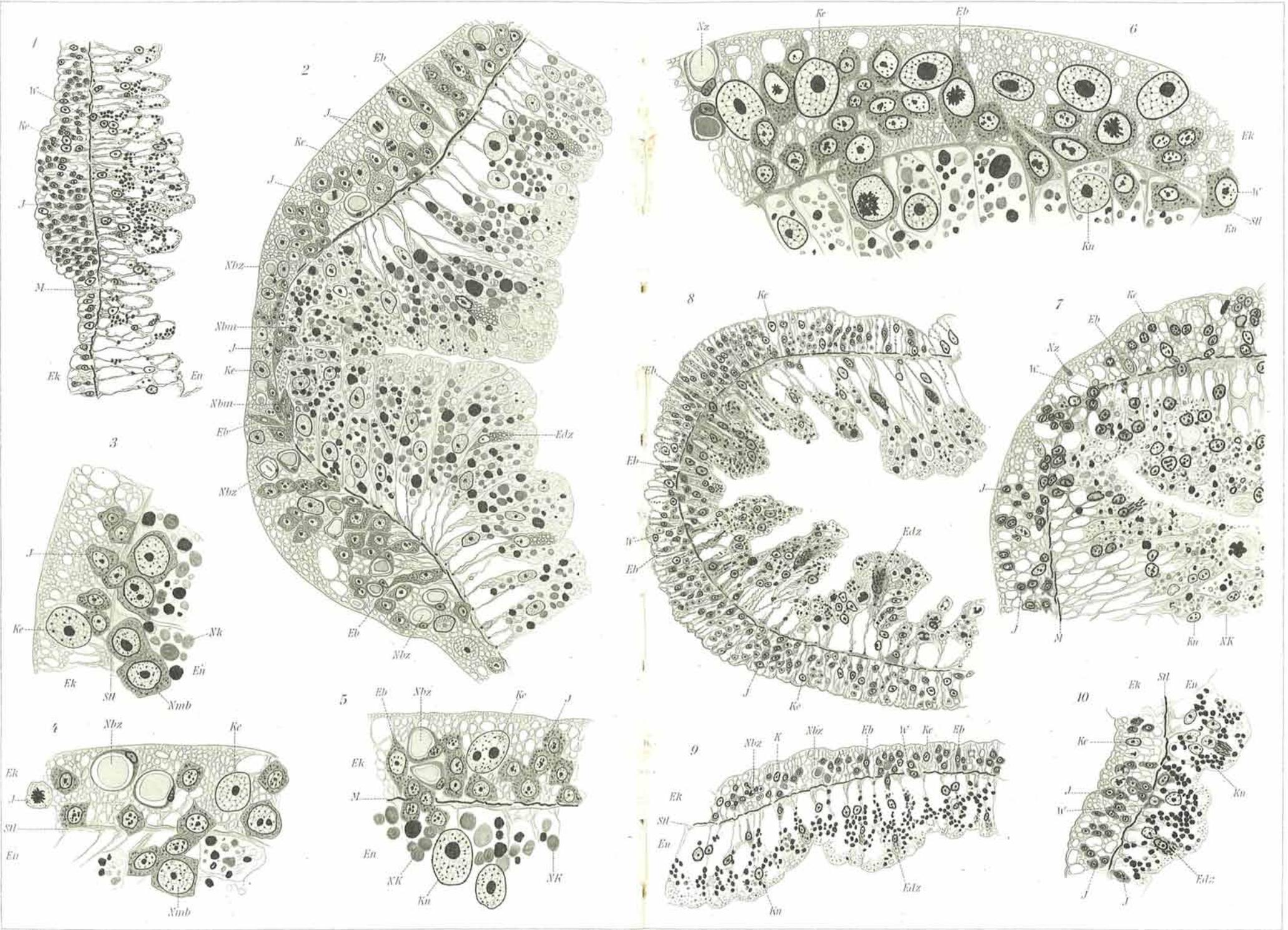
Tafel I.

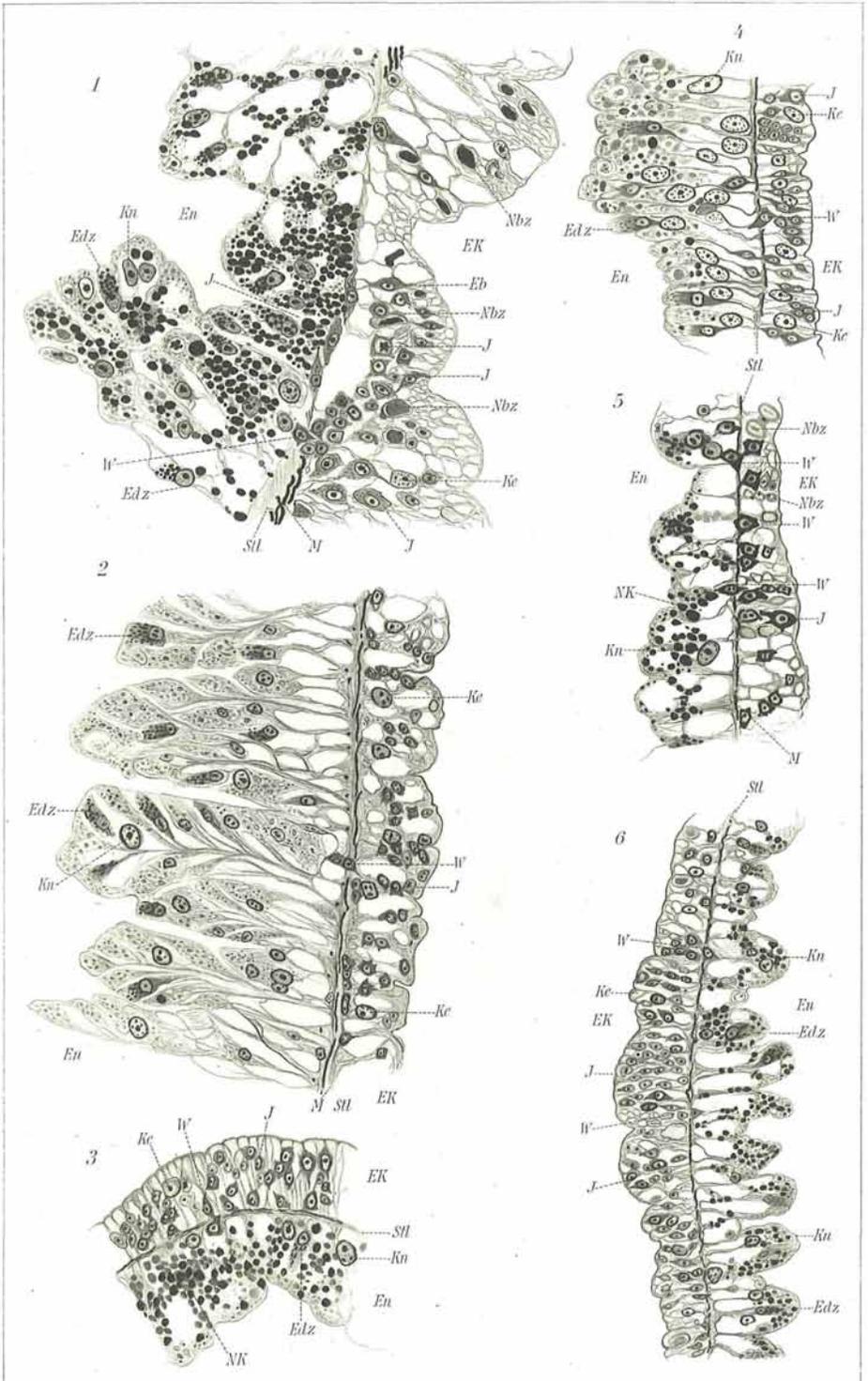
Fig. 1. Ganz junges Knospungsstadium. Das interstitielle Zellager stark vermehrt. Das dichtere Aussehen des Entoderms (von BRAEM immer besonders betont)

- kann man durch erhöhte Tätigkeit, Nahrungszufuhr für das interstitielle Zelllager erklären. Eine indifferente Zelle ist gerade im Begriffe hinüberzuwandern, zwei sind schon drüben (im Entoderm). Reichert, Ok. 2, Obj. 6.
- Fig. 2. Etwas vorgeschrittenes Knospungsstadium. Im interstitiellen Zelllager sind sich teilende Zellen zu sehen. Zahlreiche Muskelepithelbildungszellen haben das Aussehen von epithelialen Zellen, das Plasma ist dunkler gefärbt als jenes der fertigen Muskelepithelzellen. Im Entoderm an der Knospenspitze Nährmuskelbildungszellen, eine in Teilung begriffen. Die Grenzen der jugendlichen Nährmuskelzellen sind am Bilde übertrieben scharf ausgeführt. Außerhalb der Knospungsspitze sind keine wandernden indifferenten Zellen getroffen. Leitz, Ok. 4, Obj. 7.
- Fig. 3. Eine Stelle nahe der Knospenspitze. Knospungsstadium etwas jünger als in Fig. 2. Nährmuskelbildungszellen sind schön zu sehen. Eine indifferente Zelle in Wanderung begriffen. Leitz, Ok. 4, Obj. Ölimmersion $\frac{1}{12}$.
- Fig. 4. Wie Fig. 3. Eine Gruppe von indifferenten Zellen. Leitz, Ok. 4, Obj. Ölimmersion $\frac{1}{12}$.
- Fig. 5. Seitliche Partie der jungen Knospe. Wandernde indifferente Zellen. Leitz, Ok. 4, Ölimmersion $\frac{1}{12}$.
- Fig. 6. Die Spitze der Knospe liegt in der Verlängerung nach rechts. Junges Knospensstadium. Das Entoderm ist, wie in Fig. 3—6, nicht vollständig eingezeichnet. Im Ektoderm eine Muskelepithelbildungszelle (in Teilung begriffen?). Überwandernde indifferente Zellen. Nährmuskelbildungszellen (eine teilt sich?). Leitz, Ok. 4, Obj. Ölimmersion $\frac{1}{12}$.
- Fig. 7. Knospenspitze. An der Spitze lebhaft Überwanderung. Zeiss, Ok. 4, Obj. Apochrom. 8.
- Fig. 8. In der Entwicklung vorgeschrittene Knospe. An den Stellen, wo die Tentakel auswachsen sollen, im Ektoderm viele indifferente Zellen. Leitz, Ok. 2, Obj. 6.
- Fig. 9. Stück der Leibeswand einer ziemlich vorgeschrittenen Knospe. Man sieht die überwandernden indifferenten Zellen, die sich in Eiweißdrüsenzellen umwandeln. Leitz, Ok. 2, Obj. 6.
- Fig. 10. Zeigt dasselbe wie Fig. 9.

Tafel II.

- Fig. 1. Verheilung einer durch Messerschnitt angebrachten Wunde. Beschreibung im Texte. Leitz, Ok. 2, Obj. 6.
- Fig. 2. Seitenwand einer ausgewachsenen *Hydra*. Überwanderung der indifferenten Zelle. Man beachte die faltenartige Anhäufung der Nährmuskelzellen. Leitz, Ok. 2, Obj. 6.
- Fig. 3, 4, 5 und 9 zeigen Einwanderung der indifferenten Zellen in das Entoderm. Leitz, Ok. 2, Obj. 6.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): HadÅ¾i Jovan [Johann]

Artikel/Article: [Die Entstehung der Knospe bei Hydra. 61-82](#)