

Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum* Allm.

Von

Dr. August Brauer,

Assistenten am zoologischen Institut.

(Aus dem zoologischen Institute der Universität Berlin.)

Mit Tafel XXXIII—XXXV.

Am Schlusse meiner Untersuchung über die Entwicklung von *Hydra* (6, p. 206) habe ich die Ansicht geäußert, dass die sogenannte Morula, d. h. der mehrschichtige Zellenhaufen, welcher in der Entwicklung vieler Cnidarier und Poriferen beobachtet wurde, nicht, wie übereinstimmend angegeben wird, das Endstadium der Furchung bedeute, aus welchem durch Delamination die Bildung der Keimblätter erfolge, sondern dass dieses Stadium bereits den zweischichtigen Embryo darstelle. Wenn diese Auffassung richtig ist, so ergibt sich daraus, dass die Entodermbildung bei allen denjenigen Formen, welche in ihrer Entwicklung das Morulastadium durchlaufen, noch nicht bekannt ist, da ein solider mehrschichtiger Zellenhaufen auf zwei verschiedene Weisen entstehen kann, je nachdem die Furchung äqual oder inäqual verläuft. Im ersteren Falle kann das Entoderm durch Einwanderung oder Theilung von Blastodermzellen sich bilden, wie z. B. bei *Hydra*, und dann wird weiter zu entscheiden sein, ob der polare oder der multipolare Typus vorliegt, im zweiten Falle dagegen würde die Entodermbildung durch Epibolie erfolgen. Es ist mithin nicht begründet, die Fälle der Entodermbildung durch »sekundäre Delamination«, wie METCHNIKOFF (40) die Spaltung der Morula in die zwei Keimblätter bezeichnet hat, ohne Weiteres der multipolaren Bildungsweise zuzureihen.

Es schien mir nothwendig durch eigene Untersuchungen mich zu überzeugen, ob die Zweifel an der richtigen Auffassung der Morula begründet sind oder nicht. Ich wählte als erstes Objekt *Tubularia*,

einerseits weil diese Form leicht in genügender Menge zu erhalten war, andererseits weil dieser Polyp nach den Angaben aller Autoren, welche nach CIAMICIAN (10) seine Entwicklung untersucht haben, nämlich KLEINENBERG'S (39, p. 437), METSCHNIKOFF'S (39, 40), HAMANN'S (17, 18), CONN'S (15) und TICHOMIROFF'S (44), eine typische Morula zeigen soll.

Die Untersuchung hat sich nicht nur auf diesen einen Punkt beschränkt, sondern ist auch auf die übrige Entwicklung bis zur Bildung der Actinula und die Entstehung der Geschlechtsprodukte ausgedehnt worden.

Das Material, *Tubularia mesembryanthemum* Allm.¹, welches von der Zoologischen Station in Neapel bezogen ist, wurde mir in freundlichster Weise vom hiesigen Institute überlassen, wofür ich Herrn Geheimrath Professor Dr. F. E. SCHULZE meinen besten Dank sage.

I. Die Entstehung der Geschlechtsprodukte.

(Taf. XXXIII, Fig. 1—6.)

Die männlichen und weiblichen Gonophoren von *Tubularia* entspringen von Stielen, den Gonophorenträgern, welche an der Basis des aboralen Tentakelkranzes des Polypen hervorsprossen; sie zeigen medusoiden Bau. Da ihre Bildung bereits eingehend und mit meinen Untersuchungen übereinstimmend von CIAMICIAN (9, 10) und später von HAMANN (17), WEISMANN (47, 49) und TICHOMIROFF (44) beschrieben ist, kann ich auf ihre Darstellung verweisen; nur möchte ich hervorheben, dass die Angabe CIAMICIAN'S (9, p. 503), die Entoderm-lamelle lege sich zweischichtig an, was HAMANN (l. c. p. 513, Anm.) für falsch erklärt, völlig richtig ist.

Die Keimzellen entstehen nach CIAMICIAN'S Untersuchungen, welche von WEISMANN (47, p. 227; 49, p. 127) und THALLWITZ (43, für die männlichen Keimzellen) bestätigt werden, aus dem basalen Blatt des ektodermalen Glockenkerns. TICHOMIROFF (44, p. 5) dagegen verlegt die Keimstätte in das Entoderm der Gonophorenknospe; er fand dasselbe und zwar im distalen Theile, welcher unter der Entoderm-lamelle liegt, mehrschichtig und betrachtet die Zellen dieser Verdickung als Keimzellen, welche später erst in den Glockenkern einwandern.

Noch eine frühere Angabe, welche sich bei JICKELI (26, p. 591) findet, ist zu erwähnen. Bei seiner Untersuchung über den Bau von *Tubularia* beobachtete er im Ektoderm des Metastoms subepitheliale Zellen, welche »die Mitte zwischen den Zellen embryonalen Charakters, welche man im Ektoderm findet und als Nesselkapselbildungszellen

¹ Auf den Gläsern der Station ist die Form irrthümlich als *T. larynx* bezeichnet.

oder mit dem unbestimmteren Namen des interstitiellen Gewebes zu bezeichnen pflegt, halten«, und deutet sie als junge Eizellen; er knüpft an diese Beobachtung die Vermuthung, dass die Eizellen von hier aus der Reifungsstätte, dem Glockenkern, zuwandern. Wie wir sehen werden, ist diese Vermuthung richtig.

In jungen weiblichen Gonophorenknospen (Fig. 4), in welchen von der Bildung des Glockenkernes noch nichts zu sehen ist, ist das Ektoderm fast stets einschichtig, dagegen erkennt man im Entoderm sehr oft außer den Epithelzellen andere, welche subepithelial liegen (kz); in etwas weiter ausgebildeten Gonophoren trifft man dieses Verhältnis ziemlich regelmäßig an. Diese Zellen sind manchmal zu einem Haufen zusammengeschart (Fig. 2, 6 kz), so dass eine Verdickung im Entoderm entsteht, und dieses sich an dieser Stelle in die Höhle der Knospe vorwölbt, wie es auch TICHOMIROFF (l. c. p. 3 ff., Fig. 1—3) beschreibt und zeichnet, oder sie liegen zerstreut (Fig. 2 kz'). Im Ektoderm der Knospe findet man diese Zellen nur ganz vereinzelt (Fig. 3 kz) und dann meist im proximalen Theile des Gonophors. Die meisten von diesen Zellen zeigen ein dichtes Zellplasma und einen stark sich färbenden Kern und ähneln hierdurch sehr den übrigen Entodermzellen der Knospe, welche durch ihre geringe Höhe und durch dichtes, wenig vacuolisirtes Protoplasma sehr wesentlich von den gewöhnlichen Nährzellen, wie man sie z. B. im Gonophorenträger findet (Fig. 6, 4), abweichen; einige andere aber fallen besonders durch die Größe und die geringe Färbung des Kernes auf, der einem jungen Keimbläschen völlig gleicht.

Untersucht man ältere Gonophoren, in welchen die Entodermkuppe zum Spadix sich erhoben hat, so findet man diese Zellen nicht mehr im Entoderm oder nur vereinzelt, dagegen ist der Glockenkern, der vorher einschichtig war, mit ihnen erfüllt. Hieraus ergibt sich, dass die im Entoderm der Knospe gefundenen subepithelialen Zellen Keimzellen sind und dass sie vom Entoderm aus in den Glockenkern wandern, wie es TICHOMIROFF angegeben hat. Da die Keimzellen oft auch in dem Theile des Entoderms, welcher den Spadix liefert, anzutreffen sind, selten dagegen in der Entoderm-lamelle, und da ferner die Keimzellen fast ausschließlich zuerst im basalen Theile des Glockenkernes (Fig. 6) auftreten, so darf man wohl mit Recht annehmen, dass die Einwanderung derselben in den letzteren vorwiegend von der Entodermkuppe bzw. dem Spadix aus erfolgt. Doch ist die Möglichkeit einer Einwanderung von einer anderen Seite aus nicht ausgeschlossen; so möchte ich z. B. die in der Fig. 2 mit kz bezeichnete Zelle für eine Keimzelle halten, welche im Ektoderm der Knospe auf-

wärts gewandert ist und auf der distalen Seite in den Glockenkern übertritt.

Die hervorgehobene Ähnlichkeit der jungen Keimzellen mit den Entodermzellen der Knospe ließ es möglich erscheinen, dass sie aus solchen auch entstehen, indem einzelne entweder in die Tiefe rücken und zu Keimzellen werden, wie es z. B. v. LENDENFELD (37) für *Eucopella campanularia* beschreibt und zeichnet, oder indem durch Quertheilung von Entodermzellen Keimzellen abgeschnürt werden, wie es z. B. TICHOMIROFF (l. c. Fig. 25) für *Eudendrium armatum* angiebt. In beiden Fällen mussten sich in den Entodermzellen Kernspindeln finden lassen, welche radial oder tangential gestellt waren, und besonders konnte man sie in ganz jungen Gonophoren erwarten, wo die Keimzellenbildung am eifrigsten erfolgen musste. Trotz vielen Suchens mit starken Vergrößerungen habe ich nicht eine einzige Spindel gefunden. Dieses negative Resultat und andere Gründe machten es wahrscheinlich, dass der Ort der Entstehung der Keimzellen nicht im Gonophor, sondern im Gonophorenträger oder noch weiter rückwärts zu suchen sei.

Untersucht man nicht nur einzelne Schnitte, sondern ganze Serien, so erhält man leicht die richtige Lösung der Frage. Wenn man das Entoderm der Gonophorenknospe proximalwärts verfolgt und dann weiter auf den Träger, von dem die Knospe entspringt, übergeht, so trifft man die Keimzellen immer seltener im Entoderm. Da sie hier der Stützlamelle stets nahe anliegen und die Entodermzellen das typische Aussehen von Nähr- oder Drüsenzellen annehmen, je näher man dem Träger kommt (Fig. 4, 6), so lassen sich die ersteren leicht erkennen. Ihre Form ist hier oft eine amöboide und lässt schließen, dass die Zelle im Wandern begriffen ist (Fig. 4 *kz*). Meist schon in geringer Entfernung von der Ursprungsstätte des Gonophors vermisst man die Keimzellen im Entoderm völlig, dagegen findet man jetzt häufig im Ektoderm (Fig. 4, 6 *kz'*), welches in der Gonophorenknospe fast stets einschichtig ist, nur zuweilen vereinzelt Keimzellen zeigt, neben den Epithelzellen und Nesselkapselzellen unter den sogenannten interstitiellen solche, welche den im Entoderm beobachteten jungen Keimzellen völlig gleichen. Die nahe liegende Vermuthung, dass in ihnen die Urkeimzellen, wie WEISMANN diejenigen, welche den Keimzellen den Ursprung geben, bezeichnet hat, zu sehen sind und dass sie die Stützlamelle durchbrechen, ins Entoderm übertreten und hier der Reifungsstätte zuwandern, gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man solche Zellen auf der ektodermalen und entodermalen Seite an derselben Stelle der Stützlamelle dicht anliegend findet (Fig. 5 *kz*). Vollen Beweis giebt aber

erst die Fig. 6, 6a. Hier liegen an zwei Stellen, an der einen zwei, an der anderen eine Zelle derart in der Stützlamelle, dass diese Lage nur als ein Durchwandern der Stützlamelle aufgefasst werden kann. Da die letztere sich an dieser Stelle verdickte und durch Hämatoxylin stark blau gefärbt hatte, so ließ sich ihre Grenze und die der Zellen genau erkennen. An beiden Stellen weicht die Stützlamelle (*st*) aus einander. Von den oberen zwei Zellen (Fig. 6a) wird die eine durch sie völlig vom Ektoderm abgetrennt, die andere nur theilweise, ein Theil steht mit jenem noch in unmittelbarer Berührung; auf der entodermalen Seite ist die Stützlamelle noch nicht durchbrochen. Die untere Zelle zeigt eine ähnliche Lage. Auf einem anderen Schnitt durch dieselbe Gegend des Gonophorenträgers fanden sich noch drei andere Zellen in der Stützlamelle und etwas weiter nach dem Gonophor zu eine unter den Entodermzellen wandernde Keimzelle (Fig. 4 *kz*).

Wenn man außer diesen Beobachtungen in Betracht zieht, dass dort, wo diese interstitiellen Zellen im Ektoderm auftreten, Keimzellen im Entoderm verschwinden oder nur vereinzelt zu finden sind, so erscheint es mir zweifellos, dass der Ort der Entstehung der Keimzellen das Ektoderm des Gonophorenträgers ist und dass interstitielle Zellen die Urkeimzellen sind. Der Ort, wo dieselben aus dem Ektoderm in das Entoderm übertreten, liegt, wie die Beobachtung lehrt, im Allgemeinen nahe der Ursprungsstätte eines Gonophors, einzelne mögen erst in der Gonophorenknospe übertreten (Fig. 5), einzelne selbst im Ektoderm verbleiben und von hier aus ihrer Reifungsstätte zuwandern. Die Zeit des Übertretens scheint etwas verschieden zu sein, da man schon in ganz jungen Gonophorenknospen Keimzellen in größerer Zahl treffen kann und oft in älteren, wo der Glockenkern sich gebildet hat, keine oder sehr wenige findet. Da man die Keimzellen sehr häufig in größerer Menge in dem Theile des Entoderms, welcher unter der Entodermalamelle liegt, liegen sieht, so scheint es, dass sie auf ihrer Wanderung hier längere Zeit verharren und erst, wenn der Glockenkern eine Höhle erhalten hat, dieselbe fortsetzen. Meist findet man die Einwanderung in den Glockenkern beendet, wenn die Entodermkuppe zum Spadix sich erhoben hat.

Die mitgetheilten Resultate sind zwar fast ausschließlich an weiblichen Gonophoren gewonnen worden, doch habe ich eine hinreichende Anzahl von männlichen untersucht, um angeben zu können, dass die Darstellung, so weit sie den Ort der Entstehung und die Wanderung betrifft, auch für die männlichen Keimzellen Gültigkeit hat.

II. Bildung, Form und Bau des Eies.

Durch die Untersuchungen von CIAMICIAN (10, p. 330 ff.), WEISMANN (49, p. 128) und TICHOMIROFF (l. c. p. 8) ist schon bekannt geworden, dass von den in den Glockenkern des weiblichen Gonophors eingewanderten Keimzellen nur eine geringe Zahl zu Eizellen wird, die meisten den letzteren als Nährmaterial dienen. Diese Sonderung in Ei- und Nährzellen scheint in vielen Fällen nicht erst in der Reifungsstätte zu erfolgen, sondern schon während der Wanderung im Entoderm der Gonophorenknospe. Wie ich schon im vorigen Kapitel erwähnte, lassen sich unter den Keimzellen zwei Arten besonders durch das verschiedene Aussehen ihres Kernes unterscheiden: in den meisten behält der Kern seine kugelige Form und seine Tingirbarkeit wie in den jüngsten Keimzellen, und abgesehen davon, dass er wächst, bleibt er auch im Wesentlichen so bis zu seiner Auflösung, er gewinnt niemals das Aussehen eines Keimbläschens; in einzelnen Keimzellen dagegen wächst der Kern, nimmt ovale Form an, und das Chromatinnetz wird feiner, so dass der ganze Kern sich nicht dunkel färbt, sondern hell erscheint und die Zelle unter den benachbarten scharf hervortreten lässt, kurz, er ist von einem jungen Keimbläschen, wie es die wachsende Eizelle zeigt, nicht zu unterscheiden.

Wenn die letztere beginnt an Größe zuzunehmen, so wird sie bald als eine Ansammlung von Protoplasma von unregelmäßiger Gestalt inmitten des Nährzellenhaufens oder mehr dem Spadix genähert erkennbar. In ihrer Mitte, oft auch schon der Seite, welche der Gonophorwand zugekehrt ist, nahe liegt das runde, meist ovale Keimbläschen (Fig. 7). Stets ist in demselben ein einziger Nucleolus von geringer Größe zu finden; seine Lage ist meist excentrisch, oft enthält er im Inneren eine Vacuole, doch dürfte diese wohl durch die Konservirung entstanden sein. Das Chromatingerüst ist durch den Binnenraum schon so fein vertheilt, dass das Keimbläschen bei einer Betrachtung mit schwachen Vergrößerungen fast homogen erscheint. Der noch übrig bleibende Raum wird vom Kernsaft eingenommen.

Mit dem Wachsthum der Eizelle, welche nach allen Seiten Fortsätze aussendet und so amöboide Form annimmt, wie das junge Hydra-Ei (in Fig. 13a, b sind die Fortsätze quer durchschnitten), beginnt die Auflösung der Nährzellen, indem die Umrisse unregelmäßig werden und der Kern verschwindet. Gleichzeitig treten auch die Pseudozellen als kleine, von Anfang an sich intensiv färbende Kügelchen auf, welche rasch heranwachsen und die eigenthümliche kernähnliche Form, wie sie CIAMICIAN (10, p. 332) und TICHOMIROFF (l. c.) beschreiben, annehmen, sich aber von

Kernen durch die starke Färbung besonders der peripheren Partie unterscheiden lassen. Ich stimme somit hinsichtlich der Entstehung der Pseudozellen ganz mit CIAMICIAN und WEISMANN überein; sie gehen nicht direkt aus den Kernen der Nährzellen hervor, wie TICHOMIROFF behauptet, und sind homolog den Pseudozellen des Hydra-Eies. Ich glaube, dass der letztere Autor sich durch das kernähnliche Aussehen dieser Gebilde hat täuschen lassen.

Wenn das Ei genügend Dottermaterial aufgenommen hat, beginnt es die Fortsätze einzuziehen, sich nach allen Seiten abzugrenzen und bestimmtere Form anzunehmen. Im Allgemeinen ist die letztere unregelmäßig ellipsoidisch, die der Gonophorwand zugekehrte Seite ist konvex, die dem Spadix anliegende konkav (Taf. XXXIII—XXXV). Im Einzelnen wechselt aber die Form sehr. Zuweilen rundet sich das Ei völlig zu einer Kugel ab, in anderen Fällen kann es ganz flach werden; es kann nach allen Seiten gleichmäßig gebildet sein, so dass der Schnitt, wie man ihn auch führt, immer dasselbe Bild zeigt, oder es wölbt sich auf einer Seite stark vor, auf der anderen breitet es sich aus, oder es kann an verschiedenen Stellen große oder kleine Einbuchtungen zeigen, kurz die Form variiert sehr, immer aber lässt sich eine konkave und konvexe Seite unterscheiden.

Die Ursachen für diesen Wechsel der Form sind leicht erkennbar. Sie ist davon abhängig, ob und wie viele andere Eier noch außerdem im Gonophor liegen. Kann das Ei den Raum allein oder fast allein einnehmen, so dehnt es die Gonophorwand aus und drängt den Spadix zur Seite und nimmt Kugelgestalt an. Liegen aber noch andere Eier im Gonophor, so ist klar, dass das Ei, da der Raum derselbe bleibt, und ein jedes Ei bestrebt ist möglichst weit sich auszudehnen, mehr oder weniger stark zusammengepresst wird, und dieses wird am stärksten der Fall sein, wenn ältere Stadien, besonders Actinulae, sich im Gonophor befinden. Das Ei wird dann nicht nur in der Richtung Gonophorwand-Spadix zusammengedrückt, sondern oft auch aus der Lage gedrängt, oder es presst sich eine Actinula in die nachgiebigere Masse des Eies ein, ja schon ihre Tentakel verursachen Eindrücke, kurz es entstehen ganz verschiedene Formen. Da die begrenzenden Flächen, Gonophorwand und Spadix, im Allgemeinen dieselben bleiben, so bleibt die Unterscheidung einer konvexen und konkaven Seite bestehen.

Der Bau des Eies von *Tubularia* zeigt, wie HAMANN (l. c. p. 511) schon angiebt, eine Sonderung des Inhaltes in eine Randschicht und eine centrale Masse (Fig. 7—12 u. A.). In der ersteren ist das Protoplasma sehr dicht und entbehrt meist der Pseudozellen, sie bildet den

Abschluss des membranlosen Eies nach außen. An der Innenseite ist sie ziemlich scharf von dem weitmaschigen Netz der centralen Masse abgesetzt. In den Vacuolen verschiedener Größe liegen die in der Zahl wechselnden Pseudozellen, deren Bau CIAMICIAN (10, p. 332) eingehend beschrieben hat, unregelmäßig zerstreut umher. Außer den Pseudozellen erkennt man mit starken Vergrößerungen noch andere sich weniger färbende Kügelchen, welche wohl auch dem Dotter zuzurechnen sein werden.

III. Reifung und Befruchtung.

(Taf. XXXIII, Fig. 7—12.)

Meine Beobachtungen über die Reifung und Befruchtung sind leider nicht ohne Lücken geblieben; theilweise lag es an der für die Erkennung dieser Vorgänge oft nicht ausreichenden Konservirung, so dass sichere Stadien häufig undeutlich waren, theilweise aber auch daran, dass man in Folge der geringen Durchsichtigkeit des Gonophors und des Wechsels der Lage und der Form des Eies vor der Behandlung nicht entscheiden konnte, auf welchem Stadium sich das letztere befand, und man daher zu sehr dem Zufall überlassen war, und das Kombiniren der Bilder erschwert wurde. Immerhin ließ sich trotz der Lücken ein allgemeines Bild über den Verlauf dieser Vorgänge gewinnen, und konnten frühere Angaben theilweise berichtigt und ergänzt werden. Ich hebe hervor, dass für die folgende Darstellung nur solche Bilder in Betracht gekommen sind, welche einen Zweifel an der Deutung nicht zuzulassen schienen.

Schon während des Wachstums des Eies rückt das Keimbläschen der Peripherie, d. h. der der Gonophorwand zugekehrten Seite zu und legt sich ihr so dicht an, dass nur ein schmaler Saum von Protoplasma es außen überzieht (Fig. 7, 8). Veränderungen sind sehr gering, kaum wahrnehmbar, höchstens lässt sich ein geringes Wachstum und weitere Vertheilung des Chromatins durch den Kernraum konstatiren, wodurch das Keimbläschen auch bei starker Vergrößerung fast homogen erscheint. Der Nucleolus, welcher sich stets auch im peripher liegenden Keimbläschen findet, wie ich im Gegensatz zu TICHOIROFF (l. c. p. 8, Fig. 5 u. 6) angeben muss (Fig. 7, 8), scheint nicht zu wachsen. Er ist noch vorhanden, wenn die Chromosomen der Richtungs-spindel sichtbar werden (Fig. 8¹). Dieselben scheinen stets an der Peripherie des Keimbläschens zuerst aufzutreten. Sie sind kurz, dick und färben sich intensiv und sind im Gegensatz zu dem eine Vacuole im

¹ Auf diese Figur gehe ich unten näher ein.

Inneren zeigenden Nucleolus völlig homogen. Die nächsten Umwandlungsstadien des Keimbläschens habe ich nicht gesehen. Die Fig. 9 zeigt schon ein Stadium kurz vor der Ausbildung der Richtungsspindel. Die Chromosomen, deren Zahl sich wegen der dichten Aneinanderlagerung nicht genau feststellen lässt, aber nicht viel mehr als 12 betragen mag, haben sich noch nicht zur Äquatorialplatte angeordnet, der achromatische Theil zeigt noch Ausläufer nach verschiedenen Seiten. Das Bild ähnelt so sehr ähnlichen bei *Hydra* beobachteten, dass ich annehmen möchte, die Richtungsspindel, welche ich ausgebildet nicht getroffen habe, bilde sich auch hier wie bei *Hydra* in allen Theilen nur aus dem Keimbläschen ohne eine Betheiligung von Zellprotoplasma, und weiter, dass sie auch ohne Polstrahlung ist und Tonnenform besitzt. Andere Bilder von diesem Stadium und von der zweiten Richtungsspindel machen diese Vermuthung wahrscheinlich, doch waren sie zu schlecht erhalten, um mich auf sie stützen zu können. TICHOMIROFF (l. c. p. 13) giebt an, dass eine Strahlung vorhanden sei und auftrete außerhalb des Keimbläschens vor der Auflösung desselben, doch lässt mich seine Fig. 9 eher vermuthen, dass der hier gezeichnete Kern gar nicht das Keimbläschen ist, sondern vielleicht ein Furchungskern, weil er nicht dicht an der Peripherie in der Rindenschicht liegt, wie es beim Keimbläschen nach meinen Beobachtungen stets der Fall ist. Die Richtungsspindel selbst hat er auch nicht beobachtet.

Es werden zwei Richtungskörper gebildet. Dieselben sind wegen ihrer Kleinheit schwer aufzufinden. Sie unterscheiden sich von Kernen der Gonophorenwand oder von kleinen über dem Ei manchmal liegenden Keimzellenkernen scharf durch den Mangel eines Nucleolus, durch das Vorhandensein von Chromosomen und durch ihre eng dem Ei anliegende Lage (Fig. 10, 10a). Die letztere rührt daher, dass sie sich in eine Gallerthülle, welche das Ei umgiebt, einbetten. Dieselbe ist den früheren Autoren entgangen, nur TICHOMIROFF (l. c. p. 24) berichtet, dass er auf Präparaten eine deutlich sich vom Ei absetzende Haut gesehen habe. Ich habe sie erst mit Sicherheit erkannt nach Abschnürung des ersten Richtungskörpers. Sie umschließt das ganze Ei, färbt sich mit Hämatoxylin, sie ist von geringer Dicke, doch scheint sie im Leben breiter zu sein. Dort nämlich, wo die Richtungskörper liegen (Fig. 10), weicht sie aus einander und umschließt diese auf beiden Seiten. Ich möchte glauben, dass hier durch die Richtungskörper die wirkliche Dicke erhalten, an den übrigen Stellen die Hülle dagegen geschrumpft ist.

CIAMICIAN (10, p. 336) und TICHOMIROFF (l. c. p. 14) geben an, die Richtungskörper gesehen zu haben. Der Erstere will sie sogar noch an

dem sich furchenden Ei beobachtet haben. Seine Fig. 23—26, welche mit einer noch geringeren Vergrößerung als die meinige Fig. 40a gezeichnet sind, lassen aber wegen der Größe der als Richtungskörper gedeuteten Gebilde erkennen, dass es nicht diese sind. TICHOMIROFF giebt die Vergrößerung seiner Fig. 8, welche die Richtungskörper darstellen soll, nicht an, doch ist es mir, da in dem einen ein deutlicher Nucleolus gezeichnet ist und da er bemerkt, dass er sie abgetrennt vom Ei gefunden hat, wahrscheinlich, dass auch er nicht die wirklichen Richtungskörper gesehen hat.

Der im Ei gebliebene Chromatinrest wandelt sich zum Eikern um (Fig. 40, 40a). Er ist ein kugeliges Bläschen, er liegt peripher, doch außerhalb der Rindenschicht. Die in der Fig. 40 sichtbaren Chromatinteile möchte ich wegen ihrer unregelmäßigen Form nicht für Nucleolen halten, sondern für Chromosomen. Ob ein Befruchtungsgrübchen gebildet wird, wie bei Hydra, kann ich nicht sagen, glaube es indessen nicht, da man das Spermatozoon schon vor Beendigung der Richtungskörperbildung im Ei zuweilen beobachtet. Auch der Ort, wo es eindringt, scheint zu wechseln, da man es auch an anderen Stellen findet als in der Gegend des Richtungskörperpoles. Die Form des Spermatozoons ist pfeilförmig (Fig. 44, 44a); vielleicht entspricht der in der Fig. 41 sichtbare ungefärbte Theil dem bei anderen Thieren beobachteten achromatischen Theile; da indessen die an der Peripherie liegenden Spermatozoen ihn nicht zeigen, ist es mir wahrscheinlicher, dass es der Anfang des Bläschens ist, in das sich dasselbe stets umwandelt. Eine Strahlung war immer vorhanden; ob auch am Eikern, ist ungewiss, es scheint vielmehr, dass die in der Fig. 40 gezeichnete, den Eikern umgebende als dem Spermatozoon (Fig. 44) zugehörig zu betrachten ist. Verschmelzungsstadien des Ei- und Spermakernes habe ich nicht gefunden, doch muss diese eintreten, da ich den Furchungskern häufiger beobachten konnte. Derselbe erscheint völlig homogen, besitzt keinen Nucleolus, und ist stets durch eine große Strahlung ausgezeichnet. Er liegt wie der Eikern nahe der Peripherie (Fig. 42).

Als abnorme Erscheinungen habe ich das einmal beobachtete Vorkommen von zwei Keimbläschen in einem Ei und einige Fälle von Polyspermie anzuführen. Dass die in der Fig. 8 gezeichneten zwei Kerne Keimbläschen sind und nicht etwa Spermakern und Eikern oder zwei Furchungskerne, scheint einmal aus ihrer völligen Übereinstimmung im Bau und in der Größe mit anderen Keimbläschen, dann aus ihrer Lage direkt an der Peripherie des Eies und endlich aus dem Mangel jeglicher Strahlung hervorzugehen. Der Fall erscheint deshalb interessant, weil man aus dem Wandern der beiden gegen einen und

denselben Punkt ersehen kann, wie streng fixirt dieser, der Richtungskörperpol, ist.

Polysperme Eier, welche, da auch TICHOMIROFF (l. c. p. 46) sie beobachtete, nicht selten bei *Tubularia* vorzukommen scheinen, machten sich kenntlich durch viele kleine verwaschene Strahlungen, in deren Mitte man zuweilen noch ein Chromatinkorn, wahrscheinlich das unveränderte Spermatozoon sehen kann, meist aber keine Spur davon findet. Die betreffenden Eier waren ferner noch dadurch ausgezeichnet, dass sich an der Außenseite des Eies eine dichte Menge von Spermatozoen angesammelt hatte. In einzelnen Fällen traf ich auch in Eiern, die schon in der Furchung begriffen waren, neben dem Kern derartige kleine Strahlungen, welche vielleicht auch überzähligen Spermatozoen zuzuschreiben waren.

Im Anschluss an dieses Kapitel möge noch die für die Beurtheilung der Furchung, der Entodermbildung, der Lage des Mundes und Anderes wichtige Frage, ob das Ei von *Tubularia* sich während des ganzen Verlaufes der Entwicklung orientiren lässt oder nicht, beantwortet werden. Der große Wechsel in der äußeren Form des Eies lässt schon vermuthen, dass zugleich auch eine Verschiebung der Theile im Inneren stattfinden wird.

Im Allgemeinen lässt sich feststellen, dass das Keimbläschen ziemlich gegen die Mitte derjenigen Seite des Eies, welche der Gonophorwand zugekehrt ist, wandert. Da man hier auch oft die Richtungskörper, den Eikern und den Furchungskern findet, so könnte man glauben, dass das Ei seine anfängliche Lage wenig verändere. Indessen ist dieses durchaus nicht der Fall, im Gegentheil ist diese Orientirung selten noch auf späteren Stadien nachzuweisen.

Schon die Richtungskörper liegen an der konvexen Seite des Eies bald in der Mitte, bald seitlich, und dieses lehrt, dass es unmöglich ist, einen bestimmten Punkt, etwa den mittelsten jener Seite immer als Richtungskörperpol anzunehmen, dass man höchstens von einer oberen und unteren »Seite« sprechen kann. Indessen ist auch dieses falsch. Da die ersten Furchungskerne peripher liegen bleiben und die ersten Furchen von dieser Seite bei regelmäßigem Verlauf der Furchung einzuschneiden beginnen, so ist im Anfang eine sichere Orientirung noch möglich. Man erkennt dann alsbald, dass bei den einzelnen Eiern der Richtungskörperpol ganz verschieden liegt. Er kann seine anfängliche Lage, d. h. in der Mitte der konvexen Seite, beibehalten, oder er kommt in Folge einer Verschiebung des Eies um 90° an der Seite zu liegen, und zwar entweder so, dass er der Öffnung des Gonophors zugekehrt ist, oder gerade nach der entgegengesetzten Seite, was seltener

vorkommt. Spätere Stadien nach der Entodermbildung, wo eine genaue Orientirung in Folge der Möglichkeit, die aborale und orale Hälfte des Embryos zu unterscheiden, wieder gewonnen ist, lassen sogar mit Sicherheit darauf schließen, dass das Ei sich völlig umkehren kann, so dass der Richtungskörperpol an der dem Spadix zugewandten Seite zu liegen kommt.

Die Ursachen für diese Verschiebungen des Eies während der Entwicklung sind zum Theil dieselben, welche auch die Form beeinflussen, zum Theil mögen sie auch in den Bewegungen des Spadix und in den Kontraktionen der Gonophorhüllen, welche CIAMICIAN (10, p. 336) und CONN (l. c. p. 484) beobachteten, zu suchen sein.

Es scheint, dass besonders TICHOMIROFF, welcher nicht nur im Beginn der Furchung, sondern auch noch auf späteren Stadien das Ei derart orientirt, dass er die Seite, welche der Gonophorwand anliegt, als die »obere« (obere = animale), die entgegengesetzte als die »untere« Seite betrachtet, sich durch die fast immer bleibende Unterscheidung einer konvexen und konkaven Seite, welche in dem Gleichbleiben der Begrenzungsflächen, der Gonophorwand und des Spadix, wie ich oben schon sagte, ihren Grund hat, getäuscht worden und zu der Annahme geführt ist, dass das Ei seine Lage nicht verändere.

IV. Furchung und Entodermbildung.

(Taf. XXXIII, Fig. 13—15; Taf. XXXIV.)

Nach CIAMICIAN (10, p. 336 ff.), welcher die Furchung und Keimblätterbildung bei *Tubularia* zuerst eingehender untersuchte, ist der Verlauf derselben kurz folgender: Die Furchung ist inäqual; schon nach der zweiten Theilung, welche eine äquatoriale ist, macht sich zwischen den zwei oberen und unteren Kugeln ein Unterschied in der Größe geltend, indem die oberen kleiner sind. Bei der weiteren Furchung eilen diese kleineren Zellen den größeren, deren Zahl sich nur auf vier erhöht, voraus und umwachsen sie allmählich ganz: die Entodermbildung erfolgt mithin durch Epibolie. Alle späteren Autoren außer TICHOMIROFF weisen die Beobachtungen als irrig zurück. Zuerst geben BALFOUR und KLEINENBERG (2, p. 148 Anm.) an, dass »es ihnen nicht gelungen sei eine epibolische Gastrula oder überhaupt eine solche Unregelmäßigkeit aufzufinden«. Ihnen schließen sich METSCHNIKOFF (39, 40), HAMANN (l. c. p. 511) und CONN (15, p. 484) an. Der Erste giebt in der späteren Arbeit (40) für *Tubularia* eine »quasireguläre Furchung« an, nach HAMANN ist sie völlig total äqual: »Der Zweitheilung des Eies folgt eine Vierteilung und so fort. Das Ende der Furchung führt zu einem Zellkomplex von gleichen Zellen ohne Höhle im Inneren.« Etwas

ausführlicher ist die Mittheilung COXN's: »The segmentation is not perfectly regular and very frequently presents appearances which resemble an epibolic gastrula. Further study however shows that this resemblance is only superficial, being due to slight irregularities and to difficulties of observation. The segmentation proceeds in a perfectly normal way and a typical morula is reached.« TICHOMIROFF (44) dagegen nähert sich wieder CIAMICIAN. Nach ihm treten zuerst zwei meridionale Furchen auf, alsdann schnüren sich am oberen Pol kleinere Zellen ab, die durch schnellere Theilung die unteren größeren zu umwachsen beginnen. Doch tritt eine völlige Umwachsung nicht ein, indem später auch die unteren Zellen durch Theilung Zellen ins Innere abschnüren. Eine Furchungshöhle wurde nicht beobachtet, als Endstadium der Furchung giebt auch er wie die übrigen Autoren eine solide Morula an. Die Entodermbildung erfolgt nach allen Autoren außer nach CIAMICIAN, auch nach TICHOMIROFF, obwohl er doch eine inäquale Furchung angiebt, durch Spaltung der Morula.

Um die sehr unregelmäßig verlaufende Furchung nur einigermaßen verfolgen zu können, ist unbedingt nothwendig, vollständige und viele Serien zu untersuchen und Schnitt für Schnitt die Umrisse der Zellen und die Kerne aufzuzeichnen; denn wegen der wechselnden Form, wegen der Verschiedenheit in der Größe und Form der Zellen und wegen der Unregelmäßigkeit der Furchung erhält man die mannigfachsten Bilder, deren Zusammenhang und Deutung nur durch die obige, allerdings etwas umständliche Untersuchungsweise ermittelt werden kann. Es gelang hierdurch festzustellen, dass die Furchung im Wesentlichen auf zwei ganz verschiedene Weisen verläuft: entweder folgt jeder Kerntheilung auch eine Zelltheilung, oder es tritt zunächst eine Vermehrung der Kerne ein, und dann beginnt erst eine auf einer Seite anfangende, dann allmählich fortschreitende Abfurchung der mehrker-nigen großen Zelle. Ob hiermit alle Furchungsweisen erschöpft sind, muss ich dahingestellt sein lassen, glaube aber, dass sich dieselben dem ersten oder dem zweiten Modus anreihen lassen.

Erster Furchungsmodus. In Folge der peripheren Lage des Furchungskernes beginnt die erste Furche von hier aus einzuschneiden in ganz ähnlicher Weise wie bei *Hydra*, *Gonothyræa* (BERGH, 54) u. A. und allmählich nach dem anderen Pole fortzuschreiten. Meist aber tritt, wie auch bei jenen Formen beobachtet wurde, schon eine neue Kerntheilung ein und wird die zweite Furche schon sichtbar, bevor die erste das Ei ganz durchschnitten hat. Die auffallenden, für das sich furchende *Hydra*-Ei charakteristischen amöbenartigen Veränderungen

des Eies fehlen bei *Tubularia* oder sind wenigstens nicht in so hohem Grade vorhanden.

Die ersten zwei Furchen stehen senkrecht zu einander und sind meridional, wie TICHOMIROFF (l. c. p. 48) richtig beobachtete. Die Angabe CIAMICIAN'S (10, p. 337), welcher die Furchung am lebenden, im Gonophor liegenden Ei verfolgte, dass die zweite Furche äquatorial verläuft, ist vielleicht dadurch zu erklären, dass das Ei während der Beobachtung eine Verlagerung um 90° erfahren hat und deshalb die zweite in Wirklichkeit meridionale Furche als eine äquatoriale erschien.

Diese ersten zwei Theilungen trifft man sehr oft, das zweizellige Stadium ist fast immer ziemlich regelmäßig hinsichtlich der Größe und Lage der Zellen. Die Lagerung der vier Blastomeren kann die gewöhnliche wie bei total äqual sich furchenden Eiern sein, indem von oben gesehen der Umriss der vier Zellen ein Quadrat ist (Fig. 13). Gewöhnlich aber wird das Quadrat zu einem mehr oder weniger regelmäßigen Parallelogramm (Fig. 14 d). Die Zellen können hierbei ihre allgemeine Lagerung zu einander bewahren, zu zwei Paaren angeordnet sein, sie können aber auch derart verschoben werden, dass alle vier Zellen um den Spadix in einer Reihe neben einander angeordnet sind. Die Fig. 13, 13 a können hierzu eine Erläuterung geben. Die erste Furche hat das Ei durchschnitten, die zweite erst etwa zur Hälfte. In der oberen, abgefurchten Partie (Fig. 13) liegen die Zellen in regelmäßiger Weise; geht man aber weiter nach unten, so erkennt man (Fig. 13 a), dass diese Lagerung hier nicht möglich ist, weil die eine Zelle (1) von der anderen (2) abgedrängt ist und daher eine ganz andere Lage hat als in der oberen Hälfte. Die Ursache ist darin zu suchen, dass das andere noch im Gonophor liegende Ei (b), welches noch ungefurcht ist, nicht auf derselben Höhe liegt. Daher kann das sich furchende (a) in dem Theile des Gonophors, wo es den Raum fast ganz für sich hat (Fig. 13), sich ausdehnen, im unteren Theile (Fig. 13 a) aber wird es zusammengedrückt, und zwar um so mehr, je größer das andere Ei wird.

Die dritte Furche scheint ebenfalls eine meridionale zu sein. Die Fig. 14 a—d zeigen ein vierzelliges Stadium im Beginn einer neuen Theilung. Da die vier Zellen im Gonophor auf ungleicher Höhe lagen, und dieses in querer Richtung durchschnitten wurde, so konnten die vier Kerne nicht auf einem Schnitt getroffen werden, wie es das Schema Fig. 14 d zeigt. Während man bei *Hydra*, *Gonothyraea* u. a. beobachtet, dass bereits mit der ersten Theilung des Eies die Kerne aus der peripheren Lage allmählich dem Centrum zurückken, bleiben die Kerne hier peripher liegen. Hierdurch lässt sich der Verlauf der

ersten zwei Furchen leicht ermitteln (Fig. 44 d, I, II). Von den vier Kernen ist der eine, 5, in der Theilung noch nicht so weit vorgeschritten als die anderen, doch lässt die Lage der Äquatorialplatte vermuthen, dass die Spindel sich in gleicher Richtung legen wird wie die der Zelle 4 (Fig. 44 d). Aus der Lage der Spindeln nun geht hervor, dass die dritte Furche wieder meridional verläuft, doch bei je zwei Zellen verschieden, was vielleicht darin seinen Grund hat, dass das eine Paar eine Verschiebung erlitten hat.

Auch das achtzellige Stadium (Fig. 45) scheint für einen derartigen Verlauf der dritten Theilung zu sprechen; wenigstens lässt sich meiner Ansicht nach sonst die Lage der acht Zellen zu einander nicht erklären. Von ihnen sind vier weit größer als die anderen, doch liegen die großen und kleinen unregelmäßig, so dass eine Zurückführung dieses Stadiums auf ein vierzelliges, wie es die Fig. 43 und 44 zeigen, vielleicht nicht berechtigt ist.

Ein Stadium von 16 Zellen habe ich zwar gefunden (Fig. 46), doch waren bereits vier Zellen in neuer Theilung, so dass es wahrscheinlich nur ein Übergangsstadium ist. Aus der Lagerung der Zellen ließ sich nicht auf den Verlauf der früheren Theilungen schließen¹.

Es konnte scheinen, da das zwei- und vierzellige Stadium mit großer Regelmäßigkeit vorkommen, dass die Furchung in gleich regulärer Weise weiter verläuft, indessen scheint dieses sehr selten der Fall zu sein. Weit häufiger begegnet man Stadien mit 6, 10, 12 und 24 Zellen, wie auch TICHOMIROFF beobachtete. Das sechszellige Stadium kann entweder dadurch entstehen, dass nach der Zweitheilung die eine Zelle in der Theilung voraus eilt, und zwar so sehr, dass sie schon wieder zum zweiten Male sich theilt, während die erste zu einer neuen Theilung sich anschickt, oder dadurch, dass ein reguläres vierzelliges Stadium sich unregelmäßig weiter furcht. Je weiter die Furchung fortschreitet, um so schwerer ist es natürlich ihren Verlauf zu erkennen, da selbst Stadien mit einer gleichen Anzahl von Zellen in der ganzen Form sowie in der Form und der Lage der Zellen verschieden sind.

So unregelmäßig aber auch die Furchung verläuft, die Blastomeren lagern sich früh schon in einer einzigen Schicht, es entsteht immer eine Blastula. Ich habe kein Stadium, das weniger als 24 Zellen zeigte, getroffen, das nicht die einschichtige Anordnung derselben erkennen ließ. Die Form der Blastula ist verschieden und richtet sich nach dem Vorhandensein oder Fehlen anderer Eier im Gonophor wie die des unfurchten Eies (Fig. 47—24); sie kann mehr oder weniger kugelförmig

¹ Die Zelle a in Fig. 46 liegt wie die übrigen in der Peripherie, wie andere Schnitte zeigen, nicht im Inneren.

oder abgeplattet sein. Die Größe und die Form ihrer Zellen wechselt ebenfalls. Selten (Fig. 19, 21) findet man eine Blastula, deren Zellen wie bei anderen zu einem gleichmäßigen Epithel angeordnet sind; meist (Fig. 17) sind sie unregelmäßig gestaltet, niedrig und breit oder hoch und schmal, zuweilen sind sie auf der Innenseite abgerundet, manchmal nicht.

Große und kleine Zellen zeigen oft eine bestimmte Anordnung, indem die einen nur an einer Seite der Blastula liegen, die anderen an der entgegengesetzten (Fig. 18). Dass aber dieses immer der Fall ist, wie TICHOMIROFF behauptet, muss ich sowohl für die Blastula, die dieser Forscher eben so wenig wie ein anderer gesehen hat, wie für die anderen Stadien bestreiten. Man findet oft genug die großen Zellen unregelmäßig zwischen den kleinen liegend, und häufig ist dieser Unterschied nicht vorhanden.

Eine Furchungshöhle, welche auffälligerweise keiner der früheren Beobachter außer CIAMICIAN gesehen hat, ist fast stets vorhanden; ich habe nur einen Fall (Fig. 20) getroffen, wo sie nicht, vielleicht richtiger, noch nicht ausgebildet war; selbst wenn sie sich nicht bildete, dürfte dadurch an der Auffassung, dass dieses Stadium einer Blastula gleichwerthig ist, nichts geändert werden, wie die einschichtige Anordnung der Zellen beweist. Die Furchungshöhle ist oft schon sehr früh erkennbar, auf Stadien mit sechs oder acht Zellen, zuweilen tritt sie erst später auf. Sie kann klein bleiben (Fig. 18) oder zu bedeutender Größe heranwachsen (Fig. 21), sie kann regelmäßige oder unregelmäßige Gestalt zeigen je nach der Form und Größe der Blastula und ihrer Zellen.

Wenn die Theilung der Zellen bis auf etwa 30 — in einzelnen Fällen vielleicht auch etwas mehr oder weniger — vorgeschritten ist, beginnt die Entodermbildung, und zwar erfolgt sie durch Quertheilung der Blastodermzellen (Fig. 22 a). Ob auch eine Einwanderung ganzer Zellen in die Furchungshöhle vorkommt wie bei Hydra, ließ sich mit Sicherheit nicht entscheiden. Man findet zuweilen Zellen, welche mit schmaler Basis an der Blastodermwand sitzen und mit ihrer inneren Hälfte sich in die Furchungshöhle vorwölben, so dass sie ganz das Bild von einwandernden Zellen darbieten, aber derartige Zellen beobachtet man auch schon auf Stadien, wo noch keine Entodermbildung erfolgen kann. Indem diese Zelltheilung weiter sich fortsetzt und auch die abgeschnürten Entodermzellen sich vermehren, wird die Furchungshöhle rasch oder langsam je nach ihrer Größe verdrängt. Noch auf vorgeschrittenen Stadien der Entodermbildung findet man oft einzelne Lücken zwischen den Entodermzellen, schließlich verschwinden auch

diese, und das Endresultat ist ein mehrschichtiger Zellenhaufen, das als *Morula* bezeichnete Stadium (Fig. 27).

Zweiter Furchungsmodus: Dieser Modus unterscheidet sich von dem vorigen in erster Linie dadurch, dass die Kerne sich vermehren, dagegen die Zelltheilung Anfangs unterbleibt. Derartige mehrkernige Eier sind bei flüchtiger Betrachtung nicht von anderen ungefurchten zu unterscheiden, und hierin ist vielleicht der Grund zu suchen, dass sie den früheren Beobachtern entgangen sind.

Durchsucht man eine Schnittserie durch ein solches mehrkerniges Ei, so scheinen die Kerne sehr zerstreut und ohne Ordnung vertheilt zu sein. Durch Aufzeichnen der Schnitte und Zählen der Kerne erkennt man, dass im Gegentheil eine große Regelmäßigkeit vorhanden ist. Man findet 8, 12, 16 Kerne; ein Stadium mit vier Kernen ist mir nicht zur Beobachtung gekommen, doch muss dieses zweifellos auftreten. Mehr als 16 Kerne habe ich nicht gezählt, doch da in Eiern, welche die Abfurchung begonnen hatten, in der großen mehrkernigen Zelle noch eine größere Zahl sich fand, so ist nicht unmöglich, dass die Theilung der Kerne noch weiter gehen kann, ehe Zellen sich abzuschnüren beginnen.

Wenn man ferner die Vertheilung der Kerne feststellt, so tritt eine weitere Regelmäßigkeit hervor; sie liegen nämlich immer nur in einer Hälfte des Eies und die Mehrzahl der Peripherie ziemlich nahe. Man darf wohl mit Recht diese Vertheilung so erklären, dass an dieser Seite der Furchungskern lag, und dass die Kerne nach der Theilung hier liegen blieben, nicht sich im ganzen Ei vertheilten. Diese Seite entspricht demnach der wirklichen »oberen« Seite des Embryo, d. h. hier liegt der Richtungskörperpol.

In Folge der hierdurch gewonnenen Möglichkeit einer Orientirung lässt sich der weitere Verlauf der Furchung weit leichter übersehen als diejenige nach dem ersten Modus.

Am Richtungskörperpole beginnt die Abfurchung des Eies. Die Kerne rücken allmählich an die Peripherie (Fig. 24, 25, 25 a), und um sie schnürt sich eine meist ziemlich gleich große Plasmamenge ab. Zwischen diesen kleinen und der einen großen, noch ungetheilt bleibenden, mehrkernigen Zelle tritt frühzeitig eine kleine Furchungshöhle auf (Fig. 25, 25 a, 26 c). Die Kerne der großen Zelle scheinen in einzelnen Fällen sich auch nach Beginn der Abfurchung noch weiter zu theilen, da man Theilungsfiguren findet.

Die Bildung kleiner Blastomeren setzt sich an der Peripherie weiter fort, und der Process umgreift mehr und mehr die große Zelle, so dass ein Ei auf diesem Stadium ganz das Bild einer Umwachsung der

großen durch kleine Zellen, wie es CIAMICIAN angiebt, gewährt. Eine solche tritt aber niemals ein. Wenn nämlich die Zahl der Kerne sich bis auf wenige verringert, und die große Zelle selbst an Größe verloren hat, so beginnt auch sie sich zu theilen, und zwar in der Längsrichtung, so dass die Theilstücke auch Blastomeren werden. Es lassen sich dann Anfangs noch mehrere große Zellen (Fig. 23, 28 a, 28 b) auf der einen Seite des Embryo unterscheiden, durch weitere Theilung verliert sich die Verschiedenheit in der Größe.

Ehe aber die Furchung so weit vorgeschritten ist, beginnt bereits ein neuer Process, die Entodermbildung, indem die abgeschnürten kleinen Blastomeren durch Quertheilung Entodermzellen bilden. Dieselbe beginnt wie die Abfurchung am Richtungskörperpol (Fig. 25, a, 25 a) und schreitet mit derselben gleichmäßig vorwärts (Fig. 26 b, b). Ein solches Ei gewährt ein eigenthümliches Bild: in der oberen Hälfte ist das zweite Keimblatt schon gebildet (Fig. 26 a, 26 b), in der unteren dagegen liegt noch immer die große Zelle (Fig. 26 a, b, c, a), welche noch mehrere, in dem abgebildeten Fall z. B. noch sechs Kerne besitzt und noch kleine Zellen abschnürt.

Die Furchungshöhle bleibt in Folge der frühen Entodermbildung klein und wird immer mehr von der oberen Hälfte des Eies auf die untere verdrängt (Fig. 26, 28) und zuletzt vollständig. Ich habe nicht beobachtet, dass auch die große Zelle, so lange sie mehrkernig ist, sich an der Entodermbildung betheiligt. Vielmehr findet man noch auf späten Stadien, dass sie oder ihre Theilstücke nur in der Längsrichtung sich theilen (Fig. 28 b, c).

Variationen in diesem Furchungsmodus können auf verschiedene Weise entstehen. Die Furchung kann schon beginnen, wenn die Zahl der Kerne nur vier oder sechs beträgt. Das Ei zerfällt dann gleichzeitig in vier bezw. sechs Zellen, wobei die Furchen ohne Gesetzmäßigkeit von verschiedenen Seiten einschneiden. Der weitere Verlauf der Furchung dürfte sich dem ersten Modus nähern. Eine andere Abweichung ist folgende: das Ei enthielt 12 Kerne, eine Furche theilte das Ei in zwei sehr ungleich große Hälften, in der einen lagen vier Kerne, in der anderen acht. Ich habe einen derartigen Fall nur einmal beobachtet, doch mögen vielleicht solche sich hieran anschließen, wo die Furchung scheinbar nach dem ersten Modus verlaufen war, aber in einigen Zellen mehrere Kerne lagen.

Ich unterlasse es, noch andere Unregelmäßigkeiten anzuführen, weil eine richtige Deutung nicht möglich ist.

Eine kurze Erörterung verlangt noch die Frage, ob die Entodermbildung polar oder multipolar verläuft.

Für die Eier, welche sich nach dem ersten Modus furchen, ist dieselbe schwer zu beantworten, weil man dieselben nicht orientiren kann. Dass man radial gestellte Spindeln in verschiedenen Eiern bald auf dieser, bald auf jener Seite findet, ist deshalb noch kein Beweis dafür, dass die Entodermbildung multipolar verläuft, da das Ei in dem einen Fall so, im anderen so orientirt sein kann. Ein solcher wäre nur möglich, wenn man in einem und demselben Ei derartige Theilungen auf verschiedenen Seiten nachweisen könnte. Dieses ist mir nicht gelungen.¹

Dagegen lassen die Eier, welche nach dem zweiten Modus sich furchen, keinen Zweifel. Einmal sahen wir, dass die Entodermbildung dort beginnt, wo auch die ersten Zellen abgeschnürt werden, und an dieser Seite liegt der Richtungskörperpol; ferner gelang es, in demselben Ei radial gestellte Spindeln in den peripheren Zellen nachzuweisen, welche so weit von einander entfernt lagen, dass man schwerlich die zwischen ihnen liegende Partie als einen Pol auffassen kann (Fig. 26 a, 26 b, b, Fig. 28 a, a, 28 b, b).

Ehe ich zur Beurtheilung der Furchung übergehe, will ich versuchen, die Angaben der früheren Beobachter, besonders CIAMICIAN's und TICHOMIROFF's, welche allein eingehender die Furchung verfolgten und durch Figuren erläutert haben, mit den meinigen in Einklang zu bringen. Außer den Fig. 30, 35 CIAMICIAN's, welche eine vollständige Umwachsung der großen Zellen darstellen sollen, können meiner Ansicht nach alle richtig sein, doch scheint es, dass die Autoren Stadien der beiden Furchungsweisen zusammengeworfen und demnach falsch kombinirt haben. So gehören meiner Ansicht nach die Fig. 23—26, 34—32 CIAMICIAN's dem ersten Modus, dagegen die Fig. 27—29, 33, 34 desselben und die Fig. 46 TICHOMIROFF's dem zweiten an. Es erklärt sich dieses dadurch, dass ihnen eben so wie den anderen Beobachtern entgangen ist, dass oft eine Kerntheilung eintreten kann, ohne dass eine Zelltheilung sogleich folgt. TICHOMIROFF hat bereits erkannt, dass eine Umwachsung der großen Zellen, welche CIAMICIAN angiebt, nicht stattfindet, sondern dass zuletzt dieselben sich ebenfalls theilen und nicht von der Peripherie abgeschlossen werden.

Unregelmäßigkeiten im Verlauf der Furchung sind häufig bei Cnidariern beobachtet worden; so furcht sich z. B. das Ei von *Polyxenia leucostyla* manchmal äqual, manchmal inäqual, bei *Oceania armata* liegen die Blastomeren völlig ordnungslos (METSCHNIKOFF, 40), für viele Hydroidpolypen giebt derselbe Autor eine »quasireguläre« Furchung an, u. a., doch ist in allen diesen und ähnlichen Fällen in so fern eine Regelmäßigkeit vorhanden, als jeder Kerntheilung auch eine Zelltheilung folgt.

So weit ich die Litteratur kenne, sind aber auch drei Cnidarier bekannt, deren Furchung sich dem zweiten Modus von *Tubularia* nähert.

Von *Myriothela* berichtet KOROTNEFF (33, p. 488): »Nach der Befruchtung kommen in dem Entoplasma Zellen vor (wahrscheinlich nach der Art der freien Zellbildung), die sich theilen und deren Abkömmlinge sich gegen die Peripherie des Eies bewegen und in das feinkörnige Ektoplasma übergehen und da ein Blastoderm rund um das Ei bilden. Die Entstehung der Zellen dauert immer fort, und endlich verwandelt sich das Ei in einen Komplex von Zellen, eine Morula.« Ähnlich lautet eine Angabe HICKSON's (25, p. 495) über *Millepora plicata*. Der Furchungskern soll hier in kleine nucleolenartige Stücke zerfallen. Diese »migrate towards the centre of the ovum, where they form an equatorial zone of two or three rows. This zone divides into two clusters of fragments which, travelling first to the two poles, eventually are scattered over the whole ovum. At this stage, but not before, it is possible to discern in favourably stained specimens certain faint shadings in the substance of the young embryo, which indicate that each fragment is surrounded by its own proper protoplasm. The fragments have grown to such a size as to enable us to call them nuclei, and the young embryo has reached a stage which corresponds with the morula stage of other embryos«. Bei *Renilla* konnte WILSON (51, 52) sogar fünf bis sechs Furchungsweisen unterscheiden, indem zuerst eine Vermehrung der Kerne auf 8, 46, selbst 32 eintrat und dann zu verschiedener Zeit die Zelltheilung begann; diese erfolgte aber nicht wie bei *Tubularia* in der Weise, dass eine Zelle nach der anderen sich abschnürte, sondern gleichzeitig so viele Zellen sich bildeten als Kerne im Ei vorhanden waren. Außer diesen Furchungsarten hat WILSON noch andere, allerdings seltener beobachtet, welche sich dem ersten Modus von *Tubularia* anzuschließen scheinen.

Durch die scharfe Trennung der beiden Furchungsweisen in der Darstellung könnte vielleicht die Ansicht erweckt werden, dass die beiden in Wirklichkeit unvermittelt und nicht durch Übergänge verbunden wären. Das Vorkommen beider in einem Stock, das gleiche Endresultat weist schon darauf hin, dass die eine von der anderen abzuleiten, die eine nur eine Variation der anderen ist. Der erste Modus setzt der Beurtheilung weniger Schwierigkeit entgegen. Wenn man an die mannigfachen, die Furchung störend beeinflussenden Umstände denkt, so wird die Unregelmäßigkeit derselben, die Verschiedenheit in der Größe und Form der Zellen, die wechselnde Größe der Furchungshöhle u. A. nicht so auffallend erscheinen. Durch das konstant auf-

tretende Blastulastadium und die Art der Entodermbildung schließt sich *Tubularia* eng an *Eudendrium* (METSCHNIKOFF 40), wahrscheinlich auch an *Campanularia caliculata* (Derselbe 40) und *Halecium tenellum* (HAMANN 17) und ferner an *Hydra* (6) an; nur verläuft bei der letzteren Form in Folge der freien Lage des Eies die Furchung in völlig regulärer Weise. Man wird die Furchung am besten nach METSCHNIKOFF als »quasi-regulär« bezeichnen.

Beim zweiten Furchungsmodus liegt das am meisten Befremdende, wie mir scheint, in der allmählichen Abfurchung der mehrkernigen großen Zelle und der frühzeitigen Entodermbildung vor Beendigung des ersten Processes. Der Grund hierfür dürfte in der Lage der Kerne zu suchen sein. Würden dieselben sich gleichmäßig im Ei vertheilen, so würde wahrscheinlich ein gleichzeitiger Zerfall in so viele Zellen, als Kerne vorhanden sind, wie bei *Renilla* erfolgen. Dadurch aber, dass die Kerne in der oberen Hälfte des Eies liegen bleiben, ist dieses nicht möglich; um die peripher liegenden beginnen zuerst sich die zugehörigen Plasmamassen abzuschütten, und die anderen Kerne müssen erst zur Peripherie wandern. Die zuerst gebildeten Blastomeren bleiben nun nicht so lange unthätig, bis das ganze Ei abgefurcht ist, sondern beginnen alsbald mit der Entodermbildung. Man könnte das Stadium, wo zwischen den kleinen Blastomeren und der großen Zelle eine Furchungshöhle auftritt, und noch keine Entodermzelle gebildet ist, als Blastula bezeichnen, indessen ist dieses von geringer Wichtigkeit. Die multipolare Entodermbildung, an welcher sich, wie hervorgehoben werden muss, nur die Blastomeren betheiligen, die große Zelle nicht eher, als bis sie selbst in solche zerfällt, zeigt klar, dass hier nicht eine inäquale Furchung, wie CIAMICIAN und TICHOMIROFF glauben, vorliegt, da diese eine polare Differenzirung, d. h. eine qualitative Verschiedenheit der Eihälften voraussetzt, sondern dass wir es hier ebenfalls mit einer Modifikation der totalen äqualen Furchung zu thun haben.

Die Frage, warum das eine Ei nach dem ersten Modus sich furcht, das andere nach dem zweiten, vermag ich nicht zu beantworten. Man könnte in einer Verschiedenheit der Dottermasse die Ursache suchen, indessen wenn man nach der Zahl der Pseudozellen auf dieselbe schließen darf, so scheinen die einen Eier nicht besser und nicht schlechter versorgt zu sein als die anderen.

V. Die weitere Entwicklung des Embryo.

(Taf. XXXV.)

Wie aus dem im vorigen Kapitel Mitgetheilten ersichtlich ist, stellt das früher als Morula bezeichnete Stadium, der solide mehrschichtige Keim, nicht das Ende der Furchung, sondern der Keimblätterbildung dar. Dasselbe Stadium konnte auch bei Hydra (6) beobachtet werden. Der Hydrakeim scheint ebenfalls aus gleichen Zellen zusammengesetzt und wurde auch ja, bevor man die Bildung einer Cöloblastula und die Entstehung des zweiten Keimblattes erkannte, früher als Morula bezeichnet. Ehe die Ektodermzellen sich von Neuem theilten und zu einem gleichmäßigen Epithel anordneten, ließen sie sich nur durch die periphere Lage und den geringeren Reichthum an Pseudozellen von den Entodermzellen unterscheiden. Da die Pseudozellen bei Tubularia im Vergleich zu Hydra nur in sehr geringer Menge vorhanden sind, so fällt auch dieses Merkmal fort, und das äußere Keimblatt hebt sich vom inneren noch weniger ab. Der Bau der Zellen ist im Wesentlichen der folgende (Taf. XXXIV, Fig. 27, Taf. XXXV, Fig. 32): meist in der Mitte liegt der Kern, welcher sich besonders durch den Mangel einer Strahlung von Kernen der Furchungszellen unterscheidet; er wird umgeben von einer kleinen Protoplasmaansammlung, die in das die Zelle durchziehende sehr weitmaschige Netz übergeht. In den Lücken desselben liegen die Pseudozellen, im Ektoderm trifft man sie nur vereinzelt an.

Bei Hydra erfolgt nach der Beendigung der Bildung der Keimblätter zunächst die Sonderung derselben, indem die Zellen des äußeren Blattes sich rasch theilen, dadurch an Größe verlieren, cylindrisch werden und sich zu einem gleichmäßigen Epithel zusammenfügen, alsdann — von der Keimhüllenbildung jetzt abgesehen — spaltet sich vom Ektoderm die interstitielle Schicht ab. Diese beiden Processe sind auch bei Tubularia zu beobachten, indessen verlaufen sie nicht so scharf getrennt nach einander, sondern ziemlich gleichzeitig. Nur an einzelnen Stellen sieht man die Ektodermzellen Cylinderform annehmen und epithelartig sich anordnen. Meist erfolgt zu gleicher Zeit nicht nur Längstheilung, sondern auch Quertheilung, so dass nicht nur peripher liegende, sondern auch subepitheliale oder interstitielle Zellen gebildet werden (Fig. 32—34 *iz*). Das Ektoderm wird durch fortgesetzte Theilung der peripheren wie auch der subepithelialen bald mehrschichtig.

Die Entstehung der interstitiellen Schicht lässt sich sehr leicht verfolgen, weil bald zwischen Ekto- und Entodermzellen eine Ver-

schiedenheit im histologischen Bau bemerkbar wird. Mit der Theilung und der zugleich erfolgenden Verkleinerung der Zelle nämlich (Fig. 29, 30, 32—34) wird das Protoplasmanetz dichter, der Kern chromatinreicher, später tritt auch ein Nucleolus auf; in Folge dessen unterscheiden sich die Zellen bald durch ihre dunkle Färbung von den unverändert gebliebenen Entodermzellen.

Die Bildung der interstitiellen Schicht erfolgt nicht gleichmäßig am ganzen Keim. Meist eilt eine, die spätere aborale Seite (Fig. 29 *ab*) der anderen voraus. Ferner findet man in der Mitte der aboralen ein kleines Feld (Fig. 29 *drz*, die in Fig. 30, 34 dargestellten Schnitte haben dasselbe nicht getroffen), wo die Zellen früh sich zu einem regelmäßigen Cylinderepithel anzuordnen beginnen und auch etwas höher als die benachbarten sind. Ihre Höhe nimmt später zu, die Zellen lassen sich bald als die Drüsenzellen erkennen, welche, wie HAMANN (17) schon beobachtete, und wie es auch bei *Aurelia* (14) u. a. der Fall ist, den aboralen Pol, mit welchem der Embryo sich später festsetzt, einnehmen (Fig. 35 *drz*). Auf der entgegengesetzten Seite ist ebenfalls eine Stelle ausgezeichnet, weniger durch die Form der Zellen als durch den Mangel oder die geringe Ausbildung der interstitiellen Schicht (Fig. 31, 33 *m*). Hier bildet sich später der Mund. Leider lässt sich nicht konstatiren, ob hier wie bei *Hydra* der Mundpol mit dem Richtungskörperpol zusammenfällt oder nicht; wie die Fig. 29 und 35 zeigen, kann die aborale Seite (*ab*) bald der Gonophorwand zugekehrt sein, bald dem Spadix, d. h. der Embryo liegt sehr verschieden im Gonophor.

Die Abgrenzung der drei Schichten gegen einander ist abgesehen von dem histologischen Unterschied zwischen Ektoderm und Entoderm Anfangs keine scharfe. Die Epithelzellen zeigen im Allgemeinen mehr cylindrische Form und schließen sich eng an einander, während die interstitiellen polygonal sind und ordnungslos neben einander liegen, doch tritt der Unterschied wegen des gleichmäßigen, dunklen Aussehens beider Zellen wenig hervor. So lange noch keine Stützlamelle vorhanden ist, ist die Grenze zwischen den interstitiellen und den Entodermzellen ungleichmäßig, an einigen Stellen schieben sich die ersteren mehr in das Entoderm ein, in anderen ist die Breite der Schicht geringer.

Die nach der Bildung der interstitiellen Schicht alsbald beginnende histologische Differenzirung hat auch eine deutlich hervortretende Sonderung zur Folge. Im Ektoderm tritt eine Lockerung ein, indem die Epithelzellen Ausläufer zwischen die interstitiellen nach abwärts senden, diese zum größten Theile zu Nesselkapselbildungszellen werden und bald Nesselkapseln erzeugen und ihrerseits sich zwischen

die Epithelmuskelzellen eindringen (Fig. 34, 35); einige interstitielle Zellen behalten ihr embryonales Aussehen bei (Ganglienzellen, Eizellen[?]). Im Entoderm wachsen Anfangs an einzelnen Stellen, bald überall die meisten Zellen zu hohen, säulenförmigen aus und ordnen sich zum Epithel an (Fig. 34, 35). Der Rest verfällt der Verflüssigung und an ihrer Stelle tritt die Leibeshöhle auf. Man erkennt in der jungen Actinula (Fig. 35) noch oft an den Rändern der Entodermzellen unregelmäßig gestaltete Gewebsetszen, mitunter auch Pseudozellen. Es scheint als ob die dem Zerfall unterworfenen Zellen schon früh sich absondern und dort, wo die Bildung der Leibeshöhle stattfindet, anordnen. Man findet nämlich, dass zu der Zeit, wo die interstitiellen Zellen vom Ektoderm abgeschnürt werden, auch im Entoderm durch Theilung hier und dort, doch meist in der Mitte des Embryo (Fig. 29; der Schnitt Fig. 30 ist durch die Seite gegangen und zeigt sie deshalb nicht) ähnliche kleine, sich dunkel färbende Zellen. Auf späteren Stadien (Fig. 34), wo die Keimblätter sich schon von einander abgegrenzt haben, liegen sie oft zu einem Haufen zusammengeschart. In einzelnen von ihnen lässt sich ein Kern nicht mehr nachweisen, auch die Zellumrisse erscheinen undeutlich, kurz sie sehen aus, als ob sie zerfielen. Dass sie mit der Bildung der Leibeshöhle in einem Zusammenhang stehen, scheint auch daraus hervorzugehen, dass man sie später nicht mehr findet.

Vor der Entstehung der Leibeshöhle, wie ich im Gegensatz zu HAMANN (l. c. p. 544) hervorhebe, werden die Tentakel angelegt, und zwar eilt der erste dem zweiten etwas voraus, wie es auch sonst z. B. bei Eucopella (37), Chrysaora (14) u. a. beobachtet worden ist. Wie die Fig. 34 zeigt, drängen Entodermzellen sich zwischen die Ektodermzellen, welche Anfangs sich nicht nach außen vorwölben. Am distalen Ende ist das Entoderm einschichtig, proximalwärts wird es zweischichtig, und die zwei Schichten weichen aus einander und gehen in das Epithel der Leibeshöhle über (Fig. 34, 35).

Über die Herkunft der Stützlamelle bin ich eben so im Unklaren geblieben wie bei Hydra. Ich kann auch hier nur angeben, dass sie erkennbar wird mit dem Eintritt der histologischen Differenzirung der Keimblätter. —

Über die weitere Entwicklung, so weit sie im Gonophor verläuft, habe ich den Angaben der früheren Beobachter nichts Neues hinzuzufügen.

Es ist auffallend, dass keiner der Autoren außer TICHOMIROFF die Bildung der interstitiellen Schicht, ja nicht einmal die Mehrschichtigkeit des Ektoderms erkannt hat. Wie ich oben schon kurz angab, erfolgt

nach dem russischen Forscher die Bildung der Keimblätter durch Delamination der sogenannten Morula. Doch weicht er von den übrigen Autoren darin ab, dass nicht nur die periphere Schicht zum Ektoderm wird, sondern auch noch Zellen aus dem Inneren, also dem Entoderm hinzutreten. Er erkannte richtig die Mehrschichtigkeit des Ektoderms und bringt dieselbe in Verbindung mit der Sonderung in Epithelzellen und interstitielle Zellen. Jene an der Bildung des äußeren Blattes sich betheiligenden Entodermzellen sind die kleinen Zellen, welche bei der Entstehung der Leibeshöhle meiner Ansicht nach zerfallen. Dass sie nicht zur Peripherie wandern und die interstitielle Schicht bilden helfen, geht daraus hervor, dass sie noch vorhanden sind, wenn die Abgrenzung der ersteren vom Entoderm bereits erfolgt ist (Fig. 34).

Eine andere Frage wäre, ob die dem Ektoderm zunächst anliegenden Entodermzellen durch Theilung interstitielle liefern. Indessen muss ich auch diese Möglichkeit abweisen. Denn die häufig zu beobachtenden radial gestellten Spindeln im Ektoderm (Fig. 32, 33) beweisen, dass diesem Keimblatt vorwiegend die interstitiellen Zellen ihre Entstehung verdanken; und ein doppelter Ursprung dieser Schicht, die von Anfang an und besonders im ausgebildeten Thiere dem Ektoderm zugehört, ist mir nicht wahrscheinlich.

VI. Zusammenfassung der Resultate.

Die Geschlechtsprodukte von *Tubularia* entstehen aus interstitiellen Zellen des Ektoderms des Gonophorenträgers, sie treten nahe der Ursprungsstätte eines Gonophors ins Entoderm über, wandern hier ihrer Reifungsstätte, dem ektodermalen Glockenkern, zu.

Die Form und die Lage des Eies im Gonophor ist sehr verschieden, eine Orientirung während des ganzen Verlaufes der Entwicklung ist unmöglich.

Die Furchung ist quasiregular. Im Allgemeinen verläuft sie auf zwei verschiedene Weisen: entweder folgt jeder Kerntheilung auch eine Zelltheilung, oder es vermehren sich zunächst nur die Kerne und es beginnt dann eine allmähliche Abfurchung, welche am Richtungskörperpole anfängt und dann nach der entgegengesetzten Seite fortschreitet. Im ersteren Falle entsteht eine Cöloblastula, und dann erfolgt die Entodermbildung durch Theilung der Blastodermzellen, im letzteren beginnt die letztere bereits, bevor die Abfurchung beendet ist. Das Entoderm entsteht multipolar. Durch Verdrängung der Furchungshöhle seitens der Entodermzellen bildet sich ein mehrschichtiger solider Keim, welchen man früher irrthümlich als Morula bezeichnete.

Er stellt nicht das Endstadium der Furchung dar, sondern bereits den zweischichtigen Embryo.

Das Ektoderm bildet durch Theilung die interstitielle Schicht. Die Tentakel werden vor dem Auftreten der Leibeshöhle, welche durch Verflüssigung von Entodermzellen entsteht, angelegt. Gleichzeitig mit der histologischen Differenzirung der Keimblätter wird die Stützlamelle erkennbar.

Berlin, April 1894.

Benutzte Litteratur.

1. G. J. ALLMAN, A monograph of the Gymnoblasic or Tubularian Hydroids. London 1874.
2. F. M. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übers. von VETTER. Jena 1880.
3. E. v. BENEDEN, De la distinct. orig. du testic. et de l'ovaire etc. Bull. de l'acad. de Belgique. 2. Sér. T. XXXVII. 1874.
4. R. S. BERGH, Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea Loveni. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
5. TH. BOVERI, Zellenstudien. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XXIV.
6. A. BRAUER, Über die Entwicklung von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1894.
7. W. K. BROOKS, On the Life-History of Eutima and on radial and bilateral symmetry in Hydroids. Zool. Anz. 7. Jahrg.
8. — The Life-History of the Hydromedusae. Mem. Boston. Soc. N. H. Vol. III.
9. J. CIAMICIAN, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. 1878.
10. — Über den feineren Bau und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.
11. C. CLAUS, Studien über Polypen u. Quallen der Adria. I. Acalephen. Denkschr. der math.-naturw. Kl. der kais. Akad. der Wiss. Wien. Bd. XXXVIII. 1877.
12. — Entwicklung des Äquorideneies. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.
13. — Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag und Leipzig 1883.
14. — Beiträge zur Kenntniss der Geryoniden- und Eucopidenentwicklung. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. IV. 1882.
15. H. W. CONN, Development of Tubularia cristata. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.
16. M. J. FRAIPONT, Histologie, développement et origine du testicule et de l'ovaire de la Campanularia angulata. Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. XC.
17. O. HAMANN, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. XV. 1882.
18. — Über die Entstehung der Keimblätter. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Phys. Bd. VII. 1890.

Über die Entstehung der Geschlechtsprod. u. die Entw. von *Tubularia mesembr.* Allm. 577

49. CL. HARTLAUB, Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei *Obelia*. Diese Zeitschr. Bd. XLI.
20. O. u. R. HERTWIG, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Jena 1878.
21. ——— Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena 1885.
22. ——— Über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äußerer Agentien. Jena 1887.
23. O. HERTWIG, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.
24. ——— Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.
25. S. J. HICKSON, On the sexual cells and the early stages in the development of *Millepora plicata*. Phil. Trans. of the roy. soc. of London. Vol. CLXXIX. 1888.
26. JICKELI, Der Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jahrb. Bd. VIII.
27. C. ISHIKAWA, Über die Abstammung der männlichen Geschlechtszellen bei *Eudendrium racemosum*. Diese Zeitschr. Bd. XLV.
28. ——— Über die Herkunft der weiblichen Geschlechtszellen bei *Podocoryne carnea* Sars. Diese Zeitschr. Bd. XLVII.
29. N. KLEINENBERG, Über die Entstehung der Eier bei *Eudendrium*. Diese Zeitschr. Bd. XXXV.
30. G. v. KOCH, Vorläufige Mittheilung über Cölenteraten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VII. 1873.
31. ——— Mittheilungen über Cölenteraten. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
32. ——— Die Gorgoniden. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Bd. XV.
33. A. KOROTNEFF, Entwicklung der Myriothela. Zool. Anz. 2. Jahrg. 1879.
34. E. KORSCHOLT u. K. HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Jena 1890.
35. A. KOWALEVSKY, Untersuchungen über die Entwicklung der Cölenteraten. Nachr. kais. Ges. d. Freunde d. Nat., Anthropol. u. Ethnogr. Moskau 1873. (Russisch.) Referat in: Jahresbericht d. Anat. u. Physiol. 1873.
36. ——— u. A. F. MARION, Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires. Ann. Mus. H. N. Marseille. Vol. I.
37. R. v. LENDENFELD, Über Cölenteraten der Südsee. IV. *Eucopella campanularia* n. g. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
38. E. METSCHNIKOFF, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
39. ——— Vergl. embryologische Studien. Diese Zeitschr. Bd. XXXVI. 1882.
40. ——— Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Wien 1886.
41. F. E. SCHULZE, Über den Bau und die Entwicklung von *Cordylophora lacustris*. Leipzig 1874.
42. ——— Über den Bau von *Syncoryne Sarsii* Loven. Leipzig 1873.
43. J. THALLWITZ, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII.
44. A. TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte der Hydroiden. (Russisch.) Nachr. d. k. Ges. d. Liebhaber d. Naturw., Anthropol. u. Ethnogr. Moskau 1887.

45. A. DE VARENNE, Développement de l'oeuf de la Podocoryne carnea. Compt. rend. T. XCIV. Paris 1882.
46. — Recherches sur la reproduction des polypes hydriques. Arch. de zool. expér. et générale. T. X. 1882.
47. A. WEISMANN, Über den Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.
48. — Zur Frage nach dem Ursprung der Geschlechtszellen bei den Hydroiden. Zool. Anz. 3. Jahrg. 1880.
49. — Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.
50. — Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Biol. Centralbl. Bd. IV. 1883.
51. E. B. WILSON, The development of Renilla. Philos. Trans. Vol. CLXXIV. 1884.
52. — Variation in the Yolk-Cleavage of Renilla. Zool. Anz. 5. Jahrg. 1882.

Erklärung der Abbildungen.

Die Buchstaben *gw* und *sp* bezeichnen auf allen Figuren die Gonophorwand bzw. den Spadix.

Tafel XXXIII.

Fig. 1. Junge weibliche Gonophorknospe. *kz*, Keimzellen. ZEISS F, Oc. 2.

Fig. 2. Älteres weibliches Gonophor. *glk*, Glockenkern; *kz*, *kz'*, *kz''*, Keimzellen. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 3. Querschnitt durch den basalen Theil eines weiblichen Gonophors. *kz*, Keimzellen. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 4. Gonophorenträger nahe der Ursprungsstätte eines weiblichen Gonophors (*g*). *ec*, Ektoderm; *en*, Entoderm; *nk*, Nesselkapsel; *kz*, *kz'*, Keimzellen. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Basis eines weiblichen Gonophors. *ec*, Ektoderm; *en*, Entoderm; *kz*, Keimzellen. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 6. Längsschnitt durch den Gonophorenträger und ein weibliches Gonophor. *glk*, Glockenkern; *nk*, Nesselkapseln; *kz*, *kz'*, Keimzellen. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 6a. Zwei Keimzellen der Fig. 6 in der Stützlamelle (*st*). ZEISS, apochr. homog. Imm. 2,00, Oc. 8.

Fig. 7. Keimbläschen. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2,00, Oc. 8.

Fig. 8. Zwei Keimbläschen in einem Ei. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2, Oc. 8.

Fig. 9. Richtungsspindel kurz vor ihrer Ausbildung. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2, Oc. 8. *ps*, Pseudozelle.

Fig. 10 u. 10a. Eikern und Richtungskörper (*rk*). *sp'*, Spermatozoen; *g*, Gallerthülle. Fig. 10. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2, Oc. 8. Fig. 10a. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 11 u. 11a. Spermatozoon (*sp'*). *g*, Gallerthülle; *eik*, Eikern. Fig. 11. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2,00, Oc. 8. Fig. 11a. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 12. Furchungskern. *ps*, Pseudozelle. ZEISS, apochr. homog. Imm. 2,00, Oc. 8.

Fig. 13 u. 13a. Vierzelliges Furchungsstadium (*a*). *b*, ungefurchtes Ei. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 14a, 14b, 14c. Vierzelliges Furchungsstadium in Theilung. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 14d. Schema. Die vier Zellen von oben gesehen.

Fig. 15. Achtzelliges Stadium. ZEISS, C, Oc. 2.

Tafel XXXIV.

Fig. 16. Sechzehnzeliges Stadium. Die Zelle *a* liegt, wie die nächsten Schnitte der Serie zeigen, ebenfalls wie die übrigen in der Peripherie. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 17. 24zelliges Stadium. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 18—20. Blastula. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 21. Entodermbildung. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 22. Entodermbildung. *a*, Theilung einer Blastodermzelle. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 23. Vorgeschrittenes Stadium eines nach dem zweiten Modus sich furchenden Eies. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 24. Beginn der Abfurchung. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 25 u. 25a. Ein sich nach dem zweiten Modus furchendes Ei. Beginn der Entodermbildung. *a*, sich theilende Blastodermzelle. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 26a, 26b, 26c. Ein Ei in vorgeschrittener Furchung und Entodermbildung. *a*, große ungetheilte Zelle; *b*, sich theilende Blastodermzelle. ZEISS, C, Oc. 2.

Fig. 27. Ende der Entodermbildung. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 28a, 28b. Vorgeschrittene Entodermbildung. *a*, *b*, *c*, sich theilende Blastodermzellen. ZEISS, D, Oc. 2.

Tafel XXXV.

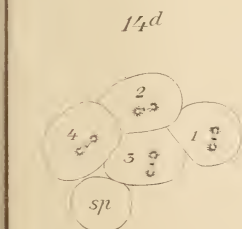
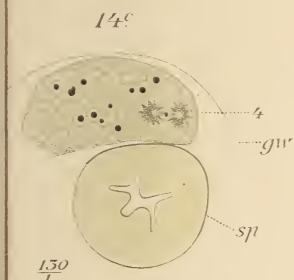
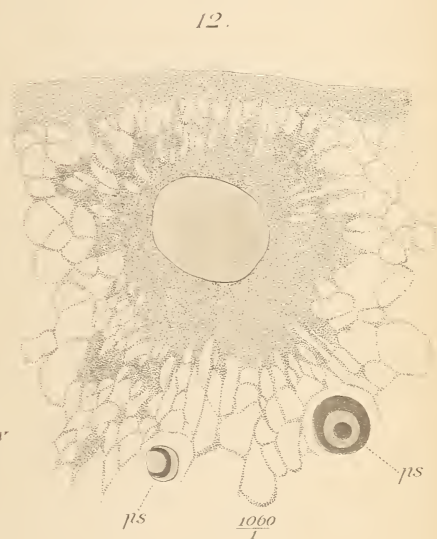
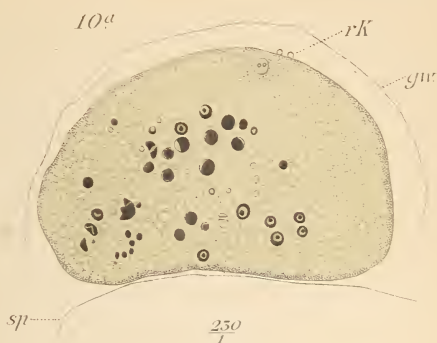
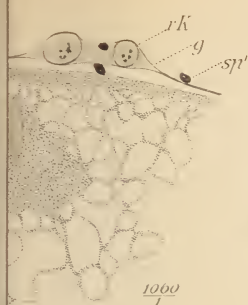
Fig. 29. Beginn der Bildung der interstitiellen Schicht. *ab*, aboraler Pol; *drz*, die späteren Drüsenzellen des aboralen Poles. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 30. Vorgeschrittenes Stadium der Bildung der interstitiellen Schicht. ZEISS, D, Oc. 2.

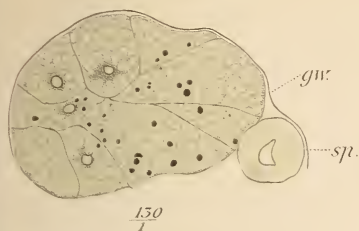
Fig. 31. Abgrenzung der Keimblätter, Anlage des ersten Tentakels (*t*). *ab*, aboraler Pol; *nk*, Nesselkapseln; *m*, Mundpol. ZEISS, D, Oc. 2.

Fig. 32—34. Bildung der interstitiellen Schicht (*iz*). *ent*, Entoderm; *ec*, Ektoderm. ZEISS, homog. Imm. 1/12, Oc. 2.

Fig. 35. Junge Actinula mit zwei Tentakeln. *m*, Mundpol; *ab*, aboraler Pol; *drz*, Drüsenzellen; *nk*, Nesselkapseln. ZEISS, D, Oc. 2.



20.



21.

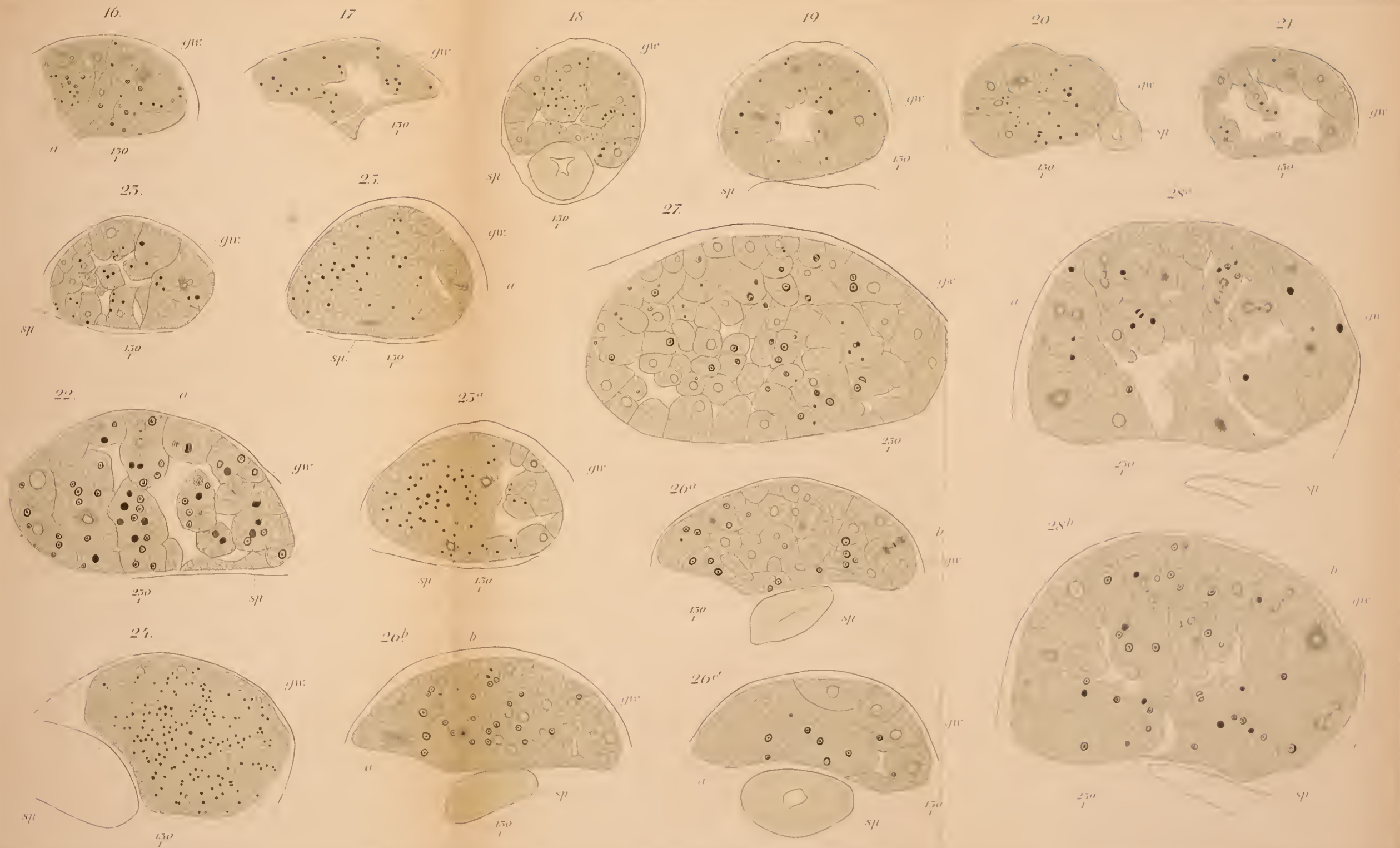


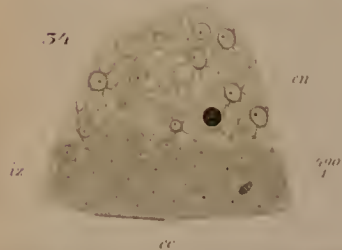
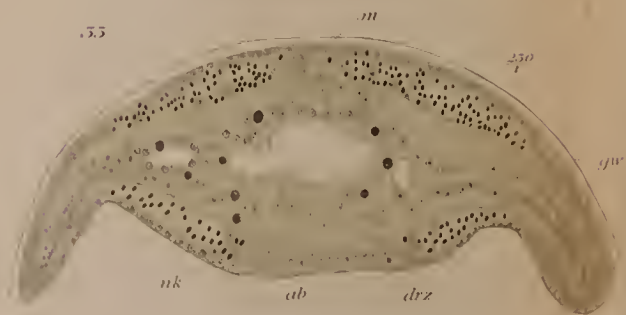
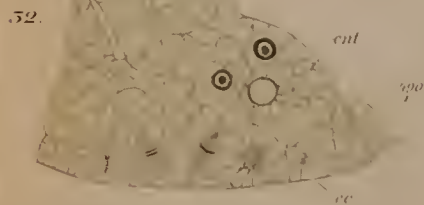
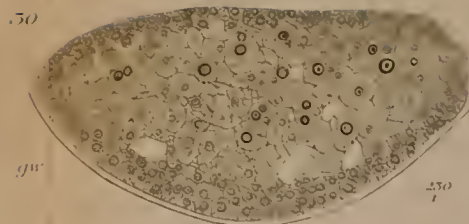
28^a



28^b







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [52](#)

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

Artikel/Article: [Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum Allm. 551-579](#)