© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

# Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydropolypen.

Von

**Albert Lang.**

Zoologisches Institut, Freiburg i/Br.

Mit einem Vorwort von **A. Weismann.**

Mit Tafel XVII.

## Vorwort.

Es wird von allen Autoren in Übereinstimmung angegeben, dass die Knospenbildung der Hydrozoen von beiden Keimblättern ausgehe. In der That findet man ja bei jungen Knospen, sobald sie einen Fortsatz der Leibeshöhle enthalten, die Wandung aus einer stark wachsenden Ektoderm- und einer eben solchen Entodermlage gebildet und in ganz jungen, noch nicht hohlen Knospen besteht die Wandung aus stark sich vermehrenden Zellen, im Ektoderm, wie im Entoderm. Es schien so selbstverständlich, dass die ersteren von den Ektodermzellen des Mutterpolypen, die letzteren von den Entodermzellen desselben sich herleiteten, dass niemals daran irgend ein Zweifel laut wurde.

Es waren auch in der That rein theoretische Erwägungen, welche mich zu einem Zweifel an der Richtigkeit dieser Annahme leiteten. Von meiner Theorie vom Keimplasma und der Kontinuität desselben ausgehend, gelangte ich zu der Vermuthung, dass das Knospungs-Idioplasma, welches den Ausgangspunkt des Knospungsprocesses nach meiner Ansicht bilden muss, nicht wohl in beiden Keimblättern vertheilt sein könne, sondern sich wahrscheinlich nur in gewissen Zellen des Ektoderms finden werde. Ich stellte desshalb meinem Schüler, Herrn A. Lang aus Karlsruhe, die Aufgabe, die Knospenbildung der Hydroiden mittels der Schnittmethode auf diesen Punkt hin zu untersuchen und festzustellen, woher das Zellmaterial des Entoderms der Knospen stammt. Seine hier folgenden Untersuchungen enthalten die volle Bestätigung meiner Vermuthung, dass dasselbe aus dem Ektoderm stammt, und dass wirklich das »Knospungs-Idioplasma« lediglich in Ektodermzellen seinen Sitz hat.

12. November 1891. **A. Weismann.**

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


Seit man die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Coelenteraten durch Knospung kennt, hat man diese für eine modificirte Theilung angesehen, eingeleitet durch einseitiges Wachsthum beider Blätter resp. Ausstülpung der Leibeswand an bestimmten Stellen. Auf Grund meiner Untersuchungen der ersten Knospungsvorgänge bei Hydropolypen gelang es mir, nachzuweisen, dass bei diesen die Knospung nur auf eines der beiden Blätter, nämlich das Ektoderm, zurückzuführen ist.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit hat mir mein verehrter Lehrer, Herr Geheimrath Weismann, gegeben. Das marine Material hat Herr Geheimrath Weismann theils selbst konservirt, theils aus Neapel kommen lassen. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle dafür und für das fortdauernde große Interesse an meiner Arbeit meinem verehrten Lehrer meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch die Herren Prof. Gruber, Prof. Ziegler und Herr Dr. vom Rath haben mich durch ihre freundliche Unterstützung zum Danke verpflichtet.

Von den vielen marinen Hydromedusen, die ich untersuchte, haben hauptsächlich Eudendrium racemosum, Eudendrium ramosum und Plumularia echinulata befriedigende Resultate ergeben; andere Formen erschienen wegen der Kleinheit der Elemente, der ungünstigen Lage der Knospen, oder auch wegen der ungenügenden Konservirung der mir vorliegenden Exemplare zur Untersuchungen nicht tauglich. Ich zog desshalb noch in diesem Sommer die Knospung von Hydra in den Kreis meiner Untersuchung und habe trotz der Vielzelligkeit der Ektodermschicht auf Schnitten so klare, beweisende Bilder erhalten, dass sie mir schätzenswerthe Belege für die im Winter an den oben erwähnten Formen gemachten Befunde sein konnten. Die Arbeit wurde Ende Oktober vorigen Jahres begonnen und Mitte August d. J. abgeschlossen.

Die von Neapel bezogenen Polypenstöckchen waren mit Sublimat-Alkohol 70 % konservirt. Die Plumulariastöckchen, die ich durch die Güte des Herrn Prof. Gruber aus dem Hafen von Genua erhielt, waren theils mit absolutem Alkohol, theils mit heißer Sublimatlösung abgetödtet und in 90 %igem Alkohol aufbewahrt. Gefärbt wurden die Schnitte mit Pikrokarmin (nach Ranvier), Alaun-Kochenille und Hämatoxylin; Doppelfärbung wurde erreicht durch Pikrokarmin (Färbung in toto) und Nachfärbung mit Hämatoxylin und Bleu de Lyon; sie ergab Erfolg da, wo es galt Zellgrenzen und Veränderungen der Stützlamelle nachzuweisen. Mit Alaun-Kochenille wurde eine vorzügliche Kernfärbung hergestellt. Die Hydren, die theilweise aus den Altwassern des Rheins bei Breisach (Hydra fusca), theils aus einem Tümpel in der Nähe Freiburgs (Hydra grisea) stammten, konservirte ich mit heißer wässriger oder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


alkoholischer Sublimatlösung und zum Theil auch mit einer Pikrin-Osmium-Essigsäure-Mischung (nach einem im Zoologischen Anzeiger 1891 Nr. 375 veröffentlichten Recept von Herrn Dr. vom Rath), die sich vorzüglich bewährte. Ich habe die Knospungsvorgänge nur an Schnitten studirt.

## Die Knospenbildung bei Eudendrium.

Auf die Knospungsgesetze brauche ich nicht einzugehen, sie sind von Weismann (s. Litteraturverzeichnis Nr. 1) bestimmt und ausführlich behandelt worden; es genügt, wenn ich daran erinnere, dass die Knospung bei Eudendrium eine alternirende, subterminale ist, d. h. der älteste Hydranth bildet die Spitze des Eudendriumstöckchens, die Tochterhydranthen entstehen unter der Spitze und zwar zwei auf einander folgende abwechselnd nach rechts und links gewandt. Bei Eudendrium racemosum Cav. entsteht die Knospe gleich unter dem Hals des Hydranthen, etwa in der Mitte des Stiels, bei Eud. ramosum Linné etwas unter der Mitte des letzteren. Bei beiden Arten unterscheiden sich Blastostyl- und Hydranthenknospe in der ersten Anlage nicht. Eud. ramosum zeigt, abgesehen davon, dass ab und zu Gonophorenknospen am Köpfchen wohl ausgebildeter Hydranthen beobachtet werden, auch die Eigenthümlichkeit, dass ausgebildete Blastostyle, die einen mehr oder minder reichen Kranz von Gonophoren tragen, selbst wieder ihres Gleichen durch Knospung hervorbringen.

Die Knospen sind, da ihre Stätte, wie gesagt, eine fest bestimmte ist, selbst in den jüngsten Stadien mit Sicherheit zu erkennen. Zuerst wird die Knospe als ziemlich flache, kreisförmig umschriebene Erhöhung sichtbar, die auch an dem konservirten Thier durch etwas dunklere Färbung charakterisirt ist. Diese Erhöhung rührt, wie man sich auf Schnitten überzeugen kann (vgl. Fig. 1), von einer Verdickung des Ektoderms an dieser Stelle her, hervorgebracht durch rege Zellwucherung.

Wir sehen in Fig. 1 einen Querschnitt durch die Mitte einer solchen jungen Knospenanlage, die ich als Stadium I bezeichnen möchte. Das sonst meist einschichtige Ektoderm ist zwei- und dreischichtig geworden. Das Perisark, wenigstens die äußeren harten Schichten desselben, sind aufgelöst und nur die innerste, dünne hautähnliche Schicht umgiebt die junge Knospe und wölbt sich mit ihr nach außen vor.

Die Stützlamelle ist im Verlauf der Ektodermverdickung dünner geworden, bildet aber (so weit sie nicht durch die Konservirung verzogen ist) wie im Hydranthenstiel unterhalb und oberhalb der Knospe eine regelmäßige Kreislinie. Hart an ihr liegen in dem verdickten Ektoderm Zellen, die durch die Kleinheit ihrer Kerne sowohl von den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


Entodermzellen, als auch von den peripheren Ektodermzellen verschieden sind. Sie sind offenbar aus diesen durch Theilung hervorgegangen und haben durch fortgesetzte Wucherung die Ektodermverdickung hervorgebracht. Diese jungen Ektodermzellen sind gleichbedeutend mit den »interstitiellen Zellen« Kleinenberg's, aus ihnen differenziren sich auch (nach Weismann) die Sexualelemente. Auffallend ist die Veränderung, die indessen im Entoderm des Knospenareals vor sich geht. Hier hat nämlich keine Zellvermehrung stattgefunden, sondern die Entodermzellen haben sich vielmehr in ihrem Verband gelockert und ragen theils noch mit dünnem Plasmazipfel an der Stützlamelle haftend, theils nur noch an den festhaftenden klebend, wirr und regellos in das Coenosarkrohr hinein. Auf den ersten Anblick möchte man die Ursache dieser Veränderung in dem mechanischen Druck suchen, den das verdickte Ektoderm auf die Stützlamelle und das Entoderm ausübt. Die Untersuchung etwas älterer Knospen macht es aber wahrscheinlich, dass der Druck nur die einleitende, Anstoß gebende Ursache davon ist, und dass, wie wir sehen werden, die oben erwähnten wuchernden Ektodermzellen durch aktives Eindringen resp. Einwandern die Veränderung der Stützlamelle und des Entoderms hervorrufen.

Fig. 2 und Fig. 3 sind Querschnitte durch die Mitte solcher etwas älterer Knospen; sie repräsentiren das Stadium II der Knospung. Fig. 2 ist ein Querschnitt durch eine Knospe von Eudendrium racemosum. Man sieht, dass hier zwar das Perisark noch nicht so stark aufgelöst ist, wie bei Fig. 1 (Eud. ramosum), die Knospe auch entsprechend schwächer vorgewölbt erscheint, obwohl das Ektoderm stark verdickt ist. Dagegen sehen wir, dass jene jungen Ektodermzellen, die durch starke Wucherung die Ektodermverdickung hervorriefen, theilweise durch die Stützlamelle hindurch gedrungen sind und auf der Entodermseite derselben liegen. Die Stützlamelle selbst erscheint je nach der Einstellung des Tubus bald vollständig, bald unterbrochen. Wenn die Zellen aber nicht einem mechanischen Druck allein folgten, so müssen sie aktive Bewegungsfähigkeit haben, neben der Funktion die Stützlamelle aufzulösen. Beides kann auch nicht überraschen, denn dass die Elemente des Hydromedusenkörpers, besonders die Zellen des Ektoderm im Allgemeinen einen gewissen Grad selbständiger Beweglichkeit zeigen, ist längst bekannt; auch weiß man, dass die Ektodermzellen (z. B. die durchwandernden Genitalzellen) die Stützlamelle durchdringen können und ich glaube, dass dies durch vorherige Auflösung geschieht, wie sie ja auch (vgl. die Zellen der Ektodermkuppe bei der Knospe von Plumularia) die feste, dicke Perisarkröhre aufzulösen vermögen. Dass es sich nicht um ein Zerreißen der Stützlamelle

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



durch mechanischen Druck handelt, dafür spricht der Umstand, dass sie da, wo der Durchtritt der jungen Ektodermzellen in stärkerem Maße erfolgt, nur noch als feine Linie, häufig durch einwandernde Zellen unterbrochen, nachzuweisen ist, oder überhaupt nicht mehr als kontourirte Lamelle sichtbar ist, also aufgelöst sein muss. Im ersteren Fall erscheint sie aber immer wie der äußere Knospenrand (wenn auch etwas flacher) nach außen vorgewölbt, während sie doch, dem mechanischen Druck der eindringenden Zellen folgend, an solchen Stellen nach innen vorgewölbt erscheinen müsste, zumal dem äußeren Druck kein innerer vom Entoderm aus entgegenwirkt. Da, wo gerade eine einwandernde Zelle die Stützlamelle unterbricht (man findet nicht selten solche Stellen auf Schnitten), scheint das Plasma der ersteren mit der Masse der letzteren zusammenzufließen, d. h. mit anderen Worten, die Stützmembran ist zur zähflüssigen Gallerte geworden, durch welche die Zellen hindurchkriechen. Ich stelle mir vor, dass, ähnlich wie die peripheren Zellen des Ektoderms das Perisark, diese die Stützlamelle durch ein Sekret aufweichen und auflösen; ein unwiderleglicher Beweis dafür lässt sich natürlich an konservirtem Material schwer beibringen. Die zipfelförmigen Fortsätze und die oft auch kuglig zusammengezogene Form der einwandernden und schon eingewanderten jungen Ektodermzellen (welch letztere man jetzt wohl Knospenentodermzellen nennen könnte) deuten darauf hin, dass sie sich in amöboider Bewegung befunden haben, als die Stöckchen konservirt wurden (vgl. Fig. 3 und 4 *E'*). Die alten Entodermzellen werden durch die einwandernden Zellen weiter in das Lumen des Coenosarkrohres vorgeschoben, ihr Plasma tingirt sich stärker, als das Plasma der dem Knospenareal benachbarten Entodermzellen, ihre Kerne bieten typische Bilder des Zerfalls.

Fig. 3, ein Querschnitt durch die Spitze der Knospe (senkrecht zur Achse des Hydranthenstiels) entspricht einem etwas älteren Stadium, als das in Fig. 2 dargestellte. Es ist eine Knospe von Eud. ramosum. Die Hervorwölbung ist nicht stärker geworden wie bei Fig. 1, aber die Einwanderung der Ektodermzellen, die an der Spitze, am distalen Pol der Knospe, begonnen hat, ist hier schon beendigt, nur eine junge Ektodermzelle ist in der Nähe der kaum sichtbaren Stützlamelle auf der Ektodermseite der Knospe zu erkennen, deren eigenthümlich geformter Plasmakörper darauf schließen lässt, dass sie eben im Begriff war, in das Knospenentoderm hinüberzuwandern. Im Übrigen ist das Ektoderm wieder einschichtig geworden, ohne dass sich die Knospe bemerkbar stärker hervorgewölbt hätte; die Ektodermverdickung hat also offenbar nicht den Zweck gehabt, eine Flächenvergrößerung vorzubereiten. Wir

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


sehen überdies auf der Entodermseite an der Spitze der Knospe eine Gruppe von Zellen liegen, deren kleine Kerne deutlich auf ihre ektodermale Herkunft hinweisen. Zu beiden Seiten der Spitze sehen wir das Ektoderm noch verdickt. In der Nähe der Stützlamelle fallen wieder die Ektodermzellen auf mit ihrem etwas dunkler gefärbten Plasma und kleinen Kernen; die meisten liegen noch auf der Ektodermseite, einige auf der Entodermseite, manche gerade auf, oder vielmehr in der Stützlamelle. Es ist also hier die Einwanderung noch im Gange, während sie an der Spitze schon beendigt ist. Betrachten wir vollends den in Fig. 4 dargestellten Schnitt, welcher derselben Serie angehört wie Fig. 3, aber durch das untere Ende der Knospe geht, so erinnert er an das erste Knospungsstadium, da das Ektoderm hier noch stark verdickt ist, die Einwanderung der jungen Ektodermzellen eben beginnt und das Perisark wenig aufgelöst erscheint.

Die beiden Längsschnitte Fig. 5 und 6 gehören einem etwas älteren Stadium (Stadium III) an; Fig. 6 geht durch die Achse des Hydranthenstiels und durch die Mitte der Knospe. Der Schnitt Fig. 5 geht diesem parallel und trifft den seitlichen Rand der Knospenanlage, er erinnert, wie der in Fig. 4 abgebildete, an jüngere Knospungsstadien (vgl. Fig. 2 und 3). Der Medianschnitt der Knospe Fig. 6 lässt den Fortschritt in der Entwicklung erkennnen, er zeigt Ektoderm und Entoderm der Knospe in etwa gleicher Mächtigkeit und fast gleichmäßiger Weiterentwicklung durch Zellwucherung. Solche Knospungsstadien, welche wie die jüngeren Stadien nur wenig nach außen hervortreten, und daher noch sehr jung erscheinen, haben wohl zu der Annahme geführt, dass die Knospung der Hydropolypen auf der Ausstülpung beider Schichten der Leibeswand beruhe, hervorgebracht durch gleichmäßige Hand in Hand gehende Zellwucherung des Ekto- und Entoderms, zumal sich bei solchen Stadien die Stützlamelle wieder neu gebildet hat und beide Keimschichten trennt; allerdings als dünnere Scheidewand als an anderen Stellen des Hydranthenstieles. Auch hier (Fig. 6) sieht man noch bei genauer Beobachtung jene kleinkernige Tochtergeneration der sog. interstitiellen Zellen des Ektoderms, die allmählich auf der Entodermseite zum Entoderm der Knospe heranwachsen, auf der Ektodermseite nun auch die Oberflächenvergrößerung rasch fördern. Und gerade die Ähnlichkeit, besonders der jungen Entodermzellen mit den interstitiellen Zellen, beweist auch hier, wo die Einwanderung schon beendigt ist, ihre Abstammung von diesen letzteren und macht die Herkunft von den Entodermzellen des Coenosarks an der Knospenstelle unwahrscheinlich. Außerdem sind hier noch Reste der in das Coenosarkrohr hineinragenden alten Entodermzellen sichtbar, die erst allmählich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



resorbirt werden. An der Basis der Knospe, da wo sie sich um das unaufgelöste Perisark nach außen vorwölbt, ist das Ektoderm noch mächtig verdickt und man sieht die kleinen Kerne im Ektoderm oft in oder auf der verdünnten Stützlamelle, oder jenseits derselben liegen, ohne Zweifel dazu bestimmt, die sich immer weiter herausstülpende Knospe mit neuem Entoderm zu versorgen.

Bis zu diesem Stadium konnte man von einem Gastralraum der Knospe nicht reden, denn junge und alte Entodermzellen (resp. das neue Entoderm der Knospe und das alte des Hydranthenstiels an der Knospenzone) füllten die Ausstülpung des Knospenektoderms vollständig aus. Nun aber wird das alte Entoderm vollends abgestoßen resp. resorbirt und das Entoderm der Knospe, das mehrschichtig der neugebildeten Stützlamelle anlagerte, reiht sich allmählich in einfacher Schicht dem sich immer stärker herauswölbenden Ektoderm an. Weiterhin wachsen beide Zellschichten durch Theilung ihrer Elemente.

Art und Weise der Kerntheilung ließ sich an dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht studiren, eben so wenig der Modus der Zelltheilung im Ektoderm, zumal bei der starken Wucherung desselben Zellgrenzen wenig oder gar nicht zu konstatiren waren. Nur solche junge Zellen des Ektoderms, die eben bei der Konservirung in amöboider Bewegung begriffen waren, hoben sich scharf von den übrigen ab und da, wo mehrere die Stützlamelle durchwandert hatten, waren Lücken im Ektoderm wahrnehmbar, die die Zellgrenzen der benachbarten Ektodermzellen besser erscheinen ließen.

Über die Weiterentwicklung der Knospe bis zum ausgebildeten Polypen, die Anlage der Tentakel und des Hypostoms, will ich mich nicht weiter verbreiten, sie ist von Weismann ausführlich beschrieben worden.

### Die Knospung bei Plumularia echinulata (Lamarck).

Auf den histologischen Bau und die Architektonik von Plumularia brauche ich nicht einzugehen, beides ist genügend bekannt. Weismann hat die Knospung der Plumulariden eine beschränkte und terminale genannt, weil jeder Hydranth im Allgemeinen bloß eine Knospungszone hervorbringt und jeder folgende seinen Mutter-Hydranthen überwächst und seinerseits wieder nur einen Tochter-Hydranthen durch Knospung producirt. Im Gegensatz zu Eudendrium und den Athekaten wird bei Plumularia erst der Hydranthenstiel, dann erst das Köpfchen (an der Knospe) ausgebildet. Da ersterer aber später zu gleicher Zeit Träger zweier Personen, eines Nematophors und eines Hydranthen, wird, also zwei Hydranthenstiele repräsentirt, kann man die gleich unter

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



dem Halse eines Hydranthen entstehende Knospe mit demselben Recht Seitenast- oder Hydrocladienknospe nennen, als Hydranthenknospe. An den gleichfalls durch Knospung entstandenen reich verzweigten Stolonen ist die Knospung am leichtesten zu studiren, weil die hier hervorsprießenden jungen Stämmchen noch einfache und wohl die ursprünglichen Verhältnisse zeigen. An den obersten Ästen und der Stammspitze findet zwar auch immer eine rege Knospenbildung statt, auch wenn Geschlechtsreife eingetreten ist. Doch es ist hier bei der Kleinheit des Objekts schwer die Schnittrichtung günstig zu legen. Ich benutzte daher zum Schneiden hauptsächlich nur die Stammspitze, da diese meist dieselben Verhältnisse zeigt, wie ein junges am Stolo hervorknospendes Stämmchen. Eine solche Stammknospe wächst nämlich nicht erst zum vollständigen Hydranthen aus, sondern treibt, wenn sie eine gewisse Höhe erreicht hat, an der Spitze seitlich eine Knospe, die weiter wachsend, den Anfang eines Seitenastes bildet mit dem ersten vollständigen Hydranthen und Nematophors. Die Spitze, die ich aus später zu erörternden Gründen mit dem Vegetationspunkt einer Pflanze vergleichen möchte, wächst weiter und bildet eine zweite der ersten gegenüberstehende Knospe, die ihrerseits zum Hydranthen resp. Seitenast auswächst u. s. f. Man sieht, dass die ursprünglich terminale beschränkte Knospung bei den Plumulariden an der Stammspitze, wenigstens in den meisten Fällen, zu einer unbeschränkten und subterminalen geworden ist. In einigen Fällen habe ich übrigens, besonders bei ziemlich hohen Stöcken auch an der Stammspitze terminale Knospung beobachtet. Bei den Hydrocladien finden wir letztere ausschließlich.

Fig. 8 ist der Längsschnitt durch die Medianebene einer Stammspitze, an der rechts eine Knospe hervorwächst. Wir sehen, dass das Ektoderm sowohl der ersteren als auch der Knospenanlage mehrschichtig ist, während es sonst in den oberen Gliedern des Stöckchens auch der Hydrocladien nur eine einfache Schicht bildet. Die länglichen in einander geschobenen Ektodermzellen scheinen in starker Wucherung begriffen, in der Nähe der Stützlamelle habe ich ab und zu eine Zellvermehrung durch Quertheilung konstatiren können. Die betreffenden Zellkerne sind länglich ellipsoid, ihre Längsachse steht senkrecht auf der hier sehr dünnen, manchmal kaum sichtbaren Stützlamelle. Das Entoderm unter der verdickten Ektodermkuppe der Stammspitze und unter dem Ektoderm der Knospe zeigt sich nicht als kompakte Lage kubischer Epithelzellen wie unterhalb der Spitze, sondern bildet eine einfache, selten doppelte Schicht locker neben einander gereihter, parenchymartiger Zellen, während man doch erwarten sollte, dass

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



gerade hier, wo ein rapides Wachsthum stattfindet, auch das Entoderm in entsprechender Weise wuchern würde, falls es überhaupt, wie man bis jetzt annahm, beim Aufbau der Knospe in gleicher Weise betheiligt wäre, wie das Ektoderm. Dem ist aber nicht so, sondern das Knospenentoderm wird hier, wie bei der Knospung von Eudendrium von Zellen des verdickten Ektoderms gebildet.

Und zwar scheint mir dieser Process sowohl durch Einwucherung als durch Quertheilung und darauf folgende Neubildung der Stützlamelle vor sich zu gehen. Letztere erscheint an der stark wuchernden Spitze, weil sie ja stets selbst in stetem Wachsthum begriffen ist, von geringer Mächtigkeit und Konsistenz, bietet also den einwuchernden Ektodermzellen kein wesentliches Hindernis.

Fig. 7 ist ein Querschnitt durch eine Knospe von etwa entsprechendem Alter und die Spitze eines schon mehrere Centimeter hohen geschlechtsreifen Stöckchens. Der Schnitt trifft nur die unteren Grenzen der verdickten Ektodermkuppe. Man sieht, dass auch noch hier das Entoderm der Knospe aus wenigen lockeren Zellen besteht, die ein großmaschiges Gewebe bilden, die Stützlamelle ist sehr dünn, an mehreren Stellen sehen wir Zellkerne des Ektoderms gerade auf resp. in ihr liegend. Ein ganz ähnliches Bild bietet auch auf diesem Schnitt die Wand der ganzen Stammspitze, von der die Knospe entspringt, auch hier sehen wir wie auf Fig. 8 das Ektoderm verdickt, das Entoderm großzellig, ohne Anzeichen reger Zelltheilung. Die Stützlamelle ist im ganzen Umfange des Schnittes sehr dünn, einige Kerne von Ektodermzellen liegen hart an ihr. Ähnliche Bilder auf Längsschnitten haben mich bewogen anzunehmen, dass auch hier an der Stammspitze eine solche Neubildung des Entoderms aus dem verdickten rege wuchernden Ektoderm stattfindet; man könnte sie desshalb, resp. ihr verdicktes Ektoderm, mit der Vegetationsspitze einer Pflanze vergleichen.

Beim weiteren Wachsthum wölbt sich die Knospe zu einem halbkugeligen Gebilde vor, während die Entodermbildung durch Einwucherung so lange fortgesetzt wird, bis das Entoderm als solider Zapfen die Hervorwölbung ausfüllt. Die Stützlamelle, die übrigens nie ganz verschwunden war, wird neu gebildet, das junge Entoderm legt sich in einfacher Schicht der Innenseite der fingerförmig auswachsenden Knospe an.

Gleichzeitig mit der Ausbildung des Köpfchens an der Spitze wird in der Mitte des Stieles das Nematophor angelegt. Zuerst ist es als kegelförmige Verdickung des Ektoderms an der Stelle sichtbar, während das Entoderm darunter sich theilnahmslos verhält und die Stützlamelle

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



geradlinig darunter verläuft. Ich glaube auf Grund dieser Beobachtung annehmen zu dürfen, dass der aus wenigen Zellen bestehende Entodermfortsatz, der in dem ausgebildeten Nematophor nachzuweisen ist, nicht durch spätere Ausstülpung des Entoderms in die kompakte Ektodermverdickung entstanden ist, sondern analog der Entodermbildung in der Knospe durch Differenzirung aus Ektodermzellen unter Neubildung der Stützlamelle, welch letztere bekanntlich den rudimentären Entodermfortsatz völlig vom Ektoderm abschließt. Zu einem absolut sicheren Resultat bin ich übrigens bei der Untersuchung der Knospung der Nematophoren nicht gekommen.

Was nun die Knospung der Gonangien resp. Blastostyle am Stamm von Plumularia betrifft, so konnte ich die Angaben Weismann's über ihre erste Anlage nur bestätigen. Jedoch den Modus der Entodermbildung glaube ich auf denselben zurückführen zu können, den ich oben für die Hydranthenknospung festgestellt habe. Fig. 9 ist der Querschnitt einer Knospe, die der in Fig. 3, Taf. VII aus Weismann's Hydromedusenwerk (1) im optischen Längsschnitt abgebildeten Knospe ungefähr entspricht. Die veränderten Ektodermzellen, welche die »Ektodermkuppe« bilden, haben das Perisark aufgelöst bis auf die innerste jüngste Schicht, die die Knospe umgiebt und zum Gonangium wird. Letztere hat sich schon ein wenig durch die Öffnung im Perisark vorgewölbt, »bis hierher, beschreibt nun Weismann weiter, verhielt sich das Entoderm fast theilnahmslos, nun aber wölbt es sich nach außen vor und wächst bald als ein kleiner, zuerst noch solider, bald aber hohler Zapfen in die Ektodermkuppe hinein. Damit ist dann eine zweischichtige Hohlknospe hergestellt, wie sie die Grundlage aller Cölenteratenindividuen bildet« u. s. f. Fig. 9 ist ein Querschnitt durch eine etwas jüngere, männliche Gonangienknospe wie die von Weismann abgebildet. Man sieht, dass die stark verdickte Ektodermkuppe durch das Perisark hindurchgedrungen ist und außerhalb desselben schon einen flach halbkugeligen Vorsprung bildet. Auch innerhalb des Perisarks ist das Ektoderm rechts und links von der Durchbruchsstelle verdickt, die schmalen lanzettförmigen Zellen verlaufen hier in geschweiften Zügen, ihre Abgrenzung gegen die kleinen polygonalen Ektodermzellen des Coenosarkrohres ist keine scharfe. Man sieht an der Grenze Übergänge der letzteren in die langen Zellen des »Ektodermwalles« und der Ektodermkuppe. Unter dieser letzteren sieht man gerade in der Mitte eine Gruppe von drei schmalen langgestreckten Zellen liegen, die ganz den Typus der Zellen der Ektodermkuppe haben, ich glaube, dass diese auch der letzteren entstammen und hier an der Spitze der Knospe durch die Stützlamelle auf die Entodermseite

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



durch Einwucherung gelangt sind. Diese meine Deutung wird noch unterstützt durch die Thatsache, dass zwischen diesen Zellen und denen der Ektodermkuppe die Stützlamelle aufgelöst erscheint und auch in ihrer Nähe nur als ganz feine Linie nachweisbar ist, eine Veränderung, die durch das gleichmäßige Wachsthum beider Blätter an dieser Stelle nicht zu erklären wäre; außerdem zeigen gerade diese Zellen einen anderen Habitus als die kurzen cylindrischen Entodermzellen, die die Hodenzellen überziehen, die bereits den eingeschobenen Zellen weichend in zwei Gruppen gesondert rechts und links im Entoderm des Coenosarks liegen. Wären die erwähnten Zellen, die ich mir aus dem Ektoderm der Knospe herstammend denke, wuchernde Entodermzellen, so müsste man ihnen überdies einen so energischen Drang zumuthen, in die Knospe zu gelangen, dass sie von außen her sich durch die Hodenanlage gedrängt hätten, die vorher hier direkt der Stützlamelle auflag. Ihnen zur Seite liegen im Ektoderm einige Zellen, die anscheinend eben durch Quertheilung entstanden im Begriffe sind, ihrem Beispiel zu folgen.

Während nun das Ektoderm der Knospe unter stetem Wachsthum, wohl auch mit Beihilfe der Zellen des sog. »Ektodermwalles« seine Oberfläche ständig vergrößert, wölbt es sich durch die Öffnung des Perisarks mehr und mehr heraus. Gleichzeitig wuchern von seinen nach innen liegenden Zellen weitere ein, und dann entsteht aus der Anfangs soliden Anlage durch einreihige Anordnung des jungen Entoderms und dadurch hervorgerufene Spaltbildung eine hohle, gastrulaähnliche Knospe.

## Die Knospung von Hydra.

Es sei mir erlassen, hier eine historische Aufzählung der Hydralitteratur zu geben, es ist dies von Nussbaum u. A. (vgl. Litt.-Verz.) ausführlich geschehen, außerdem läuft die Beschreibung der Knospung der Hydren bei allen Autoren seit Trembley's und Roesel's Zeiten ungefähr darauf hinaus, dass dieselbe auf einer Ausstülpung der Leibeswand an bestimmten Stellen beruhe. Ich glaube, dass man sich mit dieser Deutung bislang desshalb beruhigte, weil junge Knospen bei nicht eingehender Untersuchung auf Schnitten auf eine von vorn herein zweischichtige Knospenanlage schließen lassen, und die ersten einleitenden Vorgänge überhaupt noch nicht einer histologischen Untersuchung unterzogen worden sind.

Ich möchte nur auf eine neuere Arbeit eingehen, in welcher die ersten Vorgänge der Knospung etwas eingehender berührt werden, es ist die Marshall's (s. Litt.-Verz. 2). Marshall schildert die Knospung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



seiner Hydra viridis folgendermaßen: »An der Stelle, wo die Knospe sprossen wird, verdickt sich zunächst das Ektoderm, ob freilich unter Vermehrung und Neubildung von Geweben ließ sich nicht konstatiren. Nothwendig scheint mir dies durchaus nicht zu sein, denn bei den jungen Hydren sehen wir derartige Tuberkeln kommen, verschwinden und wiederkommen, wobei sicher nur Kontraktionsmomente in Wirkung treten und nicht etwa plötzliche Neubildung und eben so plötzlicher Schwund der Gewebe stattfindet. Nachdem der Tuberkel einige Zeit unverändert bestanden hat, bemerkt man, wie unter ihm das Entoderm sich gleichfalls hervorwölbt und weiter wachsend das Ektoderm vor sich hertreibt, bis das ganze Tuberkel die Form einer auf dickem Stiel sitzenden Kugel angenommen hat« etc. Diese Darstellung der Knospung von Hydra modificirt die früheren dahin, dass das zur Ausstülpung führende Wachsthum der beiden Schichten der Leibeswand nicht von vorn herein gleichmäßig ist, sondern dass erst das Ektoderm verdickt wird, während das Entoderm sich noch theilnahmslos verhält und sich erst etwas später beim Aufbau der Knospe betheiligt. Allerdings dürfte die Deutung dieser Vorgänge als Folgen von Kontraktionsmomenten eine durchaus unrichtige und nur dadurch veranlasst sein, dass Marshall nicht auf Schnitten untersuchte, denn sonst wäre ihm wohl nicht entgangen, dass die Ektodermverdickung durch starke Zellwucherung hervorgerufen wird.

Fast jeder Schnitt durch eine ganz junge Knospenanlage weist im Ektoderm unzweifelhaft eine rege Theilung der sogenannten interstitiellen Zellen auf, kenntlich durch die außerordentliche Häufigkeit mitotischer Kerntheilungsfiguren.

Die Knospungszone von Hydra grisea (vgl. Nussbaum, 18) — von dieser sind Schnitte in meinen Abbildungen gegeben, und dieser habe ich mich auch bei der Untersuchung der Knospung hauptsächlich bedient — befindet sich an der Grenze zwischen Magentheil und Fuß. Es entstehen die ersten zwei Knospen immer sich (in einer Medianebene) gegenüberstehend; jedoch sind sie selten gleichalterig. Mehr als vier Knospen habe ich an keiner der von mir untersuchten Hydren gefunden. Das kreisförmige Areal der Knospe hat einen Durchmesser von circa 0,6 mm, ist von der übrigen Körperfläche scharf abgegrenzt und schon in den ersten Stadien der Ektodermverdickung durch dunklere Färbung kenntlich. Um bei der Orientirung der Schnitte, besonders der Längsschnitte, ganz sicher zu gehen, wählt man solche Individuen, die schon eine ältere halbkugelig oder fingerförmig hervortretende Knospe tragen und ihr symmetrisch eine von gewünschtem Alter zur Entwicklung bringen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Die Ektodermverdickung kommt, wie schon erwähnt, durch lebhafte Wucherung des interstitiellen Gewebes zu Stande, wobei zu bemerken ist, dass ganze Zellgruppen desselben im gleichen Stadium der Mitose angetroffen werden. Die Wucherung schreitet, ohne dass irgend welche Veränderungen im Entoderm wahrgenommen werden, so lange fort, bis das Ektoderm ungefähr das Doppelte seiner normalen Dicke erreicht hat (vgl. Fig. 10). Das absolute Dickenwachsthum ist natürlich nicht zu konstatiren, da die Thiere bei der Konservirung sich in verschiedenen Kontraktionszuständen befinden.

Das verdickte Ektoderm ist, wie man auf Schnitten sieht (vgl. Fig. 10) gegen das Ektoderm des Körpers deutlich abgesetzt, ein Beweis, dass nur die interstitiellen Zellen des Knospenareals resp. der Knospungszone bei der Wucherung betheiligt sind; ein Hinwandern von benachbarten Zellen ist also auszuschließen. Letzteres wäre ja auch überflüssig, da die interstitiellen Zellen, wie gesagt, in so reger Theilung begriffen sind, dass sie in Kürze eine beträchtliche Verdickung hervorbringen müssen.

Hat die Verdickung des Ektoderms oben erwähnten Grad erreicht, so geht an ihrem distalen Pol (resp. in der Mitte der Knospenanlage) eine merkwürdige Veränderung der Stützlamelle vor sich. Sie ist nämlich hier nicht mehr als scharf kontourirte Lamelle sichtbar, sondern scheint völlig aufgelöst zu sein. Ein Querschnitt durch die Mitte eines solchen Stadiums der Knospung (normal zur Medianebene) zeigt, dass mit dieser Veränderung der Stützlamelle auch Veränderungen im Ektoderm und darunter liegenden Entoderm Hand in Hand gegangen sind (Fig. 11). Diese werden augenscheinlich dadurch hervorgerufen, dass aus den Gruppen interstitieller Zellen resp. junger Ektodermzellen, wie wir sie füglich nennen können, einige, die hart an der Stützlamelle lagen, sei es passiv durch den Druck ihrer weiter wuchernden Nachbarzellen, sei es aktiv durch Wanderung durch dieselbe in das Entoderm eingedrungen sind. Letzteres ist schon vorher durch die Auflösung der Stützlamelle in seinem Zellverband gelockert worden, und nun werden seine Zellen durch die eindringenden Zellen des interstitiellen Gewebes allmählich gegen die Magenhöhle vorgedrängt (vgl. Fig. 11). Letztere werden in der Folge zu dem Entoderm der Knospe. Dass sie wirklich dem interstitiellen Gewebe entstammen, dafür bürgt schon der Umstand, dass im Entoderm bis zu diesem Stadium der Knospung in keinem Falle Zelltheilungen beobachtet wurden. Dann aber sind diese jungen resp. indifferenten Ektodermzellen durch Größe und Bau so von den übrigen Ektodermelementen und von den Entodermzellen so verschieden, dass eine Verwechslung absolut ausgeschlossen ist; die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Größendifferenz ist aus Fig. 11 ersichtlich. Außerdem zeigen ihre Kerne einen anderen Habitus, als die der Entodermzellen: denn abgesehen von ihrer weit geringeren Größe zeigen sie in der Anordnung des Chromatins im ruhenden Zustand auffallende Unterschiede. Während nämlich bei den Ekto- und Entodermzellen das Chromatin peripher gelagert ist, zeigen die Kerne dieser Zellen gleichmäßig vertheilte dicht gelagerte Chromatinkörnchen und ist das (resp. die beiden) Kernkörperchen meist nicht gut sichtbar. Überdies tingiren sie sich stärker als die Kerne des Ekto- und Entoderms. Ihre Umwandlung in typische Entodermzellen vollzieht sich successive, anscheinend in der Reihenfolge, wie sie durch die Stützlamelle eingewandert sind, und ist besonders an der Veränderung ihrer Kerne zu verfolgen. Dass sie nicht lediglich einem mechanischen Druck folgend in das Entoderm kamen, ist schon daraus zu ersehen, dass in diesem Fall entweder ein Zerreißen der Stützlamelle erfolgen müsste, oder die Zellen müssten, wenn die Stützlamelle vorher aufgelöst wäre, in größerer Anzahl zu gleicher Zeit hineingedrängt werden. Beides ist nicht der Fall. Wohl aber weisen zipfelförmige, bald spitze, bald abgerundete Ausläufer ihres Plasmakörpers darauf hin, dass sie sich in einer Art amöboider Bewegung befanden (besonders wenn sie in der Nähe der Stützlamelle oder in dieser liegen).

Die Einwanderung der Zellen beginnt, wie oben erwähnt, in der Mitte der Ektodermverdickung und schreitet allmählich fort, so lange bis das Ektoderm dort wieder auf seine normale Mächtigkeit reducirt ist. Hier bildet sich dann die Stützlamelle wieder neu, ohne allerdings vorerst die ursprüngliche Dicke zu erlangen.

Die Wucherung des interstitiellen Gewebes dauert noch fort, auch an den weiter außen gelegenen Epithelzellen des Ektoderms wird Zelltheilung häufig beobachtet, da während der Bildung des Entoderms eine ständige zu stärkerer Hervorwölbung der Knospe führende Oberflächenvergrößerung stattfindet. Auch Nesselkapselbildungszellen werden in diesem Stadium häufig im Ektoderm gesehen, wie der Schnitt Fig. 11 zeigt auf allen möglichen Entwicklungsstufen.

Indem nun die Einwucherung resp. Einwanderung auch seitwärts, ober- und unterhalb der Spitze fortschreitet, wie dies schon auf Fig. 11 angedeutet ist, erhält die Knospe die Form eines zweischichtigen, noch soliden, kegelförmigen Zapfens. Fig. 12 ist ein Medianschnitt durch ein solches Stadium. Solche Stadien, die, weil sie noch nicht stark über die äußere Körperfläche hervorragen, noch sehr jung erscheinen, haben zur bisherigen Deutung der Knospung von Hydra Anlass gegeben, wonach die Knospe durch gleichzeitiges Wachsthum beider Blätter der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Leibeswand entständen und in einer anfänglich massiven, später durch Divertikelbildung von der Magenhöhle her hohl werdenden Ausstülpung bestände. Dieser Deutung widerspricht aber auch noch auf diesem Stadium (wo sich die Stützlamelle schon wieder neugebildet hat) die Thatsache, dass es nicht Entodermzellen, sondern solche des interstitiellen Gewebes sind, die das Entoderm der Knospe in der jüngsten der Stützlamelle zunächstliegenden Schicht bilden, wie man hier nach dem Habitus derselben leicht konstatiren kann. Auch ist hier (Fig. 12 *En'''*) das alte Entoderm des Magentheils, welches von den einwandernden Zellen vorgedrängt worden ist, noch vorhanden und liegt zu einem Klumpen geballt in der Knospe, noch lose mit dem Entoderm derselben zusammenhängend.

Indem nun die Reste des alten Entoderms nach und nach resorbirt werden und das junge Entoderm der Knospe sich beim weiteren raschen Wachsthum des Ektoderms diesem einschichtig anlegt, entsteht in der Knospe der Gastrovascularraum.

An der Umbiegungsstelle der Knospe, d. h. am ganzen Rand des Knospenareals, ist das Ektoderm noch verdickt und hier findet noch Entodermbildung statt. Fig. 13 zeigt einen Schnitt durch die untere Grenze der Knospe; man sieht, dass hier die Einwanderung der interstitiellen Zellen noch im Gange ist, und könnte diesen Schnitt für einen durch die Spitze einer jungen Knospe gehenden halten, die eine Zwischenstufe bilden würde zwischen den zwei in Fig. 10 und Fig. 11 gegebenen Stadien, die man mit Stadium I und II der Knospung bezeichnen könnte.

Die Anlage der Tentakeln geschieht durch Wachsthum beider Körperschichten der Knospe, und zwar entsteht erst eine kleine warzenförmige Ausstülpung, in welcher schon Anfangs die interstitiellen Zellen fehlen.

## Allgemeiner Theil.

Fassen wir die Erscheinungen bei der Knospenbildung der vier untersuchten Formen von Hydropolypen zusammen, so zeigen sie das Gemeinsame, dass die Knospe nicht, wie man bisher glaubte, eine Ausstülpung der gesammten Leibeswand an einer bestimmten Stelle ist, sondern dass sie von dem äußeren Blatt des Mutterthieres allein gebildet wird. Der Vorgang der Knospung ist also, um zu rekapituliren, folgender: Zuerst verdickt sich das Ektoderm an der für jede Art fest bestimmten Knospungszone. Die Verdickung beruht auf einer regen Theilung der Ektodermzellen, bei Hydra und Eudendrium auf der Theilung der sogenannten indifferenten, oder interstitiellen Zellen des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Ektoderms. Die Quertheilung ist anscheinend vorherrschend (Hydra, Plumularia). Eingeleitet wird sie durch mitotische resp. indirekte Kerntheilung, direkte wurde in keinem Falle beobachtet. Die Wucherung des Ektoderms schreitet einige Zeit fort, ohne dass Veränderungen im Entoderm des Knospenareals vor sich gehen. Nachdem die Ektodermverdickung eine gewisse Mächtigkeit erreicht hat, beginnen die der Stützlamelle zunächst liegenden Zellen (vermuthlich auf den entstehenden Druck reagirend) dieselbe aufzulösen und durch sie hindurch zu wandern. Diese auf die Entodermseite der Stützlamelle gelangten Zellen und die ihnen nachfolgenden bilden dann das Entoderm der Knospe. Zwischen ihnen und dem weiter wuchernden Ektoderm bildet sich die Stützlamelle wieder neu. Bei Hydra und Eudendrium ramosum werden auf Schnitten häufig Zellen gefunden, deren Plasmafortsätze unzweifelhaft auf amöboide Eigenbewegung hinweisen. Bei Plumularia scheint letztere beschränkt zu sein und die Entodermbildung dadurch zu Stande zu kommen, dass sich zwischen den meist durch Quertheilung stark vermehrenden Ektodermzellen die Stützlamelle neu bildet und so das aus dem Ektoderm entstandene Entoderm der Knospe von jenem trennt. Wir werden weiter unten sehen, dass sich auch für diesen Modus der Ektodermbildung eine Parallele in der Embryonalentwicklung findet.

Das Entoderm des Coenosarks an der Knospungsstelle wird durch das junge Knospenentoderm vorgeschoben und theils von diesem, theils von dem des benachbarten Entodermzellen-Coenosarkrohres allmählich resorbirt. Wahrscheinlich meist von dem ersteren, denn die jungen Entodermzellen, die bei der Einwanderung einen minimalen Plasmakörper besitzen, wachsen in überraschend kurzer Zeit zu der Größe typischer Entodermzellen heran.

Es werden, wie man bei Hydra gut beobachten kann, nur bestimmte Zellen des verdickten Ektoderms zur Entodermbildung verwandt, andere werden Nesselkapsel-Bildungszellen oder auch Epithel-Muskelzellen. Ein Theil von ihnen bildet fernerhin das interstitielle Gewebe der Knospe.

Die Gastralkavität der Anfangs massiven zweischichtigen Knospe wird dadurch gebildet, dass, nachdem das alte Entoderm unter der Knospe abgestoßen ist, innerhalb des soliden Haufens der eingewanderten Ektodermzellen ein Spaltraum entsteht, indem sich dieselben allmählich einschichtig an die Stützlamelle resp. an das Ektoderm der Knospe anreihen. Gleichzeitig wölbt sich die Knospe durch fortgesetzte Zelltheilung im Ektoderm immer weiter hervor. Und jetzt erst beruht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



das weitere Wachsthum der Knospe auf der gleichmäßigen Vergrößerung und daraus resultirenden Ausstülpung beider Keimschichten.

Vergleichen wir die Knospenbildung der Hydropolypen mit ihrer Embryonalentwicklung, so finden sich auffallende Parallelen. Für das Furchungsstadium finden wir allerdings bei der Knospung kein Homologon; denn wir sahen, dass die Ektodermverdickung, das erste Stadium der Knospung, nicht von einer Ektodermzelle ausgeht, sondern durch gleichzeitige Theilung vieler Ektodermzellen zu Stande kommt. Wir müssen also schon das Ektoderm des Knospenareals dem Blastoderm homolog setzen und die Ektodermverdickung als Einleitung zur Entodermbildung ansehen. Die letztere erscheint natürlich im Vergleich mit der Entodermbildung im Embryo modificirt, erstens dadurch, dass die einwandernden Zellen die Stützlamelle durchdringen müssen und zweitens dadurch, dass das alte Entoderm entfernt werden muss. Außerdem steht das Ektoderm der Knospungsstelle in seiner histologischen Differenzirung nicht mehr auf der primitiven Stufe, wie das Blastoderm und nicht jede seiner Zellen ist noch indifferent genug eine Entodermzelle zu werden, wie oben gezeigt wurde.

Im Übrigen verläuft die Entodermbildung in der Knospe, so weit man entscheiden kann, ganz ähnlich, wie in der Embryonalentwicklung. Bekanntlich wird das Entoderm bei den Hydroiden entweder durch hypotrope (einseitige), oder multipolare (allseitige) Einwanderung der Blastodermzellen gebildet. Bei den Hydropolypen, deren Larven sich bald, nachdem sie frei werden, festsetzen (und solche Formen sind hier untersucht worden), herrscht der letztere Modus vor mit seinen zwei Modifikationen, der primären und sekundären Delamination (vgl. Metschnikoff, Litt.-Verz. 17).

Sehen wir nun das Knospenareal der ganzen Blastula, nicht nur deren unterer Hälfte gleichbedeutend an, so entsteht das Entoderm in den Knospen der drei untersuchten Formen von Hydropolypen ohne Zweifel durch multipolare Einwanderung von Ektodermzellen; denn, obwohl die Zellen zuerst am distalen Pol der Knospe einzuwandern beginnen, erstreckt sich die Einwanderung späterhin auf das ganze vorher verdickte Knospenareal. Auch bei Plumularia erfolgt die Einwucherung der Ektodermzellen von der ganzen verdickten Ektodermkuppe her, doch hatte es in einzelnen Fällen den Anschein, als ob sich die Stützlamelle zwischen den durch Quertheilung entstandenen, lebhaft wuchernden Ektodermzellen neugebildet hätte, eine Entodermbildung, die Metschnikoff (l. c.) als primäre Delamination kennzeichnet. Es müsste jedoch erst untersucht werden, wie die Bildung des Entoderms in der Embryonalentwicklung von Plumularia echinulata vor sich geht,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



bevor man auf einen Vergleich näher eingehen kann. Übrigens scheinen mir die Modifikationen der multipolaren Einwanderung keine wichtige Rolle zu spielen, da bald die eine bald die andere oft bei ganz nah verwandten Formen auftreten.

Bei Hydra wird nach den neuesten Untersuchungen von Brauer (Litter.-Verz. 14) das Entoderm in der Embryonalentwicklung durch multipolare Einwanderung von Blastulazellen gebildet; nach unserer Schilderung, und wenn wir die junge Knospe der Blastula homologisiren können, kann kein Zweifel sein, dass derselbe Modus der Entodermbildung auch in der Knospung vorliegt. Allerdings sind es bei Hydra und Eudendrium die sog. interstitiellen Zellen, d. h. indifferente Ektodermzellen, die das Entoderm aufbauen; dieselben sind aber, wie Brauer bei Hydra dargelegt hat, aus dem Ektoderm entstanden und haben die indifferenten Eigenschaften der embryonalen Blastodermzellen beibehalten. Aus ihnen können ja bekanntlich bei Hydra außer Entodermzellen auch Nesselkapselbildungszellen und, wie ich glaube, auch Epithel- und Muskelzellen werden. Über die embryonale Entodermbildung bei Eudendrium racemosum und ramosum finde ich keine genauen Angaben; bei verwandten Arten ist multipolare Einwanderung nachgewiesen, welcher Modus, wie oben gesagt, auch bei der Knospung nachweisbar ist.

Das Planula- resp. Parenchymulastadium der Embryonalentwicklung in dem mit Stadium III bezeichneten Knospungsstadium, auf welchem die Knospe zweischichtig geworden ist, während die Stützlamelle noch nicht vollständig neu gebildet und die Gastralhöhle noch nicht vorhanden ist. Letztere wird in analoger Weise wie im Embryo gebildet. Es entsteht ein Spaltraum im Entoderm dadurch, dass sich die Entodermzellen, wie oben schon erwähnt, allmählich einschichtig an das immer weiter wachsende und sich hervorwölbende Ektoderm anordnen. In der Knospe bleibt die Gastralkavität noch einige Zeit mit alten noch nicht vollständig resorbirten Entodermzellen angefüllt.

Sollten die bei den untersuchten Hydropolyen gemachten Befunde für die Knospungsvorgänge aller Cnidarier und vielleicht aller Coelenteraten gelten, so dürfte die Entstehung der Knospung bei den Coelenteraten phyletisch auf das Blastulastadium zurückzuführen sein, oder kürzer, aus der unvollständigen Theilung der Blastula hervorgegangen sein. Bisher hat man die Knospung bekanntlich als unvollständige Theilung im vollständig entwickelten Zustande angesehen, auf Grund der falschen Voraussetzung, dass sich beide Blätter von vorn herein beim Aufbau der Knospe betheiligten.

Eine unvollständige, mehrfache Theilung der Blastula ist uns noch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at


bei Oceania armata erhalten (Metschnikoff, l. c.) und es ist anzunehmen, dass eine solche auch noch bei anderen Formen vorkommt. Die Theilung der Blastula kann ihrerseits wieder auf die ungeschlechtliche Fortpflanzung einer hypothetischen, blastulaähnlichen Stammform der Coelenteraten hinweisen, die sich im Blastulastadium der letzteren atavistisch erhalten hätte.

Ursprünglich wird die Knospungsfähigkeit an allen Stellen des Ektoderms des Hydroidenkörpers vorhanden gewesen sein, da sich ja die Blastula nach verschiedenen Richtungen unvollständig theilen kann (wie das Beispiel der durch unvollständige Theilung unregelmäßig gelappt erscheinenden Blastula von Oceania zeigt). Später hat sich wahrscheinlich die Fähigkeit der unvollständigen Theilung und die daraus entstandene Knospungsfähigkeit im Interesse der regelmäßigen Stockbildung auf bestimmte Stellen oder Knospungszonen beschränkt. Die Stockbildung musste natürlich zur Erreichung des Gleichgewichts und Ernährung der einzelnen Individuen regelmäßig werden. An den Knospungszonen also hat das Ektoderm den embryonalen Charakter des Blastulaepithels, vor Allem die Fähigkeit neues Entoderm zu bilden, bewahrt.

In ähnlicher Weise erklärt sich nach Seeliger (Litt.-Verz. 5 und 6) die Knospenbildung der Bryozoen, mit dem Unterschied allerdings, dass nach seinen Untersuchungen sich auch Elemente des Mesoderms des Mutterthieres am Aufbau der Knospe betheiligen. Seeliger nimmt an, dass die Knospung bei den Bryozoen auf embryonale Doppelbildung zurückzuführen ist, eine Deutung, die sich wohl mit der oben von der Knospung der Coelenteraten gegebenen gut vereinen ließe, wenn auch eine embryonale Doppelbildung immerhin als Abnormität zu betrachten ist, während sich die Theilung auf dem Blastulastadium, einer allen Metazoen gemeinsamen Entwicklungsstufe, ungezwungen als ein atavistisch auftretender Fortpflanzungsmodus einer blastulaähnlichen Vorfahrenform auffassen lässt.

Ganz verschieden von diesen Knospungserscheinungen ist die Knospung und Sprossung bei den Anneliden und die Strobilation der Skyphopolypen und Tänien. Hier betheiligen sich alle Keimblätter des Mutterthieres am Aufbau der Tochterindividuen, eine Thatsache, die mit Recht zu der Annahme geführt hat, dass dieser Modus der Knospung aus der Regenerationsfähigkeit hervorgegangen ist.

Die Knospung der Salpen, so weit wir bis jetzt Kenntnis von ihr haben, kann mit keiner von den genannten Knospungserscheinungen in Zusammenhang gebracht werden und scheint nach anderen Gesetzen vor sich zu gehen.

Freiburg i/B., November 1891. Zoolog. Institut der Universität.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

## Litteraturverzeichnis.


1. Weismann, Die Entstehung der Sexualzellen der Hydromedusen etc. Jena 1883.
2. Marshall, Über einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolypen etc. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII.
3. O. Seeliger, Die Knospung der Salpen. Jen. Zeitschr. Bd. XIX. 1885.
4. —— Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen. Jenaische Zeitschr. Bd. XXII. 1888.
5. —— Die ungeschlechtliche Vermehrung der entoprokten Bryozoen. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1890.
6. —— Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.
7. G. J. Allman, A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. Ray society. London 1871.
8. W. Haacke, Zur Speciesunterscheidung in der Gattung Hydra. Zool. Anzeiger. 2. Jahrg. Nr. 43. 1879.
9. —— Zur Blastologie der Gattung Hydra. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIV. 1880.
10. O. Hamann, Der Organismus der Hydroidpolypen. Jen. Zeitschr. Bd. XV. 1882.
11. —— Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra. Diese Zeitschr. Bd. XXXVII.
12. C. Ishikava, Über die Abstammung der männlichen Geschlechtszellen bei Eudendrium racemosum. Diese Zeitschr. Bd. XLV.
13. N. Kleinenberg, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
14. A. Brauer, Über die Entwicklung von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
15. Jickeli, Der Bau der Hydroidpolypen. Morph. Jahrb. Bd. VII.
16. E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgesch. der Wirbellosen. Heft 1. Jena 1890.
17. E. Metschnikoff, Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitivorgane. Wien 1886.
18. M. Nussbaum, Über die Theilbarkeit der lebendigen Materie. II. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX.
19. A. J. Rösel von Rosenhof, Insektenbelustigung. Theil III. Nürnberg 1755.
20. K. C. Schneider, Histologie von Hydra fusca etc. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXV. 1890.
21. F. E. Schulze, Über den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig 1871.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



## Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen sind mit einem Seibert'schen Zeichenapparat gezeichnet.

### Tafel XVII.

*K*, Knospe;
*Ek*, Ektoderm;
*St*, Stützlamelle;
*P*, Perisark;
*En*, Entoderm;
*IZ*, interstitielle Zellen;
*NBz*, Nesselkapsel-Bildungszellen;
*Nk*, Nesselkapsel;
*KGr*, Knospengrenze;
*En'*, einwandernde Ektodermzelle;
*EkK*, Ektodermkuppe.
*En''*, eingewanderte Ektodermzelle;
*En'''*, abgestoßene Entodermzelle des Coenosarks;
*EkW*, Ektodermwall;

Eudendrium.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Hydranthenstiel mit Knospe von Eudendrium ramosum. Vergr. 240. *, Eizelle.

Fig. 2. Mittlerer Querschnitt durch eine Hydranthenknospe von Eudendrium racemosum. Vergr. 240.

Fig. 3. Mittlerer Querschnitt durch eine Hydranthenknospe von Eudendrium ramosum. Vergr. 240.

Fig. 4. Mittlerer Querschnitt durch dieselbe Hydranthenknospe unter der Spitze der Knospe. Vergr. 240.

Fig. 5. Seitlicher Längsschnitt durch eine Knospe von Eudendrium racemosum. Vergr. 240.

Fig. 6. Medianer Längsschnitt durch dieselbe Knospe. Vergr. 240.

Plumularia.

Fig. 7. Querschnitt durch die Stammspitze von Plumularia echinulata mit einer Knospe *K*. Vergr. 240.

Fig. 8. Längsschnitt durch eine solche mit gleichalteriger Knospe. Vergr. 240.

Fig. 9. Querschnitt durch eine Gonangienknospe von Plumularia echinulata. Bei + acht einwandernde Ektodermzellen. Vergr. 240.

Hydra.

Fig. 10. Längsschnitt durch eine junge Knospe von Hydra grisea. *K'*, obere Grenze des Knospenareals; *K''*, untere Grenze desselben. Vergr. 240.

Fig. 11. Querschnitt durch eine etwas ältere Knospe von Hydra grisea. *IZ* + interstitielle Zellen in Theilung.

Fig. 12. Querschnitt durch eine noch ältere Knospe von Hydra grisea. Vergr. 120.

Fig. 13. Querschnitt durch dieselbe Knospe, welcher dieselbe unter der Spitze trifft.

Fig. 14. Schematische Darstellung der Knospung.
*a*, I. Stadium, Ektodermverdickung;
*b*, II. Stadium, beginnende Einwanderung;
*c*, III. Stadium, junge Knospe ohne Gastralhöhle;
*d*, IV. Stadium, Bildung der Gastralhöhle.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Fig. 1.

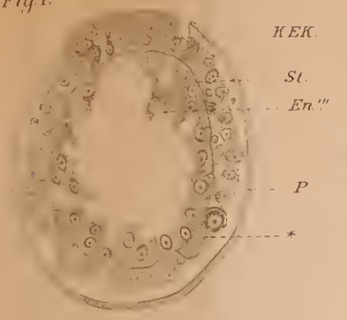


Fig. 2.

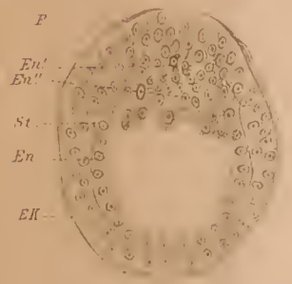


Fig. 3.

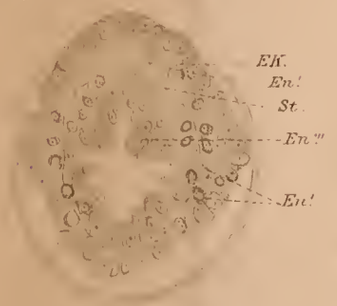


Fig. 4.

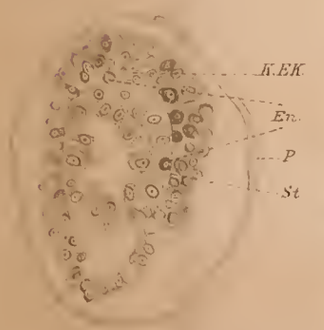


Fig. 5.

Fig. 6.

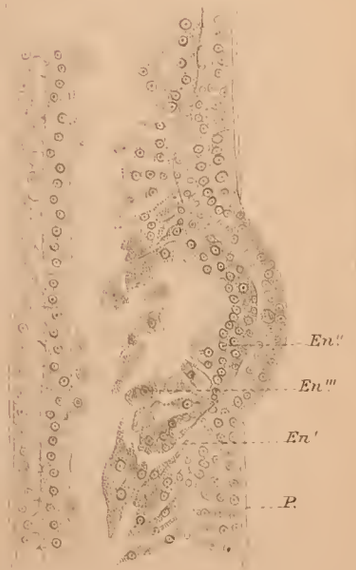


Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

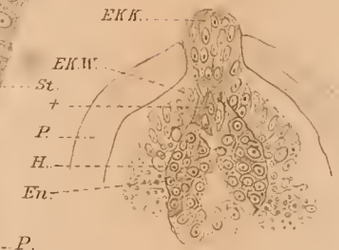


Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 14a

Fig. 14c

Fig. 14b

Fig. 14d

Verlag von Wilh. Engelmann in Leipzig.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 54

Autor(en)/Author(s): Lang Albert

Artikel/Article: Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydropolypen« 365-385