

## Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten.

Von

Oswald Seeliger (Berlin).

---

Mit Tafel VII—IX.

---

Eine vor etwa 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Jahren veröffentlichte Untersuchung von ALBERT LANG<sup>1</sup> über die Knospung der Hydroidpolypen hat zu ganz neuen Ergebnissen geführt. Während man früher allgemein angenommen hatte, dass die Cölenteratenknospen durch Ausstülpungen beider Keimblätter entstehen, leitet LANG die gesammte Knospenanlage ausschließlich vom Ektoderm ab. Er beschreibt den Vorgang in folgender Weise: Auf einem frühen Stadium, welches von allen älteren Autoren übersehen worden sei, wanderten in der Knospungszone einzelne Ektodermzellen durch die theilweise aufgelöste Stützlamelle hindurch, um sich unter derselben wieder zu einer epithelialen Schicht anzuordnen. Die ursprünglich daselbst gelegenen Entodermelemente würden dadurch aus ihrem epithelialen Verbande herausgedrängt; sie geriethen in den Gastrovascularraum hinein und verfielen allmählicher Resorption. Es stamme also die Schicht, die in den jungen Knospen unter dem Ektoderm sich hervorwölbe, nicht von Entodermzellen, sondern von eingewanderten Elementen des äußeren Blattes ab.

Diese Befunde würden vielleicht weitere Anerkennung nicht so rasch gefunden haben, wenn nicht A. WEISMANN sie durch ein Vorwort eingeführt hätte und in seinem kurz darauf erschienenen Werke über das Keimplasma<sup>2</sup> für die Zuverlässigkeit der LANG'schen Beobachtungen eingestanden wäre. Mir selbst kamen sie im höchsten Maße überraschend, denn sie stimmten mit dem, was ich gelegentlich von

<sup>1</sup> A. LANG, Über die Knospung bei Hydra und einigen Hydroidpolypen. Mit einem Vorwort von A. WEISMANN. Diese Zeitschr. Bd. LIV. 1892.

<sup>2</sup> A. WEISMANN, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. 1892. p. 204 ff.

dem Knospungsvorgang der Cölenteraten am lebenden Objekte wahrgenommen hatte, so gar nicht überein. Ich entschloss mich daher, die Frage einer eingehenden Nachuntersuchung zu unterziehen, obwohl ich mir bewusst war, dass es, wenn beide Keimblätter an der Knospungsbildung theilnehmen, nicht leicht fallen würde, LANG's Angaben in einer dem Leser überzeugend erscheinenden Weise zu widerlegen. Denn da es sich dann um den Nachweis handeln musste, dass die innere Schicht der Knospenanlage nicht aus eingewanderten Ektodermzellen sich bildet, sondern aus solchen Elementen, die stets im Verbande des Entoderms gelegen waren, so könnte auch mir, wie den älteren Beobachtern, der Einwand gemacht werden, dass ich die ersten Stadien übersehen hätte. Da nun überdies durch KLEINENBERG<sup>1</sup> und WEISMANN<sup>2</sup> eine Einwanderung von Elementen des äußeren Blattes in das innere bei der Entwicklung der Geschlechtszellen sicher nachgewiesen worden war, so galt es, festzustellen, dass diese Zellen mit dem Auftreten der Knospen in keinem ursächlichen Zusammenhange stehen, sondern dass das Knospentoderm aus der ursprünglichen inneren Schicht des Polypen ganz allmählich sich differenzirt. Fand die Einwanderung der jungen Geschlechtszellen auf einem histologisch noch indifferenten Stadium (auf welchem sie von den übrigen Körperzellen sich nicht unterscheiden lassen) auch in der Zone statt, in welcher die Knospen sich bilden, so musste die Widerlegung der LANG'schen Ansicht sehr erhebliche Schwierigkeiten bieten. Geschieht aber der Übertritt außerhalb der Knospungszone, und sind die wandernden Geschlechtszellen von den übrigen Zellen des Cönosarks deutlich zu unterscheiden, so konnte bei genügender Umsicht kaum eine Unsicherheit in der Deutung entstehen.

In der vorliegenden Untersuchung beschränke ich mich auf zwei Formen, welche sich zur Erforschung der ersten Stadien der Knospung äußerst günstig erwiesen: *Eudendrium racemosum* und *Obelia gelatinosa*. Bei *Eudendrium* habe ich die Knospung eines Hydranthen am Hauptstiel und die Bildung eines Blastostyls am Nebenhydranthen, bei *Obelia* die Knospung einer Meduse am Blastostyl des Gonangiums beobachtet. In keinem Falle konnte ich LANG's Angaben bestätigen; überall theilnahmen sich beide Keimblätter am Aufbau der Knospen.

Zu diesem Resultate war ich bereits im Sommer des vorigen Jahres gelangt und habe dasselbe bei Gelegenheit der vorjährigen Ver-

<sup>1</sup> N. KLEINENBERG, Über die Entstehung der Eier bei *Eudendrium*. Diese Zeitschrift. Bd. XXXV. 1884. (Zuerst mitgetheilt von GÖRTE, Zool. Anzeiger 1880.)

<sup>2</sup> A. WEISMANN, Beobachtungen an Hydroidpolypen. III. Die Entstehung der Eizellen in der Gattung *Eudendrium*. Zool. Anzeiger Nr. 77. 1884.

sammlung der Zoologischen Gesellschaft in Göttingen mehreren Theilnehmern mitgetheilt. Ich habe dann im Juli die Untersuchung abgeschlossen, aber von einer Veröffentlichung aus äußeren Gründen vorläufig abgesehen. In diesen Tagen erschien nun eine Mittheilung von BRAEM<sup>1</sup>, welche mit meinen Befunden in hohem Maße übereinstimmt. Ich werde dadurch veranlasst, die Publikation meiner Untersuchung nicht länger hinauszuschieben. Obwohl auch ich im Wesentlichen nur die alte Auffassung über die Knospung vortragen kann, glaube ich doch, es werde diese Schrift desshalb nicht überflüssig erscheinen, weil ich zum Theil andere Objekte untersucht habe als BRAEM und dann auch in der Art der Beweisführung etwas abweiche. Da unsere Ergebnisse vollständig unabhängig von einander erlangt worden sind, werden sie den Eindruck um so größerer Zuverlässigkeit machen müssen.

Ich habe ausschließlich konservirtes Material untersucht, welches ich vor einigen Jahren in Triest sammelte. Die Beobachtung des lebenden Thieres würde freilich Mancherlei, namentlich über die Zeitdauer der Entwicklungsvorgänge, hinzuzufügen gestattet haben; das Wesentliche der Ergebnisse würde aber unbeeinflusst geblieben sein. Zur Konservirung wurde ausschließlich Sublimat oder Sublimat-Essigsäure verwendet.

## I. Die Knospenbildung bei *Eudendrium racemosum*.

### 1. Die Bildung eines Nebenhydranthen am Haupthydranthen.

Wie WEISMANN<sup>2</sup> ausgeführt hat, entstehen bei *Eudendrium* die Knospen am Hauptstiel subterminal-alternirend. Während der Haupthydranth stets an der höchsten Spitze steht, bildet sich unter seinem Halse eine Knospe, die zu einem Seitenhydranthen auswächst. Die folgende Knospe entsteht später über der alten, wieder unter dem Halse des inzwischen verlängerten Stieles, jedoch an der entgegengesetzten Seite der älteren Knospe. Die dritte Knospe tritt wiederum an der Seite auf, an welcher die erste entstand, liegt aber höher als die zweite. Die Divergenz, um diesen für die Stellung der Pflanzenblätter gebräuchlichen Ausdruck hier anzuwenden, der Seitenhydranthen beträgt aber nicht immer 180°, und es liegen daher die Zweige nicht genau in einer Ebene, sondern weisen nach verschiedenen Rich-

<sup>1</sup> F. BRAEM, Über die Knospung bei mehrschichtigen Thieren, insbesondere bei Hydroiden. Biol. Centralbl. Bd. XIV. Nr. 4. 1894.

<sup>2</sup> A. WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. 1883. p. 93 ff.

tungen. Bestimmt aber bilden sich alle Knospen, die am Haupthydranthen entstehen, zu Hydranthen und nicht zu Blastostylen aus (Fig. 1 u. 2 Taf. VII), und eben so ist die Stelle, an welcher sie auftreten, genau bestimmt. Individuelle Verschiedenheiten beschränken sich darauf, dass der Knospungsort um höchstens 0,1 mm nach der Spitze oder nach der Basis des Stieles verschoben sein kann.

Im oberen Stieltheile des Haupthydranthen entstehen aber auch, wie WEISMANN beschrieben hat, die Eizellen, und zwar »beginnt die Keimzone etwas unterhalb des Halses und erstreckt sich mehr oder minder weit nach abwärts, in der Regel nicht weiter, als bis zum zweiten Seitenhydranthen. Aber auch auf dieser Strecke entstehen neue Eizellen vorwiegend nur im obersten Abschnitt, wenn auch die ganze Zone von größeren und kleineren Eizellen erfüllt ist. Man erkennt dies leicht daran, dass die Größe derselben von oben nach unten ziemlich stetig zunimmt. Mit dem Wachsthum des Haupthydranthen rückt auch die Keimzone mit in die Höhe; sie verhält sich darin genau so, wie die in ihr gelegene Knospungszone, d. h. sie bleibt immer in gleichem Abstand vom Hals des Hydranthen. In der Keimzone des Stiels der Haupthydranthen liegt also bei dieser Art der eigentliche normale Bildungsherd der Eizellen« (p. 98).

Nur äußerst selten habe ich im Ektoderm des Haupthydranthenstieles einzelne junge Eizellen in der Höhe der Knospungszone angetroffen. Niemals aber lagen sie an der Stelle, an welcher die Knospe sich hervorwölben musste, sondern seitlich oder gegenüber von dieser. Gewöhnlich fand ich aber die höchsten noch jugendlichen Eier erst in beträchtlicher Entfernung unterhalb der Knospungszone (Fig. 3). Erst dann, wenn die Knospe beträchtlich entwickelter erscheint und bereits zu einem jungen Hydranthen geworden ist, sieht man überall an ihrer Basis und auch über ihr im Haupthydranthenstiel deutliche Eizellen (Fig. 27, Taf. VIII). Zum Theil sind diese Eizellen bereits in Einwanderung in den Stiel des Nebenhydranthen begriffen. Bei der Untersuchung der ersten Knospenanlagen wird man also nicht durch wandernde Eizellen gestört. Ausnahmslos erfolgt das Hinüberwandern der jungen Eier aus dem Ektoderm in das Entoderm ziemlich weit unterhalb der Knospungszone, und die Geschlechtszellen erscheinen dann bereits so differenzirt, dass eine Verwechslung mit den Körperzellen ausgeschlossen ist.

Nur ein einziges Mal habe ich eine interstitielle Ektodermzelle angetroffen, die mit einem protoplasmatischen Fortsatze die Stützlamelle durchsetzte und in das Entodermepithel hineinragte. Ich habe diesen Fall in Fig. 19, Taf. VIII abgebildet. Die betreffende Stelle liegt nicht in

der Knospungszone, sondern ein wenig unterhalb derselben, und in der gleichen Höhe, aber auf der entgegengesetzten Seite, zeigte der Querschnitt im Ektoderm des Hydranthénstieles eine deutliche Eizelle. Ich glaube daher, dass auch diese, wie es scheint, in Einwanderung in das Entoderm begriffene Zelle später noch zu einem Ei sich differenzirt. In ihrem Bau unterscheidet sie sich allerdings noch sehr auffallend von einer Geschlechtszelle. Der Kern ist klein und chromatinreich, beträchtlich kleiner als der ruhende, bläschenförmige der oberflächlichen Ektodermzellen oder der jugendlichen noch im äußeren Blatt liegenden Eizellen (Fig. 6). Auch der Zellkörper, der amöboide Fortsätze zeigt, ist plasmaärmer und weniger stark färbbar als in jungen Eizellen.

Als das normale Verhalten der Eizellen im Stiele des Haupthydranthen wird demnach das folgende zu betrachten sein. Unterhalb der Knospungszone trifft man im Ektoderm die jugendlichen Eizellen, die sich von den anderen Ektodermzellen nur wenig unterscheiden (Fig. 6). Das Keimbläschen ist zunächst nur unbedeutend größer als die ruhenden Kerne der peripheren Ektodermzellen, und auch der Nucleolus tritt nur wenig schärfer hervor als in diesen. Das Chromatin ist, sowie in den übrigen ruhenden Kernen, peripher an der Kernmembran etwas dichter angehäuft als im Inneren. Die auffallendste Eigenthümlichkeit der jungen Eizelle besteht darin, dass der Zellkörper — ähnlich wie bei den jungen entodermalen Plasmazellen — zunächst nur um das Keimbläschen herum etwas plasmareicher und deshalb ein wenig stärker gefärbt erscheint (Fig. 6, rechte Zelle o).

Viel deutlicher als Geschlechtszelle zeigt sich die linke Eizelle in Fig. 6. Das bedeutend größere Keimbläschen mit dem umfangreichen Nucleolus fällt sofort vor allen anderen Ektodermkernen auf, und auch der Zellkörper des jungen Eies ist größer und plasmareicher als der der übrigen Elemente. Ein wenig basalwärts (Fig. 7) trifft man im Ektoderm bereits umfangreichere Eizellen in typischer Form an.

KLEINENBERG und WEISMANN lassen die Eizellen von *Eudendrium* »aus ektodermalen Zellen des interstitiellen Gewebes« entstehen. Es ist sicher richtig, dass in vielen Fällen die jüngsten Eizellen, die eben als solche erkennbar sind, in der tieferen Ektodermis ruhen, wo vorwiegend die Kern- und Zelltheilungen sich vollziehen. Aus diesen neugebildeten Elementen würden außer den Geschlechtszellen auch die peripheren Zellen der ektodermalen Leibeswand hervorgehen, nachdem sie unter Ausbildung eines ruhenden Kernes an die Oberfläche unter das Perisark emporgestiegen sind. Jedoch sind die Theilungserscheinungen nicht auf das interstitielle Gewebe beschränkt. Auch an der Oberfläche kann man gelegentlich, wenn freilich auch nur sehr

selten, abgerundete und in Theilung begriffene Ektodermzellen erkennen, und aus den Tochterzellen können sehr wohl Geschlechtszellen hervorgehen. Auf einen solchen Fall ist mit hoher Wahrscheinlichkeit das in Fig. 6 abgebildete Verhalten zurückzuführen. So wie hier fehlt auch an vielen anderen, regellos über die Stieloberfläche zerstreuten Stellen ein eigentliches interstitielles Gewebe, und das Ektoderm ist deutlich einschichtig. Wenn also, wie es hier der Fall ist, Zellen dieser einschichtigen Epithelinseln, die den peripher gelegenen Elementen der mehrschichtigen Stellen vollständig gleichen, zu Eiern sich differenzieren, wird es wohl nicht mehr angehen, die Geschlechtszellen ausschließlich auf das interstitielle Gewebe zurückzuführen. Vollständig im Rechte ist aber WEISMANN, wenn er die Eier aus jugendlichen Ektodermzellen ableitet und hinzufügt: »Das gesammte Gewebe der Keimzone befindet sich in Vermehrung und raschem Wachsthum, und gerade junge Zellen sind es, welche sich zu Eizellen differenzieren. Man kann bestimmt sagen, dass sich dieselben sichtbar in nichts von anderen jungen Ektodermzellen unterscheiden, denn man kann im Voraus den Ort erkennen, an welchem sich später eine Keimzone bilden wird und kann feststellen, dass dort keine irgend wie sich auszeichnenden Zellen zu bemerken sind. Die Keimzellen sind also hier bestimmt nicht von Anfang an im Stock enthalten und differenzieren sich nur zur Zeit der Geschlechtsreife, sondern sie entstehen erst zu dieser Zeit aus einer wuchernden Masse junger Zellen heraus« (p. 98).

Unterhalb der sich ausbildenden Knospungszone verweilen die allmählich heranwachsenden Eizellen sehr verschieden lange Zeit im Ektoderm (vgl. Fig. 24 D u. 26, Taf. VIII). Sie können noch in diesem liegen, wenn aus der Knospungszone bereits ein wohl entwickelter, in Kopf und Stiel gegliederter Nebenhydranth gesprosst ist und wandern dann in das Ektoderm dieses letzteren ein, nachdem sie sich bis zur Basis des Nebenhydranthenstieles emporgeschoben haben. Sehr häufig wandern aber auch die noch jugendlichen Eizellen noch innerhalb der Keimzone des Hauptstieles, aber stets in beträchtlicher Entfernung unter der sich bildenden Knospungszone, in das Entoderm aus (Fig. 4), um in diesem sich rasch zu vergrößern (Fig. 22, Taf. VIII) und in den inzwischen über ihnen entstandenen Nebenhydranthen einzutreten (Fig. 27). Gleichzeitig hat sich aber der Hauptstiel verlängert und die Keimzone desselben über die Ursprungsstelle des Nebenhydranthen hinweg weiter nach oben vorgeschoben, so dass nunmehr auch über dieser letzteren Eizellen anzutreffen sind. Wie die Abbildung zeigt, können dieselben bereits zum Theil aus dem Ektoderm in das Entoderm übergetreten sein. So wie die Knospungszone schon bei ihrem ersten Auf-

treten von Eizellen frei ist, werden auch im Ektoderm des aus ihr sich entwickelnden Nebenhydranthen zunächst keine neuen Eier gebildet. Die Keimzone dehnt sich also im Haupthydranthen über die Stelle, an welcher vordem die Knospenanlage erfolgte und die durch die Ansatzstelle des aus ihr hervorgegangenen Nebenhydranthen bestimmt wird, nach oben hin aus, wächst aber in diesen letzteren nicht hinein. Daher sieht man denn in den jungen Hydranthenknospen nirgend Eizellen (Fig. 24, Taf. VIII), und auch in älteren Nebenhydranthen fehlen sie entweder noch ganz (Fig. 8, Taf. VII) oder sind auf wenige, bereits früher im Hauptstiel entstandene und selbständig eingewanderte Exemplare beschränkt (Fig. 27, Taf. VIII).

Aus den vorstehenden Ausführungen ergibt sich, dass die Bildung und Wanderung der Eier von dem Auftreten der Knospungszone im Haupthydranthenstiel unabhängig erfolgen. Es wird sich später darin ein Gegensatz zur Knospung von Blastostylen am Nebenhydranthen erweisen, und ich habe deshalb der Beschreibung des Knospungsvorganges jene Darstellung vorausschicken müssen. Fände nun in der sich ausbildenden Knospungszone eine Auswanderung von Ektodermzellen nach dem Entoderm statt, so wäre die Deutung unabweisbar, dass es sich um eine Regeneration des inneren Blattes durch Elemente des äußeren handelt. Doch zeigt eine genaue Beobachtung nichts von derartigen Erscheinungen, und jederzeit sind hier beide Keimblätter völlig scharf von einander gesondert.

Die ersten Erscheinungen, welche den Beginn der Hydranthenknospung verrathen, bestehen darin, dass die Zellen beider Körperschichten plasmareicher und daher stärker färbbar werden, an Länge etwas zunehmen, dagegen gewöhnlich etwas dünner erscheinen. Nach LANG würde es das Ektoderm sein, welches sich zuerst veränderte, indem es sich verdickte und mehrschichtig würde. Dass das äußere Blatt sich manchmal zuerst zur Knospung vorbereitet, ist richtig; vielleicht aber noch häufiger lässt sich die Knospungsstelle zuerst nur an Besonderheiten der Entodermzellen erkennen, die durch Theilungen sich daselbst vermehrt haben und plasmareicher geworden sind, ohne immer gleichzeitig an Länge zugenommen zu haben. Eine Verdickung des Entoderms ist daher noch nicht erfolgt. Da das Ektoderm dieser Region sich unverändert zeigt, würde es kaum möglich sein, mit Sicherheit auf den Beginn von Knospung zu schließen, wenn nicht manchmal bereits das Perisark in Auflösung begriffen wäre (Fig. 5). Dieser letztere Vorgang ist in diesem Falle etwas früher aufgetreten, da er gewöhnlich erst

dann beginnt, wenn die betreffende Ektodermstelle sich verdickt hat. Wo sonst der Beginn der Knospenbildung zunächst nur im Ektoderm sich anzeigt, erkennt man in diesem eine verdickte Stelle, an welcher die Zellen plasmareicher sind und höhere Prismenformen zeigen. —

Etwas weiter vorgeschritten sieht man die Ausbildung der Knospungszone in Fig. 9, und namentlich das Entoderm erweist sich verändert. Da, wo auf einem späteren Stadium die Knospe sich hervorbölen muss (oberes Ende der Zeichnung *A*), sind die Zellen ansehnlich lang geworden. Sie sind nicht alle vollständig gerade gestreckt, sondern zum Theil gekrümmt, erstrecken sich aber durch die ganze Dicke des Entoderms, so dass dieses als einschichtig bezeichnet werden muss. Freilich thun das nicht alle Zellen, denn manche sind verkürzt und haben sich namentlich nach der Seite der Stützlamelle zwischen den längeren Zellen zusammengezogen. Es fehlt aber auch nicht ganz an solchen Elementen, die an der inneren Seite liegen und nicht mehr bis zur Stützlamelle reichen. Ich glaube, dass alle diese verkürzten und zum Theil abgerundeten Entodermelemente mit den Zellvermehrungen im Zusammenhange stehen (obwohl auch in unverkürzten Zellen die Kerne sich theilen können), sei es, dass sie sich anschicken, solche auszuführen, sei es, dass sie aus solchen eben hervorgegangen sind und noch nicht ihre endgültige Form und Lage wieder gewonnen haben. Denn ich muss BRAEM durchaus Recht geben, wenn er im Gegensatz zu LANG das Vorhandensein entodermaler Zelltheilungen in der Knospungsregion behauptet. Nichts ist leichter, als sich davon zu überzeugen. Fig. 10 zeigt ein Stück eines Flächenschnittes durch das Entoderm der Knospungszone, und die Kerntheilungen fallen in ihr sofort auf.

Auch das Ektoderm erweist sich verdickt, wenngleich es noch nicht überall dem Perisark, welches meistens noch nicht aufgelöst erscheint, unmittelbar dicht anliegt. Die Grenzen der inneren Zellenden habe ich nicht überall zu unterscheiden vermocht und kann daher nicht sicher aussagen, ob die Zellen, deren Kerne peripher liegen, stets bis zur Stützlamelle heranreichen. Die kürzeren interstitiellen Zellen haben kleinere sehr häufig in Theilung begriffene Kerne. Auch Nesselkapseln begegnet man hin und wieder in diesem Gewebe, seltener zwar in der Knospungszone selbst, häufiger jedoch in ihrer Nachbarschaft. In mehreren Abbildungen, auf die ich nicht erst besonders aufmerksam zu machen brauche, habe ich sie eingezeichnet.

Auf dem hier behandelten Stadium hat sich die Knospungszone bereits beträchtlich ausgebreitet, so dass man dieselbe an Totalpräparaten leicht an der dunkleren Färbung erkennen kann. Nach unten zu

nimmt die Höhe der Zellen ganz allmählich ab (Fig. 9 B), und an der Basis des Haupthydranthenstieles trifft man endlich nahezu kubische, plasmaarme Entodermzellen, die einen großen ruhenden Kern führen (Fig. 9 C). Auch unmittelbar über der Knospungszone werden die Entodermzellen etwas niedriger, um weiterhin an der Spitze des Stieles in die sehr hohen, hellen Elemente der Cambiumzone überzugehen (vgl. Fig. 3). Die Ausdehnung dieser Zwischenzone zwischen Cambium und Knospungsstelle unterliegt individuellen Verschiedenheiten und bedingt die Eingangs erwähnten Variationen des Knospungsortes, die sich aber innerhalb sehr enger Grenzen bewegen. Wo die Knospungsstelle besonders weit nach oben verschoben erscheint, liegt sie unmittelbar unter dem Cambium, und jene Zwischenzone kürzerer Entodermzellen scheint zu fehlen, während sie im entgegengesetzten Fall recht ansehnlichen Umfang erlangt. —

Im Wesentlichen auf dem gleichen Stadium steht die Knospungszone, die Fig. 11 im Längsschnitte zeigt. Ich habe sie eigentlich nur deshalb hergesetzt, weil sie Manches der vorhergehenden Beschreibung illustriert, was in Fig. 9 nicht zu sehen ist. Man bemerkt einige Entodermzellen, die ganz auf die innere Seite gerückt sind und die Stützelamelle nicht mehr erreichen. Solche Zellen können sich weiterhin aber auch vollständig aus dem epithelialen Verbands des Entoderms lösen und in den Gastrovascularraum hineingelangen, wo sie allmählicher Resorption verfallen. Ein derartiges Abstoßen von Entodermzellen, das man auch in der Knospungszone gelegentlich beobachten kann, mag vielleicht LANG dazu veranlasst haben, eine vollständige Auflösung des Entoderms an jenem Orte anzunehmen. Es handelt sich aber ausnahmslos stets um einen Austritt nur einzelner Zellen ohne irgend eine nachfolgende Ergänzung vom interstitiellen Ektodermgewebe aus, und ferner treten überall im Stiel solche Zellen aus, vielleicht gerade am seltensten in der Knospungszone. In Fig. 11 B dürfte die eine leicht auffallende Zelle zum Austritt bereit sein; sie liegt in ansehnlicher Entfernung von der Knospungsregion. Ob man die abgestoßenen Zellen einfach als senil degeneriert bezeichnen darf, scheint mir sehr zweifelhaft zu sein und zwar deshalb, weil sich ihre Kerne gar nicht selten in indirekter Theilung befindlich nachweisen lassen. Gegenüber der in Fig. 9 gezeichneten Knospungszone zeigt Fig. 11 A die Entodermzellen noch etwas stärker verlängert mit großen ruhenden Kernen, die vorwiegend den der Stützelamelle zugekehrten Enden genähert sind. Eine sog. Plasma- oder Drüsenzelle sieht man im Entoderm von Fig. 11 B. Die protoplasmareichere, intensiv gefärbte Zone beschränkt sich auf die Umgebung des Kernes; der übrige Zell-

körper erscheint plasmaarm und hell wie in den anderen Entodermzellen. —

Ein ähnliches Stadium der Knospungszonenbildung zeigen die Querschnitte Fig. 12 und 13. Eine äußerlich hervortretende buckelförmige Ausstülpung fehlt noch vollständig. Wie der in Fig. 12 gezeichnete Durchschnitt durch den ganzen Hydranthenstiel lehrt, liegt nur im Bereiche der Knospungszone das verdickte Ektoderm dem Perisark dicht an, während es an den anderen Stellen von demselben ziemlich weit entfernt ist und sich ihm nur durch eine Anzahl protoplasmatischer Stränge verbindet. Doch ist dieses letztere Verhalten durchaus kein allgemein gültiges, meistens liegt sogar in der Höhe der Knospenanlage das Ektoderm des Haupthydranthenstieles im ganzen Umkreise dem Perisark ziemlich dicht an (vgl. Fig. 3).

Bei stärkerer Vergrößerung zeigt der Durchschnitt durch die Knospungsregion (Fig. 13) das Perisark in beginnender Auflösung. Das Ektoderm ist im Vergleich mit den bisher beschriebenen Fällen verhältnismäßig dünn. Die dicht gedrängten Zellen sind nur wenig lang, erstrecken sich aber meistens vom Perisark bis zur Stützmembran und besitzen zugespitzte innere Enden, zwischen welchen die interstitiellen Zellen eingekeilt liegen. Die Entodermzellen, von jenen durch die Stützlamelle scharf geschieden, sind länger und nicht unbedeutend dünner als in einiger Entfernung unterhalb der Knospungszone. Sie bilden ein deutliches einschichtiges Epithel, in welchem nichts eine bevorstehende Auflösung andeutet, die LANG annimmt. Mehrere Schnitte der Serie zeigen an der Stützlamelle verkürzte Entodermzellen mit sich theilenden Kernen. Im Gegensatze zum Ektoderm erweist sich hier das Entoderm im gesammten Umkreise ziemlich gleichartig beschaffen (Fig. 12): auch an der dem eigentlichen Knospungsorte gegenüberliegenden Stelle sind die Zellen plasmareicher und etwas länger als weiter unten im Stiele und unterscheiden sich von den Elementen der Knospungszone vornehmlich durch größere Breite. Es scheint, dass dort die Zelltheilungen weniger zahlreich erfolgt seien als in der Knospungszone. Jedoch besteht durchaus nicht in allen Fällen auf diesem Stadium die eben erwähnte Gleichförmigkeit im Entoderm, vielmehr unterscheidet sich meistens die der Knospungszone gegenüberliegende Stelle recht auffallend durch kürzere und breitere, plasmaarme Zellen. —

Etwas ausgedehnter erweist sich die Knospungszone in dem in Fig. 14 abgebildeten Stadium, obwohl eine äußere Hervorwölbung immer noch nicht aufgetreten ist. In A ist das Centrum durchschnitten; im Ektoderm fallen die außerordentlich langen Zellen auf, zwischen welchen sehr zahlreiche Kerne des interstitiellen Gewebes zu bemer-

ken sind, und auch die Entodermzellen sind ansehnlich lang und dünner geworden und zeigen vielfache Kerntheilungen. Das Perisark ist über eine weite Strecke hin in Auflösung begriffen, die Stützlamelle dagegen scheidet scharf beide Keimblätter.

Die peripheren Schnitte der Serie durchschneiden den Rand der Knospungszone in der Weise, dass man Flächenansichten der beiden Keimschichten erhält. In diesen lassen sich leicht die Kern- und Zelltheilungen auffinden. In Fig. 15 habe ich einige Stücke aus solchen Schnitten abgebildet. *A* zeigt die Mitten und die der Stützlamelle zugekehrten Enden der Entodermzellen durchschnitten. Die einzelnen Elemente erscheinen scharf abgegrenzt in fünf- oder sechseckiger Gestalt mit ruhendem oder in Theilung begriffenem Kerne. So wie ich es für jüngere Stadien oben bereits angedeutet habe, findet man auch hier häufig an der inneren Entodermseite verkürzte birnförmige und abgerundete Zellen, welche zum Theil mit freiem Ende in den Gastrovascularraum hineinragen und dann sehr rasch an Größe zunehmen. Drei solcher Zellen zeigt Fig. 15 *B* durchschnitten; ein Kern befindet sich in Theilung.

Unterhalb der Knospungszone zeigt die Stielwandung die normalen, oben bereits beschriebenen Verhältnisse (Fig. 14 *B*). Dem dicken Perisark verbindet sich das Ektoderm durch fadenförmige Ausläufer. Im Entoderm fehlt es nicht an Kerntheilungen; in der Abbildung bemerkt man an der inneren Seite eine abgerundete, in Theilung begriffene Zelle. —

Auf dem in Fig. 16—18 gezeichneten Stadium beginnt das Centrum der Knospungszone als Hydranthenknospe sich hervorzuwölben, nachdem die Perisarkaullösung genügend weit vorgeschritten ist. In Fig. 16 fallen die außerordentlich langen Entodermzellen auf, im Übrigen sind aber nur die bereits beschriebenen Verhältnisse wiederzufinden. In Fig. 17 sieht man neben ruhenden Entodermzellkernen zwei, die sich zur Theilung anschicken und das Chromatingerüst zu einzelnen Chromosomen verkürzen, und in Fig. 18 ist bereits eine wohl ausgebildete Spindel zu sehen. Es lässt sich also deutlich die Umbildung eines ruhenden Entodermkernes zur Theilungsspindel kontinuierlich verfolgen, und damit ergibt sich die Fähigkeit des Entoderms, die bei der Knospung nothwendige Zellvermehrung aus eigenen Mitteln zu bestreiten, ohne Unterstützung etwa einwandernder interstitieller Zellen. Auch hier scheidet die Stützlamelle deutlich beide Leibesschichten. —

Nur unbedeutend stärker äußerlich hervorgetreten ist die junge Knospenanlage in Fig. 20, Taf. VIII. Es dürfte dieses Stadium demjenigen entsprechen, auf welchem nach LANG'S Darstellung der Eintritt zahlreicher interstitieller Ektodermzellen in den vollkommen gelocker-

ten und in Auflösung begriffenen epithelialen Verband des Entoderms stattfinden soll. In Folge theilweiser Auflösung sei die Stützlamelle zuerst porös geworden und erscheine somit für den Durchtritt der Zellen geeignet. Dann führt LANG weiter aus: »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« (p. 369). Ich stimme mit LANG darin überein, dass auch ich — wie es wohl übrigens seit KLEINENBERG ziemlich allgemein anerkannt sein dürfte — die Stützlamelle in der Knospungszone, namentlich wenn die Knospenausstülpung sich einleitet, nicht steif und starr, sondern weich und biegsam finde. Dass aber irgendwo dadurch die Grenzen zwischen Ektoderm und Entoderm verwischt würden, habe ich eben so wenig wahrgenommen wie BRAEM. Eine Auflösung des Entoderms und Ergänzung durch interstitielle Zellen sind nirgend zu erkennen. —

Als eine kleine aber deutliche buckelförmige Ausstülpung erscheint die junge Hydranthenknospe in Fig. 21 A. So weit die Ausstülpung reicht, ist das Perisark aufgelöst, in den peripheren Theilen der Knospungszone ist es dagegen noch erhalten. Der median geführte Schnitt zeigt überall beide Keimschichten durch die Stützmembran deutlich geschieden und lässt die bereits beschriebenen Eigenthümlichkeiten auch hier erkennen. Besonders hervorheben möchte ich nur, dass mehrfach Entodermzellen mit kolbenförmig verdickten Enden über das Epithel emporragen, dass einige dasselbe vollständig verlassen haben und frei im Gastrovascularraum schwimmen. Das hier abgebildete Stadium entspricht so ziemlich demjenigen, in welchem LANG die Einwanderung der interstitiellen Zellen als vollzogen betrachtet und für welches er folgende Beschreibung giebt: »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« (p. 374). Aus der bisher gegebenen Beschreibung ist aber mit Bestimmtheit zu entnehmen, dass eine vollständige Auflösung des Entoderms in jüngeren Stadien überhaupt nicht stattgefunden hat und seine Neubildung daher nicht erst zu erfolgen brauchte.

Die histologische Beschaffenheit der Entodermzellen dieses Stadiums lässt nach LANG's Auffassung ihren ektodermalen Ursprung erschließen: »Und gerade die Ähnlichkeit, besonders der jungen Ento-

dermzellen mit den interstitiellen Zellen, beweist auch hier, wo die Einwanderung schon beendet ist, ihre Abstammung von diesen letzteren und macht die Herkunft von den Entodermzellen des Coenosarks an der Knospungsstelle unwahrscheinlich (p. 370). Um die einzelnen Entodermelemente der jungen Knospe deutlicher untersuchen zu können, habe ich einen Schnitt der Serie zertrümmert und in Fig. 23 einige Zellengruppen abgebildet. Man findet nichts, was LANG'S Ansicht erweisen könnte, sondern sieht, so wie ich es für die jüngeren Stadien aus einander gesetzt habe, verkürzte und abgerundete Zellen, deren Kerne meist in Theilung begriffen sind. Die jungen eben gebildeten Kerne und Zellen sind dann nur  $\frac{1}{2}$ mal so groß wie die ruhenden Mutter-Kerne und -Zellen, aus denen sie entstanden sind und ähneln natürlich den in Theilung begriffenen und getheilten im Ektoderm. Wenn die junge Entodermzelle sich weiterhin streckt und heranwächst (Fig. 23 C, D, E), vergrößert sich allmählich auch ihr ruhender Kern zu einem ansehnlichen bläschenförmigen Gebilde. Genau die gleichen Erscheinungen vollziehen sich auch im Ektoderm, nur dass da im Durchschnitt die ruhenden Kerne etwas kleiner sind. Es folgt aber aus diesen schon a priori als selbstverständlich zu erwartenden Vorgängen, dass weder alle Kerne im Ektoderm noch im Entoderm von gleicher Größe sein können und die kleinsten und größten derselben durch eine kontinuierliche Zwischenreihe verbunden sein müssen, wenn auch freilich, namentlich im Entoderm, der Zustand des großen, bläschenförmigen, ruhenden Kernes am häufigsten angetroffen wird, weil er am längsten andauert.

Der Knospenanlage gegenüber (Fig. 21 B) ist die Wand des Haupthydranthenstieles beträchtlich dünner und zeigt nichts von dem energischen Wachstum der benachbarten Knospungszone. Im Hinblick auf das oben beschriebene jüngere Stadium (Fig. 12, Taf. VII) erscheint diese Verschiedenheit besonders im Entoderm auffallend, um so auffallender, als in ziemlicher Entfernung unterhalb der Knospenanlage (Fig. 21 C) die Entodermzellen noch sehr lang sind und sich von jenen der Knospungszone nicht allzu sehr unterscheiden. Weiter unten trifft man an der Basis des Hydranthenstieles (Fig. 21 D) Eizellen im Ektoderm und noch mehr basalwärts im Coenosark (Fig. 22) größere Eier, die bereits in das Entoderm übergetreten sind. —

Weiterhin vergrößert sich die junge Knospenanlage sehr rasch, indem sie sich immer mehr nach außen hervorwölbt. Die äußere Form zeigt mehrfache individuelle Verschiedenheiten. Oft erscheint die Knospe als längerer Wulst oder Rücken, manchmal wieder mehr zapfenförmig. Im ersteren Fall entsteht ein ansehnlich großer, ziemlich plumper, in

letzterem ein kleiner, schlanker Nebenhydranth. Als ein langgezogener Wulst, dessen Höhe dem Durchmesser des Stieles nur wenig nachsteht, erwies sich die Knospenanlage, die Fig. 24 im Durchschnitt zeigt. Da über die Deutung dieser und der weiteren Stadien Kontroversen nicht vorliegen, kann ich diese Beschreibung mit wenigen Worten beschließen.

Das Ektoderm der Knospe hat sich nur in so fern verändert, als es etwas niedriger geworden ist; das Perisark ist noch nicht ausgeschieden worden. Die Kerne der Ektodermzellen liegen meistens der Mitte nahe, und an der Stützlamele trifft man die interstitiellen Zellen. Im Entoderm erstrecken sich die meisten Zellen durch die ganze Dicke der Schicht; an der Stützlamele sieht man, so wie früher, kleinere »interstitielle Entodermzellen«, aus welchen jene hervorgehen (Fig. 25). In den Gastrovascularraum sowohl des Haupthydranthenstieles als der Knospe ragen mehrfach verdickte Zellenden hinein, und es fehlt auch nicht ganz an bereits abgestoßenen, freien Elementen in demselben. Ein guter Theil der nach innen zu hervorragenden Zellen wird später wohl sicher wieder eingezogen, und es scheint sich nur um ganz vorübergehende, durch Druckwirkungen hervorgerufene Faltungerscheinungen zu handeln, die in einer in so lebhaftem Wachstum begriffenen Region kaum auffallen können. Vielleicht wird dadurch auch die Ernährung der Zellen erleichtert.

Auf derselben Seite, an welcher die Knospe sich ausstülpt und noch ansehnlich weit unter ihr, erweist sich das Entoderm des Haupthydranthenstiels so differenzirt, wie in der Knospungszone (Fig. 26), während im Ektoderm bereits größere Eier liegen können. Ob sich dieses Entoderm bei der weiteren Entwicklung des Nebenhydranthen ganz in diesen hineinschiebt, kann ich nicht sicher bestimmen. Doch bemerkt man die Basis des Stieles älterer Nebenhydranthen noch von derartigen Entodermzellen umgrenzt.

## 2. Die Knospung am Nebenhydranthen.

Erst weit später, wenn der Nebenhydranth seine definitive Ausbildung erlangt und in Köpfchen und Stiel sich differenzirt hat, beginnt an dem letzteren die Knospung (Fig. 1 Ast III, Fig. 2 Ast V). So wie am Haupthydranthen entstehen auch hier die jüngsten Knospen unter dem Hals, aber im Allgemeinen den nächst vorhergehenden doch weniger genau entgegengesetzt als dort. Manchmal erreicht die Divergenz der Knospen am Nebenhydranthen nahezu  $360^{\circ}$ , so dass eine einreihige Anordnung aufwärts gerichteter Sprossen zu Stande kommt (Fig. 2 Ast I). Aus den Knospen am Nebenhydranthenstiel bilden sich

entweder wiederum Hydranthen oder Blastostyle. Als den normalen Vorgang betrachtet WEISMANN denjenigen, bei welchem zuerst nur Blastostyle (bis zur Höchstzahl 4) an jedem Nebenhydranthen knospen, dann aber nur noch Hydranthen. Fig. 4, Taf. VII, zeigt dieses normale Verhalten, und man sieht an jedem der drei Nebenästchen des Hauptstieles ausschließlich Blastostylknospen, welche bereits eine Anzahl Gonophoren tragen. Wie bereits WEISMANN ausgeführt hat, können Nebenhydranthen sich weiterhin aber auch so wie Haupthydranthen verhalten, nachdem sie unter dem Hals im Stiele eine eigene, neue Keimzone zur Ausbildung gebracht haben. Solche aus Nebenhydranthen hervorgegangene Hauptästchen müssten dann an ihrer Basis direkt eine Anzahl Blastostyle tragen, was bei den eigentlichen Haupthydranthen niemals der Fall ist.

Außerordentlich häufig verhalten sich aber die Nebenhydranthen bezüglich der Knospenbildung abweichend, wie aus der Betrachtung des in Fig. 2 abgebildeten Stöckchens hervorgeht. Mit Ausnahme des untersten Nebenhydranthen (*I*) haben alle anderen wiederum nur Hydranthen getrieben. Der Ast *II* zeigt genau das Bild eines Hauptstammes, denn er trägt nur Hydranthen, deren unterster und ältester jedoch mit der Sprossung von Blastostylen begonnen hat. Am ersten Seitenzweige sitzen dagegen in normaler Weise basal zwei Blastostyle, die zahlreiche Gonophoren tragen, und weiter oben ein Hydranth, der trotz seiner Größe wohl die jüngste Knospe darstellen dürfte. Auf andere Unregelmäßigkeiten hat bereits WEISMANN hingewiesen, und es geht daraus hervor, dass sich beim Auftreten einer Knospe am Nebenhydranthen von vorn herein aus dem Knospungsorte allein nicht bestimmen lässt, ob ein Hydranth oder Blastostyl sich entwickeln werde. Auf das Schicksal der Knospen scheint das Verhalten der in den Nebenhydranthen eingewanderten Eizellen bestimmend zu wirken, und ich möchte daher einige Bemerkungen über diese letzteren vorausschicken.

Nach WEISMANN vollzieht sich der normale Hergang der Wanderung der Eizellen in folgender Weise: »An ihrer Ursprungsstätte im Ektoderm der Keimzone eines Haupthydranthen verweilen sie so lange, bis eine neue Hydranthenknospe hervorwächst, in die sie übrigens nicht sogleich, sondern erst dann einwandern, wenn dieselbe bereits einen wohlhabenden Stiel besitzt. Sie bleiben hier zunächst im Ektoderm, wachsen bedeutend heran und bohren sich erst, wenn sie eine gewisse Größe erreicht haben ins Entoderm durch. Dies geschieht ziemlich gleichzeitig von den meisten Eizellen, welche sich in dem betreffenden Hydranthenstiel befinden und zwar zu der Zeit, wenn der Hydranth

sich zur Hervorbringung einer Blastostylknospe anschickt. In diese wandern sie nun ein, und zwar beginnt diese Einwanderung schon sehr früh und dauert sehr lange an, denn man findet nicht selten im Stiel ausgewachsener Blastostyle noch einzelne Eizellen, welche im Entoderm gegen die Gonophorenregion hinaufklettern« (p. 100).

Dass vielfach in den jungen Nebenhydranthen die Eier zunächst nur im Ektoderm anzutreffen sind, ist gewiss richtig. Es fehlt aber auch nicht an solchen Fällen, in welchen sie bereits im Haupthydranthenstiele in das Entoderm wandern, um in diesem in den Nebenhydranthen einzutreten. Die oben bereits erwähnte Abbildung Fig. 27, Taf. VIII zeigt diesen Vorgang, und auch weiterhin dürfte in solchen Nebenhydranthen das Vorkommen von Eizellen auf das Entoderm beschränkt bleiben, in so fern nicht noch sekundäre Wanderungen der Eizellen in das Ektoderm auftreten, wie das von KLEINENBERG gelegentlich beobachtet worden ist. Die Lage der eingewanderten Eier im Ektoderm der Nebenhydranthen würde sich dann auf zwei Ursachen zurückführen lassen: einmal auf die ursprünglich ektodermale im Haupthydranthen und zweitens auf Zurückwanderung bereits ins Entoderm eingetretener Zellen in das äußere Blatt.

So wie WEISMANN sehe auch ich die Eizellen des Nebenhydranthen bis in seine Knospungsregion vordringen, wo sie im Hauptstiel stets fehlen. WEISMANN hat sich vielleicht nicht ganz glücklich ausgedrückt und könnte leicht missverstanden werden, wenn er sagt: »Aber auch dann sieht man sie (die Eizellen) stets die Region einhalten, innerhalb deren ein Blastostyl sich bilden kann, niemals dringen sie bis an den Hals oder gar das Köpfchen selbst ein« (p. 106). Denn in den Abbildungen und an anderen Stellen seines Werkes erfährt man, dass auch da, wo Hydranthen sich bilden, Eier in nächster Nachbarschaft liegen können, freilich, ohne in sie einzudringen. Auch in der Knospungszone des Nebenhydranthen liegen die Eier in diesem oder jenem Keimblatte.

Das Auftreten der ersten Knospe am Nebenhydranthen ist aber durchaus nicht davon abhängig, dass die Geschlechtszellen bereits bis in die Knospungszone vorgedrungen sein müssen, vielmehr beginnt sehr häufig die Sprossung, wenn die Eizellen noch auf den Basaltheil des Stieles beschränkt sind. In allen diesen Fällen geht aus der Knospe ein Hydranth und nicht ein Blastostyl hervor. Die oberen Nebenhydranthen des in Fig. 2 abgebildeten Stöckchens zeigen alle dieses Verhalten. Gerade bei den im Juni, während des intensivsten Wachstums gesammelten Stöcken scheint dasselbe sehr verbreitet zu sein und würde sich etwa so verstehen lassen, dass das

Spitzenwachstum der Nebenzweige und daher die Neubildung von Knospungszonen rascher erfolgen als das Emporwandern der Geschlechtszellen sich vollzieht.

Ein großer Theil der Hydranthenknospen am Nebenhydranthen ist dadurch bestimmt. Da aber, wie WEISMANN ausgeführt hat, niemals unterhalb einer bereits vorhandenen Knospe eine neue später noch sich bildet und Blastostyle an demselben Nebenhydranthen stets tiefer stehen als die Nebenhydranthen zweiter Ordnung, könnten solche Nebenhydranthen, die zuerst einen Hydranthen getrieben haben, später überhaupt kein Blastostyl direkt hervorbringen und müssten sich (vgl. Ast II Fig. 2) weiterhin bezüglich ihrer Sprossenbildung wie ein Haupthydranth verhalten. Unerklärt bleibt somit noch, worin die Ursache liegt, dass dicht neben einander an ein und demselben Nebenhydranthenstiel Blastostyle und Hydranthenknospen können (Ast I Fig. 2).

Diese letztere Eigenthümlichkeit hat auch WEISMANN veranlasst, nach den Ursachen der Differenzirung einer Knospe zu einem Hydranthen oder Blastostyl zu suchen. In späteren Entwicklungsstadien ist es die Anlage des Hypostoms oder Rüssels, welche den Hydranthen kennzeichnet, dem Blastostyl aber fehlt, und in jüngeren bestimmt der Eintritt von Eizellen den Blastostyl, während er beim Hydranthen so früh nicht vorkommt. Da normalerweise am Nebenhydranthen zuerst Blastostyle, dann erst Hydranthen entstehen, so glaubt WEISMANN, »dass die Entscheidung dieser Alternative davon abhängt, ob noch Eizellen vorhanden sind oder nicht, doch kann ich (fügt er hinzu) für eine solche Abhängigkeit der Qualität der Knospe nichts Entscheidendes beibringen. Sicher ist nur, dass, wenn noch ein oder noch mehrere Blastostyle an dem Seitenzweig entstehen, immer auch die Eizellen vorhanden sind, um ihre Gonophoren zu füllen« (p. 100). Er verfolgt die Frage noch tiefer, ohne sie allerdings in einem bestimmten Sinne zu beantworten, indem er sagt: »Mag nun die Anwesenheit von Eizellen im Parenchym des Seitenastes als ein Reiz auf ihn wirken, der ihn zur Bildung einer Blastostyl-, anstatt einer Hydranthenknospe anregt, oder mag der Seitenhydranth von vorn herein auf eine bestimmte Anzahl von Blastostylen angelegt sein, Thatsache ist, dass er nach höchstens vier Blastostylen nur noch Hydranthenknospen hervorbringt« (p. 101).

Nach meinen Untersuchungen entscheidet die Anwesenheit oder das Fehlen von Eizellen im Entoderm der Knospungszone darüber, ob ein Hydranth oder Blastostyl sich entwickeln werde und zwar in der Art, dass nur dann ein Blastostyl entsteht, wenn die Eizellen im Entoderm vorhanden sind. Die Untersuchung des konservirten Materials allein lässt freilich diese Entscheidung nicht mit unbedingter

Sicherheit fällen, weil der Einwand nicht in überzeugender Weise zu widerlegen ist, dass auf einem späteren Stadium in eine Knospe, deren Entoderm keine Eier führt und die ich für eine Hydranthenknospe halte, doch noch Eier frühzeitig genug einwandern könnten, um eine Blastostylbildung zu bewirken. Nach der Durchmusterung zahlreicher konservirter Stadien halte ich das aber für äußerst unwahrscheinlich.

Ich stimme also mit WEISMANN darin vollständig überein: »dass Blastostyle und Hydranthen von vorn herein verschieden angelegt werden, so dass also von einer Verkümmernng der Hydranthen im Laufe der Ontogenese zu Blastostylen keine Rede sein kann. Die Blastostyle werden als solche angelegt« (p. 407). Während aber WEISMANN, und LANG ist ihm hierin gefolgt, einen sichtbaren Unterschied in der Anlage eines Blastostyls oder Hydranthen nicht vorhanden glaubt und behauptet: »die erste Anlage eines Blastostyls unterscheidet sich nicht von der eines Hydranthen« (p. 403), sehe ich einen solchen in der Anwesenheit entodermaler Eizellen. Diese letztere ist übrigens auch WEISMANN nicht entgangen, und seine Äußerung, »wenn man in Taf. III Fig. 2 sich die im Entoderm liegenden großen Eizellen wegdenkt, so könnte die Blastostylknospe eben so gut eine sich bildende Hydranthenknospe vorstellen« (p. 406), steht mit meinen Befunden in vollster Übereinstimmung.

Es ist nun durchaus nicht nothwendig, dass die Eizellen im Centrum der Blastostyl-Knospungszone gelegen sind, im Gegentheile sind sie meistens an der Peripherie der sich eben vorwölbenden Blastostylanlage anzutreffen, treten aber sehr bald in diese selbst ein. Fig. 30—32 Taf. VIII werden uns weiter unten diesen Unterschied versinnlichen.

Abnormerweise scheint es allerdings vorkommen zu können, dass auch in eine Hydranthenknospe sehr frühzeitig einzelne Eier eindringen. Dies lässt sich wenigstens aus den Angaben erschließen, dass gelegentlich Eier tragende Gonophoren unterhalb des Tentakelkranzes an wohl entwickelten Hydranthen hervorsprossen. Einige Male fand WEISMANN auch »ein oder zwei Eizellen am Grunde des Köpfchens und zwar im Ektoderm gelegen« meist im Zerfall begriffen, und er schließt daraus, dass die Eier auch im Hydranthen nur dann zur vollen Reife sich entwickeln können, wenn sie ins Entoderm gelangen. Ich habe nun ausnahmsweise vereinzelte kleinere Eizellen auch im Entoderm des Hydranthenköpfchens angetroffen. Dort können sie freilich ihre Reife nicht erlangen, aber es ist allerdings möglich, dass weiterhin noch in Folge des durch sie ausgeübten Reizes Gonophoren sprossen, in welche sie einrücken, um daselbst zu reifen.

Über die feineren Vorgänge der Knospung am Nebenhydranthen habe ich den vorstehenden Auseinandersetzungen nur Weniges noch hinzuzufügen.

Der junge, in Kopf und Stiel gegliederte Nebenhydranth (Fig. 27, Taf. VIII; vgl. auch Fig. 8, Taf. VII) zeigt überall, auch da, wo später die Knospungszone sich ausbilden wird, beide Leibesschichten scharf gesondert. Die äußere Oberfläche des Ektoderms des Stieles ist uneben und erscheint in den Längsschnitten wellenförmig. Es wechseln breitere, verdickte, reifenförmige Zonen mit verdünnten ab. In den ersteren ist das Epithel namentlich durch mächtigere Entwicklung des interstitiellen Gewebes mehrschichtig geworden, in den letzteren ist es meist nur einschichtig. Den wellenförmigen Krümmungen folgt das inzwischen abgeschiedene Perisark. Auch in ganz alten Stielen bleiben an der Basis diese Ringelungen des Perisarks in regelmäßiger Form bestehen. Im Entoderm reichen mit Ausnahme der interstitiellen Zellen alle Elemente durch die ganze Dicke der Schicht.

Die Region eines derartigen Nebenhydranthen, in welcher weiterhin eine Knospungszone zur Ausbildung gelangen muss, zeigt Fig. 28 bei stärkerer Vergrößerung im Längsschnitt. Die Zellen ähneln noch sehr denen der jüngsten Knospstadien, sind ansehnlich hoch, ziemlich protoplasmareich, in regem Wachsthum und in Theilung begriffen. Im Ektoderm vollziehen sich die Theilungen in der Tiefe des interstitiellen Gewebes, und auch im Entoderm liegen die sich vermehrenden Kerne fast ausschließlich der Stützlamelle nahe. Einen Flächenschnitt durch das Entoderm dieser Region mit mehreren in Theilung begriffenen Kernen zeigt Fig. 29.

Nach und nach flachen sich alle Zellen dieser Region etwas ab, werden plasmaärmer und zeigen eigentlich nichts von dem Aussehen »embryonaler« Zellen, sie erscheinen vielmehr bestimmt differenzirt wie in dem unteren Abschnitt des Stieles, wo keine Knospung erfolgt. Erst wenn eine Knospungszone sich auszubilden beginnt, erhalten in ihrem Bereiche die Zellen das embryonale Aussehen wieder.

Die Knospung beginnt erst weit später, wenn der Nebenhydranth das in Fig. 27 gezeichnete Stadium um ein Mehrfaches an Länge übertrifft. Durchwegs liegen am Nebenhydranthenstiel die einzelnen Hydranthenknospen viel weiter von einander ab als die Blastostyle (vgl. Fig. 1 u. 2). Doch kann, wo verschiedene Knospen an einem Stiele vorhanden sind, ein Hydranth ganz dicht über einem Blastostyl gebildet werden.

Nach der ausführlichen Beschreibung, die ich im ersten Abschnitt von der Knospung am Hauptstiel gegeben habe, ist es überflüssig, auch

hier zu begründen, dass in den ersten Stadien der Blastostylbildung keine Auswanderung ektodermaler Zellen des interstitiellen Gewebes und keine Auflösung des alten Entoderms erfolgen. Ich verweise daher gleich auf den in Fig. 30 Taf. VIII abgebildeten Querschnitt durch einen Nebenhydranthen, welcher eine junge Blastostylknospe durchschnitten zeigt. Ein Nachbarschnitt ist in Fig. 31 bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet.

Die Knospe springt an der Außenseite des Stieles nur ganz unmerklich vor, das Perisark ist über ihr noch nicht vollständig aufgelöst, erweist sich aber weich und biegsam. Beide Keimblätter sind äußerst deutlich geschieden, obwohl — nach LANG's Darstellung — auf diesem Stadium peripher noch Ektodermzellen einwandern müssten. Die Zellen sind in der ganzen Knospungszone länger und dichter an einander gefügt als an den anderen Stellen und zeichnen sich durch stärkere Färbbarkeit aus.

Die Eizellen reichen im Stiel bis über die Knospungszone hinaus. In Fig. 30 sieht man zwei im Ektoderm, außerhalb der Knospungszone liegen, und es würde sich aus diesem Schnitte allein nicht entscheiden lassen, ob ein Hydranth oder Blastostyl gebildet werden soll. Untersucht man aber die ganze Serie, so findet man in den weiter unten zu geführten Schnitten noch innerhalb des verdickten Entoderms der Knospungszone selbst und an ihrem unteren Rande, deutliche Eizellen, und auch außerhalb der Knospungszone liegen in der gleichen Höhe des Stieles größere Eizellen im inneren Blatte; damit bestimmt sich die Knospe als ein zukünftiger Blastostyl. Nur wenig unterhalb dieser Knospungszone, ihr dicht benachbart, entspringt an demselben Stiele ein älterer Blastostyl, der bereits eine Anzahl Gonophoren entwickelt hat.

Etwas abweichend erweist sich die noch jüngere Blastostylanlage in Fig. 32. Äußerlich macht sie sich noch nicht durch eine Erhabenheit über die Stielrundung bemerklich, obwohl bereits mit der Auflösung des Perisarks begonnen wurde. Das Ektoderm der Knospungszone ist merklich verdickt, das interstitielle Gewebe umfangreicher entwickelt und in reger Thätigkeit. Die Stützlamelle ist deutlich nachweisbar und trennt scharf die beiden Blätter. Im Entoderm fallen die beiden großen Eizellen auf, von denen die eine peripher, die andere mitten durchschnitten ist. Durch sie ist die regelmäßige Anordnung der übrigen Entodermzellen gestört. Diese wölben sich auf der inneren Seite über die Eizellen, so dass die letzteren an der Begrenzung des Gastrovascularraumes nicht theilnehmen. Die inneren Enden der Entodermzellen erscheinen daher stark verbreitert, die Mitteltheile, die

zwischen den Eizellen liegen, stark verdünnt. An der Stützmembran liegen wiederum einige kürzere interstitielle Entodermzellen. Der Gegensatz zu dem vorhin beschriebenen Verhalten besteht darin, dass hier die Eizellen, abgesehen davon, dass sie etwas größer sind, im Entoderm bis in das Centrum der jungen Blastostylanlage emporgelangen sind und nicht auf den unteren Rand beschränkt erscheinen. Nur auf wenigen Schnitten war die noch sehr junge Knospenanlage nachweisbar.

Die weitere Entwicklung der Knospe ist bereits durch WEISMANN festgestellt worden. Er hebt sehr richtig hervor, dass sehr frühzeitig die Eizellen in ihr sich nachweisen lassen und dass diese »stets auf der Entodermseite der Stützlamelle sich halten.« Man versteht nunmehr diese Erscheinung, da nur dort ein Blastostyl knospen kann, wo bereits die Eizellen im Entoderm der Knospungszone liegen.

## II. Die Knospung bei *Obelia gelatinosa*.

Das Knospungsgesetz, das LANG für die Sprossung von Polypenformen aufgestellt hatte, konnte nur dann allgemeinere Bedeutung beanspruchen, wenn es sich auch bei der Bildung einer Medusenform nachweisen ließ. Nachdem nunmehr aber für Polypen erwiesen worden ist, dass dasselbe nicht statt hat und dass beide Keimblätter am Knospenaufbau theilnehmen, wird für die Medusenbildung von vorn herein ein Gleiches angenommen werden dürfen. Um aber jeglichem Einwand im Voraus zu begegnen, dass vielleicht doch die Medusen, im Gegensatze zu den Polypen, nach der von LANG beschriebenen Art und Weise entstehen könnten, möchte ich an dieser Stelle noch meine Beobachtungen hinzufügen, die ich an *Obelia* über die Medusenknospung am Blastostyl des Gonangiums angestellt habe. Die Vorgänge liegen hier so überaus klar und einfach, dass jeder Zweifel an den wirklich sich vollziehenden Entwicklungserscheinungen, in so fern er überhaupt noch bestehen sollte, beseitigt werden muss.

Bekanntlich wurzeln die Gonangien der *Obelia* in der Basis der vereinzelt, nicht zu einem Stamme auswachsenden Hydranthen. An dem freien Ende lösen sich die reifen Medusen ab, während im unteren Theile rings herum um den Stiel immer neue Knospen sich anlegen. Die jüngsten Knospenstadien findet man auch in alten Gonangien immer noch über deren Wurzeln (Fig. 33, Taf. IX). Wenige gut konservirte, ältere Stücke genügen daher, um alle Stadien der Medusenbildung in lückenloser Reihe zu erhalten.

In jungen Gonangien (Fig. 34), die sich in Deckenplatte und Blastostyl eben sonderten, findet man nur an der Spitze des letzteren

einige wenige der frühesten Knospenstadien. Die beiden ältesten derselben erscheinen als kleine buckelförmige Ausstülpungen beider Leibes-schichten. Die Achse des Gonangiums bildet keine gerade Linie, sondern verläuft, namentlich in ihrem basalen Theile, stark gekrümmt, und zwar in einer solchen Weise gekrümmt, dass sich durch sie nicht mehr eine Ebene legen lässt. In Folge dieser Raumkrümmung sieht man niemals in einem Schnitte das ganze Gonangium in seiner gesammten Länge getroffen.

Noch etwas jünger als das in Fig. 34 gezeichnete Gonangium ist das in Fig. 36 im Längsschnitt getroffene. Im ganzen Bereich des Blastostyls sind beide Keimschichten äußerst scharf von einander getrennt, obwohl hier und auch in älteren Stadien eine trennende Stützmembran nicht überall in meinen Präparaten zu erkennen war. Was den gesammten Knospungsvorgang so deutlich macht, ist der bedeutende Unterschied der Kerne in beiden Blättern. Im Entoderm sind sie ansehnlich groß und in Karmin oder Hämatoxylin nur schwach färbbar; im Ektoderm erscheinen sie viel dunkler und sind bedeutend kleiner (vgl. alle folgenden Abbildungen). Auch die in Theilung begriffenen Kerne fallen im Entoderm durch bedeutendere Größe auf. Ferner liegen stets die Kerne im Ektoderm dichter neben einander als im inneren Keimblatt. Dieses letztere ist überall ein einschichtiges Epithel.

In dem in Fig. 36 gezeichneten Stadium ist am oberen Blastostylende die Knospungsanlage erst durch eine Ektodermverdickung angedeutet. Diese ist wohl zu unterscheiden von den reifenförmigen, verdickten Ektodermwülsten an der Basis des Gonangiums, welche den Querrunzeln der Gonothecca entsprechen und zur Knospenbildung keine Beziehung haben. Das Lumen des Blastostyls, das sich nach unten zu stark verengt und stellenweise ganz geschwunden erscheint, ist mit einer breiartigen Nährflüssigkeit erfüllt. Diese besitzt übrigens zu verschiedenen Zeiten in verschiedenen Individuen sehr wechselnde Beschaffenheit. Manchmal ist sie so dicht, dass sie sich ganz deutlich färbt und protoplasmaähnlich erscheint, ein ander Mal ist sie ganz hell und so wasserreich, dass sie sich kaum nachweisen lässt.

Deutlicher sieht man die Knospenanlagen an der Spitze eines etwas älteren Gonangiums, das Fig. 37 u. 38 im Längsschnitt getroffen zeigen. Überall, bis in die Wurzelregion sind beide Keimschichten äußerst deutlich geschieden. In Fig. 37 tritt die junge Knospe eben als eine kleine Erhebung am Blastostyl hervor, und auch das Entoderm hat eine flache Ausstülpung getrieben. Während das innere Blatt von allem Anfange an einschichtig erscheint und auch während der weiteren Knospungsstadien stets einschichtig bleibt, tritt im Ektoderm schon auf

diesen frühen Stadien Mehrschichtigkeit auf. Diese letztere wird an der Knospenspitze bekanntlich dadurch bedingt, dass daselbst später der Glockenkern sich einstülpt; dazu kommt, dass sehr frühzeitig an der äußeren Seite das einschichtige Faltenblatt vom Ektoderm sich abspaltet und jede einzelne Knospe umhüllt.

Etwas vorgeschritten sieht man die junge, dicht unter der Deckenplatte des Gonangiums liegende Knospe in Fig. 38. Die buckelförmige Hervorragung ist etwas höher geworden; im Übrigen aber sind die histologischen Verhältnisse in beiden Blättern die gleichen geblieben. —

Ergiebt sich somit mit Bestimmtheit schon für die erste Knospenbildung an der Spitze junger Gonangien die Kontinuität der beiden Keimblätter, so lässt sich ein Gleiches für die späteren Medusenknospungen im unteren Blastostylabschnitt alter Gonangien mit gleicher Sicherheit leicht erweisen. Würde wirklich, wie nach LANG's Angaben über Polypen zu erwarten war, das Entoderm für jede Meduse durch eine besondere neue Einwucherung vom Ektoderm aus gebildet werden, so müssten, bei der großen Zahl Medusenknospen, in jedem älteren Gonangium unterhalb der Knospenerhebungen diese Einwanderungen von Ektodermzellen jederzeit vor sich gehen. Die basalen Theile schieben sich allmählich in die Höhe, und man bemerkt dann an den Stellen, die vordem ohne jede Andeutung von Knospen waren, deutliche Medusenanlagen. Ich habe also zunächst mit größter Sorgfalt die unteren Abschnitte der Gonangien untersucht; das Ergebnis war überall das gleiche: nirgend findet eine Einwucherung des Ektoderms in das Entoderm und eine vollständige Auflösung des letzteren statt. Etwas erschwert wird die Untersuchung durch die Krümmung des Basaltheiles, die in alten Gonangien noch stärker hervortreten pflegt als in den jugendlichen. Bemerkenswerth ist ferner das ziemlich häufige Vorkommen von Nesselkapseln im Ektoderm der Blastostylwurzeln.

Fig. 39 zeigt einen Längsschnitt durch den unteren Blastostylabschnitt eines alten Gonangiums. Nahe über dem oberen Ende der Zeichnung waren kleine Knospenausstülpungen zu sehen, denen ähnlich, die später in Fig. 48 u. 49 beschrieben werden sollen. Hier müssen also die Vorbereitungen zu neuen Knospenbildungen getroffen werden. So wie in den jüngsten Gonangien sind aber beide Keimblätter scharf getrennt; das Entoderm ist durchaus einschichtig, das kleinkernige Ektoderm zeigt die verdickten Stellen. Bei der weiteren Streckung des Blastostyls können diese sich noch ausgleichen und auch verschieben, so dass die in Fig. 39 gezeichneten Erhebungen wohl kaum die definitiven Knospenanlagen darstellen. In der das Entoderm lumen

erfüllenden Nährmasse fallen einzelne abgelöste Zellfragmente und Zellen, die zum Theil Kerne führen, auf. Sie verfallen später der Resorption und sind den abgeworfenen Zellen im Gastrovascularraum von *Eudendrium* zu vergleichen.

Die Querschnitte durch die Gonangiumbasis zeigen recht verschiedene Bilder, je nachdem eine verdickte Ektodermzone oder ein Zwischenstreifen getroffen ist. An besonders eng eingeschnürten Stellen kann das innere Lumen vollständig schwinden und durch Verschiebungen der Entodermzellen dann vorübergehend ihre epitheliale Anordnung ganz gestört werden. Fig. 40—45 zeigen eine Anzahl derartiger Schnitte. In manchen Fällen hebt sich das Ektoderm in Folge der Präparation vom Entoderm weit ab (Fig. 40), und dann kann über die vollkommene Trennung beider Blätter kein Zweifel bestehen. Da, wo dagegen das Gonangiumblastostyl sich eingeschnürt zeigt, erscheinen Ektoderm und das solide Entoderm dicht an einander gepresst, aber stets deutlich gesondert (Fig. 44, 45). In ganz benachbarten Schnitten sieht man das Entodermmlumen sehr verschieden weit (Fig. 42, 43) oder auch ganz geschwunden. Vereinzelt Nesselkapseln trifft man gelegentlich ziemlich hoch über der Gonangiumwurzel in nächster Nachbarschaft der Ektodermkerne.

Über diesem Basaltheile trifft man in kontinuierlicher Folge alle Stadien der Medusenknospung. In Fig. 46 sieht man den Beginn der Knospung. Das Ektoderm ist verdickt, weil die Zellen etwas länger geworden und eine Anzahl Kerne in die Tiefe gerückt sind, um sich zu theilen. Auch im Entoderm dieser Region bemerkt man einen etwas tiefer gelegenen, zur Theilung bereiten Kern. Ein Zweifel, ob Zellen diesem oder jenem Keimblatt angehören, ist ausgeschlossen.

Etwas weiter vorgeschritten ist das Stadium Fig. 47. Die Entodermzellen der Knospungsregion sind etwas länger als die benachbarten und bilden eine kleine Ausstülpung. Das Ektoderm besteht aus kleineren Zellen, die meist in zwei Schichten über einander liegen. In der ganzen Knospungszone herrscht eine deutliche Trennung der beiden Blätter.

In dem in Fig. 48 abgebildeten Stadium ist die Knospenanlage etwas vergrößert; im Übrigen aber sieht man nur die bereits beschriebenen Verhältnisse.

In Fig. 49 springt die Knospe noch stärker am Blastostyl hervor. Es zeigt sich nunmehr deutlicher als auf den vorhergehenden Stadien, dass die Ausstülpung der beiden Keimblätter nicht senkrecht zur Stielachse, sondern schräg nach oben gerichtet ist.

Fig. 50 zeigt ein beträchtlich weiter vorgeschrittenes Entwicklungs-

stadium im Längsschnitt. Die Knospe ist bedeutend umfangreicher geworden, ihr Entodermrohr erscheint ansehnlich weit und steht mit dem Lumen im Blastostyl in weitem Zusammenhang. Das mehrschichtige Ektoderm ist scharf gesondert und auch in histologischer Beziehung auffallend verschieden. An der äußeren Seite hat sich von ihm ein einschichtiges, aus platten Zellen zusammengesetztes Epithel abgespalten, welches als Faltenblatt die sich entwickelnde Knospe umhüllt. Auf einem Nachbarschnitt zeigt sich der Glockenkern an der Spitze der Knospe etwas deutlicher ausgebildet als in dieser Abbildung.

Einen Querschnitt durch einen Blastostyl mit einer nur wenig jüngeren Knospe zeigt Fig. 31. Man bemerkt, dass nur da das Ektoderm umfangreicher entwickelt ist, wo die Knospen sich bilden; in den Zwischenzonen liegt es als ein plattes Epithel über dem Entoderm des Blastostyls, welches an allen Stellen seine alte Beschaffenheit fast unverändert bewahrt. In Folge der oben erwähnten Schrägrichtung der Knospenausstülpung zeigen die Querschnitte die Formen der Knospen in einer weniger übersichtlichen Weise als die Längsschnitte. Die Sonderung der Keimblätter ist aber in jenen nicht minder deutlich zu erkennen als in diesen. —

Eizellen habe ich im Bereiche des Blastostyls im Gonangium und auch in den jungen Medusenknospen eben so wenig auffinden können wie WEISMANN. Nur ein einziges Mal habe ich an der Wurzel eines alten Gonangiums, da wo dieses in den Hydranthenstiel übergeht, einige Zellen im Entoderm aufgefunden, die in ihrem Aussehen jungen Eiern ähnlich waren. Fig. 35 zeigt einen Schnitt durch diese Region abgebildet. Die Kerne waren bläschenförmig, bedeutend heller und größer als in den unmittelbar benachbarten Zellen, aber doch nicht so umfangreich, dass man nicht hin und wieder an anderen Stellen des Blastostyls in ganz normalen Entodermzellen gleich große ruhende Kerne hätte finden können. Sie fielen, abgesehen von ihrer Helligkeit, besonders deshalb mehr auf, weil die Nachbarkerne gerade durchweg verhältnismäßig klein waren. Auch der Nucleolus war etwas größer als in den anderen Entodermkernen. Der Zellkörper ließ um den Kern einen stärker färbaren, protoplasmareicheren Hof erkennen. Im übrigen Theile des Blastostyls und in den Medusenknospen suchte ich vergebens nach solchen Zellen, und es ist also kaum anzunehmen, dass sie weiterhin noch zu reifen Eiern sich ausbilden könnten.

Mir schien dieser Fall deshalb erwähnenswerth, weil VARENNE (Arch. Zoolog. expérim. Vol. X 1882) für *Obelia* eine Entstehung der Eizellen im Entoderm des Cönosarks angenommen hatte. WEISMANN hat in Rücksicht auf diese Angaben *Obelia* besonders eingehend untersucht,

fand aber nirgend im Stöckchen Eizellen, sondern nur »größere, stärker tingirbare Zellen, wie ich sie bei *Corydendrium*, *Eudendrium* und vielen anderen Tubulariden erwähnt und provisorisch als Plasmazellen bezeichnet habe. Diese begrenzen auch die Leibeshöhle und zeigen schon allein dadurch, dass sie mit Geschlechtszellen nichts zu thun haben« (p. 157). Ob dieses letztere Moment allein zur Widerlegung hinreicht, scheint mir, falls es sich um eine Umbildung von Entodermzellen zu Eiern handeln sollte, doch einigermaßen fraglich. Dass auch für die von mir erwähnten Zellen eine Ähnlichkeit mit »Plasmazellen« besteht, geht schon aus meiner Beschreibung hervor. Sie unterscheiden sich von solchen aber doch ein wenig durch die Beschaffenheit des Kernes. Jedenfalls standen jene Zellen am Beginne ihrer histologischen Differenzirung und erwiesen sich noch nicht so eigenartig geformt, dass ihre Deutung in einer jeden Zweifel ausschließenden Weise möglich gewesen wäre. Die Ausbildung zu reifen Eiern schließt wohl schon die Lage aus, und in Rücksicht darauf würde die Deutung als etwas abnorm gebaute, jugendliche »Plasmazellen« verständlicher erscheinen.

### III. Allgemeine Bemerkungen.

Durch die vorliegende Untersuchung ist es für *Eudendrium* und *Obelia*, durch BRAEM inzwischen für *Hydra* und andere Hydroidpolypen nachgewiesen, dass, so wie es die älteren Beobachtungen gelehrt haben, beide Keimblätter am Knospenaufbau sich betheiligen und die LANGSchen Angaben somit nicht zutreffend sind. Es dürfte nicht ohne Interesse sein, nachzuforschen, wie diese irrthümliche Auffassung entstehen und selbst WEISMANN, trotz seiner großen Erfahrungen auf dem Cölenteratengebiete, sich täuschen konnte. Freilich darf dabei das Eine nicht übersehen werden, dass der Lehrer immerhin nur eine bedingte Garantie für die Zuverlässigkeit der Arbeiten seines Schülers übernehmen kann. Wohl selten wird es ihm möglich sein, die Zeit zu finden, um eine bis ins Detail gehende Nachprüfung vorzunehmen, sondern er wird sich meistens darauf beschränken müssen, die Präparate durchzusehen, die ihm als die beweisenden vorgelegt werden.

Eine wichtige Veranlassung zu der eigenthümlichen Auffassung der Knospungsvorgänge scheint für LANG der Umstand gewesen zu sein, dass er im Entoderm keine Zelltheilung auffinden konnte. Ein Gewebe, in welchem Theilungen fehlen, würde allerdings unfähig erscheinen müssen, so tief gehende Entwicklungserscheinungen darzubieten wie das Entoderm der Knospen. Aber bereits BRAEM hat mit Recht betont, dass es an Theilungen im Entoderm nicht fehlt, und für *Hydra* behauptet: »Ich kann versichern, dass auf jedem Stadium der Knospung

Theilungsfiguren im Entoderm auftreten und dass sie hier verhältnismäßig nicht seltener sind als im Ektoderm. An und für sich mag die Zahl der Kinesen im Entoderm freilich etwas geringer sein. Aber auch die Zahl der Zellen ist kleiner, weil die einzelne Entodermzelle einen viel größeren Raum einnimmt als die Zelle des Ektoderms « (p. 149). In der vorliegenden Darstellung habe ich wiederholt Gelegenheit genommen, auf die entodermalen Theilungen bei *Eudendrium* und *Obelia* hinzuweisen, so dass die Wachstums- und Umbildungsfähigkeit dieser Schicht nichts Unverständliches bietet.

LANG, der diese Erscheinungen übersah, suchte nach einer anderen Erklärung für die Umbildungsfähigkeit des Knospentoderms und glaubte sie in dem ektodermalen Ursprung des letzteren gefunden zu haben. Es war aber noch ein zweiter Irrthum, der ihn veranlasste, in der hier angedeuteten Richtung zu suchen. Ich muss diesen noch hervorheben, um das Ergebnis seiner Untersuchung begreiflich zu machen.

Der Irrthum liegt darin, dass LANG eine vollständige Auflösung des alten Entoderms in der Knospungszone beobachtet zu haben glaubte. Bei den verschiedenen Formen vollzieht sich dieser Process nach seinen Beobachtungen im Wesentlichen in der gleichen Weise. Zuerst erfolgt eine Lockerung des epithelialen Verbandes, die einzelnen Zellen lagern sich dann wirt durch einander, werden in den Gastrovascularraum abgestoßen und verfallen allmählicher Resorption. Dass ein solcher Vorgang, wenigstens in diesem Umfange, nicht vorkommt, ist aus meiner Darstellung klar geworden. Richtig ist es, dass einzelne Entodermzellen abgestoßen werden können. Jedoch ist dieses Vorkommen durchaus nicht, wie wir gesehen haben, auf die Knospungszone und die Zeit unmittelbar vor Beginn der Knospenerhebung beschränkt, sondern kann jederzeit an den verschiedensten Stellen im Entoderm stattfinden. Niemals werden größere Entodermflächen oder gar die Region der späteren Knospungszone abgeworfen; sehr oft unterbleibt sogar in dieser jeder Austritt von Entodermzellen durchaus, und die Innenseite des Entoderms erscheint ganz glatt (vgl. Fig. 30, Taf. VIII). In anderen Fällen wieder werden noch einzelne Zellen abgestoßen, wenn die Knospenerhebung ziemlich weit vorgeschritten ist. Dies geschieht am Knospengrund (Fig. 24, Taf. VIII), wo doch — nach LANG — bereits das neugebildete Knospentoderm liegen müsste, so dass ein weiteres Platzschaffen für noch folgende Einwanderungen überflüssig scheint.

LANG hat sich also durch das Abstoßen vereinzelter Zellen des Entoderms täuschen lassen. Er hat diesen Vorgang in eine bestimmte

Zeit (unmittelbar an den Beginn der Knospung) und an einen ganz bestimmten Ort (die Knospungsregion) verlegt, dort aber ihm eine allgemeine Bedeutung zuerkannt, die ihm in Wirklichkeit nicht zukommt.

Eigentlich nur als eine nothwendige Folge dieser beiden Irrthümer erscheint es, wenn LANG die Neubildung des Knospentoderms vom interstitiellen Gewebe des Ektoderms aus behauptet. Aber es entsteht die Frage, welche Beobachtungen vermeintlicher Thatsachen diese Annahme ihm zu begründen schienen. Dass die Beschaffenheit der jungen Entodermzellen in der Knospungszone, die zwischen den großen liegen und aus Theilungen hervorgegangen sind oder zu solchen führen, einen solchen Schluss nicht erlaubt, habe ich oben bereits ausgeführt. Mit Recht hat schon BRAEM diesen Einwand erhoben. Diese interstitiellen Entodermzellen gehören von allem Anfange an diesem Keimblatte an und sind nicht erst von außen her eingewandert.

Die Ähnlichkeit der Zellen allein ist es aber auch gar nicht, durch welche LANG seine Auffassung begründet. Vielmehr reproducirt er eine Anzahl Abbildungen, welche die Bildung des Knospentoderms vom Ektoderm erweisen sollen. So wie BRAEM ist es auch mir sofort bei der Durchsicht der LANG'schen Abhandlung aufgefallen, dass die eigentlich beweisenden Befunde in solchen Schnitten liegen, die die Knospenanlage schräg getroffen haben. Einmal sind es Längsschnitte, die nicht median das Centrum der Knospe, sondern lateral deren Randpartie getroffen haben, sodann Querschnitte, die ebenfalls nicht die Mitte, sondern die Peripherie der Ausstülpung durchsetzen, welche die Einwanderung der interstitiellen Ektodermzellen in das Entoderm lehren sollen. In den allerersten Stadien der Knospung soll nun allerdings auch in der Mitte der Anlage das Eintreten der Ektodermelemente zu beobachten sein, aber überzeugend hat das LANG nicht dargestellt. Solche Bilder, wie sie LANG in Fig. 2 und nach ihm WEISMANN (Das Keimplasma p. 207), allerdings wie er hinzufügt »frei schematisirt«, gezeichnet haben, konnte ich nirgend entdecken. Die betreffenden Präparate mögen durch die vorhergegangene Behandlung gelitten haben, und die Zeichnungen dürften vielleicht überdies nur Schnitte darstellen, welche die Randpartie einer jüngeren Knospe getroffen hatten, während das Centrum derselben nicht gefasst worden war.

Wiederholt erwähnt LANG, dass zuerst in der Mitte der Knospenanlage die neue Entodermis sich bilde und dass später nur noch am peripheren Rande die Einwanderung der interstitiellen Ektodermzellen andauere. Hier fände man demnach noch in älteren Stadien die gleichen Verhältnisse wie im Centrum der jüngsten. Es bedarf aber wohl kaum eines weiteren Beweises, dass bei der starken Krümmung

der Keimblätter in der Knospungsregion die Schnitte, die nicht gerade durch die Mitte gehen, selbst solche Stellen der Epithelien, die einschichtig wären, mehrschichtig zeigen müssten und dass die Stützlamele so schräg durchschnitten wird, dass sie — da jedem Schnitte eine gewisse Dicke zukommt — von darüber und darunter liegenden Gewebstheilen beider Keimblätter bedeckt werden muss. Dadurch kann selbst die scharfe Trennung zwischen diesen letzteren undeutlich und verschwommen werden. Nur die Schnitte, die durch die Mitte der Anlage gehen, zeigen die Verhältnisse in typischer Klarheit, obwohl auch die anderen, wenn man sie nur richtig zu deuten weiß, mancherlei Aufschlüsse geben.

---

LANG ist in seiner Untersuchung zu dem Ergebnis gelangt, dass die Polypenknospung nicht von einer, sondern von vielen sich theilenden Ektodermzellen ausgehe. Die Bildung des definitiven Knospentoderms wäre am besten der multipolaren Entodermbildung in der Embryonalentwicklung zu vergleichen. Aus rein theoretischen Gründen geht WEISMANN in seinem Buche »Das Keimplasma« über dieses Resultat hinaus, indem er folgende Gedanken entwickelt: »Jede Knospe wird ursprünglich nur von einer Zelle ausgehen, wenn sich dies auch bisher nicht direkt nachweisen ließ, und bei der ersten oder doch bei den ersten Theilungen der die Knospung hervorrufenden Zelle wird sich die Determinantengruppe des Ektoderms von der des Entoderms trennen, und die Träger der letzteren werden durch die sich auflösende Stützlamele in das alte Entoderm einwandern« (p. 208). Es ist nicht zu bestreiten, dass aus den LANG'schen Angaben die Möglichkeit sich folgern lässt, dass jede Knospe in letzter Instanz aus nur einer Zelle entstehe. Denn die Ektodermzellen, welche in der Knospungszone dicht neben einander liegen, können in einem früheren Entwicklungsstadium sehr wohl durch ein Element vertreten gewesen sein, aus dem sie in auf einander folgenden Theilungen hervorgegangen sind.

Diese Urzelle der Knospe, darin stimme ich mit BRAEM vollkommen überein, könnte nur als Spore gedeutet werden. Für ein parthenogenetisches Ei kann sie nicht angesehen werden; aber nicht aus dem Grunde, weil sie vermuthlich befruchtungsunfähig wäre, sondern deshalb, weil sie — ganz abgesehen von den bedeutenden Unterschieden, die in den Zellkörpern vorhanden sein müssten — einmal in der Kernstruktur vom Keimbläschen des Eies ganz erheblich abweichen müsste und zweitens keine Andeutung von Richtungskörperchenbildung zeigen würde. Gerade dieses letztere Moment muss in die Definition des Sporenbegriffes aufgenommen werden.

Der zweite Gedanke, der in dem oben angeführten Citate von WEISMANN ausgedrückt ist, entspricht vollkommen der Grundidee seiner Theorie vom Keimplasma. Die Zellen des interstitiellen Ektoderms, welche in das Entoderm einwandern, sollen qualitativ von den zurückbleibenden verschieden sein, denn die ersteren enthalten die Determinantengruppen des Entoderms, die letzteren die des Ektoderms. Offenbar sind — nach WEISMANN'S Ansicht — diese Qualitätsverschiedenheiten durch die direkte Beobachtung nicht zu erweisen, denn LANG, auf dessen Beobachtungen WEISMANN'S theoretische Auffassung sich gründet, hatte gerade aus der vermeintlichen Identität beider Zellarten auf ihren gemeinsamen Ursprung im Ektoderm geschlossen. Übrigens rechtfertigt auch die von LANG gegebene Darstellung, dass die Knospentodermbildung nach multipolarer Art während eines längeren Zeitraums an den verschiedensten Stellen einer verhältnismäßig umfangreichen Region erfolge, nicht ganz WEISMANN'S Ansicht, dass schon die ersten Theilungen der »Knospenzelle« Ektoderm und Entoderm sonderten.

Nachdem nunmehr LANG'S Angaben widerlegt worden sind, wird wohl Niemand an der theoretischen Auffassung über die Cölenteratenknospung festhalten wollen, die auf jene hin begründet wurde. Wer mit WEISMANN ein besonderes »Knospungs-Keimplasma« annimmt, wird sich dazu verstehen müssen, dasselbe nicht auf die interstitiellen Zellen des Ektoderms beschränkt sein zu lassen, sondern anzunehmen, dass es auf beide Keimblätter vertheilt sei. Die Schwierigkeit, sich vorzustellen, »wieso nun doch die Knospung so fest und gesetzmäßig an ganz bestimmten Stellen des Polypen und Polypenstockes erfolgen könne, wie es doch thatsächlich in so vielen Fällen geschieht«, hat WEISMANN zwar dazu veranlasst, zu untersuchen, ob nicht die alten Angaben über die Vorgänge bei der Cölenteratenknospung unrichtig seien, da sie es aber nicht sind, bleibt diese Schwierigkeit in vollem Umfange bestehen.

Schwer begreiflich ist aber der Knospungsprocess der Cölenteraten nur für den, der auf dem Standpunkte WEISMANN'S steht und ein besonderes »Knospungs-Keimplasma« annimmt mit besonderen Determinantengruppen für Ektoderm und Entoderm. WEISMANN stellt sich vor, dass bestimmten Zellen und Zellfolgen »ein Neben-Idioplasma beigegeben ist, welches sämmtliche Determinanten der Art enthält, also Keimplasma ist, wenn es vielleicht auch nicht völlig identisch mit Keimplasma ist« (p. 208) und nennt dasselbe »Knospungs-Keimplasma«. Es verharrt zunächst inaktiv, bis es endlich »nach einer bestimmten Reihe von Zelltheilungen, wie sie durch das Wachsthum des Polypen bedingt

sind, zur Herrschaft in einer der Zellen-Nachkommen gelangt und somit die Knospung hervorrufen. Da nun aber bei den Cölenteraten beide Keimblätter bei der Knospung sich beteiligen, müssen alle Determinanten des Ektoderms und Entoderms mindestens in je einer Zelle eines jeden Blattes enthalten sein, und nur dann könnte eine Knospe entstehen, wenn beide Zellen »gerade zufällig genau an derselben Stelle über einander zu liegen kämen« (p. 206).

In der That wäre es »schwer vorstellbar«, wie unter solchen Umständen — wenn wirklich in jener Art bestimmte Zellen in diesem und jenem Keimblatt bei der Knospung vorhanden sein müssten — die ungeschlechtliche Fortpflanzung überhaupt noch zu Stande kommen könnte. Die Zellen, welche später in die Knospe übergehen, unterscheiden sich in den von mir beschriebenen Fällen in nichts von den benachbarten, welche sich an der Knospung nicht beteiligen, und ich sehe daher keinen Grund, sie mit einem besonderen, nur ihnen zukommenden »Knospungs-Keimplasma« ausgestattet zu betrachten. Zudem sind Fälle genug bekannt, in welchen an ganz beliebigen Stellen des Polypenkörpers Knospen aufgetreten sind.

Der naturgemäße Schluss aus diesem Vorkommen scheint mir nun der zu sein, dass wenigstens die jugendlichen Zellen beider Keimblätter überall latent die Fähigkeit besitzen müssen, in die Knospenbildung einzutreten. Dass sie nicht alle gleichzeitig diese Fähigkeit zum Ausdruck bringen, ist selbstverständlich, schon deshalb, weil das Heranwachsen und die Ernährung nur einer beschränkten Zahl Knospen möglich ist. Da, wo die Bedingungen zur Entwicklung die günstigsten sind, wird die Knospenbildung vornehmlich erfolgen. Im Allgemeinen werden die günstigsten Bedingungen bei verschiedenen Individuen derselben Art und auch bei nahe verwandten Formen immer an denselben Körperstellen liegen, und das muss sich in dem Auftreten einer fest bestimmten Knospungszone äußern. Gewisse Variationen derselben sind überall leicht nachzuweisen, und in dieser Beziehung sei daran erinnert, was ich oben (p. 155) über *Eudendrium* erwähnt habe. Das gelegentliche Auftreten von Gonophoren am Köpfchen der Hydranthen, die abnorme Bildung von Blastostylen an bereits wohl entwickelten Blastostylen bei *Eudendrium*, die Bildung von zwei Gonangien an einem Hydranthenstiel bei *Obelia* und eine ganze Reihe anderer Vorkommnisse bezeugen die über den ganzen Körper verbreitete Knospungsfähigkeit dieser Polypen.

Nun wird freilich WEISMANN einwenden können, es sei die Knospungsfähigkeit nur scheinbar über alle Zellen verbreitet, in Wirklichkeit seien es doch nur gewissermaßen verirrte, besonders geartete

Zellen mit aufgespeichertem Knospungs-Keimplasma, welche die Sprossung bedingen. Für Bryozoen habe ich bei *Pedicellina* nachgewiesen, dass die Regeneration der Köpfechen unter Umständen auch an der Basis eines alten Stieles, da wo nur ein plattes Epithel sich ausdehnt, erfolgen könne und dass aus derselben Region gelegentlich ganze neue Thierchen sprossen. Auch hier müsste also das Knospungs-Keimplasma (mit Ausschluss der Mesoderm-determinanten) auf ektodermale Plattenzellen vertheilt sein, ohne sich nachweisen zu lassen und ohne die Zellen zu hindern, einen histologisch so bestimmt differenzirten Charakter anzunehmen.

Nach WEISMANN selbst ist die Aussicht vorhanden, dass die Verschiedenheit von Ei- und Knospen-Keimplasma und die Besonderheiten, welche die durch Generationswechsel sich fortpflanzenden Formen von den übrigen unterscheiden, durch die mikroskopische Beobachtung im Kerne festgestellt werden könnten; wenigstens in solchen Fällen, in welchen die beiden Generationen, wie Medusen und Polypen, sich wesentlich von einander unterscheiden. Hier müssen, wie WEISMANN ausführt, Ei- und Knospen-Keimplasma in fast allen ihren Determinanten verschieden sein, auch in deren Zahl, »denn die Meduse ist mit einer Menge von Theilen und Organen ausgerüstet, die der einfachere Polyp nicht besitzt. Wir werden also hier zweierlei ganz verschiedene Ide anzunehmen haben, welche in gleicher Anzahl das Keimplasma zusammensetzen, und deren Aktivitäts-Perioden mit einander abwechseln. Die Ide des später entstandenen Neben-Keimplasmas müssen größer sein, weil sie zahlreichere Determinanten enthalten, als die Ide des Keimplasmas. Es scheint nicht unmöglich, dass wir dereinst im Stande sein werden, diese Größenunterschiede direkt mit dem Mikroskop nachzuweisen, wenn wir erst Sicherheit darüber haben werden, ob in der That jene als Mikrosomen bezeichneten Körner der rosenkranzartig zusammengesetzten Kernstäbchen die Ide sind. Auch die Gesamtzahl der Kernstäbchen oder Idanten wird möglicherweise eine Bestätigung der Theorie bringen können, in so fern es wahrscheinlich ist, dass bei Arten mit Generationswechsel die Ide, und also auch wohl die Idanten, sich während der Entstehung derselben verdoppelt haben« (p. 238).

Die weite, heuristische Bedeutung dieser theoretischen Anschauung wird nicht leicht zu verkennen sein. Es wird sich dann aber auch wohl die Frage erheben, ob sich denn nicht auch die mit dem Knospungs-Keimplasma angeblich versehenen Zellen bei Bryozoen und Cölenteraten zwischen den bestimmt differenzirten Körperzellen nachweisen lassen müssten. In dem oben für *Pedicellina* angeführten Falle müssten die ektodermalen Plattenzellen, die zur Knospung unfähig wären, sicher

sehr eigenartiges Idioplasma besitzen, während die zur Knospung fähigen überaus zahlreiche Determinanten (für Ektoderm und Entoderm) tragen sollten. Das Vorkommen einer Knospenurzelle bei Cölenteraten ist nunmehr zwar widerlegt, und das »Knospungs-Keimplasma« vertheilt sich auf Zellen beider Keimblätter, trotzdem müssten diese aber, namentlich die Ektodermmutterzelle der Knospe, durch die Determinanzzahl von den benachbarten wesentlich verschieden sein. Im Hinblick darauf, dass der durch Knospung entstandene Nebenhydranth von *Eudendrium* an einer neu gebildeten Keimzone selbständig im Ektoderm Geschlechtszellen entwickeln kann, so wie es bei der Medusenknospung von *Obelia* stattfindet, müsste die Ektodermzelle, aus welcher das Knospenektoderm entsteht, auch noch alle Ide des »Stamm-Keimplasmas« führen.

Bei der Annahme eines besonderen »Knospungs-Keimplasmas« setzt man also nothwendigerweise eine außerordentliche Verschiedenheit der uns ganz gleichartig erscheinenden Zellen voraus, und zwar dicht benachbarter Zellen, die sich in ihrer ganzen Entstehungsgeschichte während der Ontogenese des Thieres ganz gleichartig verhielten — so weit wenigstens unsere gegenwärtigen optischen Hilfsmittel reichen. Ob eine derartige Voraussetzung große Wahrscheinlichkeit für sich habe, mag unerörtert bleiben. Allgemeine Zustimmung werden aber WEISMANN'S Ansichten über die Knospenbildung im Thierreich erst dann beanspruchen können, wenn der Beweis geliefert sein wird, dass jene qualitativen Unterschiede thatsächlich bestehen.

Berlin, Ende Februar 1894.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Buchstabenbezeichnung.

- b*, Blastostylanlage am Nebenhydranthenstiel;
- c*, Cnidophor am Hydranthenkopf von *Eudendrium racemosum*;
- dp*, Deckenplatte des Gonangiums von *Obelia*;
- ec*, Ektoderm;
- en*, Entoderm;
- f*, Faltenblatt um die Medusenknospen im Gonangium;
- gn*, Gonangium, resp. der Blastostyl desselben;
- gt*, Gonothea;
- h*, Hydranthenknospe;
- hd*, Hydranth der *Obelia*;

- hh*, Haupthydranthenstiel resp. dessen Fortsetzung in den Hauptast von Eudendrium;  
*hk*, Hydranthenkopf;  
*iz*, interstitielle Zelle des Ektoderms bei Eudendrium; in Auswanderung (?) begriffen (Fig. 19);  
*kz*, Knospungszone;  
*m*, Medusenknospe im Gonangium von Obelia;  
*nh*, Nebenhydranthen bei Eudendrium. Der Reihenfolge ihres Auftretens nach mit I—VI bezeichnet;  
*nk*, Nesselkapsel;  
*o*, Eizellen;  
*p*, Perisark;  
*pz*, Plasma oder Drüsenzellen des Entoderms;  
*st*, Stützlamelle.

Sämtliche Abbildungen wurden mit der Camera lucida gezeichnet. Die Darstellung der Schnitte von *Eudendrium* auf Taf. VII u. VIII unterscheidet sich in so fern von den wirklichen mikroskopischen Bildern, als diese zwischen den einzelnen protoplasmatischen Zellkörpern feine helle Grenzräume zeigen, während auf den Tafeln die Zellgrenzen schwarz gezeichnet sind. — Alle stärkeren Vergrößerungen beziehen sich auf ZEISS'sche APOCHROMATSYSTEME, und zwar entsprechen:

Objekt. (homogene Immersion) 2,0 mm, 4,30 n. Ap.  $\left\{ \begin{array}{l} \text{Comp. Oc. 2} = 250/1. \\ \text{Comp. Oc. 4} = 500/1. \\ \text{Comp. Oc. 8} = 1000/1. \end{array} \right.$

Wo schwächere Vergrößerungen angegeben sind, wurde mit achromatischen Objektiven und HUYGENS'schen Ocularen gezeichnet.

#### Tafel VII.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf *Eudendrium racemosum*. Fig. 1—3 sind nach Totalpräparaten, alle anderen nach Schnitten gezeichnet worden.

Fig. 1. Spitze eines Hauptästchens aus einem weiblichen Stocke. An den Nebenhydranthen haben sich ausschließlich Blastostyle entwickelt. 7/1.

Fig. 2. Spitze eines weiblichen Stockes. An den obersten Nebenhydranthen sind ausschließlich Hydranthen durch Knospung entstanden. Seitenästchen II verhält sich bezüglich der Knospung wie ein Haupthydranth. 7/1.

Fig. 3. Oberes Stielende eines weiblichen Haupthydranthen. Die obersten Eizellen liegen im Ektoderm beträchtlich unterhalb der Knospungszone. 85/1.

Fig. 4. Aus einem Längsschnitt durch den Stiel eines Haupthydranthen, dicht über einer alten Hydranthenknospe. An der Stielspitze war noch keine neue Knospungszone ausgebildet. Einwanderung einer Eizelle in das Entoderm. 500/1.

Fig. 5. Beginn der Ausbildung einer Knospungszone am oberen Ende eines Haupthydranthenstieles. Stück aus einem Querschnitt durch diese Region. 500/1.

Fig. 6. Querschnitt durch das Ektoderm unterhalb der Knospungszone; Ausbildung der Eizellen. Aus derselben Schnittserie. 500/1.

Fig. 7. Stück aus einem Querschnitt durch denselben Stiel; noch weiter unten getroffen. Etwas größere Eizelle im Ektoderm. 500/1.

Fig. 8. Querschnitt durch denselben Stiel, weiter unten geführt, wo ein alter Nebenhydranth entspringt. 230/1.

Fig. 9. Aus einem Längsschnitt durch einen Haupthydranthenstiel. In *A* ist die Knospungszone getroffen, *B* zeigt die Wandungen unterhalb der Knospenanlage, *C* die Entodermzellen gegenüber einer alten Nebenhydranthenanlage an der Basis des Hauptstieles. Die drei Theile der Figur sind in der Zeichnung nahe an einander gerückt; in Wirklichkeit ist ihr Abstand um ein Vielfaches größer. 500/1.

Fig. 10. Flächenschnitt durch das Entoderm der Knospungszone; aus derselben Schnittserie. 1000/1.

Fig. 11. Längsschnitt durch den Haupthydranthenstiel. *A* zeigt das untere Ende der Knospungszone, *B* die Stielwandungen in einiger Entfernung unter derselben. *A* und *B* sind in der Zeichnung näher an einander gerückt. 500/1.

Fig. 12. Querschnitt durch das obere Stielende eines Haupthydranthen; das untere Ende einer ähnlichen Knospungszone ist durchschnitten, das Fig. 11 *A* im Längsschnitt zeigt. 230/1.

Fig. 13. Aus derselben Serie ein Schnitt durch die Mitte der Knospungszone. 500/1.

Fig. 14. Längsschnitt durch das obere Ende eines Haupthydranthenstieles. *A* zeigt die Knospungszone, *B* die etwas unterhalb liegende Stielwandung durchschnitten. 500/1.

Fig. 15. Flächenschnitt durch das Entoderm der Knospungszone aus derselben Serie. *A*, Schnitt durch die Mitte und die basalen, der Stützlamelle nahe liegenden Zellenden; *B*, Schnitt durch drei weiter in den Gastrovascularraum hineinragende Zellenden.

Fig. 16. Querschnitt durch das Centrum einer etwas älteren Knospungszone an einem Haupthydranthen. 500/1.

Fig. 17. Entodermzellen der Knospungszone aus einem benachbarten Schnitt. 500/1.

Fig. 18. Stück aus einem Querschnitt durch das untere Ende derselben Knospungszone. 500/1.

### Tafel VIII.

Alle Abbildungen sind nach Schnittserien durch *Eudendrium racemosum* gezeichnet worden.

Fig. 19. Stück eines Querschnittes durch die Wandung eines Haupthydranthenstieles unterhalb der Knospungszone. Aus derselben Serie wie Fig. 16—18, Taf. VII. 500/1.

Fig. 20. Längsschnitt durch eine etwas entwickeltere Knospungszone am Haupthydranthen. 500/1.

Fig. 21. Längsschnitt durch einen Haupthydranthenstiel. *A* zeigt eine junge Hydranthenanlage, *B* die gegenüber liegende Wand (in der Zeichnung an *A* näher herangerückt), *C* die Wand unterhalb der Knospungszone, *D* die Wand an der Basis des Hauptstieles gegenüber einem älteren Nebenhydranthen. 500/1.

Fig. 22. Aus demselben Längsschnitt, Stück der Hauptstielwandung ein wenig unterhalb des Nebenhydranthen; Eizelle im Entoderm. 500/1.

Fig. 23. Entodermzellen der jungen Hydranthenanlage an der Stielspitze (vgl. Fig. 21 *A*) isolirt. Aus derselben Schnittserie. 500/1.

Fig. 24. Querschnitt durch den Haupthydranthenstiel mit buckelförmiger Nebenhydranthenanlage. 230/1.

Fig. 25. Die Spitze derselben Hydranthenanlage bei stärkerer Vergrößerung. 500/1.

Fig. 26. Querschnitt durch den Haupthydranthenstiel unterhalb der Hydranthenknospe. Aus derselben Serie. 500/1.

Fig. 27. Längsschnitt durch einen Nebenhydranthen und seinen Ursprung am Hauptstiel. Aus derselben Schnittserie, welcher Fig. 14 und 15 entnommen sind. 145/1.

Fig. 28. Stück aus der Wand desselben Nebenhydranthen; die Stelle ist getroffen, an welcher sich später eine Blastostyl(?) -Knospe ausbilden muss. 500/1.

Fig. 29. Flächenschnitt durch die Entodermzellen desselben Nebenhydranthen; aus der Stelle der späteren Knospungszone. 500/1.

Fig. 30. Querschnitt durch einen Nebenhydranthenstiel mit junger Knospenanlage. Eizellen im Ektoderm in der Höhe der Knospungszone. 230/1.

Fig. 31. Aus einem benachbarten Schnitt derselben Serie die Knospenanlage in stärkerer Vergrößerung. 500/1.

Fig. 32. Junge Blastostylknospe am Nebenhydranthen. Eizellen im Entoderm der Knospungszone. 500/1.

#### Tafel IX.

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Obelia gelatinosa*. Fig. 33 u. 34 sind nach Totalpräparaten, alle anderen nach Schnitten gezeichnet worden.

Fig. 33. Mittelstück aus einem älteren Stöckchen. Der Basis des Hydranthenstieles sitzt ein Gonangium auf, das in seinem oberen Ende bereits kleine Medusen entwickelt zeigt. 50/1.

Fig. 34. Jugendliches Gonangium am Hydranthenstiel. Dasselbe zeigt die Sonderung in Deckenplatte und Blastostyl. Am oberen Ende des letzteren sind zwei junge Medusenknospen zu erkennen. 85/1.

Fig. 35. Querschnitt durch die Ursprungsstelle eines alten Gonangiums am Hydranthenstiel. Im Entoderm der Gonangiumswurzel zwei Eizellen (?). 500/1.

Fig. 36. Längsschnitt durch ein junges Gonangium. 250/1.

Fig. 37. Längsschnitt durch das obere Ende eines etwas älteren Gonangiums. Junge Knospenanlage einer Meduse. 500/1.

Fig. 38. Aus derselben Schnittserie obere und mittlere Region der gegenüberliegenden Wand des Gonangiums. Etwas vorgerückteres Stadium einer Medusenknospe. 500/1.

Fig. 39. Längsschnitt durch das untere Ende eines alten Gonangiums. 500/1.

Fig. 40 u. 41. Zwei Querschnitte durch das untere Ende eines alten Gonangiums, unfern der Ursprungsstelle am Hydranthenstiel. 1000/1.

Fig. 42 u. 43. Zwei durch einen Zwischenschnitt getrennte Querschnitte durch die Wurzel eines alten Gonangiums. 1000/1.

Fig. 44 u. 45. Zwei Querschnitte durch die Basaltheile zweier alten Gonangien. Das Lumen im Entoderm erscheint geschwunden. 1000/1.

Fig. 46. Längsschnitt durch das untere Ende eines älteren Gonangiums. Beginn der Knospung am Blastostyl. 1000/1.

188 Oswald Seeliger, Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten.

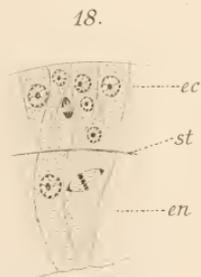
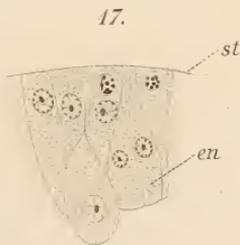
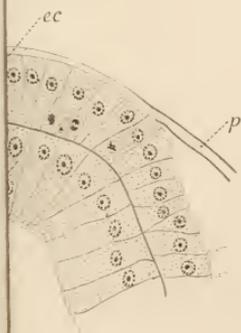
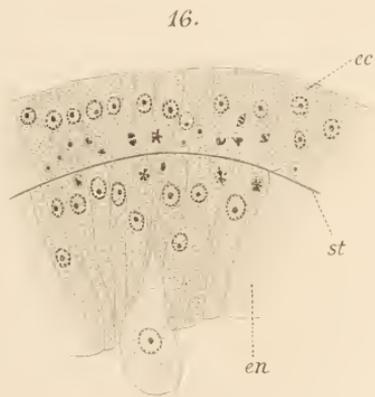
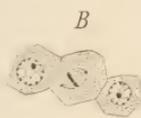
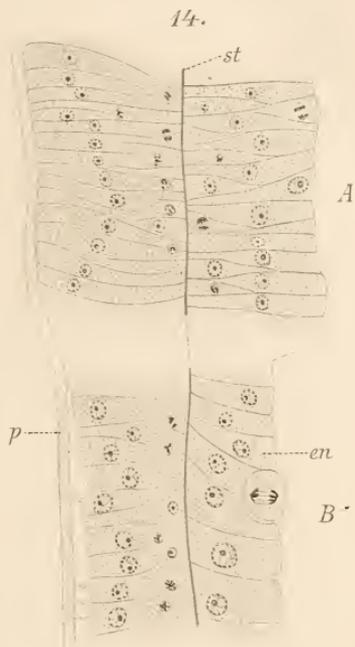
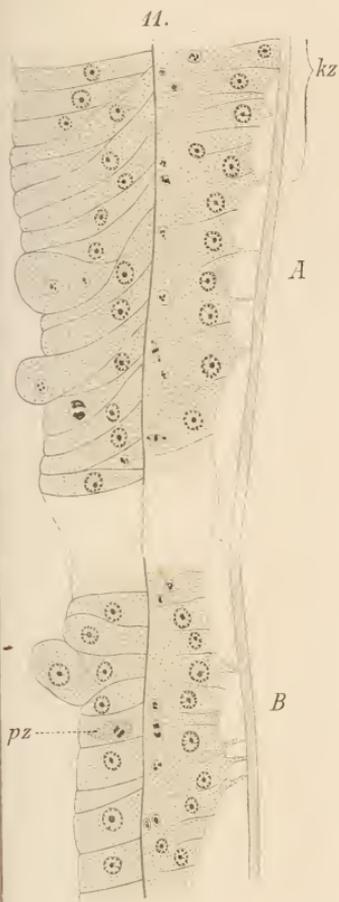
Fig. 47. Längsschnitt durch ein etwas vorgerückteres Knospenstadium am unteren Ende eines alten Gonangiums. 500/1.

Fig. 48. Längsschnitt durch ein etwas entwickelteres Stadium aus einem alten Gonangium. 500/1.

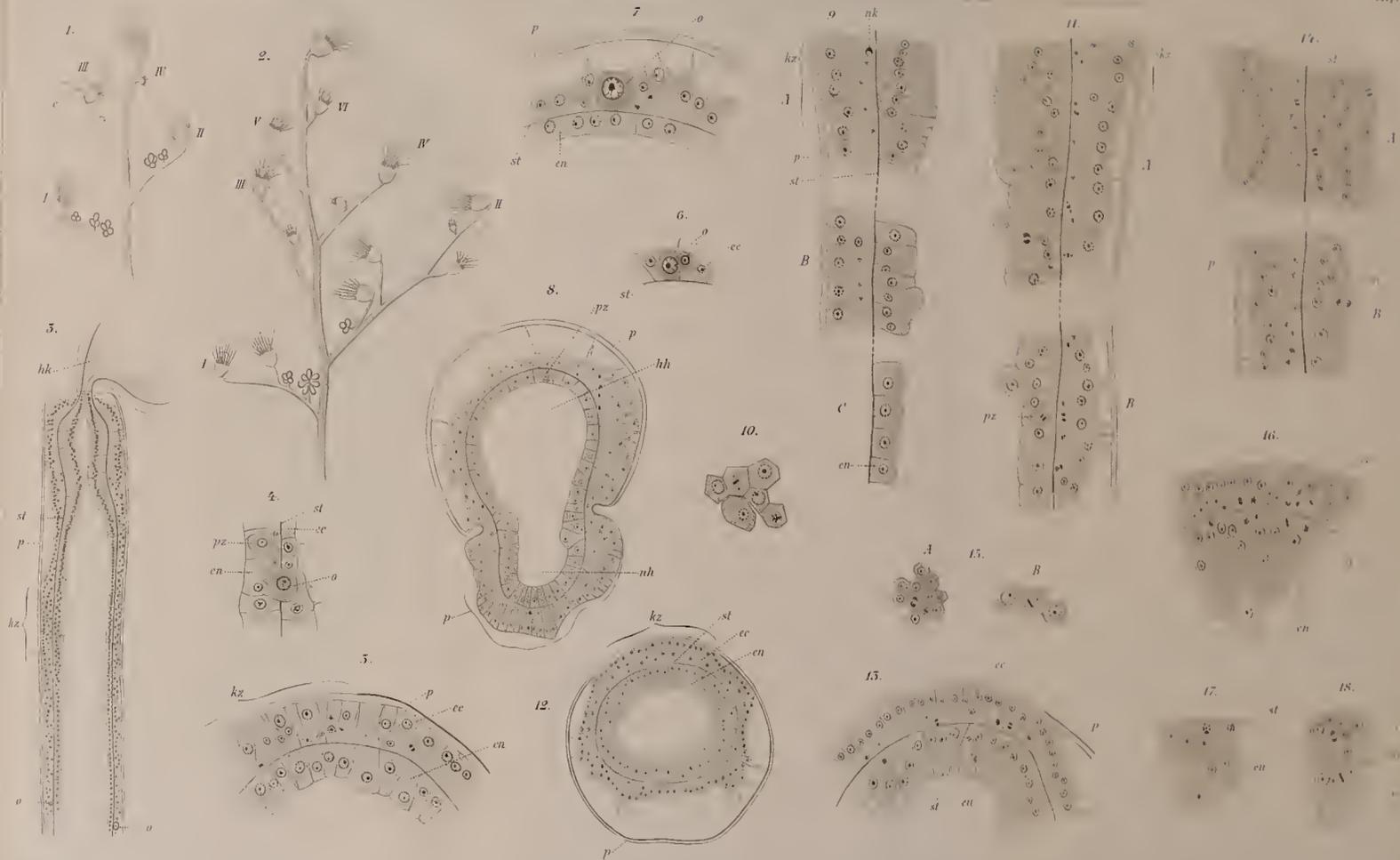
Fig. 49. Längsschnitt durch eine entwickeltere Knospe aus einem alten Gonangium. 500/1.

Fig. 50. Längsschnitt durch ein vorgerückteres Stadium aus der Mitte desselben Gonangiums, welchem Fig. 47 entnommen ist. 500/1.

Fig. 51. Querschnitt durch die Mitte eines Gonangiums. Die Medusenknospe entspricht ungefähr der in Fig. 49 im Längsschnitt gezeichneten. 500/1.

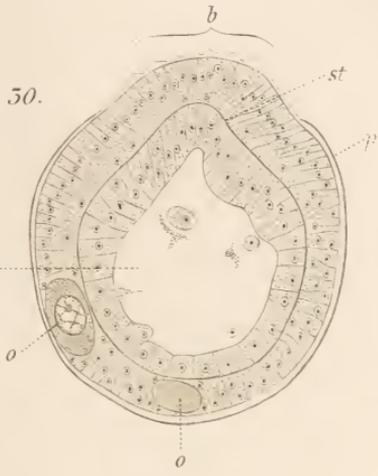




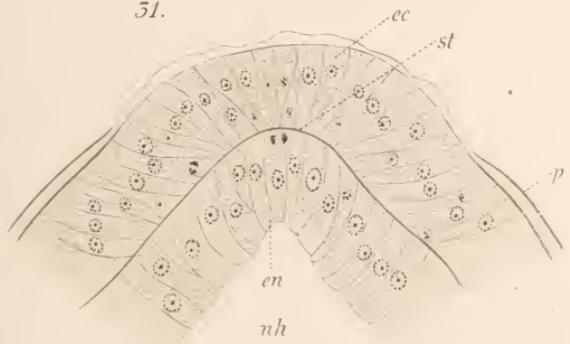




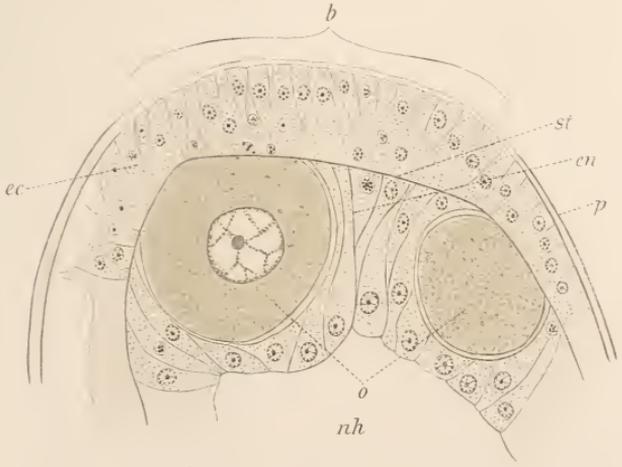
29.



51.



52.



h

p

ec

st

en

m

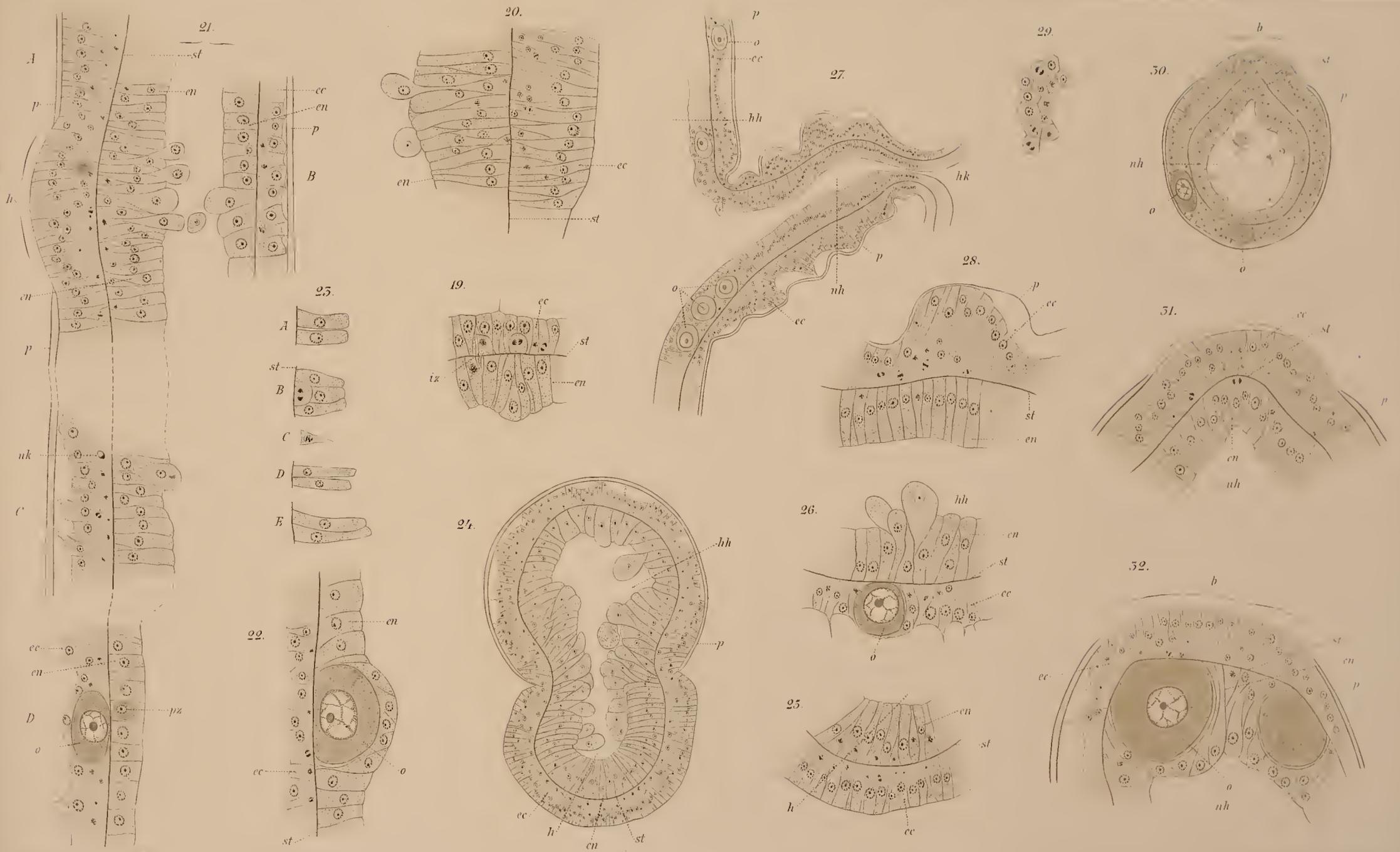
C

en

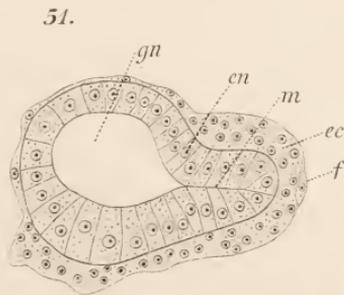
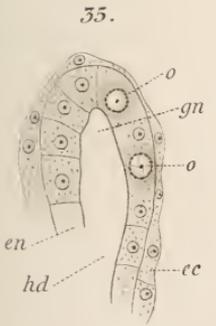
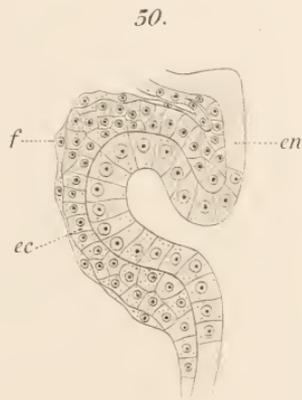
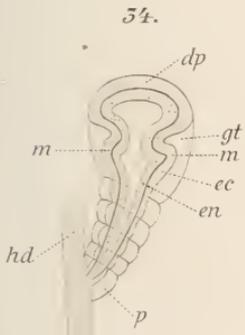
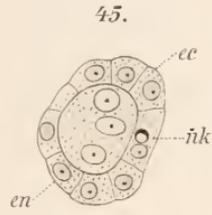
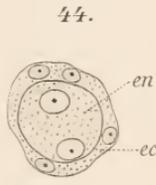
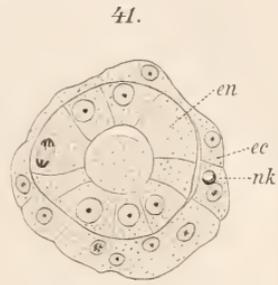
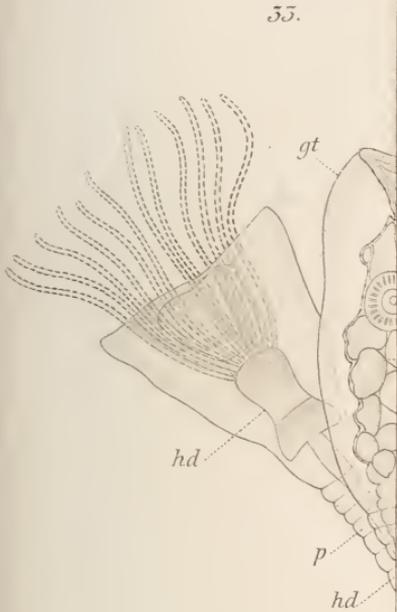
st

ec













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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: [58](#)

Autor(en)/Author(s): Seeliger Oswald

Artikel/Article: [Über das Verhalten der Keimblätter bei der Knospung der Cölenteraten. 152-188](#)