

# Untersuchungen über Eibildung bei Cladonemiden und Codoniden.

Von

**Hermann Müller**

aus Altona.

Mit Tafel III —V.

## Einleitung.

Die vorliegende Arbeit behandelt die Oogenese einiger Anthomedusenarten aus den Familien der Cladonemiden und Codoniden. Es sind darin in erster Linie die Umbildung der Keimzelle zur Eizelle, die damit in engster Verbindung stehenden Ernährungsvorgänge, ferner, soweit wie möglich, auch die Reifungserscheinungen des Eies berücksichtigt worden. Auf die Frage nach dem Ursprung der Keimzellen konnte, da die Beobachtungen an losgelösten Medusen gemacht worden sind und die betreffenden Ammenpolypen nur bei einer Art zur Verfügung standen, nur in sehr beschränkter Weise eingegangen werden. Gerade in dieser Hinsicht, daß freilebende Medusenarten untersucht wurden, unterscheidet sich die Arbeit von den meisten der zahlreichen, zum Teil sehr ausführlichen Abhandlungen, die in neuerer Zeit die Eibildung bei Hydroiden zum Gegenstand haben, sich aber fast ausnahmslos mit Hydroidenarten beschäftigen, welche sessile Gonophoren erzeugen. Wie zu erwarten war, ergaben sich dabei in diesen Vorgängen zum Teil recht wesentliche Übereinstimmungen bei Medusen und verwandten Hydroiden mit festsitzenden Gonangien, obwohl anderseits auch bei einigen Medusenarten, die im System einander ziemlich nahe stehen, nicht unwesentliche Verschiedenheiten hervortraten.

Auf eine gewisse Vollständigkeit in der Behandlung der Arten mußte bei der Größe der Medusenfamilien, denen die untersuchten Species angehören, und bei der Schwierigkeit der Beschaffung des Materiales von vornherein verzichtet werden, ebensowenig konnte bei

einzelnen Medusen die ganze Reihe der Entwicklungsprozesse des Eies Berücksichtigung finden, da nur bestimmte Stadien zur Beobachtung vorlagen.

Das Material für die Untersuchungen verdanke ich in erster Linie der Kgl. Biologischen Anstalt in Helgoland, ferner Herrn Prof. Dr. MAASS in München und Herrn E. GUNDELACH in Gehlberg in Thüringen.

Die erste Anregung zu der Arbeit empfing ich durch Herrn Geheimrat Prof. EHLERS, dem ich hierfür, sowie für das der Arbeit entgegengebrachte Interesse meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte. Ganz besonders verpflichtet bin ich in dieser Hinsicht Herrn Prof. Dr. C. HARTLAUB, dem ich für die wesentliche Förderung, die ich von ihm durch Überlassung wertvollen Materiales, durch zahlreiche Anregungen und Literaturnachweise erhalten habe, hierdurch herzlichst danken möchte. Ebenso möchte ich dem Leiter der Kgl. Biologischen Anstalt, Herrn Prof. Dr. HEINCKE, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes meinen ergebensten Dank sagen, wie vor allem auch Herrn Museumsdirektor Prof. Dr. LEHMANN, der mir durch Gewährung eines Arbeitsplatzes im Städtischen Museum zu Altona erst die Möglichkeit zur Ausführung und Vollendung der Arbeit gegeben hat.

### Material und Methoden.

Über die Konservierung des benutzten Materiales soll bei der Besprechung der einzelnen Arten noch das Nähere gesagt werden. Erwähnen will ich vorläufig nur, daß sich die Konservierung in Formol, wie schon von anderer Seite bemerkt worden ist, als am wenigsten vorteilhaft erwies, während die Fixierungen mit Sublimat, Pikrinschwefelsäure, Pikrinessigsäure, Chromessigsäure und HERMANNScher Flüssigkeit günstigere Resultate lieferten. In bezug auf die Erhaltung der Kernstrukturen zeichnete sich ganz besonders die zuletzt genannte Fixierungsmethode aus.

Von der Konservierung der Objekte waren die angewandten Färbemethoden wesentlich abhängig. Am allgemeinsten verwendbar erwies sich die Färbung mit Eisenhämatoxylin, die nach den Angaben von HEIDENHAIN in verschiedener Zeitdauer (die Objekte blieben in der Beize etwa 2 Stunden, in der Hämatoxylinlösung 3—24 Stunden) angewandt wurde. An mit HERMANNScher Flüssigkeit behandelten Objekten wurde dabei eine Vorfärbung mit Bordeauxrot und eine Nachfärbung mit Thionin mit gutem Erfolg angewandt. Sonst wurden die Objekte erst häufig in toto mit Boraxkarmin vorgefärbt, die Schnitte dann mit Eisenhämatoxylin behandelt und mit Orange G, Eosin, oder einem

Gemisch von Säurefuchsin-Orange G (in letzterem nur wenige Sekunden) nachgefärbt. Bei einigen Medusen, von denen mir Material in größerer Menge zur Verfügung stand, lieferte auch die von LABBÉ (57) zum Studium der »Pseudozellen« besonders empfohlene BENDASche Safranin-Lichtgrünfärbung gute Resultate. An einigen mit Sublimat fixierten Objekten wurden Versuche mit der Triacidgemischfärbung von EHRLICH-BIONDI-HEIDENHAIN nach der von M. HEIDENHAIN gegebenen Vorschrift gemacht.

Die Dicke der Schnitte betrug  $2\frac{1}{2}$ —4  $\mu$ .

### **Cladonema radiatum Duj.**

Die Geschlechtsverhältnisse bei *Cladonema radiatum* sind bereits von verschiedenen Autoren, am eingehendsten von HARTLAUB, behandelt worden. Seine ausführlichen Mitteilungen über den äußeren und inneren Bau der Gonade und über die Entwicklung der Geschlechtsprodukte innerhalb derselben kann ich in den wesentlichen Punkten durchaus bestätigen, so daß ich seinen Beobachtungen über diesen Gegenstand nur wenig hinzuzufügen habe. In einer Hinsicht möchte ich allerdings seinen Ausführungen widersprechen, nämlich in der von ihm geäußerten Vermutung, daß vielleicht bei den Cladonemiden die Keimzellen dem Entoderm entstammten. HARTLAUB stützt diese Annahme in erster Linie auf das Vorhandensein gewisser eigentümlicher zellkernartiger Gebilde, die sich im Entoderm von *Cladonema* und *Eleutheria dichotoma* vorfinden und in ihrer Färbbarkeit an das Verhalten gewisser Keimzellenstadien erinnern.

»Man findet«, sagt HARTLAUB an der betreffenden Stelle<sup>1</sup>, »im Entoderm der Magenöhle unter den gewöhnlichen Nährzellen tief gefärbte Körper, welche mit einer Menge noch tiefer gefärbter Kugeln gefüllt sind. Zwischen diesen Kugeln glaubt man in vielen Fällen deutliche Zellgrenzen wahrzunehmen, so daß dann also die besagten Körper als Zellhaufen und die Kugeln als Kerne aufzufassen sein würden. Das eventuell als Zelle zu betrachtende Gebilde gleicht in Größe und Färbung täuschend den jungen Keimzellen. Zuweilen liegen einzelne frei neben dem Zellhaufen, wie von diesem abgelöst. Auch findet man gelegentlich unzweifelhafte Eizellen im Entoderm. Ferner sind die betreffenden entodermalen Zellhaufen stets in ihrer Lage an die Sexualprodukte geknüpft. Dieses Verhältnis zeigt sich namentlich eklatant bei den allerjüngsten Exemplaren, bei denen der oberste Abschnitt des

<sup>1</sup> HARTLAUB, Zur Kenntnis der Cladonemiden (39, S. 657).

Manubriums noch keine Geschlechtsprodukte entwickelt. Hier entbehrt auch das Entoderm jener Zellhaufen fast vollständig, an denen es später ebenso reich ist wie das übrige; das dorsale Entoderm aber bleibt immer fast ganz frei von ihnen. «

Was diese von HARTLAUB erwähnten zellartigen Gebilde anbelangt — sie treten bei *Cladonema* ungleich häufiger und typischer auf als bei *Eleutheria* —, so habe auch ich sie in großer Menge gefunden und allerdings vorwiegend nur an mit Formol konserviertem Material, näher untersuchen können. Bei älteren Exemplaren von *Cladonema* zeigen sich bei Färbung mit Eisenhämatoxylin und kurzer Nachfärbung mit Fuchsin-Orange G die betreffenden Kugeln tief schwarz gefärbt, meist in größerer Menge eingebettet in eine kugelförmige oder ovoide Masse, die sich, wie auch HARTLAUB erwähnt, von den übrigen (karminrot gefärbten) Zellbestandteilen durch ihre dunklere (dunkelrote) Färbung auszeichnet. Um die einzelnen Kugeln befindet sich nicht selten eine helle kreisförmige Zone, so daß diese Gebilde leicht das Aussehen von Zellhaufen erwecken können. Bei Anwendung stärkster Vergrößerungen bin ich jedoch zur Überzeugung gelangt, daß es sich bei diesen Kugeln um granulöse Ausscheidungsprodukte von Drüsenzellen handelt, wie solche in ähnlicher Form bei allerdings den Medusen recht fernstehenden Tieren schon beobachtet worden sind<sup>1</sup> und wie ich sie selbst, allerdings nur bei Färbung mit dem EHRlich-BIONDI-HEIDENHAINschen Triacidgemisch hervortretend, in Entodermzellen des Manubriums von *Steenstrupia galanthus* gesehen habe.

Für die Annahme, daß diese Kugeln samt der dunkelgefärbten ovalen Masse, in der sie liegen, Ausscheidungsprodukte von Zellen sind, spricht besonders der Umstand, daß die ganze ovale Masse meist sehr scharf begrenzt und nicht selten durch eine schmale ungefärbte Zone von dem übrigen Teile der Entodermzelle getrennt ist, an deren dem Manubriumhohlraum zugekehrten Ende sie sich befindet (Fig. 2). Auch sieht man nicht nur einzelne Kugeln, wie HARTLAUB erwähnt, sondern mitunter auch die ganzen ovalen Gebilde frei in der Magenöhle liegen und kann in manchen Entodermzellen den scharf umschriebenen Hohlraum sehen, in dem das betreffende, durch Secretion oder die Wirkung des Schneidens daraus entfernte Gebilde gelegen hat.

Auch der Umstand, daß diese »Zellhaufen« erst bei Medusen mit vollentwickelter Gonade in größerer Menge vorhanden sind, scheint mir

<sup>1</sup> M. HEIDENHAIN, Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Cloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV, 1890.



auf eine direkte Beziehung dieser Bildungen zu den Sexualzellen nicht hinzudeuten, höchstens darauf, daß die secernierende Tätigkeit der dieselben produzierenden Drüsenzellen gerade während der Zeit der Geschlechtsreife, als einer Periode gesteigerten Stoffwechsels, besonders lebhaft ist, und daß diesen Zellen vielleicht eine ernährende Funktion in bezug auf die Sexualzellen zufällt. Ist doch eine besondere Ausgestaltung der Entodermzellen innerhalb des von der Gonade bedeckten Teiles des Manubriums eine bei Anthomedusen keineswegs selten vorkommende Erscheinung<sup>1</sup>. Übrigens finden sich bereits in ganz jungen *Cladonema*-Exemplaren mit völlig unentwickelter Gonade unter den gewöhnlichen Entodermzellen langgestreckte, dunkler gefärbte Zellelemente, die sich durch alveolären Bau auszeichnen. Da sich in diesen an dem der Magenöhle zugekehrten Ende vielfach Anfänge von Granulabildung zeigen, so sind dieses höchstwahrscheinlich dieselben Drüsenzellen, die später den »Zellhaufen« ihre Entstehung geben. Der Umstand, daß sich ähnliche Zellen auch in den Hydranthen der *Cladonema*-Polypen vorfinden, weist mich darauf hin, daß diese Drüsenzellen mit ähnlichen an Hydranthen anderer Hydroiden, z. B. *Eudendrium racemosum*, *Tubularia crocea*, *Corymorpha pendula*, bereits beobachteten und beschriebenen eine nahe Verwandtschaft besitzen<sup>2</sup>. Auch werden im weiteren Verlaufe der Arbeit bei verschiedenen der behandelten Medusen ähnliche Drüsenzellen erwähnt werden, die sich vorwiegend in dem von der Gonade umgebenen Teile des Manubriums finden. Allerdings tritt bei keiner dieser andern Medusen darin eine Bildung von Granula auf, die wie bei *Cladonema* und *Eleutheria* in besonderer Weise eine Affinität zu Eisenhämatoxylin aufweisen.

Alles in allem möchte ich der von WEISMANN vertretenen Meinung beipflichten, daß bei *Cladonema* und auch bei *Eleutheria* die Geschlechtsprodukte dem Ectoderm des Manubriums entstammen, da ich ein Auftreten von Keimzellen im Entoderm und ein Auswandern von Zellen aus dem Entoderm ins Ectoderm nicht habe beobachten können<sup>3</sup>.

<sup>1</sup> s. HARTLAUB (42, S. 476).

<sup>2</sup> Ähnliche, mit Granulabildung versehene Zellen sind auch von HARM im Entoderm der Planula von *Clava squamata* beobachtet worden (36, S. 159).

<sup>3</sup> Erwähnung verdient vielleicht noch die von JICKELI (Morph. Jahrb. Bd. VIII, 1883, S. 606) ausgesprochene Ansicht, daß bei *Cladonema*-Polypen die Eier in den Armen des zweiten Wirtels entstehen, eine Meinung, die ich bei Untersuchung verschiedener medusenknospentragender Hydranthen nicht bestätigt gefunden habe, und die wohl durch das Vorhandensein besonders deutlich hervortretender kugelförmiger Zellkerne an den Spitzen dieser ungeknöpften Tentakel veranlaßt worden ist.

Ihre Entstehungsperiode fällt, wie WEISMANN nachgewiesen hat, in die Zeit nach der Ablösung der Meduse und beginnt erst, nachdem die Meduse bereits eine Höhe von 1,3 mm erreicht hat. WEISMANN hebt dabei einen Unterschied in der Färbung, der auch mir aufgefallen ist, hervor, daß nämlich die unteren Keimzellen sich wesentlich stärker färben als die oberflächlich gelegenen<sup>1</sup>.

Leider habe ich diese Vermehrungsvorgänge der Eizellen nicht näher verfolgen können, da ich teils nur sehr junge losgelöste Medusen zur Untersuchung zur Verfügung hatte (sie entstammten einer Kolonie lebender *Cladonema*-Polypen, die mir Herr GUNDELACH freundlichst überlassen hatte), teils in ihrer Entwicklung schon weit vorgeschrittene Medusen (aus St. Vaast stammend, die ich Herrn Prof. HARTLAUB danke). Herr Prof. HARTLAUB war außerdem so liebenswürdig, mir auch Schnittserien zur Verfügung zu stellen, die allerdings leider, da schon vor längerer Zeit angefertigt, für Untersuchungen mit stärksten Vergrößerungen nicht mehr geeignet waren.

An diesen letztgenannten Präparaten habe ich auch Gelegenheit gehabt, den von HARTLAUB zuerst beschriebenen Hermaphroditismus des Tieres zu beobachten. Ein Bild dieser Verhältnisse gibt Fig. 1, eine von Herrn Prof. HARTLAUB mir gütigst zur Verfügung gestellte, bisher noch nicht veröffentlichte Abbildung. Sie zeigt, wie in diesen zwittrigen Gonaden männliche und weibliche Sexualprodukte bunt durcheinander verstreut sind.

Unter den von mir selbst geschnittenen Medusen habe ich hermaphroditische Exemplare nicht gefunden, ein Umstand, der darauf hinweist, daß bei *Cladonema* der Hermaphroditismus vielleicht nur eine temporäre Erscheinung ist, wie ja auch bei einzelnen Hydroiden ein solcher zeitweiser Hermaphroditismus beobachtet worden ist<sup>2</sup>.

Bei der Betrachtung der weiblichen Gonaden fällt einem vor allen, namentlich auch im Hinblick auf die sich in diesem Punkte ganz anders verhaltende nahe verwandte *Eleutheria*, die große Anzahl weitentwickelter Eizellen auf, die wahrscheinlich alle nahezu gleichzeitig ihre Reife erlangen, da, wie HINCKS und HOLDWORTH berichten, die Meduse nach erfolgter Eiablage abstirbt. Wie bereits WEISMANN erwähnt, finden sich diese Eizellen nach dem Epithel der Gonade zu, während noch unentwickelte Keimzellen im Innern der Gonade liegen. Die großen Eizellen zeigen eine kugel- oder eiförmige, zuweilen stark in die

<sup>1</sup> WEISMANN (77, S. 159).

<sup>2</sup> KLEINENBERG berichtet z. B., daß *Tubularia mesembryanthemum* zuzeiten nicht selten hermaphroditisch ist. Diese Zeitschr. Bd. XXXV, 1881.

Länge gestreckte Gestalt. WEISMANN gibt als ihren Durchmesser  $90\ \mu$  an, während ich an den von Nizza stammenden höchstens  $76\ \mu$ , an denen von St. Vaast nicht mehr als  $55\ \mu$  Längendurchmesser beobachtet habe. Sie besitzen einen scharf konturierten, ziemlich großen Kern mit deutlich erkennbarem Fadengerüst und mit einem kugelförmigen, sich mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz färbenden Nucleolus, in dem nicht selten Vacuolen zu finden sind. Auch im Protoplasma weitentwickelter Eier machen sich zahlreiche Vacuolen bemerkbar, die infolge ihrer kugelförmigen Gestalt und darin enthaltener, mit Orange G färbbarer Körnchen (jedenfalls deutoplasmatischen Charakters) wohl zu der von WEISMANN geäußerten Vermutung Anlaß gegeben haben, daß es sich dabei um Kerne absorbiertener Nährzellen handle. Ein wirkliches Persistieren von Nährzellkernen im Ei habe ich — ich stimme in dieser Beobachtung mit HARTLAUB überein — in keinem Falle bemerken können. Dagegen ist es wohl unzweifelhaft, daß auch hier bei *Cladonema* die größeren Eier auf Kosten schwächerer Oocyten heranwachsen. Fälle, die auf eine solche Absorption kleinerer Eizellen durch größere hindeuteten, habe ich beobachten können, desgleichen auch unverkennbar das bereits von HARTLAUB erwähnte Verschmelzen größerer Eizellen; vermag jedoch ausführliche Angaben über diesen Gegenstand nicht zu machen. Im übrigen bekommt man solche Zustände in reifen Gonaden recht selten zu Gesicht, woran wohl hauptsächlich die lose Verteilung der Eizellen in diesen Gonaden die Schuld trägt.

Bilder, die auf eine Auflösung des Keimbläschens in reifen Eiern oder auf eine Ausstoßung der Richtungskörper hindeuten könnten, habe ich in keinem Falle beobachtet. Wahrscheinlich spielen sich diese Vorgänge erst nach erfolgter Eiablage ab.

### **Eleutheria dichotoma Quatrefages.**

(*Clavatella prolifera* Hincks.)

Dank der Gefälligkeit von Herrn E. GUNDELACH in Gehlberg, der mir aus seinen Aquarien eine größere Anzahl lebender Eleutherien zur Verfügung stellte — die Tiere stammten, soviel ich weiß, von Rovigno —, war ich in der Lage, an einem zahlreichen Material Beobachtungen über diese interessante Meduse anstellen zu können. Es gelang mir, die betreffende Kultur den ganzen Winter über am Leben zu erhalten, wobei eine lebhafte Vermehrung der Medusen durch Knospung stattfand. Anfang Mai traten auch einige *Clavatella*-Polypen auf, die jedoch leider, noch bevor sich Medusen an ihnen entwickelten, zugrunde gingen. Die zu verschiedenen Zeiten konservierten Medusen, die vorwiegend

mit HERMANNScher Flüssigkeit, zum Teil auch mit Pikrinschwefelsäure fixiert wurden, wiesen Geschlechtsprodukte in allen Stadien der Entwicklung auf.

Bevor ich mich zu einer näheren Beschreibung der Geschlechtsverhältnisse von *Eleutheria* wende, möchte ich noch kurz auf einen Umstand hinweisen, der schon von andern Beobachtern, namentlich von HAECKEL hervorgehoben wurde, da er für die Beurteilungen der gewonnenen Resultate nicht unwesentlich ist, nämlich die außerordentliche Variabilität des Tieres. Sie erstreckte sich nicht nur auf die Anzahl der Tentakel<sup>1</sup>, sondern auch auf die Stellung und Ausgestaltung derselben<sup>2</sup>, sowie das Vorhandensein der an ihrem Grunde befindlichen Augen<sup>3</sup>. Bemerkenswert erscheint mir der Umstand, daß sich die Anomalien in der Tentakelanzahl erst bei den später konservierten Tieren zeigten. Es liegt daher der Verdacht nahe, daß es sich hierbei vielleicht um Degenerationserscheinungen handelt, hervorgerufen durch ungünstige Temperaturverhältnisse und ungeeigneten Salzgehalt des Wassers. Da ähnliche Umbildungen auch im inneren Bau der Tiere mitunter zu bemerken waren, so mußte ich bei der Verwertung der Beobachtungen ganz besonders vorsichtig sein, zumal ich es mit Material zu tun hatte, das bereits einige Zeit unter anormalen Verhältnissen gelebt hatte. Ich habe auf diesen Umstand besonders geachtet und nur solche Exemplare berücksichtigt, bei denen sich im Bau wesentliche auf Degeneration hindeutende Erscheinungen nicht zeigten.

Wie schon QUATREFAGES festgestellt hat, liegt bei *Eleutheria* die Entwicklungsstätte der Eier in einer dorsal gelegenen Bruthöhle. Das Verdienst, den inneren Bau und die ontogenetische Beziehung dieses für *Eleutheria* ganz besonders charakteristischen Organs richtig erkannt zu haben, gebührt HARTLAUB, indem er gegenüber der von HAECKEL vertretenen Anschauung, daß die Bruthöhle dem Stielkanale andrer Medusen gleichzusetzen sei, die Entstehung derselben durch Vereinigung der sechs interradiär gelegenen, von der Glockenhöhle ausgehenden Brutkanäle nachwies<sup>4</sup>. Auf Grund zahlreicher Beobachtungen an den

<sup>1</sup> Statt der normalen Sechszahl konnte ich mitunter 7, 9, 11, an einem mir von Herrn Prof. HARTLAUB zur Verfügung gestellten Präparate sogar 14 Tentakel beobachten.

<sup>2</sup> Die überzähligen Tentakel entsprangen verschiedentlich nicht vom Ringkanal, sondern vom Rücken des Tieres; auch wurden am Rückenepithel einzelner Tiere die Anfänge neu sich bildender Tentakel gefunden. In einem Falle wies ein Tentakel statt der gewöhnlichen Doppelgabelung drei Äste auf, von denen zwei Saugnäpfe, der dritte einen Nesselkopf trug.

<sup>3</sup> Am Grunde der Tentakel beobachtete ich nicht selten an Stelle des normalen einen Auges deren zwei, fand auch den Rücken der Tiere in einzelnen Fällen mit einer Anzahl augenähnlicher dunkler Pigmentflecke bedeckt.

<sup>4</sup> Die Lage dieser Brutkanäle illustriert die mir von Herrn Prof. HARTLAUB gütigst zur Verfügung gestellte Abbildung, Fig. 3 (sc).



verschiedensten Entwicklungsstadien kann ich HARTLAUBS Ausführungen über diesen Gegenstand in jeder Beziehung bestätigen. Auch ich habe in keinem Falle eine direkte Kommunikation der Brut- und Magenöhle wahrnehmen können, dagegen verschiedentlich das Vordringen jener vom Glockenkern ausgehenden Wucherungen beobachtet, welche die Brutkanäle liefern. Noch vor Ablösung der Medusenknospe haben die Brutkanäle bereits das Rückenectoderm erreicht. Zu welcher Zeit dann das Eindringen der Brutkanäle zwischen das Rückenectoderm und dorsale Magenentoderm erfolgt, ist individuell sehr verschieden. Meist erfolgt diese centripetale Einwucherung durchaus nicht gleichmäßig von allen Brutkanälen aus, so daß oft die Bruthöhle nur als ein kleiner mit Sexualzellen ausgefüllter Hohlraum am Ende eines Brutkanales vorhanden ist. Da Alter und Größe des Tieres auf die Entwicklung der Bruthöhle scheinbar nur einen sehr geringen Einfluß ausüben<sup>1</sup>, so möchte ich HARTLAUBS Meinung beistimmen, wenn er die Bruthöhle als ein temporäres Organ bezeichnet, zugleich aber hinzufügen, daß dieselbe, einmal angelegt, nie wieder völlig verschwindet, sondern als ein mit dorsalem und ventralem Epithel ausgekleideter Hohlraum zurückbleibt. Der Ursprung dieses Epithels geht nach alledem, was eben gesagt worden ist, auf Zellen des Ectoderms zurück, und zwar muß dasselbe in seinem dorsalen Teil als eine Fortsetzung des Ectodermüberzuges der Subumbrella, in seinem ventralen Teile als dem Manubriumectoderm gleichwertig angesehen werden.

Mit der Frage nach der Entstehung der Bruthöhle hängt die nach der Herkunft der Keimzellen aufs engste zusammen. — Von HAECKEL ist in Anlehnung an CLAPARÈDE behauptet worden, daß die Eier, in den Seitenwänden des Magens entstehend, erst sekundär in die Bruthöhle hineinwanderten. HARTLAUB widerlegt diese Ansicht HAECKELS in seiner ersten Abhandlung über *Eleutheria* (38) und äußert darin die Meinung, daß die Bildung der Geschlechtszellen von dem Ende der sechs Sexualkanäle ausgehe, räumt jedoch später nach Untersuchung von *Cladonema radiatum* (39) die Möglichkeit ein, daß bei diesen beiden Cladonemiden die Keimzellen entodermalen Ursprunges seien. Über jene eigentümlichen Zellen, deren Vorkommen Veranlassung zu dieser Annahme gegeben hat, ist bereits oben bei *Cladonema* gesprochen worden. Ich habe sie auch bei *Eleutheria*, und zwar hauptsächlich im mittleren Teil des Magenentoderms, seltener im dorsalen, nie im oralen

<sup>1</sup> In einem Falle konnte ich an einer Medusenknospe bereits die erste Anlage einer Bruthöhle beobachten, während das mütterliche Individuum noch nichts dergleichen zeigte.

Teile desselben beobachten können. Auffällig war mir dabei ein Unterschied, der bei verschiedenen Konservierungen hervortrat. Während bei Fixierung mit Pikrinschwefelsäure die in diesen Zellen vorhandenen, bereits oben erwähnten Granula durch Färbung mit Eisenhämatoxylin oder Safranin als tiefschwarz gefärbte bzw. dunkelrote Körper erschienen, zeigten die betreffenden Zellen bei Fixierung mit HERMANN-scher Flüssigkeit und Eisenhämatoxylinfärbung nur kugelförmige Hohlräume, was mir auf eine Auflösung der Granula durch die letztgenannte Fixierungsflüssigkeit hindeuten scheint. Da die betreffenden Zellen im übrigen ein ziemlich dunkles Protoplasma und verhältnismäßig großen Kern besitzen, der im unteren Teil des Zellkörpers liegt, so können sie leicht auf Schnitten, die diesen Teil getroffen haben, den Eindruck von Keimzellen erwecken (Fig. 4 *a, b*). Nähere Untersuchungen über diesen Gegenstand haben mich jedoch zur Überzeugung geführt, daß weder ein Auswandern dieser Zellen ins Ectoderm, noch eine Umwandlung derselben zu Geschlechtszellen stattfindet. Ich möchte daher an eine Entstehung der Keimzellen aus dem Entoderm nicht glauben, vielmehr in Übereinstimmung mit der von HARTLAUB anfänglich geäußerten Meinung in erster Linie das Epithel der Brutkanäle bzw. Bruthöhle, ferner auch das Ectoderm der Subumbrella (s. Fig. 6 u. 7) als die Ursprungsstätte der Sexualzellen bei *Eleutheria* ansehen. In ganz vereinzelt Fällen habe ich auch im Manubrium-ectoderm keimzellenähnliche Gebilde beobachten können; ebenso ist es nicht unmöglich, daß vereinzelt Zellen des Rückenectoderms Keimzellen liefern<sup>1</sup>.

Wie HARTLAUB nachgewiesen hat, ist bei *Eleutheria* Hermaphroditismus eine nicht selten auftretende Erscheinung. Die Anzahl der hermaphroditischen Exemplare schätzt HARTLAUB auf etwa 12%. Nach meinen Beobachtungen stellt sich der Prozentsatz etwas höher, auf über 25%, und er erscheint noch bedeutender (etwa 35%), wenn man bei der Berechnung nur diejenigen Exemplare berücksichtigt, die überhaupt Geschlechtszellen beherbergen. Für diejenigen Medusen, die vollentwickelte Eier und Planulae aufweisen, kann sogar der Besitz

<sup>1</sup> Für die letztgenannte Annahme spricht z. B. der Umstand, daß ich bei einer jungen Meduse ein dorsal gelegenes Keimlager (Fig. 5 *a*) beobachtet habe, dessen Abgrenzung gegen das Rückenepithel sehr undeutlich war. Auch findet man nicht selten im dorsalen Ectoderm Zellen mit größerem Kern und dunklerem Protoplasma, die jungen Eizellen nicht unähnlich sehen (Fig. 5 *b*). Allerdings sind ähnliche Zellen auch an den Stellen des Ectoderms vorhanden, an denen sich eine Knospe zu entwickeln beginnt.

männlicher Geschlechtsprodukte als fast ausnahmslose Regel gelten. Das Normale ist dabei, daß die weiblichen Geschlechtszellen den männlichen in der Entwicklung voraus sind. Nur in ganz vereinzelt Fällen habe ich eine gegenteilige Beobachtung gemacht. In dem einen dieser Fälle handelte es sich außerdem wahrscheinlich um ein Exemplar, das bereits vorher Eier zur vollständigen Entwicklung gebracht und entleert hatte.

Da sich die allerjüngsten Stadien der männlichen und weiblichen Keimzellen nur sehr wenig voneinander unterscheiden, so ist es mitunter kaum möglich, zu entscheiden, ob man es in dem besonderen Falle mit einem männlichen oder weiblichen Keimlager zu tun hat, und man ist in dieser Hinsicht oft nur auf Schlüsse aus der Lage des betreffenden Gebildes angewiesen. Dabei gilt im allgemeinen die von HARTLAUB aufgestellte Regel, daß die weiblichen Keimzellen sich vorwiegend im ventralen, die männlichen im dorsalen Teile der Bruthöhle vorfinden. Für die Bildung der männlichen Geschlechtsprodukte kommt außerdem noch, wie ich in vielen Fällen beobachtet habe, der Ectodermüberzug der Subumbrella in Betracht (wobei die Wucherung durchaus nicht von einem Brutkanal ausgegangen zu sein braucht), und zwar finden sich mit Vorliebe männliche Keimlager in jener kreisförmigen Rinne, die von Velum und Nesselwulst an ihrer Berührungsstelle gebildet wird. In einem einzigen Falle habe ich das Übergreifen eines männlichen Keimlagers von der Bruthöhle auf das Manubriumectoderm beobachten können.

Daß das Spermarium stets nur einen beschränkten Umfang hat, oft nur »ein winziges Fleckchen« darstellt, ist bereits von HARTLAUB erwähnt worden. Auf die Beschaffenheit desselben kann hier nicht näher eingegangen werden<sup>1</sup>, zumal *Eleutheria* wegen der Kleinheit der Zellelemente für das Studium der Spermatogenese ein wenig günstiges Objekt darbietet. Nur so viel sei noch erwähnt, daß irgendwelche Deckzellen den Spermatien fehlen, und daß daher die Spermatogonien mitunter völlig frei, losgelöst von dem betreffenden Keimlager in der Glockenhöhle des Tieres liegen.

Besser als die Spermatogenese läßt sich die Eientwicklung bei

---

<sup>1</sup> Die Entstehung eines Spermariums zeigt Fig. 7. Man sieht hier, wie subumbrellare Epithelzellen des Nesselwulstes unter Bildung zahlreicher Caryokinesen in eine lebhafte Wucherung eingetreten sind, wobei die betreffenden Zellen eine stärkere Färbbarkeit des Protoplasmas annehmen und ihr Kern sich vergrößert, indem besonders auch der Nucleolus an Größe zunimmt. Auffällig ist dabei das Auftreten chromatischer Bestandteile zwischen den Zellkernen.

*Eleutheria* beobachten, da einerseits die Eizellen eine recht erhebliche Größe erreichen, anderseits auch die verschiedenartigsten Stadien der Eibildung, vielfach bei ein und demselben Exemplar unmittelbar nebeneinander liegend, leicht aufzufinden sind. Die Eizellenproduktion ist im Gegensatz zur Spermiabildung wesentlich reicher und mitunter so stark, daß die Bruthöhle für die Aufnahme der Eier nicht ausreicht und diese auch noch die Brutkanäle bis in die Höhe des Nesselringes einnehmen. — Die Ovariumbildung beginnt, wie Fig. 5a zeigt, mit einer starken Zellwucherung. Zwischen Zellen, die sich in den verschiedensten Stadien der Teilung befinden, sieht man hier einzelne Zellen sich differenzieren, die durch ihren stark färbbaren großen Nucleolus und die Größe ihres Kernes als Oogonien erkennbar sind. Bei dieser Wucherung wird jedenfalls auch das Epithel gebildet, das meist die Eilager überkleidet und aus dem sich die Eier kurz vor ihrer Reife, wahrscheinlich durch Zerreißen desselben, herauslösen. Ein andres Keimlager stellt Fig. 8 dar, das der Bruthöhle eines Tieres entnommen ist, welches bereits ein im Blastulastadium befindliches Ei in sich beherbergte. Man sieht in diesem Keimlager, das von einer dunkel gefärbten Epithelschicht überkleidet ist, neben einzelnen noch ganz kleinen Zellkernen, die vielleicht noch indifferentes Zellmaterial darstellen, andre, die Caryokinesen zeigen, und schließlich auch solche, die sich bereits zu Oogonien umgebildet haben. Bemerkenswert ist der syncytiale Charakter, den dieses Keimlager aufweist, indem darin Zellgrenzen so gut wie gar nicht zu erkennen sind. Bei weiter entwickelten Ovarien treten dagegen diese Zellgrenzen deutlich hervor. Man sieht dann die Oocyten dicht aneinander gepreßt nebeneinander liegen, indem auch jetzt noch eine nicht unerhebliche Verschiedenheit in der Zellgröße zutage tritt. Das Protoplasma der Oocyten erscheint in diesem Stadium fast homogen, und nimmt bei Präparaten, die mit HERMANNScher Flüssigkeit fixiert und mit Eisenhämatoxylin behandelt sind, eine ziemlich intensive graublaue Farbe an.

Es beginnt jetzt in den Ovarien die Scheidung zwischen den wenigen Zellen, welche wirklich zu Eiern heranwachsen, und der großen Masse der übrigen Zellen, die nur als Nährmaterial Verwendung finden. Der Kern einer solchen entwicklungsfähigen Eizelle hebt sich von denen seiner Umgebung durch seine Größe und die stärkere Färbbarkeit des ebenfalls vergrößerten Nucleolus, ferner auch dadurch hervor, daß durch Auflösung des Fadengerüsts in einzelne Partikel sein Inhalt ein feinkörniges Aussehen erhält. Das Protoplasma des Eies nimmt anfangs eine dunklere Färbung an, indem ebenfalls eine starke Granula-



bildung in seinem Innern erfolgt, bekommt aber später allmählich eine netzartige Struktur, wobei in den aus sehr feinen Fäden bestehenden Maschen des Netzes kugelförmige Körnchen auftreten, die sich in den nach der obengenannten Methode behandelten Präparaten gelblichgrau, zum Teil auch schwarz färben und die Rolle von Dottersubstanzen spielen<sup>1</sup>. Dabei erfährt der Eikörper eine erhebliche Größenzunahme, die darauf zurückzuführen ist, daß die umgebenden Oocyten zerstört und von ihm assimiliert werden.

Die Art und Weise, wie diese Assimilation der Nährzellen erfolgt, erinnert bei *Eleutheria* ganz außerordentlich an die Absorptionsvorgänge, welche CHAS. W. HARGITT (35) an den Eiern von *Pennaria cavolinii* beobachtet hat. Ebenso wenig wie bei *Pennaria cavolinii*, kann man auch bei *Eleutheria* von einem Einverleiben der ganzen einzelnen Nährzellen in den Körper des Eies sprechen oder ein Persistieren ihres Kernes im Eiprotoplasma bemerken, wie es von gewissen Hydroiden bekannt ist und auch im folgenden von andern Medusen beschrieben werden wird. Vielmehr lösen sich bei *Eleutheria* ähnlich wie bei *Pennaria cavolinii* die Nährzellkerne vor der Zellabsorption auf, während das Nährzellplasma eine Umwandlung in den Zustand des Eiplasmas erfährt.

Der an den einzelnen Nährzellen zutage tretende Degenerationsprozeß, der schon bei andern Hydroiden von verschiedenen Beobachtern in ähnlicher Weise geschildert worden ist, beginnt damit, daß in ihren Kernen das Fadengerüst seine Verbindung mit dem Nucleolus verliert, wobei die einzelnen Chromatinfäden unter erheblicher Verkürzung stark an Dicke zunehmen. Um den Nucleolus bildet sich dabei eine helle Zone, die in keiner Weise färbbar ist. Der Nucleolus selbst, der anfangs stark färbbar war, verliert seine Affinität zu Chromatinfarbstoffen, wie Eisenhämatoxylin und Safranin, immer mehr, während sich in seinem Innern große Vacuolen bemerkbar machen. Schließlich geht seine kugelförmige Gestalt verloren, er streckt sich in die Länge und löst sich in einzelne Brocken auf. — Hand in Hand damit geht ein Dünnerwerden der Chromatinfäden und eine Auflösung der Kernmembran, während auch die Zellwand zu verschwinden beginnt. Ist die Auflösung der Zellwand vollendet, so sind meist nur noch Bruchstücke des Zellkernes und des Nucleolus vorhanden, und das Cytoplasma

<sup>1</sup> KROHN (55, S. 163) beschreibt den Dotter »als eine körnige in auffallendem Lichte mattweiße Masse, in der sich eine Anhäufung von einzelnen größeren, anscheinend soliden Körperchen, denen etwas kleinere kugelförmige, wie rotbraune Öltropfen aussehende Bläschen beigemengt waren, unterscheiden läßt«.

der Nährzelle hat unmerklich die Beschaffenheit des Eiprotoplasmas angenommen.

Merkwürdig ist ein Umstand, der in ähnlicher Weise auch von GRÖNBERG betreffs *Tubularia coronata* erwähnt wird, bei *Eleutheria* aber ganz besonders typisch hervortritt, daß nämlich nicht nur Zellen, deren Wände zu verschwinden beginnen, sondern auch solche, deren äußere Umgrenzung noch gänzlich intakt ist, ja sogar solche, die von der absorbierenden Eizelle noch durch andre Zellen getrennt sind, Anzeichen einer beginnenden Degeneration im Kern zeigen. Die Erscheinung ist bei *Eleutheria* so charakteristisch, daß man beim Durchmustern von Schnittserien durch das Auftreten solcher degenerierender Zellkerne darauf aufmerksam gemacht wird, daß auf einem der nächsten Schnitte das Ende einer Eizelle sich befinden wird. Worum es sich bei dieser »zerstörenden Fernwirkung des Eies« handelt, ob um chemische Einwirkung desselben auf seine Umgebung oder mechanische, vielleicht Druckwirkungen innerhalb des durch das Rückenepithel in seiner Ausdehnung stark beengten Ovariums, dürfte schwer festzustellen sein. Ebenso läßt es sich kaum mit Sicherheit ermitteln, wodurch die Differenzierung der anfangs gleichwertigen Ovarialzellen in Eier und Nährzellen bedingt wird. Da die Lage der Oocyten innerhalb der Bruthöhle hierauf nur einen geringen Einfluß zu haben scheint, spielt vielleicht das Alter der einzelnen Zellen, die mehr oder minder frühe Zeit ihres Auftretens, dabei eine entscheidende Rolle.

Um ein Bild von der Größenzunahme des Eies während der Absorption der Nährzellen zu geben, sei noch erwähnt, daß eine Oocyte mittlerer Größe einen Zelldurchmesser von etwa 0,013 mm, einen Kerndurchmesser von etwa 0,007 mm aufweist, während an dem Querschnitt eines nahezu reifen Eies die Länge von 0,14 mm, eine Breite von 0,072 mm gemessen wurde, während der Kern allein einen Durchmesser von etwa 0,025 mm besaß.

Die Veränderungen, die der Zellkern während der Entwicklung und Reifung des Eies bei *Eleutheria* durchmacht, ist von den bei andern Hydroiden (z. B. von BRAUER bei *Hydra* [11]) beobachteten gleichartigen Vorgängen wenig verschieden. Das Zurücktreten des Fadengerüsts im Eikern ist bereits oben erwähnt worden. Ebenso habe ich den von BRAUER und andern Forschern erwähnten Zerfall des Nucleolus in mehrere Teilstücke verschiedentlich beobachten können (s. Fig. 9a). — Eine von den normalen Verhältnissen etwas abweichende Erscheinung bietet der in Fig. 9b abgebildete Kern eines ziemlich weit entwickelten Eies durch das starke Hervortreten des Fadengerüsts und die helle

Färbung seines Nucleolus. Ob die starke Schrumpfung seiner Kernmembran ein durch die Konservierung hervorgerufenes Kunstprodukt oder ein Zeichen der beginnenden Auflösung ist, will ich nicht entscheiden. — Daß eine völlige Auflösung des Keimbläschens vor dem Beginn der Reifungsteilungen auch bei *Eleutheria* eintritt, ist sicher, da in einem Falle, wo ich die Ausstoßung des ersten Richtungkörpers beobachten konnte, keine Spur von einem Kern innerhalb des Eies zu bemerken war. Die Richtungsspindel, von tonnenförmiger Gestalt, entbehrte auch hier (wie dies schon an Vertretern der verschiedensten Tiergruppen beobachtet worden ist) jeder Polstrahlung und war senkrecht gegen die Oberfläche des Eies gerichtet. Die Anzahl der Chromosomen, welche die Anordnung in der Äquatorialplatte zeigten, überstieg nach meiner Schätzung nicht die Zahl 6. Über die Ausstoßung des zweiten Richtungkörpers, wie über die Befruchtung des Eies vermag ich Angaben nicht zu machen. Daß Selbstbefruchtung zustande kommt, wie auch HARTLAUB annimmt, ist mir bei der großen Zahl der Fälle, in denen ich bei Eleutherien mit weitentwickelten Eiern Hermaphroditismus nachweisen konnte, ziemlich wahrscheinlich, zumal bei der geringen Menge der produzierten Spermatozoen eine Übermittlung derselben durch das Seewasser als ziemlich ausgeschlossen erscheint und eine Vereinigung von Tieren, die auf einen Begattungsakt hätte hindeuten können, von mir niemals beobachtet worden ist.

Über die Entwicklung der Embryonen, die man gleich den der Reife nahen Eiern völlig frei in der Bruthöhle liegend findet, seien nur einige kurze Mitteilungen gemacht. Es bildet sich zunächst eine großzellige Blastula von ziemlich langgestreckter Form, deren Blastomeren noch einen gleichen Reichtum an Dotterkugeln aufweisen wie das ungefurchte Ei. Die in diesem Stadium vorhandene Furchungshöhle verschwindet bald. Es kommt zur Bildung einer zweischichtigen Planula, die, wie schon KROHN bemerkt, an einen Ende etwas zugespitzt ist, und die am stumpferen Ende etwas längere Ectodermzellen enthält als am entgegengesetzten. Wie HARTLAUB nachgewiesen hat, finden sich im Entoderm dieser Planula zahlreiche Nesselzellen, eine Erscheinung, die nicht vereinzelt dasteht, sondern auch von HARM an der Planula von *Clava squamata* (36, S. 159) und von WULFERT bei *Gonothyraea loveni* (79, p. 316) beobachtet worden ist. Auf diesem Stadium der Entwicklung verläßt der Embryo den mütterlichen Körper. Nach KROHN soll sein Austritt durch Zerreißen des Rückenepithels erfolgen, worauf auch Verletzungen, die ich verschiedentlich in diesem Epithel beobachtet habe, hindeuten. Über die Weiterentwicklung der Planula

vermag ich keine Mitteilungen zu machen. Sie scheint auch im Aquarium — meine Beobachtungen stimmen in dieser Hinsicht mit denen des Herrn GUNDELACH überein — nur zu ganz bestimmten Zeiten des Jahres, nämlich im April und Mai, selten noch im Juni, bis zur Bildung des *Clavatella*-Polypen fortzuschreiten.

### ***Margelopsis haeckeli* Hartlaub.**

*Margelopsis haeckeli*, eine in vieler Hinsicht, z. B. durch den Besitz eines schwimmenden Ammenpolypen, interessante Medusengattung, bietet für das Studium der Oogenese dadurch ein besonders geeignetes Objekt, daß ihre Eier am Manubrium ihre Entwicklung bis zum Actinulastadium durchlaufen. Von HARTLAUB, der diese Species im Jahre 1897 entdeckte, wurde sie anfangs als eine Zwischenstufe zwischen Codoniden und Margeliden aufgefaßt, später jedoch den echten Codoniden zugerechnet und in die Nähe der Tubulariden gestellt, zu denen *Margelopsis* durch die Form ihres Polypen nahe Beziehungen aufweist. Wenn ich trotzdem diese Meduse für sich getrennt behandle und sie an die Spitze der hier besprochenen Codoniden stelle, möchte ich dies damit rechtfertigen, daß die Abweichungen, die diese Art von den eigentlichen Tubulariden, *Hybocodon* und *Ectopleura* namentlich auch in bezug auf die Eibildung aufweist, durchaus nicht unwesentliche sind, daß anderseits verschiedene Erscheinungen, die bei der Oogenese dieser Meduse hervortreten, sich auch bei andern der behandelten Arten, z. B. bei *Steenstrupia galanthus*, wiederfinden werden.

Gut konserviertes Material von *Margelopsis haeckeli*, das in bezug auf Größe und Gonadenbildung sowie Entwicklungsstadien der Eier und Embryonen eine große Mannigfaltigkeit zeigte, verdanke ich der Biologischen Anstalt auf Helgoland. Es war im August 1899 bei Helgoland gefangen und mit Chromessigsäure fixiert worden.

Merkwürdigerweise fand ich unter sämtlichen geschnittenen Exemplaren nicht ein einziges, welches ausgesprochen männliche Geschlechtscharaktere oder auch nur eine deutlich hervortretende Spermaentwicklung gezeigt hätte. Da anderseits unter den verschiedenartigen Zellelementen, mit denen, wie später noch erwähnt werden soll, die Gonaden im vollentwickelten Zustand angefüllt sind, sich solche vorfinden, die infolge ihrer Kleinheit und der Form ihrer chromatischen Bestandteile an Spermatiden erinnern, so möchte ich es nicht für ausgeschlossen halten, daß bei *Margelopsis haeckeli* Hermaphroditismus vorkommt, muß allerdings zugeben, daß die betreffenden Zellelemente in den Gonaden ziemlich spärlich vertreten waren, daß ich ferner jenes Neben-



einander der verschiedensten Entwicklungsstadien, wie es sonst Stellen männlicher Geschlechtszellenproduktion meistens kennzeichnet, hier nicht beobachtet habe.

Die Gonade verteilt sich bei *Margelopsis* vornehmlich auf die beiden untersten Drittel des Manubriums und reicht bis in die Nähe der Mundöffnung. In dem oberen gonadenfreien Drittel besteht, wie HARTLAUB hervorhebt<sup>1</sup>, das Entoderm »aus großen wasserhellen Zellen, die, von einem sehr dünnen Ectoderm bedeckt, durchscheinen und bewirken, daß das Manubrium ganz im Gegenteil zu seinen unteren zwei Dritteln in dieser Partie klar und unpigmentiert erscheint. In der Gonadenregion enthält das Entoderm zahlreiche farbige Einschlüsse, und ist daher, sowie infolge der Gonade das Magenrohr in diesem Teile undurchsichtig und braungrau gefärbt«.

Auch bei geschnittenem Material tritt diese Beschaffenheit des Manubriumentoderms hervor. Während im oberen Teile des Magenrohres das Plasma der Entodermzellen ungefärbt bleibt, zeigen im mittleren Teile die Zellen zahlreiche Einschlüsse von unregelmäßiger Form, die mit Hämatoxylin und Plasmafarbstoffen färbbar sind; in der unmittelbaren Umgebung der Mundöffnung wiederum weist der Zellinhalt eine mehr homogene Beschaffenheit auf, und nimmt namentlich in dem nach innen gelegenen Teile der Zellen Boraxkarmin und Plasmafarbstoffe in geringer Menge an.

Nicht unerwähnt will ich lassen, daß sich im Entoderm des Manubriums besonders häufig bei jüngeren Exemplaren langgestreckte Zellen finden, die sich durch ihre starke Färbbarkeit und die Größe ihres Kernes vor den gewöhnlichen Entodermzellen auszeichnen. Bei einer gewissen Ähnlichkeit, welche diese Zellen namentlich dort, wo man sie im Querschnitt sieht, mit jungen Keimzellen zeigen, läge der Gedanke an in Wanderung begriffene Urkeimzellen ziemlich nahe (s. Fig. 12), wenn diese Zellen nicht durch ihre Größe und etwas stärkere Färbbarkeit des Protoplasmas die jüngsten Stadien der Keimzellen überträfen. Ich möchte sie daher als Drüsenzellen ansprechen und, ohne allerdings die Entstehung der Medusenknospen untersucht zu haben, als die Keimstätte der Geschlechtszellen bei *Margelopsis* das Ectoderm des Manubriums ansehen.

Hier findet man bei jüngeren Exemplaren zahlreiche Keimzellen, die, von einer geringen Plasmamenge umgeben, einen runden feinkörnigen Kern mit deutlich erkennbarem, häufig Vacuolen zeigenden

<sup>1</sup> HARTLAUB (42, S. 483).

Nucleolus besitzen (Fig. 12). Sie übertreffen um ein Geringes die gewöhnlichen Ectodermzellen an Kerngröße und haben auch einen etwas stärker färbbaren Nucleolus als diese. Schon auf einem frühen Stadium der Gonadenentwicklung macht sich eine Differenzierung unter den Keimzellen bemerkbar. Während die einen ihre homogene körnige Kernstruktur behalten, erscheint bei andern um den Nucleolus ein heller Raum, der auch mit Plasmafarbstoffen nicht färbbar ist, während die dritte Art erheblich an Größe des Kernes und Plasmaleibes zunimmt. Der Kern wird in diesem Falle heller (mit Orange G schwach färbbar), die gleichmäßige Struktur des Kerninnern macht einem deutlichen Fadenwerk Platz, welches von dem Nucleolus ausgeht, der ebenfalls an Größe zugenommen und an Affinität zu Eisenhämatoxylin verloren hat. Diese letztere Art von Zellen ist es, die zunächst dazu bestimmt ist, Eizellen zu liefern, während die zweite Sorte in dem Zurücktreten des Fadengerüsts vom Nucleolus wohl bereits den Anfang eines Degenerationsprozesses erkennen läßt und wahrscheinlich zuerst der Vernichtung anheimfällt, um von den Eiern als Nahrung aufgenommen zu werden (s. Fig. 13).

Alle drei Arten von Keimzellenstadien findet man häufig in Gonaden nebeneinander, wie überhaupt ältere Gonaden eine außerordentliche Mannigfaltigkeit in bezug auf die darin enthaltenen Gebilde aufweisen. Neben Embryonen, die sich bereits im Actinula- oder Planulastadium befinden, sieht man hier Eier in mehr oder weniger weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadien. Daneben befinden sich Urkeimzellen, die noch undifferenziert auf sehr frühen Entwicklungsstufen stehen geblieben sind. An andern Stellen, mitunter in nächster Umgebung fast reifer Eier, finden sich sehr kleine Zellkerne ohne Plasmaumgebung mit stark färbbarem Nucleolus, die nicht selten caryokinetische Figuren zeigen und, wie bereits oben erwähnt, zum Teil vielleicht Spermatocyten darstellen. Verschiedentlich sieht man auch Haufen in der Entwicklung zurückgebliebener Oocyten, welche in Degeneration begriffen sind und eine Umwandlung zeigen, die zuerst von LABBÉ<sup>1</sup> bei *Myriothela* und *Tubularia* beobachtet und mit dem Namen Plasmolyse bezeichnet worden ist. Das Endziel dieses Vorganges, der später bei Besprechung der Ernährungsvorgänge des Eies, für die er besonders wichtig ist, noch näher Erörterung finden soll, ist die Umwandlung dieser Zellen in dunkelgefärbte Körper, die durch ihre kugelförmige Gestalt und gleichmäßige Färbung durchaus den Anschein von Flüssigkeitstropfen

<sup>1</sup> LABBÉ (57, S. 11).

erwecken. Nicht zu verwechseln mit diesen Tropfen sind andre bedeutend kleinere, auch etwas anders gefärbte, die sich in größerer Menge in unmittelbarer Nähe der Stützmembran finden und vielleicht durch diese hindurch von Entodermzellen ausgeschieden werden. Daß auch diesen letzterwähnten Tropfen eine Bedeutung für die Ernährung der Eizellen zukommt, ist wohl anzunehmen<sup>1</sup>.

Die ersten Anzeichen für die weitere Entwicklungsfähigkeit einer Keimzelle habe ich bereits oben angeführt und als solche ein Größerwerden des Kernes, ein Hervortreten des Fadenwerkes in ihm und eine Abnahme der Tinktionsfähigkeit des Nucleolus angeführt. Daß allerdings auch von den so ausgezeichneten Zellen nicht alle die volle Entwicklung zum Ei durchmachen, sondern auch unter ihnen noch eine Selection stattfindet, ist sicher. Schon der Umstand, daß in den jüngeren Entwicklungsstadien fast stets mehrere solcher Zellen in unmittelbarer Nähe aneinander liegen und ihre Zellgrenzen nicht immer scharf ausgeprägt sind, macht es wahrscheinlich, daß, wie schon bei andern Hydroiden beobachtet worden ist, eine Verschmelzung mehrerer solcher Zellen zu einem Syncytium oder, wie LABBÉ (57, S. 6) meint, einem Plasmodium vorkommt, wobei nur der Kern der einen Zelle persistiert. Ebenso habe ich die Absorption solcher Zellen durch weiter vorgeschrittene Eier, in deren Nähe sie lagen, beobachten können.

An den Eiern selbst tritt während der ersten Zeit ihrer Entwicklung zunächst eine starke Vergrößerung ihres Plasmaleibes ein, wobei die innere Beschaffenheit zunächst keine Veränderung erfährt, dagegen die schon vorher hervortretende amöboide Form des Zellkörpers wesentlich charakteristischer wird, indem große lappige Pseudopodien an ihr hervortreten. Das Plasma, anfangs vollständig homogen, mit Orange G und Eisenhämatoxylin schwach färbbar, ändert diese Beschaffenheit erst, nachdem die Eizelle bereits eine bedeutende Größe erlangt hat, indem jetzt im Innern des Eiplasmas, häufig von einer Vacuole umgeben, kugelförmige Gebilde auftreten, die mit Eisenhämatoxylin eine

<sup>1</sup> Nicht unerwähnt will ich lassen, daß ich in der Gonade und besonders häufig in der Nähe sich entwickelnder Eier eigentümliche Gebilde gefunden habe, die aus einem dunkleren halbmondförmigen Körper bestanden, auf dessen konkaven Seite sich ein kleinerer hellerer Körper befand, der das Aussehen eines kleinen Kernes ohne Nucleolus besaß. Über die Bedeutung dieser Gebilde, die sich auch in der Epithelschicht eines bereits aus der Gonade hervorgewölbten Eies (Fig. 17 *hk*), sowie ganz vereinzelt im Entoderm (hier jedoch nur in unmittelbarer Nähe der Stützmembran) vorfanden und die ich bei keiner andern Meduse beobachtet habe, vermag ich Angaben nicht zu machen. Daß es sich dabei um Nesselzellen handelt, halte ich für ausgeschlossen.

tiefschwarze Farbe annehmen. HARTLAUB, der diese Gebilde zuerst beobachtet hat, gibt der Vermutung Ausdruck, daß es sich hierbei um eingelagerte algenartige Körper handelt. Wie später noch näher ausgeführt werden soll, spielen diese Gebilde jedoch für das Ei die Rolle von Dottersubstanzen und sind in ihrer Bildung und Bedeutung durchaus jenen Körpern gleichzusetzen, die KLEINENBERG zuerst bei *Hydra* entdeckt und als »Pseudozellen« bezeichnet hat, und die später von andern Schriftstellern bei den verschiedensten Hydroiden aufgefunden worden sind. Als Pseudozellen sollen diese Gebilde im folgenden auch bezeichnet werden.

Ein Ei auf dem eben angegebenen Entwicklungsstadium zeigt Fig. 14. Man sieht hier den Hauptkörper des Eies, rechts und links davon seine Pseudopodien (*ps*), deren Zusammenhang mit dem Hauptkörper auf benachbarten Schnitten zutage tritt. Der Eikern, dicht an die äußere Peripherie gerückt, zeigt deutlich eine Fadenstruktur. Leider habe ich nicht feststellen können, ob der Kern einen Nucleolus enthält, da der auf den gezeichneten folgende Schnitt ausgefallen ist, glaube aber das Vorhandensein eines Nucleolus annehmen zu dürfen, da ich ihn in Eiern, die hinter dem vorliegenden in der Entwicklung nur wenig zurückstanden und eine gleiche Kernstruktur zeigten, beobachtet habe. Das Plasma des Eies, sonst noch ziemlich homogen, zeigt bereits die ersten auftretenden Pseudozellen, meist von dem oben erwähnten Hohlraum umgeben. Bemerkenswert ist vielleicht, daß die meisten derselben im Innern des Eies, fast gar keine an seiner Peripherie liegen. In der Umgebung des Eies sieht man zunächst nach der die Gonade bedeckenden Epithelschicht zu Oocyten, die auf frühen Entwicklungsstadien zurückgeblieben sind, mit wenig hervortretender Kernstruktur und schwach gefärbtem Nucleolus. Sie veranschaulichen zugleich die bedeutende Größenzunahme, welche der Eikörper und sein Keimbläschen erfahren haben, indem letzteres in seinem Durchmesser (über  $16\mu$ ) die Kerne der kleineren Oocyten (etwa  $7,2\mu$ ) um mehr als das Doppelte übertrifft.

Zu beiden Seiten des Hauptkörpers des Eies, zwischen diesem und den dazugehörigen Pseudopodien sieht man Zellen, deren Aufnahme durch das Ei nahe bevorsteht. Darauf deutet das Verschwinden ihrer Zellgrenzen, die teilweise schon völlig aufgelöst sind, ferner auch der Umstand hin, daß ihr Protoplasma seine homogene Beschaffenheit in der Nähe des Eikörpers aufgibt und sich zu Tröpfchen coaguliert. Bei einzelnen hat auch die Kernmembran bereits ihre Kontinuität verloren. Diese Art der Nährzellenassimilation, daß der Kern einfach unter



Auflösung seiner Membran verschwindet, wobei der scheinbar etwas widerstandsfähigere Nucleolus noch einige Zeit persistieren kann, trifft man hauptsächlich nur bei jüngeren Eizellen an. In ihnen findet man hin und wieder im Protoplasma helle, unregelmäßig gestaltete Flecke, welche im Innern nicht selten Reste chromatischer Bestandteile enthalten (s. Fig. 14) und die Stelle angeben, an welcher der Kern einer aufgenommenen Nährzelle gelegen hat. Auf dem nächsten Stadium der Eientwicklung scheint diese Art der Nährzellenaufnahme völlig aufzuhören oder wenigstens hinter andern durchaus zurückzutreten.

Der Eintritt des Eies in dieses neue Entwicklungsstadium macht sich zunächst durch eine Änderung der Struktur des Protoplasmas geltend, das nur in einer dünnen Schicht am Rande sein homogenes Aussehen behält, in seinen übrigen Teilen aber eine ziemlich weitmächtige, unregelmäßig netzförmige Beschaffenheit annimmt. Die Zwischenräume dieses Maschenwerkes sind mit den verschiedensten Kern- und Plasmafarbstoffen unfärbbar. In diesen Hohlräumen liegen die »Pseudozellen«, deren Zahl sich gerade auf diesem Stadium außerordentlich vermehrt.

Bei der Entstehung dieser Pseudozellen spielt jene bereits oben erwähnte Erscheinung der Plasmolyse eine besondere Rolle, die darin besteht, daß ganze Zellkomplexe — es handelt sich bei *Margelopsis* meist um in der Entwicklung stark zurückgebliebene Gonadenzellen — degenerieren und eine Umwandlung zu tröpfchenartigen Gebilden erfahren. Von den Degenerationerscheinungen, die bei diesen Prozessen zutage treten und die von LABBÉ bei *Myriothela* und *Tubularia* sehr eingehend studiert und in weit größerer Mannigfaltigkeit beobachtet worden sind, seien hier nur einige besonders charakteristische erwähnt. Sie beginnen damit, daß das Protoplasma der Zelle eine größere Affinität zu Eisenhämatoxylin bekommt. Um den Nucleolus, der häufig heller wird und deutlich Hohlräume in seinem Innern aufweist, bildet sich dabei durch Verschwinden des Fadengerüsts oder Auflösung desselben in einzelne Brocken ein heller, mit Eosin schwach färbbarer Ring, dessen Breite im Laufe der Entwicklung immer mehr abnimmt, so daß schließlich — Färbung mit Eisenhämatoxylin vorausgesetzt — die ganze Zelle eine fast absolut einheitliche, tiefschwarz gefärbte Masse darstellt. In diesem Zustand werden diese Gebilde in großer Menge vom Ei aufgenommen und in seinem Innern, von Vacuolen umgeben, als Pseudozellen aufgespeichert. Noch vor ihrer völligen Umwandlung und Aufnahme durch das Ei können mitunter an ihren Kernen Teilungserscheinungen hervortreten, die, wie dies auch an Nährzellen bei andern

Hydroiden beobachtet worden ist, auf amitotischem Wege vor sich gehen. Dagegen möchte ich die Teilungserscheinungen, die man an den Pseudozellen innerhalb des Eies antrifft, bei dem Mangel jeder Zellstruktur in diesen Gebilden nicht mehr als Zellteilungen auffassen. Vielmehr erinnern diese Erscheinungen durchaus an Teilungen, wie sie an Flüssigkeitstropfen hervortreten (s. Fig. 16)<sup>1</sup>. Im übrigen dürfte es schwer festzustellen sein, ob nicht manche dieser Bilder, die scheinbar Teilungsstadien zeigen, durch das Zusammenfließen von Pseudozellen verursacht worden sind.

Nur ganz ausnahmsweise scheinen Eier, die sich bereits in vacuolisiertem Zustande befinden, größere, noch intakte Oocyten aufzunehmen, da ich in einem bereits weit in der Entwicklung vorgeschrittenen Ei deren nur drei beobachtet habe. Die eine dieser aufgenommenen Nährzellen, an der bereits typische Degenerationsercheinungen hervortreten, zeigt Fig. 16 (*psz*<sub>1</sub>). Ihr Kern, auf der einen Seite noch von einem geringen Rest der dunkler gefärbten Plasmamasse umgeben, ist stark hypertrophiert und besitzt eine homogene (mit Eosin lebhaft gefärbte) Grundsubstanz und einen mit Hämatoxylin tiefschwarz gefärbten Nucleolus. Jedenfalls werden auch diese Nährzellen in kurzer Zeit die Gestalt von Pseudozellen annehmen, da ich sie auf späteren Stadien der Entwicklung nicht mehr beobachtet habe.

Sobald die Vacuolisation des Eiplasmas beendet ist und sein Körper die nötigen Mengen an Pseudozellen aufgenommen hat, erfolgt ähnlich wie bei *Hydra* ein Einziehen seiner Pseudopodien<sup>2</sup>. Das Ei wölbt sich jetzt als ein kugelförmiger oder ovaler Körper über die Gonade hervor und bleibt nur noch mit einem dünnen Stiel mit ihr in Verbindung, anfangs noch von dem Gonadenepithel bedeckt.

Noch vor Hervorwölbung des Eies aus der Gonade gehen auch am Keimbläschen wichtige Veränderungen vor sich. Es vollzieht sich jene Auflösung des Eikernes und die Verteilung seiner Bestandteile im Protoplasma, wie sie bereits von Eiern der verschiedensten Tiergruppen bekannt und als eine Vorbereitung für die Reifungsteilungen aufzufassen

<sup>1</sup> Vgl. W. Rouxs Teilungsversuche an Öltropfen. W. Roux, Über die Bedeutung gewisser Verschiedenheiten der Größe der Furchungszellen für den Charakter des Furchungsschemas. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. IV, 1897.

<sup>2</sup> Ein auf dem eben angeführten Stadium befindliches Ei scheint mir die von HARTLAUB, Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Bd. II, Taf. XVIb, gegebene Fig. 16 darzustellen. Daß das hier in der Gonade hervortretende langgestreckte Gebilde keine Planularlarve ist, glaube ich aus dem Umstande schließen zu dürfen, daß die Furchung des Eies erst nach seiner Hervorwölbung aus der Gonade beginnt.

ist. Daß dieses Verschwinden des Keimbläschens ein absolut vollständiges ist, habe ich beobachten können. Über die Art und Weise, wie diese Auflösung sich vollzieht, vermag ich nähere Angaben nicht zu machen, jedoch scheint mir der in Fig. 15 dargestellte Eikern, den ich in einem im Beginne der Vacuolisierung stehenden Ei beobachten konnte, die ersten Anzeichen einer solchen Degeneration zu zeigen. Hierauf deutet wenigstens seine langgestreckte Gestalt und die starke Schrumpfung seiner Membran hin. Seine Grundsubstanz, von einzelnen, zum Teil sehr stark hervortretenden Chromatinfäden durchzogen, hatte lebhaft Orange G in sich aufgenommen. Einen Nucleolus habe ich in ihm nicht aufzufinden vermocht. Ob das neben ihm befindliche kugelförmige, stark lichtbrechende, innen etwas gelblich gefärbte Körperchen den aus dem Kern durch die Schnittwirkung verschobenen oder daraus hervorgetretenen Nucleolus darstellt, erscheint mir fraglich. Dagegen spräche auch die Tatsache, daß ich ganz ähnliche solche Gebilde, über deren Bedeutung ich nichts Näheres anzugeben vermag, auch an andern Stellen der Eiperipherie bemerkt habe.

Daß sich auf dieser Stufe der Eientwicklung die Ausstoßung der Richtungskörper vollzieht, ist nach den an andern Hydroiden, z. B. *Hydra*, gemachten Beobachtungen durchaus wahrscheinlich. Ich selbst glaube die Bildung der ersten Richtungsspindel bei *Margelopsis* an einem noch nicht hervorgewölbten Ei, dessen Pseudopodien noch nicht ganz eingezogen waren, in einem einzelnen Falle beobachtet zu haben. Allerdings erschwerten die geringe Ausprägung der Fadenstruktur und die ungünstige Lage der Schnittebene eine genauere Untersuchung. Soviel ich beurteilen kann, war die Spindel schräg gegen die Oberfläche des Eies gerichtet. Auffällig war im übrigen ihre Lage an der dem Entoderm zugekehrten Seite des Eies, wenn auch an einzelnen andern Hydroiden, z. B. bei *Gonothyraea loveni* (79, S. 304), die Beobachtung gemacht worden ist, daß sich die Richtungsspindel an jeder beliebigen Stelle der Eiperipherie einstellen kann.

Über die Ausstoßung des zweiten Richtungskörperchens habe ich Beobachtungen nicht gemacht, dagegen den sich später bildenden weiblichen Vorkern an der äußeren, dem Manubrium abgewandten Peripherie eines bereits hervorgewölbten, aber noch mit Gonadenepithel bedeckten Eies aufzufinden vermocht. Er ist von kugeliger Gestalt, zeigt ein schwach erkennbares Fadengerüst und eine dünne Membran und besitzt keinen Nucleolus. In seiner Nähe, dem Eikörper dicht anliegend, fand sich ein kernähnlicher Körper, der sich durch stärkere Färbbarkeit seiner Substanz und seines Nucleolus von den Zellkernen der das Ei

umgebenden Epithelschicht auszeichnete (Fig. 17 rk). Möglich ist, daß er vielleicht ein Richtungskörperchen darstellt.

Über den Befruchtungsvorgang vermag ich Angaben nicht zu machen. Vielleicht erfolgt derselbe erst — wenn man aus ähnlichen Vorgängen bei andern Hydroiden, z. B. bei *Hydra*, Schlüsse ziehen darf — nachdem die das Ei bedeckende Epithelschicht verschwunden ist. Wenigstens findet man die dem Manubrium ansitzenden Furchungsstadien des Eies stets ohne diese Epithelschicht. Die Besprechung dieser weiteren Entwicklungsvorgänge ist nicht Ziel dieser Arbeit. Es seien daher den von HARTLAUB über diesen Gegenstand bereits gemachten Angaben nur noch einige Ergänzungen zugefügt. HARTLAUB hebt an der Planula den Plasmareichtum der Rindenschicht gegenüber der protoplasmaarmen Innenschicht hervor, sowie die Großzelligkeit der sich entwickelnden Zellelemente. Daß in jeder Zelle eine centrale Protoplasma-masse sich befindet, die nach der Zellwandung in zahlreiche Fortsätze ausstrahlt, kann ich ebenfalls bestätigen. Im Centrum der Protoplasmaausstrahlung befindet sich der Zellkern, der nur bei Anwendung sehr starker Vergrößerung sichtbar wird. Die Kerne enthalten des Nucleolus und zeigen häufig Mitosen (Fig. 18 n). Die von HARTLAUB erwähnten, im Innern der Planula befindlichen, tief gefärbten Körper sind nichts andres als die oben genannten Dotterkörner (Pseudozellen), die unter deutlichen Anzeichen des Zerfalles im Laufe der weiteren Entwicklung der Larve an Zahl immer geringer werden, und die, sobald die Differenzierung zwischen Entoderm und Ectoderm erfolgt ist, in ihrer Verbreitung auf das Entoderm beschränkt bleiben. Wie bereits ALLEN bei *Parypha crocea* beobachtet hat, geht auch hier die Bildung des Ectoderms durch eine Radiärteilung der äußeren Zellschicht vor sich. Das Ectoderm ist zunächst einschichtig und seine Abgrenzung gegen das Entoderm anfangs sehr undeutlich, wie auch im Entoderm die Zellgrenzen auf diesem Stadium nur wenig hervortreten. Die auf dieser Entwicklungsstufe immer noch schwer erkennbaren Zellkerne zeigen einen mit Eisenhämatoxylin schwach färbbaren Nucleolus. Im weiteren Verlaufe wird dann das Ectoderm zweischichtig. Große Zellkerne mit deutlich erkennbarem Nucleolus treten auf, während die Zellgrenzen sich immer schärfer ausprägen und die letzten noch im Entoderm vorhandenen Spuren von Pseudozellen verschwinden. Es kommt dann zur Bildung der Entodermhöhle, und schließlich nimmt die Larve unter Ausbildung zweier Tentakelkränze jene bereits von HARTLAUB beschriebene Actinulaform an. Einen durch eine solche Larve geführten Längsschnitt stellt Fig. 19 dar. Sie zeigt an beiden



Seiten der *Actinula* Tentakelansätze und an einem Pole (es ist stets der dem mütterlichen Manubrium abgewandte), auffallend durch die regelmäßige Anordnung der dichtgedrängten Cylinderzellen, jene bereits von HARTLAUB erwähnte napfförmige Vertiefung, die später vermutlich zur Fußscheibe des sich festsetzenden Polypen wird. Bemerkenswert ist vielleicht noch die verhältnismäßig große Anzahl der im Larvenectoderm vorhandenen Nesselzellen.

### **Steenstrupia galanthus Haeckel.**

Über die Eibildung von Hydroiden der Gattung *Corymorpha*, zu welcher die Ammenpolypen von *Steenstrupia galanthus* (*Corymorpha nutans*) ebenso wie auch die der ihr nahe verwandten Medusengattungen *Euphysa* und *Amalthaea* gehören<sup>1</sup>, liegen schon von verschiedenen Seiten Beobachtungen vor. So erwähnt WEISMANN in seinem Werke über die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen auch die Gattung *Corymorpha* (77, S. 129), von der er allerdings nur eine einzelne abgelöste Meduse, wie er selbst meint, eine *Euphysa mediterranea* (bei der betreffenden Abbildung steht *Corymorpha pendula*) in einem jugendlichen Exemplar untersuchen konnte, und gibt der Vermutung Ausdruck, daß bei dieser Hydroidengattung die Ursprungsstätte der Keimzellen im Ectoderm des Manubriums zu suchen sei. Eine gleiche Ansicht ist in neuester Zeit betreffs *Corymorpha pendula* Ag. von A. J. MAY in seiner ausführlichen Abhandlung über diese Hydroidenart (59) vertreten worden, da er hier den Ursprung der Keimzellen im Manubriumectoderm sich entwickelnder Gonophoren direkt beobachtet und nur in einem Falle ein kleines Ei im Stammectoderm eines Polypen bemerkt hat. Von MAY wurde auch das Vorhandensein großer amöboider Eier bei *Corymorpha pendula* nachgewiesen, eine Erscheinung, die schon seit längerer Zeit von einer andern *Corymorpha*-Art, nämlich *Corymorpha sarsii* Steenstr. durch die Beschreibung von M. SARS (70, S. 7) bekannt ist. Während sich die Beobachtungen der beiden letztgenannten Schriftsteller auf noch feststehende Gonophoren bezogen, berichtet HAECKEL eine gleiche Eigentümlichkeit von zwei freischwimmenden Medusenarten der Gattung *Amalthaea*, *Amalthaea amoebigera* Haeckel und *Amalthaea sarsii* Allman (letztere die Tochtermeduse von *Corymorpha sarsii*) und beschreibt hier die Existenz großer nackter Eizellen, die amöboide Bewegungen ausführen und auf der Oberfläche

<sup>1</sup> HARTLAUB läßt in seiner neuesten Arbeit die Gattungen *Steenstrupia*, *Euphysa*, *Amalthaea* nur als Untergattungen bestehen und faßt sie zu einer Subfamilie der Corymorphiden zusammen.

des Manubriums (?) umherkriechen sollen. In neuerer Zeit ist auch von HARTLAUB für *Steenstrupia galanthus*, sowohl für die im Kanal vorkommende größere, wie auch die in der südlichen Nordsee vorhandene kleinere Varietät der Besitz solcher amöboider Eizellen nachgewiesen worden.

Auf die kleinere Varietät von *Steenstrupia galanthus* bezogen sich auch die von mir angestellten Untersuchungen, da die betreffenden Medusen sämtlich in der Nähe von Helgoland gefangen waren. Bei der relativen Häufigkeit der Meduse während der Monate Juni und Juli war es leicht, genügendes Material zu erhalten, und so konnten verschiedene Konservierungsmethoden mit HERMANNScher Flüssigkeit, Chromessigsäure, Pikrinschwefelsäure, Pikrinessigsäure und Sublimat Anwendung finden. Neben der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinfärbung leistete besonders auch die BENDAsche Safranin-Lichtgrünfärbung<sup>1</sup> gute Dienste.

Bei einem Aufenthalt in der Kgl. Biologischen Station auf Helgoland hatte ich auch Gelegenheit, an lebenden Exemplaren Beobachtungen anzustellen, deren Gonade sich um so leichter untersuchen läßt, als bei frisch gefangenen Tieren die Glocke meist stark kontrahiert, wenn nicht gänzlich umgestülpt ist, so daß das Magenrohr völlig frei liegt. Das Manubrium, fast in seiner ganzen Länge von der deutlich hervortretenden Gonade bedeckt, zeigte eine gelblichweiße Farbe und war am oralen Ende schwach rötlich gefärbt. Am basalen Ende fanden sich oft große hervorspringende Ölkugeln von weißer, rosenroter, mitunter auch lebhaft orangegelber Farbe. Kleinere solche Tropfen, häufig rosa gefärbt, fanden sich auch an verschiedenen Stellen innerhalb der Magenwand.

An den weiblichen Gonaden, die sich vor den männlichen meist schon durch größere Dicke auszeichnen, fallen bereits bei ziemlich schwacher Vergrößerung die großen amöboiden Eier auf, die in ihrer eigentümlich gelappten Form ganz außerordentlich an das von KLEINENBERG abgebildete (50, Taf. II, Fig. 10) Ei von *Hydra* erinnern. Wie bei *Hydra* sieht man auch hier den Eikörper, dessen großes Keimbläschen leicht zu erkennen ist, mit einer großen Anzahl tröpfchenartiger Gebilde von gelblichweißer Farbe durchsetzt, die in einem feinen, kaum erkennbaren netzartigen Maschenwerk verteilt sind, während an den Rändern

<sup>1</sup> Letztere wurde in der Weise angewandt, daß die Schnitte nach einer 24stündigen Färbung mit Safranin (n. PRITZNER) und kurzer Differenzierung mit 70%igem Alkohol  $\frac{1}{2}$  Minute lang mit der von BENDA angegebenen Lichtgrünlösung behandelt wurden.

des Eies das Protoplasma eine feinkörnige Beschaffenheit besitzt. Was die Größe dieser Eier anbelangt, so nehmen sie oft über die halbe Länge des Manubriums ein und erscheinen demnach hier noch verhältnismäßig größer, als sie HARTLAUB, dessen Abbildung (46, Fig. 74, S. 78) wohl nach einem Exemplar der größeren Varietät angefertigt ist, dargestellt hat.

Bei einer Untersuchung von Schnittserien zeigt das Entoderm des Manubriums eine ähnliche Beschaffenheit, wie sie bereits bei *Margelopsis* geschildert worden ist. Auch bei *Steenstrupia* sieht man in dem oberen und mittleren Teil des Magenrohres zwischen den gewöhnlichen Entodermzellen solche, die durch dunklere Färbung, oft auch durch ihre Größe auffallen und in ihrer Färbbarkeit und Kernbeschaffenheit sehr an junge Oocyten erinnern. Sie weisen in ihrem oberen Teile Vacuolen auf, deren Inhalt bei Anwendung des BIONDI-EHRLICH-HEIDENHAINschen Triacidgemisches dunkelrosa gefärbt erscheint. Vermutlich werden auch hier diese Zellelemente die Bedeutung von Drüsenzellen haben. Im untersten Teile des Entoderms sind nicht selten Nesselzellen zu finden.

Das Manubriumectoderm wird in seinem gonadenfreien Teile von einem sehr dünnen einschichtigen Epithel gebildet. Ein ähnliches Epithel überzieht auch die Gonade. Wie es MAY bei *Corymorpha pendula* hervorhebt, so liegen auch bei *Steenstrupia* die Keimzellen in den weiblichen Gonaden eng aneinander gepreßt und zeigen daher in den mittleren Wachstumsstadien vielfach eine polygonale Form. Da man Caryokinesen in den weiter entwickelten Ovarien nie antrifft, so scheinen die Oocyten ein und desselben Tieres nahezu gleichalterig zu sein, wie verschieden auch die Größe der einzelnen ist. So enthält der unterste Teil der Gonade stets sehr kleine Keimzellen, auf welche dann etwas größere folgen, während im mittleren und oberen Teil des Manubriums fast stets einige in der Entwicklung weit vorgeschrittene Eier zu finden sind. Doch sind auch hier in der unmittelbaren Umgebung dieser großen Eier, häufig zwischen ihren Pseudopodien oder zwischen den Eikörper und die Stützmembran eingepreßt, mittlere oder ganz kleine Eizellen vorhanden, letztere ganz besonders häufig in unmittelbarer Nähe der Stützmembran.

Wie MAY für *Corymorpha pendula* angibt und auch schon bei *Eleutheria* und *Margelopsis* hervorgehoben worden ist, zeichnen sich auch bei *Steenstrupia* die Keimzellen durch große distinkte Kerne und in die Augen fallenden Nucleolus aus (ganz junge Oocyten enthalten vereinzelt auch zwei Nucleolen), in dem nicht selten Vacuolen zu

erkennen sind. Die jüngsten Keimzellstadien (bei männlichen und weiblichen Individuen einander sehr ähnlich) besitzen eine rundliche, etwas in die Länge gestreckte Form. Einen großen Teil der Zelle nimmt der Kern ein, dessen Inneres ein sehr feines Fadengerüst zeigt, auf dem namentlich in der Nähe des Randes einzelne Chromatinteilchen hervortreten. An den etwas weiter im Wachstum vorgeschrittenen Zellen vollzieht sich dann die Scheidung in Ei- und Nährzellen. Wie bei andern schon besprochenen Medusen, so stellt auch hier das Auftreten eines unfärbbaren Ringes um den Nucleolus und eine Konzentration der chromatischen Kernbestandteile an der Körperperipherie das erste Zeichen einer beginnenden Zelldegeneration dar (Fig. 20, 23), während die weitere Entwicklungsfähigkeit einer Keimzelle durch eine Vergrößerung ihres Kernes, ein stärkeres Hervortreten seiner Fadenstruktur und geringeres Färbungsvermögen des Nucleolus bemerkbar wird (Fig. 21). Auch bei *Steenstrupia* findet man meistens mehrere solcher Eizellen nahe beieinander liegen, unter denen eine wieder durch besondere Größe hervorragt.

Die weiteren, sich auf Lage, Form und Inhalt des Eikernes beziehenden Veränderungen, die gleich hier besprochen werden sollen, bieten bei *Steenstrupia* nichts wesentlich Neues dar. Auch hier wandert das Keimbläschen allmählich der Eiperipherie zu, wobei seine anfängliche Kugelform wahrscheinlich unter dem Einfluß des das ganze Ei stark einengenden und zusammenpressenden Gonadenepithels in eine mehr abgeflachte, ovale übergeht (Fig. 20). Der Nucleolus, auch jetzt noch häufig Vacuolen in sich einschließend, verläßt seine centrale Lage und verliert durch Ablösung kleinerer Nucleolen, deren Färbbarkeit zum Teil geringer ist, an Volumen. Daß Teile davon in das Eiplasma übertreten, erscheint mir nach einigen Bildern, die ich gefunden habe, durchaus wahrscheinlich. Gleichzeitig macht sich auch eine Veränderung der Kernstruktur bemerkbar, indem das Fadengerüst sich auflöst, so daß der Kern jetzt von einer Menge außerordentlich kleiner Körnchen erfüllt erscheint, die mit Eisenhämatoxylinfärbung eine schwarze, durch Safranin-Lichtgrünfärbung eine grüne Färbung annehmen und durch stärkere Anhäufung an der dem Gonadenepithel zugewandten Seite des Kernes diesem hier eine etwas dunklere Grundfärbung verleihen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung können diese feinen Körnchen sich wieder in einer Art Fadengerüst anordnen, ohne aber zu kontinuierlichen Fäden zusammenzutreten (Fig. 22). Zwischen den Körnchen findet man nicht selten, namentlich in der Nähe der Kernmembran, unregelmäßig gestaltete Chromatinpartikel, anfänglich auch Reste von



Chromatinfäden (Fig. 20). Die Kernmembran erhält sich während aller dieser Vorgänge durchaus unverändert. Nur an einem sehr weit vorgeschrittenen Ei habe ich an der dem Epithel zugewandten Seite des Kernes ein Undeutlichwerden seiner Konturen bemerkt, dagegen eine vollständige Auflösung der Kernmembran nie wahrzunehmen vermocht. Jedenfalls erfolgt diese ebenso wie die damit eng zusammenhängende Richtungskörperbildung erst nach dem Austritt des Eies aus der Gonade. Wenigstens hat M. Sars dieses Verschwinden des Keimbläschens bei *Corymorpha sarsii* erst in einem Zustande beobachtet, in dem das Ei bereits eine kugelige Form angenommen und sich aus der Gonade hervorgewölbt hatte.

Die Veränderungen, die sich während der Entwicklung des Keimbläschens am Körper des Eies in bezug auf Gestalt und Protoplasma-beschaffenheit vollziehen, sind bei *Steenstrupia* den bereits bei *Margelopsis* und *Eleutheria* besprochenen in vieler Hinsicht ähnlich. Die anfangs längliche, später kugelige bzw. polygonale Form der Eizelle geht allmählich in eine mehr oder weniger gelappte über, wobei der Eikörper durch Assimilation der umgebenden Zellen eine bedeutende Volumenzunahme erfährt. Vorübergehend kann in diesem Zustand ein Plasmodium von sehr unregelmäßiger Gestalt gebildet werden, bis schließlich der Eikörper jene große amöboide Form erhält, wie sie bereits oben erwähnt worden ist. Die Veränderungen, die dabei das Eiplasma erfährt, sind während der ersten Wachstumsstadien sehr geringe. Es erscheint während derselben durchaus homogen, nimmt mit Eisen-hämatoxylin eine gleichmäßige blaugraue, später etwas hellere graue Farbe an, die nur durch einzelne dunklere, sehr feine Körnchen unterbrochen wird und an der dem Entoderm zugekehrten Seite des Eies eine etwas hellere Abtönung zeigt. Erst nachdem das Ei schon eine bedeutende Größe erreicht hat, beginnen sich in seinem Innern Vacuolen zu bilden und das Plasma dadurch zunächst eine streifige, später eine netzartige Struktur anzunehmen.

Die chemischen Veränderungen, die zugleich mit dieser Vacuolisierung im Eiplasma vor sich gehen, lassen sich am besten mit Hilfe der Safranin-Lichtgrünfärbung erkennen. Die Bilder, die durch diese Färbemethode erhalten werden, erwecken ganz den Anschein, als ob sich während des Vacuolisierungsprozesses im Protoplasma zwei verschiedene Substanzen, die, anfangs aufs innigste miteinander vermischt, eine violette oder rotviolette Färbung der Oocyten verursachten, voneinander schieden. Wenigstens heben sich in dem neuen Stadium von einer grün gefärbten Grundsubstanz im Plasma zahllose außerordentlich

feine Tröpfchen oder Körnchen ab, die eine rote Farbe zeigen und sich am häufigsten an denjenigen Stellen finden, wo das Protoplasma eine größere Dichte behalten hat, nämlich in einer schmalen Zone am Eirande und in der unmittelbaren Umgebung des Keimbläschens, während dagegen die dünnen Fasern des Netzwerkes im Innern des Eies vorwiegend grün gefärbt erscheinen<sup>1</sup>. Wie bei *Margelopsis*, bleiben auch bei dem Ei von *Steenstrupia* die Zwischenräume des hier sehr weitmaschigen Netzwerkes bei Anwendung der verschiedenartigsten Farbstoffe gänzlich ungefärbt, enthalten aber bei weit entwickelten Eiern große Mengen kugelig geformter Dottersubstanzen in sich. Bei Anwendung der BENDASchen Färbung treten unter diesen Dotterkugeln zwei verschiedene Arten hervor, eine kleinere gelblichgrün gefärbte und eine größere, die meist eine hochrote Färbung, häufig auch rote und grüne Farben (Fig. 24) in oft sehr merkwürdiger Verteilung, in seltenen Fällen eine rein grüne Färbung aufweist. Diese größere Art von Dotterkugeln — sie fallen, wie schon oben bemerkt, auch bei Beobachtung des lebenden Eies auf — nimmt bei Tinktion mit Eisenhämatoxylin eine tiefschwarze oder dunkelgraue Farbe an und entspricht in ihrer physiologischen Bedeutung und Entstehung durchaus den bei *Margelopsis* erwähnten »Pseudozellen«.

Bei *Margelopsis* gehen, wie bereits nachgewiesen worden ist, diese Pseudozellen aus Kernen von Nährzellen hervor, und zwar vorwiegend aus solchen sehr junger plasmaarmer Zellen, die eine Umwandlung durch Plasmolyse erfahren. Auch bei *Steenstrupia* kann man solche junge, in Plasmolyse begriffene Gonadenzellen vorwiegend in der Nähe des Epithels beobachten. Der Umwandlungsprozeß derselben, bei Anwendung BENDAScher Färbung ganz besonders charakteristisch zutage tretend, beginnt hier meistens damit, daß das grün gefärbte Fadengerüst immer undeutlicher wird, während der hochrot gefärbte Nucleolus seine scharf begrenzte kugelförmige oder längliche Gestalt verliert, unregelmäßige Konturen bekommt und sich mit dem übrigen Kerninhalt mischt, bis der größte Teil des ursprünglichen Zellkernes eine rote Farbe angenommen hat. In dem Stadium, in dem diese Gebilde vom Ei aufgenommen werden, ist bei *Steenstrupia* bereits fast jeder Kernecharakter an ihnen verschwunden, und sie erinnern durchaus an Flüssigkeitstropfen.

Ein wichtigeres Nährmaterial als diese kleineren der Plasmolyse verfallenden Zellen bilden für die Eier von *Steenstrupia* bereits etwas

<sup>1</sup> Bei Anwendung des BIONDI-EHRLICH-HEIDENHAINschen Triacidgemisches erschien das Plasma der jüngeren Oocyten bläulich, die betreffenden Körnchen karminrot, die Grundsubstanz der großen Eizellen blau gefärbt.

herangewachsene, mittelgroße Oocyten, von denen hier, ähnlich wie bei *Eleutheria*, ganze Komplexe degenerieren und assimiliert werden. Wie schon oben erwähnt, beginnen die an diesen Oocyten hervortretenden caryolytischen Erscheinungen häufig mit dem Zurücktreten des Fadengerüstes vom Nucleolus und dem Auftreten eines hellen unfärbaren Ringes um denselben, wobei, Färbung mit Safranin-Lichtgrün vorausgesetzt, sich die übrigen Kernbestandteile in Form eines grünen, mit feinen roten Einlagerungen versehenen Ringes der Kernmembran anlegen. In andern Fällen wiederum sieht man die chromatischen Teile des Kernes sich in Form rot gefärbter Kügelchen in der Nähe des Nucleolus anhäufen. Der Nucleolus selbst weist in den degenerierenden Zellen meist deutliche Vacuolen auf, in deren Innern häufig ein dunkles, nur bei sehr starker Vergrößerung sichtbares Körnchen zu finden ist. Mitunter erfährt er eine Änderung seiner Färbbarkeit, indem er grüne Farbstoffe in sich aufzunehmen beginnt, eine Erscheinung, die wohl auf beginnende Auflösung hindeuten scheint.

Bei der nun folgenden Absorption dieser Zellen wird stets das Protoplasma ohne weiteres dem Eiplasma angegliedert. Der Nährzellenkern kann dabei entweder in allen seinen Teilen der Auflösung verfallen — dies ist die Regel, solange das Ei sich in unvacuolisiertem Zustande befindet —; es kann ferner unter Zerfall der übrigen Teile sein Nucleolus unter die Pseudozellen aufgenommen werden, denen er in bezug auf seine Färbbarkeit (durch Safranin nimmt er die gleiche hochrote Färbung an, mit Eisenhämatoxylin färbt er sich nur wenig heller als die Pseudozellen) von Anfang an ähnlich ist. In den weitaus meisten Fällen wird jedoch der Kern der Nährzelle als Ganzes in den Eikörper aufgenommen, um unter ähnlichen Degenerationsercheinungen, wie sie bei den in Plasmolyse verfallenden Zellen hervortreten, in kurzer Zeit das gewöhnliche flüssigkeitstropfenähnliche Aussehen der Pseudozellen anzunehmen. Die Teilungen, die an den Pseudozellen auch bei *Steenstrupia*, allerdings sehr selten, hervortreten, tragen auch hier in keiner Weise mehr den Charakter von Zellteilungen an sich.

Bei der Betrachtung der außerordentlich großen Menge von Pseudozellen, die man in den weit entwickelten Eiern von *Steenstrupia* vorfindet, ergeben sich allerdings Zweifel, ob diese große Anzahl durch die angeführten Arten der Pseudozellenbildung allein eine genügende Erklärung findet, und ob nicht doch Stoffe des Eikörpers selbst, bzw. Produkte, die dem Zerfall der Nährzellensubstanz ihre Entstehung verdanken, bei der Bildung der Pseudozellen mitbeteiligt sind. Der Umstand, daß die Pseudozellen im Ei von *Steenstrupia* zum größten Teile

den Anschein von Flüssigkeitstropfen erwecken, daß ferner das Auftreten dieser Pseudozellen erst nach beginnender Vacuolisierung des Eiplasmas erfolgt, d. h. zu einer Zeit, wo sich in demselben die Ausscheidung jener oben erwähnten feinen roten Körnchen vollzieht, lassen diese Annahme wenigstens als möglich erscheinen. Auch die Tatsache, daß mir Körper zu Gesicht gekommen sind, die Übergangsstadien zwischen den oben erwähnten, im Ei enthaltenen, sich gelblichgrün färbenden Kugeln und kleinen Pseudozellen darzustellen scheinen, könnten für diese Annahme sprechen. — Daß ich mit dieser Hypothese auf eine ältere von KLEINENBERG, CIAMICIAN, NUSSBAUM und BRAUER vertretene Anschauung zurückkomme, die neuerdings sehr energisch — und für die Tubulariden durchaus mit Recht — von DOFLEIN, GRÖNBERG, LABBÉ u. a. zurückgewiesen worden ist, dessen bin ich mir bewußt, glaube diese aber doch hier anführen zu müssen, da sie meiner Meinung nach für *Steenstrupia* nicht ganz von der Hand zu weisen ist.

Über die letzten Entwicklungsstadien der Eier bei *Steenstrupia*, sowie über die Eiablage vermag ich, wie bereits bemerkt, Mitteilungen nicht zu machen. Daß die Eier sich auch hier ähnlich wie bei *Margelopsis* später unter Einziehung ihrer Pseudopodien abrunden und dann aus der Gonade hervorwölben, ist anzunehmen, zumal es bei *Corymorpha* (*Amalthaea*) *sarsii* beobachtet worden ist. Bei der letztgenannten Meduse bleiben die Eier auch während ihrer weiteren Entwicklung bis zum Planulastadium mit dem mütterlichen Individuum in Verbindung, was bei *Steenstrupia galanthus* niemals der Fall zu sein scheint. Daß es bei *Steenstrupia galanthus* zur Produktion mehrerer Eigenerationen kommt, ist trotz der Größe der Eier wohl anzunehmen, da sich in Gonaden, die bereits sehr weit entwickelte Eier in sich beherbergen, noch zahlreiche gänzlich unentwickelte Keimzellen vorfinden.

### **Euphysora bigelowi Maas.**

Von den *Steenstrupia galanthus* nahestehenden Medusen hatte ich noch Gelegenheit, die auf der »Siboga«-Expedition entdeckte, zu den Euphysiden gehörige *Euphysora bigelowi* an einigen mir von Herrn Prof. O. MAAS gütigst zur Verfügung gestellten Exemplaren und Präparaten untersuchen zu können. Konnte ich an diesen auch nicht die volle Ausbildung des Eies bis zur Vollreife verfolgen, so genügten doch die gemachten Beobachtungen, um eine verhältnismäßig große Übereinstimmung in bezug auf histologischen Bau und Entwicklung bei diesem Tiere mit *Steenstrupia* erkennen zu lassen.



Ähnlich wie bei *Steenstrupia* bedeckt auch bei *Euphysora* die Gonade, welche eine ansehnliche Dicke erreicht, das Manubrium fast seiner ganzen Länge nach. Sie endigt in der Nähe der Mundöffnung in einer an Nesselzellen reichen Zone, unterhalb deren das Ectoderm nur einschichtig ist. Das Manubriumectoderm weist in bezug auf Zellbeschaffenheit in seinen einzelnen Teilen ebenfalls große Ähnlichkeit mit dem von *Steenstrupia galanthus* und *Margelopsis haeckeli* auf, unterscheidet sich jedoch davon etwas durch die Größe seiner Zellelemente. An den im mittleren und oberen Teile des Magenrohres befindlichen Entodermzellen fallen bei *Euphysora* zahlreiche Vacuolen auf, deren Inhalt bei Verwendung von Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit Fuchsin-Orange G. eine gelbliche Farbe annimmt. Unter diesen Zellen heben sich auch hier einzelne durch stärkere Tinktionsfähigkeit ihres Plasmas und durch etwas bedeutendere Größe ihres Kernes hervor (s. *Steenstrupia*, *Margelopsis*).

In ihrem inneren Bau unterscheidet sich die Gonade von *Euphysora* von der bei *Steenstrupia* durch die etwas losere Anordnung der Zellelemente. Im übrigen finden sich auch hier im untersten Teile der Gonade, bis in die Region der Nesselzellen hinabreichend, vorwiegend ganz kleine Keimzellen. Doch kommen solche, zu größeren Haufen vereinigt, auch zwischen den mittleren und größeren Oocyten der übrigen Teile des Magenrohres vor. Ausgezeichnet durch eine dunklere Färbung und stark färbbaren Nucleolus, entbehren diese jüngsten Keimzellstadien (Kerndurchmesser etwa  $3,8 \mu$ ) fast jeder umgebenden Protoplasamasse, die sich erst im weiteren Laufe der Entwicklung bildet und dann der Zelle durch die Form ihrer Umrisse eine amöboide Gestalt verleiht. In bezug auf Färbbarkeit verhält sich das Protoplasma ähnlich wie das der jüngeren Eizellen bei *Margelopsis*. Es erscheint zunächst homogen, fein granuliert und verliert mit fortschreitender Entwicklung allmählich an Dichtigkeit. Seine Grenzen sind nicht immer scharf ausgeprägt, und der Umstand, daß man nicht selten mehrere jüngere Oocyten ohne sichtbare trennende Zellwände dicht aneinander gefügt findet, deutet darauf hin, daß auch bei dieser Meduse Eier in jüngeren Stadien miteinander verschmelzen, um größere Eizellen zu liefern. Die gleiche Entstehungsart läßt sich auch noch bei weiter fortgeschrittenen, ziemlich großen Eikörpern erkennen, da diese in ihrer sehr stark gelappten Form noch deutlich die Lage derjenigen Eizellen erkennen lassen, aus deren Verschmelzung sie hervorgegangen sind. Stets befanden sich diese großen Eizellen in unmittelbarer Nähe der Stützmembran, mit ihrer breiten Basis — sie waren meist im

Verhältnis zu ihrer Dicke sehr lang gestreckt — derselben eng anliegend.

Für das Studium der Kernbeschaffenheit der Eizelle und der darin vor sich gehenden Veränderungen erwies sich die Formolkonservierung des Materiales leider sehr wenig günstig. Bei ganz jungen Oocyten erscheint die Umgrenzung des kugelförmigen Kernes scharf ausgeprägt, sein Inneres mit einer strukturlosen, sich mit Säurefuchsin rot färbenden Masse erfüllt, der kugelförmige Nucleolus mit Eisenhämatoxylin tief schwarz gefärbt. Bei etwas größeren Oocyten hebt sich von der sich jetzt etwas heller färbenden Grundsubstanz des Kernes ein sehr feines, schwach erkennbares Fadengerüst ab. Die Umrisse des Kernes sind nicht mehr ganz so regelmäßig, sondern vielfach in die Länge gezogen, mitunter auch etwas eingebuchtet. Der Nucleolus erinnert jetzt in seiner häufig langgestreckten Gestalt lebhaft an die Nucleoli der etwas größeren Keimzellen bei *Steenstrupia*. Nicht selten habe ich in Oocyten auch deren zwei, einen größeren und einen kleineren, beobachtet. Der Umstand, daß bei manchen der Zellen der Nucleolus ungleichmäßig gefärbt ist und sich in seiner Umgebung hellere Flecke befinden, darf wohl auch hier als ein Zeichen der beginnenden Degeneration angesehen werden.

Bei den schon stark herangewachsenen Eizellen (Länge etwa  $152\ \mu$ ) zeigt der Kern, der hier stets peripherisch an der von der Stützmembran abgewandten Seite des Eies liegt, ähnliche Umwandlungen, wie sie bei *Steenstrupia* erwähnt worden sind. Seine Grundsubstanz, von der sich nur vereinzelte, ziemlich dicke Chromatinfäden abheben, zeigt auch hier eine sehr feinkörnige Beschaffenheit. Der Nucleolus ist in einzelne Stücke zerfallen. Ein Teil desselben kann in der Mitte des Kernes zurückbleiben, während die übrigen nicht ganz so dunkel sich färbenden Teilstücke sich am Rande des Keimbläschens sammeln. Die Umgrenzung des Kernes zeigt jetzt eine kugelförmige, ovale, mitunter auch etwas eingedrückte Form. Neben dem Keimbläschen sind in diesem letzten von mir beobachteten Stadium der Entwicklung Reste der Nährzellenkerne oder irgendwelche Dottersubstanzen im Eiplasma nicht vorhanden. Gerade dieses Fehlen der Dotterelemente glaube ich als einen Beweis dafür ansehen zu dürfen, daß die betreffenden Eizellen von dem Endstadium ihrer Entwicklung noch weit entfernt waren und ihnen noch eine bedeutende Volumenzunahme bevorstand. Für die letztere Annahme spricht vielleicht auch die Tatsache, daß die Zahl der in der Entwicklung weiter vorgeschrittenen Eier verhältnismäßig gering war. Ich möchte diesen Umstand besonders hervorheben, da nach

einer von HARTLAUB gezeichneten, die Gonade von *Euphysa aurata* darstellenden Abbildung (46, S. 83) bei dieser *Euphysora* sehr nahe stehenden Meduse die Zahl der entwickelten Eier verhältnismäßig groß, ihr Volumen im Verhältnis zu dem bei *Steenstrupia* beobachteten ziemlich gering zu sein scheint, auch die abgerundete Gestalt dieser Eier von der eigentümlich gelappten Form, wie ich sie bei *Steenstrupia* und *Euphysora* vorgefunden habe, nicht unwesentlich absticht. Die von HARTLAUB gemachte Beobachtung, daß Übergangsstadien zu den großen grobkörnigen Eiern nicht zu finden waren und die übrige Gonade bei *Euphysa* dadurch fast den Eindruck eines Hodens machte, dürfte dagegen gut mit der Tatsache in Einklang zu bringen sein, daß bei *Euphysora bigelowi* größere Komplexe noch ganz kleiner, unentwickelter Keimzellen in allen Teilen der Gonade zu finden sind.

**Hybocodon prolifer L. Agassiz. Ectopleura dumortieri v. Beneden.**

Von keiner Gruppe der Hydroiden sind wohl die Vorgänge der Oogenese so eingehend untersucht worden als bei derjenigen der Tubulariden, zu der auch, wie bereits L. AGASSIZ nachgewiesen hat, die Ammenpolypen der Medusen *Hybocodon prolifer* und *Ectopleura dumortieri* gehören. Seit CIAMICIANI'S Abhandlung über die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum* ALLMAN ist die Eibildung dieser Hydroidenart bereits von drei Autoren, BRAUER, LABBÉ, HARGITT, eingehender behandelt worden. Ähnliche ausführliche Beschreibungen liegen über die Oogenese von *Tubularia larynx*, *coronata*, *crocea* vor. Da die Berichte über diese einzelnen Gattungen in den Hauptpunkten ziemlich übereinstimmen, so ließen sich schon von vornherein bei den oben genannten Medusen ähnliche Erscheinungen während der Oogenese erwarten, wie sie in den Gonophoren der angeführten *Tubularia*-Polypen beobachtet worden sind.

Unter den neueren über *Hybocodon prolifer* vorliegenden Beschreibungen sind als besonders ausführlich die von BROWNE (13) und HARTLAUB (46, S. 98ff.) hervorzuheben. Von BROWNE stammt im besonderen die Mitteilung, daß außer der für *Hybocodon prolifer* besonders charakteristischen, schon längere Zeit bekannten Knospung von Tochtermedusen an den Tentakelbulben noch eine Entwicklung von Actinularlarven am Manubrium stattfindet, eine Erscheinung, die in neuester Zeit von PERKINS auch für die amerikanische Abart von *Hybocodon prolifer* festgestellt und auch bei andern *Hybocodon*-Arten, *Hybocodon christinae* Hartlaub, *Hybocodon amphipleurus* Haeckel, *Hybocodon grauidum* Linko beobachtet worden ist.

Die von mir untersuchten Exemplare von *Hybocodon prolifer* erhielt ich in Formol konserviert durch die Kgl. Biologische Anstalt in Helgoland. Sie waren am 18. Mai 1905 in der südlichen Nordsee<sup>1</sup> gefangen und besaßen eine Glockenhöhe von 2—2,5 mm. Ein etwas größeres, bei Roseoff gefangenes, in Chromessigsäure fixiertes Exemplar verdanke ich Herrn Prof. HARTLAUB.

Die meisten Medusen zeigten eine deutlich erkennbare, oft allerdings sehr ungleichmäßig entwickelte Gonade, an der in sehr vielen Fällen hervorgewölbte Eier und Embryonen in den verschiedensten Stufen der Entwicklung bis zum Actinulastadium zu sehen waren. An den Tentakelbulben, die allerdings nicht selten mehrere Tentakel trugen (vgl. HARTLAUB, Craspedote Medusen I. Tl. 1. Lfrg., S. 101) habe ich eine Proliferation von Medusen niemals beobachtet, ein Zeichen, daß, wie schon BROWNE bemerkt hat, mit dem Eintreten der Geschlechtsreife bei *Hybocodon prolifer* die Medusenknospung an den Tentakelbulben in den Hintergrund tritt.

Die von mir geschnittenen Exemplare erwiesen sich ausnahmslos als weiblich. Bei verschiedenen derselben fanden sich in der Gonade, von dem sehr dünnen Gonadenepithel bedeckt, große amöboide Eier, die, in ihrer Form denen von *Steenstrupia galanthus* sehr ähnlich, diese an Größe fast noch übertrafen. Die Anzahl der in ein und derselben Gonade ungefähr gleichzeitig zur vollen Entwicklung gelangenden Eier ist daher außerordentlich gering und übertrifft wohl kaum die Zahl zwei. An einem Manubrium fand ich außer einem bereits hervorgewölbten Ei keine weiteren Keimzellen vor, ein Zeichen, daß alle früher in der Gonade vorhandenen Oocyten diesem Ei, bzw. solchen, die sich schon vorher abgelöst hatten, zur Nahrung gedient hatten. Bei andern Exemplaren fanden sich in unmittelbarer Nähe eines sich entwickelnden großen Eies, zum Teil zwischen den Pseudopodien desselben, Lager junger Keimzellen, deren reichliche Aufnahme durch das Ei zu beobachten war. Bemerkenswert ist, im Gegensatz zu dem Befunde bei andern Medusen, daß hier die zu einem Komplex vereinigten Keimzellen fast alle genau auf der gleichen Entwicklungsstufe standen und sich nur ganz vereinzelt zwischen Oocyten von etwas vorgeschrittener Größe in der Entwicklung ganz zurückgebliebene befanden.

Die Keimzellen zeigten einen deutlich ausgeprägten, stark mit Eisen-hämatoxylin gefärbten Nucleolus, der meist kugelförmig, bei etwas größeren Zellen hin und wieder etwas in die Länge gestreckt war und

<sup>1</sup> 54° 8' N., 6° 23 1/2' O., NW von Juist, etwas N von Borkum Riff.



hier nicht selten hellere Flecke aufwies, mitunter auch einzelne dunkle Linien in seinem Innern erkennen ließ. Der Kerninhalt nahm im übrigen Orange G und Säurefuchsin in geringen Mengen auf und zeigte bei etwas herangewachsenen Keimzellen ein schwach hervortretendes Fadengerüst, welches vielfach um den Nucleolus einen schmalen, unfärbbaren Ring freiließ. Als Degenerationserscheinungen, die unter den Oocyten in der Nähe eines großen Eies hervortraten, möchte ich ein Undeutlichwerden der Zell- und Kernmembran, zum Teil auch ein stärkeres Hervortreten der chromatischen Kernbestandteile ansehen. Sehr typische Beispiele zeigten in dieser Hinsicht einzelne in nächster Nähe eines amöboiden Eies gelegene, etwas größere Kerne, die bei einer gänzlich farblosen Grundsubstanz ein in einzelne dicke Stränge aufgelöstes Fadengerüst und einen unregelmäßig gestalteten Nucleolus aufwiesen. Unter den sehr kleinen Oocyten fanden sich vereinzelt auch solche, die in der Bildung eines dunklen, peripherisch gelegenen Plasmaringes die ersten Anzeichen einer beginnenden Plasmolyse erkennen ließen.

Die von mir beobachteten großen amöboiden Eizellen befanden sich bereits sämtlich im Zustande der Vacuolisation, d. h. zeigten jene eigentümliche netzartige Struktur des Protoplasmas, welche als eine besondere Eigentümlichkeit der nahezu reifen Eier bereits bei verschiedenen Medusen erwähnt worden ist. In der feinmaschigen Beschaffenheit des Plasmanetzes, in der geringen Dicke der dieses Netz bildenden Stränge, ebenso wie in dem fast vollständigen Fehlen einer homogenen Schicht am Eirande (wie sie z. B. bei *Margelopsis* und *Steenstrupia* zu finden ist) glichen diese Eier in ganz hervorragender Weise denen von *Tubularia mesembryanthemum*, wie sie HARGITT<sup>1</sup> abgebildet hat.

Das gleiche gilt auch für die in den Eiern vorhandenen Pseudozellen. Das Aussehen dieser Gebilde, die an ihnen hervortretenden Degenerations- und Teilungserscheinungen, stimmten mit den bei verschiedenen *Tubularia*-Polypen beobachteten und beschriebenen in hervorragender Weise überein. Wie bei den genannten Hydroidpolypen, so behalten auch bei *Hybocodon prolifer* die Pseudozellen meist noch längere Zeit ihren früheren Zell- bzw. Kerncharakter bei, indem sie noch eine Kernmembran, nicht selten auch noch eine umgebende Plasmamasse besitzen, ferner in ihrem Innern einen Nucleolus erkennen lassen, der allerdings vielfach Abweichungen von seiner ursprünglichen Form zeigt. Ebenso ist auch das Fadengerüst des Kernes in seiner Beschaffenheit

<sup>1</sup> HARGITT, Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples. Mitteilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. XVI, Taf. XXI, Fig. 11.

stark verändert, insofern es jetzt reichlicher Eisenhämatoxylum aufnimmt, sich zu dickeren Strängen zusammenzieht, vielfach auch zu Tröpfchen zusammenfließt. Wie bei den *Tubularia*-Polypen, so tragen auch hier die an den Pseudozellen sich (allerdings nicht allzu häufig) vollziehenden Teilungserscheinungen durchaus noch den Charakter von Zellteilungen an sich und vollziehen sich stets auf amitotischem Wege. Das Ende des an den Pseudozellen sich vollziehenden Degenerationsprozesses besteht auch bei *Hybocodon prolifer* in ihrer Umwandlung zu einer mit Eisenhämatoxylum sich tief dunkel färbenden, nahezu homogenen Masse, die sich entweder noch eine Zeitlang in der sie umgebenden Vakuole erhalten oder in das Eiplasma übergehen kann. Neben den Pseudozellen fand ich in einzelnen größeren Eiern an der dem Manubrium zugekehrten Seite kugelförmige, ovale, mitunter auch unregelmäßig gestaltete Concremente, die ebenfalls Eisenhämatoxylum begierig aufnahmen und wohl Reste von Pseudozellen darstellen.

Nachdem die Eier ihr Wachstum beendet und genügend Reservestoffe in sich aufgespeichert haben, erfolgt auch bei *Hybocodon* eine Einziehung ihrer Pseudopodien. Sie wölben sich jetzt aus der Gonade hervor, bleiben aber noch während ihrer weiteren Entwicklung mit derselben in Verbindung. Bei der Hervorwölbung der Eier zerreißt das sie bisher bedeckende dünne Gonadenepithel, umhüllt sie jedoch noch eine Zeitlang in ihrem unteren Teile.

Über das Verhalten des Keimbläschens während der Wachstumserscheinungen des Eies kann ich nur berichten, daß sich auch hier der Eikern allmählich der Oberfläche nähert, und daß er sich ziemlich lange erhält. Wenigstens glaube ich ihn noch an einem bereits hervorgewölbten Ei als einen kugelförmigen Körper mit deutlich erkennbarer Kernmembran, tief dunkel gefärbtem exzentrisch gelegenen Nucleolus und körnigem Inhalt (Größe etwa  $17\ \mu$ ) bemerkt zu haben. (Die Formolkonservierung des betreffenden Präparates erschwerte allerdings eine genaue Feststellung nicht unwesentlich, auch war auffallend, daß der betreffende Kern nicht in unmittelbarer Nähe der Eiperipherie gelegen war.) Später erfolgt auch bei *Hybocodon* eine völlige Auflösung des Keimbläschens. So ließ sich an einem weiter vorgeschrittenen Ei ein Kern nicht mehr beobachten, dagegen deutete hier eine Protoplasmaverdichtung an der dem Manubrium abgewandten Seite und das Vorhandensein von kleinen Chromatinteilen an dieser Stelle darauf hin, daß sich die Ausstoßung des ersten Richtungskörpers vorbereitete. Die Richtungskörper selbst habe ich niemals beobachten können, ebensowenig auch Befruchtungsvorgänge, dagegen, wie schon oben

erwähnt, Larven in den verschiedensten Stadien der Entwicklung an den Manubrien vorgefunden.

---

Von *Ectopleura dumortieri* standen mir leider nur wenige weibliche Exemplare mit sehr gering entwickelter Gonade zur Verfügung. ‡ Die betreffenden Medusen, die ich teils in Formol, teils in Pikrinessigsäure konserviert von der Biologischen Anstalt in Helgoland erhielt, waren im November in der südöstlichen Nordsee gefangen und besaßen eine Glockenhöhe von kaum 2 mm. Auffällig war an ihnen die unregelmäßige Entwicklung der Geschlechtszellen, die an ganz distinkten Stellen des Manubriums begonnen hatte. Das eine etwas weiter entwickelte Exemplar zeigte zahlreiche Oocyten eng aneinander gepreßt, auf frühen Stadien der Entwicklung stehend, von ähnlichem Aussehen wie bei *Steenstrupia*. Unter den größeren von ihnen sah man verschiedene mit jenem breiten farblosen Ring um den Nucleolus, dessen Auftreten bei verschiedenen Medusen bereits als das erste Zeichen einer beginnenden Zelldegeneration angesehen werden mußte. An andern Oocyten wieder traten plasmolytische Erscheinungen hervor. Es bildet sich also auch hier nur ein geringer Teil der Oocyten auf Kosten der übrigen zu Eiern aus, auf deren Zahl und Größe der Entwicklungszustand des vorliegenden Materiales allerdings noch keine Schlüsse zuließ.

#### Zusammenfassung.

Bei einem Rückblick auf die gewonnenen Ergebnisse erscheint mir vor allem das eine bemerkenswert, daß bei allen behandelten Medusen das Ei ein Verschmelzungsprodukt<sup>1</sup> zahlreicher Oocyten darstellt, bzw. sein Wachstum durch Assimilation andrer ihm anfangs vollständig gleichwertiger Zellen der Gonade erfolgt.

Mit dieser Entstehungsweise hängt zunächst die Tatsache aufs engste zusammen, daß man zwei Typen der Eibildung unterscheiden kann, die, an und für sich ziemlich scharf voneinander getrennt, der vermittelnden Übergänge wohl nicht ganz entbehren. Entweder gelangen in der Gonade zahlreiche Eier zur vollen Ausbildung, welche, von verhältnismäßig geringer Größe, während der ganzen Zeit ihrer Entwicklung eine abgerundete, von der Kugel- oder Ovalform nur wenig abweichende Gestalt zeigen. Im andern Falle vermögen von den zahlreichen vorhandenen Ureiern nur wenige die Entwicklung zur fertigen Eizelle zu beenden, und diese nehmen dann

---

<sup>1</sup> Vgl. DOFLEIN (20, S. 71).

unter Erlangung einer bedeutenden Größe jene eigentümlich gelappte, zuerst an *Hydra* beobachtete Gestalt an, die ihnen, um mit LAMBÉ zu reden, das Aussehen einer riesenhaften Amöbe verleiht (une sorte d'amibe gigantesque 57, S. 11).

Der erstere Typus, bei den hier untersuchten Medusen vorgefunden bei *Cladonema radiatum*, scheint, soweit darüber Beschreibungen und Abbildungen vorliegen, bei den Anthomedusenfamilien der Tiariden und Margeliden weit verbreitet zu sein. Der zweite Typus, unter den Medusen bereits seit längerer Zeit von *Amalthaea*<sup>1</sup>, neuerdings von *Pennaria cavolinii* und *tiarella*, sowie *Stenstrupia galeanthus* beobachtet, außerdem von den Eiern zahlreicher Hydroiden aus den Gattungen *Hydra*, *Corymorpha*, *Tubularia* bekannt, erwies sich an den hier besprochenen Medusen vorhanden bei *Margelopsis haeckeli*, *Euphysora bigelowi*, *Hybocodon prolifer* und scheint demnach bei den Codoniden sehr häufig, vielleicht überwiegend zu sein.

Als ein Beispiel dafür, daß beide Arten der Eibildung bei nahe verwandten Species vorkommen können, ist schon oben die *Euphysora bigelowi* sehr nahe stehende *Euphysa aurata* angeführt worden, obwohl es nicht feststeht, ob die von HARTLAUB hier beobachteten verhältnismäßig zahlreichen, aber kleinen Eier ihre Entwicklung schon nahezu abgeschlossen hatten, oder noch eine Vereinigung einzelner Oocyten bevorstand. (Für ein vorgeschrittenes Entwicklungsstadium spricht allerdings das Vorhandensein von Dotterkörnern in den Eizellen). — Eine gewisse Sonderstellung muß in dieser Hinsicht auch *Eleutheria dichotoma* eingeräumt werden, die ich bezüglich der Größenordnung und Form ihrer Eier mit *Cladonema* zusammenstellen möchte, während die ziemlich unbedeutende Zahl ihrer Eizellen wohl der durch die Raumbeschränkung hervorgerufenen Reduktion der Keimzellenentwicklung zuzuschreiben ist.

Über die erste Ursprungsstätte der Eizellen konnte außer bei *Cladonema* und *Eleutheria*, wo die ectodermale Abkunft der Keimzellen mit Sicherheit nachgewiesen wurde, keine Auskunft gegeben werden, da bei den meisten Arten nur bereits abgelöste Medusen

<sup>1</sup> Gegenüber der Bemerkung HAECKELS, daß bei *Amalthaea amabilis* und *A. sarsii* die Eier gleich Amöben auf der Magenoberfläche umherkriechen, möchte ich anführen, daß nach meinen Beobachtungen an den hier behandelten Medusen diese amöboide Gestalt, weil durch die Ernährung bedingt, stets nur solange beibehalten wird, als das Ei subepithelial liegt, nach Hervortreten des Eies aus der Gonade jedoch einer mehr oder weniger kugelförmigen Platz macht.



für die Untersuchung zur Verfügung standen. Aus demselben Grunde konnten auch Beobachtungen über die Vermehrung der Keimzellen nicht gemacht werden, da das Fehlen von Mitosen in den Gonaden sämtlicher Medusen, außer bei *Margelopsis* und *Eleutheria*, auf eine sehr frühe Beendigung der Keimzellenvermehrung schließen läßt. Von einer amitotischen Teilung freiliegender Oocyten, wie sie LABBÉ bei *Tubularia* und *Myriothele* beobachtet hat, habe ich außer bei solchen Zellen, die bereits in Plasmolyse eingetreten waren, nichts bemerkt, möchte auch das Vorhandensein mehrerer Nucleolen in ein und demselben Zellkern, oder mehrerer Kerne in derselben Oocyte, wie man es vereinzelt bemerkt, nicht in diesem Sinne deuten.

Von den inneren Entwicklungsvorgängen des Eies seien zunächst die sich am Keimbläschen vollziehenden Veränderungen erwähnt. Sie stimmen bei den einzelnen behandelten Arten in vieler Hinsicht überein und verlaufen im allgemeinen in den von BRAUER bei *Hydra* beobachteten Phasen. Zunächst kann man an jungen Keimbläschen stets jene vier von BRAUER (II, S. 181) erwähnten Teile unterscheiden: »eine Membran, ein Fadenwerk, das aus einer achromatischen Grundmasse und aus Chromatinkörnern, die in diese eingelagert sind, sich zusammensetzt, ein großer Nucleolus und ein sich wenig färbender Kernsaft«. Als ein weit verbreitetes, wenn nicht allgemein gültiges Zeichen dafür, daß der Kern einer Keimzelle seine Entwicklung zum Eikern begonnen hat, muß ferner eine Volumenzunahme desselben, eine zeitweilige Abnahme der Affinität seines Nucleolus zu Eisenhämatoxylin, sowie ein deutlicheres Hervortreten seines Fadengerüstes angesehen werden. Diese stark ausgeprägte Fadenstruktur scheint in manchen Fällen von dem Keimbläschen während der ganzen Dauer seines Bestehens beibehalten zu werden (*Margelopsis*). In andern Fällen gewinnt das Innere des Keimbläschens bald ein sehr fein granuliertes Aussehen (*Steenstrupia*, *Eleutheria*), wobei allerdings in der Anordnung dieser Körnchen eine gewisse netzartige Struktur ausgeprägt sein kann (es tritt also nach RÖHDE [69, S. 670] eine Verengerung des Plastingerüstes im Keimbläschen ein). Die Beobachtung, daß sich in diesem Stadium das Chromatin nach der Gegend des großen Nucleolus konzentriert, wie BRAUER von *Hydra* berichtet, habe ich nicht gemacht, dasselbe vielmehr in kaum sichtbarer Feinheit überall im Kern verteilt gefunden oder einzelne größere Chromatinpartikel in der Nähe des Kernrandes bemerkt (*Steenstrupia*). Gleichzeitig mit der Änderung der Plasmastruktur geht im Keimbläschen häufig noch insofern eine Veränderung vor sich, als der

Nucleolus in eine Anzahl mit Eisenhämatoxylin sich mehr oder weniger dunkel färbender Teile zerfällt, unter denen sich einer aber stets durch besondere Größe vor den andern als Hauptnucleolus auszeichnet. Eine wesentliche Vermehrung der Nucleolarsubstanz, wie sie BRAUER von *Hydra*, WULFERT von *Gonothyraca loveni*, MORGENSTERN von *Cordylophora lacustris* berichtet, ist mir dabei nicht aufgefallen. In bezug auf seine äußere Gestalt ist der Kern in diesem Zustande häufig stark abgeplattet, wobei der Hauptnucleolus eine exzentrische Lage einnimmt. Als eine allgemein vorkommende Erscheinung muß ferner das Wandern des Keimbläschens nach der Peripherie angesehen werden. Ebenso darf eine mehr oder weniger vollständige Auflösung des Kernes kurz vor den Reifungsteilungen des Eies, wenn man die an den verschiedensten Tierklassen, im besonderen auch die bei zahlreichen Hydroiden gemachten Erfahrungen berücksichtigt, auch für die hier behandelten Medusen angenommen werden, wenn auch diese Rückbildung, weil zum Teil wohl erst nach dem Austritt der Eier aus der Gonade erfolgend, sich nicht in allen Fällen nachweisen ließ.

Die Art und Weise, wie die Auflösung des Keimbläschens sich vollzieht, scheint bei den einzelnen Hydroidenarten nicht unwesentlich verschieden zu sein. Bei *Clava squamata* z. B. bleibt nach HARM (36, S. 135) von dem Kern noch ein Rest, bestehend aus Kernsaft und Achromatin, bis zum Auftreten der ersten Richtungsspindel übrig. In andern Fällen, z. B. bei *Eudendrium racemosum*, *Pennaria tiarella* und *cavolinii*, *Parypha crocea*, ist eine gänzliche Auflösung des Kernes, ein zeitweiliges vollständiges Verschwinden seiner Bestandteile im Cytoplasma beobachtet worden. Diese letztere Eigenschaft habe ich bei *Margelopsis haeckeli* und *Hybocodon prolifer* gefunden; auch bei *Eleutheria dichotoma* in einem die erste Richtungsspindel zeigenden Ei neben dieser irgendwelche Andeutungen von Kernresten nicht bemerkt. Die betreffende Richtungsspindel, die einzige, welche ich mit absoluter Sicherheit habe beobachten können, zeigte in der Anordnung ihrer deutlich hervortretenden Fasern jene bereits bei den verschiedensten Tierarten (*Ascaris*, *Sagitta*, *Ascidia*, *Hydra*, *Clava squamata*, *Cordylophora lacustris*) bekannte tonnenförmige Gestalt. Den sich nach den Reifungsteilungen bildenden Eikern, kenntlich an dem Fehlen eines Nucleolus und an der »bis zur Unkenntlichkeit« (BRAUER 11, S. 185) feinen Verteilung seines Chromatins, habe ich bei *Margelopsis* beobachten können.

In bezug auf die Umwandlungserscheinungen, die sich im Eiplasma vollziehen, konnten auch bei sämtlichen hier besprochenen Medusen

jene zwei Stadien unterschieden werden, die schon von Eiern der verschiedensten Tierarten bekannt sind. Im ersten Stadium zeigt das Ooplasma eine fast homogene, bzw. äußerst fein granulierte Beschaffenheit, während im zweiten deutlich sichtbare Vacuolen in ihm hervortreten. Die Zeit, in welcher sich der meist sehr allmähliche Übergang zu dem zweiten vacuolisierten Zustand vollzieht, kann mit der Degeneration des Keimbläschens zusammenfallen (*Margelopsis*), liegt im allgemeinen aber wesentlich früher. Anzahl und Form der Vacuolen sind bei den einzelnen Arten außerordentlich verschieden. Während sie mitunter klein und wenig zahlreich sind, verleihen sie im andern Falle durch ihre Größe und Menge dem Eiplasma eine netzartige Struktur, deren Aussehen je nach der Größe der Maschen und der Dicke der dieselben bildenden Stränge wiederum sehr zahlreiche Abstufungen zeigt. Nicht selten findet auch eine Scheidung in ein dichtes vacuolenfreies Exoplasma und ein vacuolenreiches Endoplasma statt. Besonders wichtig ist, daß allgemein mit der Vacuolisierung auch das Auftreten der Dotterelemente beginnt.

Da die Bildung dieser Dottersubstanzen aufs engste mit der Ernährung der Eier zusammenhängt, sei diese hier näher besprochen. Daß die Ernährung bei allen hier behandelten Medusen hauptsächlich durch Assimilation andrer Gonadenzellen erfolgt, ist bereits im Anfang der Zusammenfassung erwähnt worden, ebenso die an und für sich schwer entscheidbare Frage nach der Natur der aufgenommenen Nährzellen dort bereits dahin beantwortet worden, daß eine Scheidung zwischen Ei- und Nährzellen anfangs nicht besteht, diese vielmehr zunächst vollständig gleichwertig sind und erst sekundär gewisse Umstände, die Lage in der Gonade, bei einzelnen Medusen (*Margelopsis*, *Eleutheria*) vielleicht auch die frühere oder spätere Zeit des Auftretens der einzelnen Keimzelle oder auch ein größerer oder geringerer Grad von Widerstandskraft gegen äußere Einflüsse dafür entscheidend werden, welcher Oocytenkern zum Keimbläschen wird und die übrigen Kerne zu unterdrücken vermag. Als einen Beweis hierfür möchte ich noch besonders die Tatsache anführen, daß nicht nur ganz unentwickelte Oocyten, sondern auch solche, welche die Entwicklung zum Ei bereits begonnen haben, von dem Eikörper assimiliert werden, bzw. miteinander zu einem Ei verschmelzen<sup>1</sup>. LABBÉ hat den Gedanken, daß das Ei,

<sup>1</sup> Interessant ist in dieser Hinsicht, daß BRAUER bei *Tubularia mesembryanthum* in einem Falle ein fast reifes Ei mit zwei Keimbläschen beobachtet hat (12, S. 560, Taf. XXXIII, Fig. 8).

wiewohl eine einheitliche Zelle, ein Verschmelzungsprodukt gleichwertiger Zellen sei, dadurch ausgedrückt, daß er es eine »plasmodiale«<sup>1</sup> Bildung nennt. Ich erkenne die Berechtigung dieses Ausdruckes durchaus an, möchte ihn aber nicht ohne weiteres annehmen, da er mir für die Bezeichnung der verschiedenartigen Prozesse, die bei dem Wachstum der Eier bei den einzelnen Medusen mitwirken, nicht umfassend genug erscheint. LABBÉ'S Bezeichnung hat jedoch in der Beziehung eine gewisse Anwendbarkeit auf die hier besprochenen Verhältnisse, als sie eine Negierung der früher vielfach (BALFOUR, NUSSBAUM) vertretenen Ansicht in sich schließt, als ob die Aufnahme der Nährzellen ein amöboides Fressen oder eine Phagocytose, d. h. eine Einverleibung der Nährzellen in den Eikörper zum Zweck einer intracellulären Verdauung sei. Mag eine solche Phagocytose bei einigen Cölenteraten, z. B. bei *Pennaria tiarella* (HARGITT 35, S. 485), *Sycandra raphanus* (GÖRICH 25, S. 525) vorkommen, bei den hier behandelten Medusen ist sie ebenso wenig die Regel als bei den *Tubularia*-Hydroiden. Kommt auch bei einzelnen dieser Medusen, häufiger bei *Margelopsis haeckeli*, sehr selten bei *Hybocodon prolifer* und *Steenstrupia galanthus*, eine Aufnahme ganzer, mehr oder minder stark degenerierter Nährzellen in den Eikörper vor, so geschieht sie hier meistens nicht zum Zweck sofortiger Auflösung, sondern zwecks Aufspeicherung derselben als Dottersubstanzen. In den weitaus meisten Fällen erfolgt dagegen überhaupt keine Inkorporierung der Nährzelle, sondern eine einfache Angliederung ihrer plasmatischen Substanz an das Eiplasma entweder unter vorheriger völliger Auflösung ihres Kernes (*Eleutheria*) oder unter Einverleibung desselben als »Pseudozelle« in den Eikörper.

Die Art und Weise der Nährzellenassimilation wird dadurch für die Bildung der Dotterelemente im Ei ein wichtiger Faktor. Findet bei einer Art stets eine gänzliche Auflösung des Nährzellkernes vor völliger Verschmelzung von Ei und Nährzelle statt, so kommt es hier nur zur Bildung von Dotterkörnern, d. h. Dotterelementen von meist kugelige Gestalt und geringer Größe, die cytoplasmatischen Ursprunges sind, also vom Ei selbst ausgeschieden werden. Werden dagegen Nährzellkerne oder Nährzellen als Ganzes aufgenommen, so werden diese in

<sup>1</sup> LABBÉ setzt hier das Wort Plasmodium an Stelle des häufiger angewandten Syncytium mit der Begründung (57, S. 6, Anm. 2): « Dans le plasmodium, qui est une formation secondaire, il y a plusieurs noyaux, parce que les cloisons cellulaires qui séparaient ces noyaux se sont résorbées. Dans le syncytium, qui est une formation primitive, les noyaux proviennent d'un noyau unique, il n'y a jamais eu de cloisons cellulaires, ... ».



der Regel<sup>1</sup> zu Pseudozellen, d. h. dotterartigen Gebilden, die, meist durch ziemlich bedeutende Größe ausgezeichnet, mehr oder weniger ihren ursprünglichen Kerncharakter erkennen lassen. Sie durchlaufen innerhalb des Eies eine regressive Metamorphose, deren Ziel ihre Überführung in eine homogene, flüssigkeitstropfenähnliche Masse ist, so daß damit Dotterkörner und Pseudozellen, die in ihrer physiologischen Bedeutung als Reservestoffe des Eies einander durchaus analog sind, sich auch in ihrer inneren Beschaffenheit nahekomen (wie ich auch bei *Steenstrupia galanthus*, wo Dotterkörner und Pseudozellen nebeneinander vorkommen, einen genetischen Zusammenhang zwischen beiden, bzw. eine Vermehrung der Pseudozellensubstanz durch cytoplasmatische Produkte nicht für ausgeschlossen halte). Für das Aussehen der Pseudozellen bei den einzelnen Medusenarten ist besonders der Umstand von Bedeutung, ob ihre Aufnahme durch das Ei in einem frühen oder späten Degenerationsstadium erfolgt. Im ersten Falle kann man an ihnen eine bunte Mannigfaltigkeit von Degenerationserscheinungen beobachten, im zweiten Falle haben sie eine ziemlich gleichmäßige, hyaline Beschaffenheit.

Um eine Übersicht über diese Verhältnisse, zugleich auch über die Eibildung und Plasmabeschaffenheit der einzelnen Arten zu geben, diene die nebenstehende Zusammenstellung:

Die Tabelle, deren Mannigfaltigkeit in bezug auf die für die einzelnen Arten verzeichneten Eigenschaften noch wesentlich erhöht worden wäre, wenn dabei die Ernährungsvorgänge der Eier nähere Berücksichtigung gefunden hätten, zeigt wohl am besten, daß Gesichtspunkte für die Systematik aus dem Studium der oogenetischen Vorgänge und der Eibeschaffenheit kaum gewonnen werden können, und daß man sich bei Beurteilung der hier behandelten Verhältnisse vor Analogieschlüssen von einer Art auf eine nahe verwandte hüten muß<sup>2</sup>.

Zum Schluß soll noch kurz auf die Frage eingegangen werden, welche Faktoren bei den hier besprochenen oogenetischen Vorgängen zusammenwirken und im besonderen bei den Assimilationsprozessen des Eies tätig sind. Die diesbezüglichen Verhältnisse sind bereits von LABBÉ etwas näher untersucht worden, der gemäß seiner Ansicht, daß

<sup>1</sup> Eine Ausnahme ist *Pennaria tiarella*, wo nach den Darstellungen von SMALLWOOD (72) und HARGITT (35) eine rasche Auflösung der Nährzellkerne im Ei stattzufinden scheint.

<sup>2</sup> Ein typisches Beispiel bilden in dieser Hinsicht *Pennaria tiarella* und *P. cavolinii*, von denen die erstere nach HARGITT (35, S. 485) die Nährzellen ganz in sich aufnimmt, während sie die zweite in verflüssigtem Zustande »einsaugt«.

|  |  |   |
|--|--|---|
| Eier klein,<br>nicht<br>amöboid.<br>Eizahl im<br>Verhältnis<br>zur Oo-<br>cytenzahl<br>bedeu-<br>tend. | 1) <i>Cladonema radiatum</i> :   | Ooplasma<br>enthalt wenig<br>Vacuolen.                            |
|  | Dotterbildung gering.  |   |
|  | 2) <i>Eleutheria dichotoma</i> :   |   |
|  | Scheidung in Exo- und Endoplasma<br>nicht vorhanden.   |   |
|  | Fasern des Plasmanetzes sehr fein.   |   |
|  | Zahlreiche kleine Dotterkörner (ähnlich<br><i>Pennaria cavolinii</i> ).  |   |
|  | 3) <i>Stenstrupia galanthus</i> :  |   |
|  | Exoplasma ziemlich breit, das Keim-<br>bläschen umschließend.  |   |
|  | Fasern des Plasmanetzes fein, Maschen<br>groß.   |   |
|  | Zahlreiche Pseudozellen in stark dege-<br>neriertem Zustande, daneben Dotter-<br>körner.   | Ooplasma be-<br>sitzt netz-<br>förmige<br>Struktur                |
|  | 4) <i>Margelopsis haeckli</i> :  |   |
|  | Exoplasma ziemlich breit,  |   |
| Eier groß,<br>amöboid,<br>Eizahl ge-<br>ring   | Plasmanetz ziemlich engmaschig, Netz-<br>fasern breit, unregelmäßig.   | Ooplasma<br>zeigt<br>Scheidung<br>in Exo-<br>und Endo-<br>plasma. |
|  | Pseudozellen sämtlich in stark degene-<br>riertem Zustand.   |   |
|  | 5) <i>Hybocodon prolifer</i> :   |   |
|  | Exoplasma schmal, Netzwerk sehr eng-<br>maschig.   |   |
|  | Pseudozellen in den verschiedensten De-<br>generationsstadien, zum Teil amitotische<br>Teilungen zeigend.                                  |   |
|  | (Analog: <i>Tubularia mesembryanthemum</i> ,<br><i>T. larynx</i> , <i>T. coronata</i> , <i>T. crocea</i> ,<br><i>Myriothela phrygia</i> .) |   |
|  | 6) <i>Euphyrsora bigelowi</i> ?  |   |

bei *Tubularia* und *Myriothela* das Ei von einer Plasmodiumbildung, einem Zusammenfließen einzelner Oocyten seinen Ausgang nehme, für den Anfang der Eibildung jenen Prozessen chemotaktischer Art eine besondere Bedeutung beimißt, welche man gewöhnlich mit dem Namen Cytotaxis<sup>1</sup> bezeichnet und die zuerst von Roux bei der Wiedervereinigung getrennter Blastomeren des Froscheies beobachtet worden sind. Ob ähnliche Erscheinungen auch bei den hier behandelten Mollusken zutage treten, vermag ich nicht zu entscheiden, da mir Beobachtungen am lebenden Material fast gänzlich fehlen; halte jedoch ihr Vorkommen, da aktive amöboide Bewegungen von Oocyten an Cölenteraten verschied-

<sup>1</sup> Nach LABBÉ Adelphotaxis (adelphotactisme) (57, S. 28).

dentlich beobachtet worden sind, nach dem Bau der Gonaden bei einigen Arten, z. B. *Margelopsis*, *Euphysora*, *Cladonema*, für durchaus wahrscheinlich, während es bei andern, z. B. bei *Eleutheria*, infolge der zusammengedrängten Lage der Eier ausgeschlossen sein dürfte. Daß chemische Reize wie bei den eben erwähnten Vorgängen, überhaupt bei den Assimilationsprozessen der Eier eine bedeutende Rolle spielen, ist jedenfalls mit Bestimmtheit anzunehmen. Chemische Einflüsse, vielleicht, wie HARGITT (bezüglich *Pennaria cavolinii*) meint, Fermentwirkungen von seiten des Eies sind wahrscheinlich auch die Veranlassung jener Kerndegenerationen, die sich bei *Eleutheria* und ähnlich auch bei *Steenstrupia* in den eine heranwachsende Eizelle umgebenden Oocyten bemerkbar machen, obwohl auch mechanische, z. B. Druckwirkungen (deren Einfluß auf diese Verhältnisse allerdings LABBÉ bezüglich *Myriothela* und *Tubularia* verneint) oder Ernährungsvorgänge vom Entoderm aus hierbei tätig sein können. Gänzlich unaufgeklärt ist auch noch jene im vorstehenden häufig erwähnte Erscheinung der Plasmolyse, bei welcher ganze Zellkomplexe oder einzelne Zellen scheinbar ohne jede äußere Ursache in Degeneration bzw. Auflösung übergehen, um später dem Ei Bildungsmaterial zu liefern. Der Vorgang verdient ein besonderes Interesse aus dem Grunde, da er nicht nur in den Gonaden von Hydroiden weit verbreitet ist, sich z. B. außer bei *Myriothela* und *Tubularia* (wo ihn LABBÉ zuerst entdeckt hat) auch bei *Margelopsis*, *Eleutheria*, *Steenstrupia*, *Hybocodon*, *Ectopleura* vorfindet, sondern ähnliche Erscheinungen auch bei gewissen pathologischen Prozessen des Menschen, z. B. in Sarcomen und Epitheliomen auftreten. Sucht man überhaupt nach Analogien zu jenen Kern- und Zelldegenerationen, denen bei den hier besprochenen oogenetischen Vorgängen eine so hervorragende Bedeutung zukommt, so findet man solche in nicht geringer Anzahl außer bei Krankheitsprozessen in verdauenden Epithelien<sup>1</sup>, in Drüsenzellen z. B. Milchdrüsenzellen<sup>2</sup>, besonders aber in den Genitalorganen sehr verschiedener, zum Teil hochentwickelter Tierarten (in der Cloake von *Triton*<sup>3</sup>, im Hoden von

<sup>1</sup> Vgl. LUKJANOW, Beiträge zur Morphologie der Zelle: Über die epithelialen Gebilde der Magenschleimhaut bei *Salamandra maculosa*. Arch. f. Anat. u. Phys. 1887. Suppl., dazu PLATNER, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII, 1889; ferner M. HEIDENHAIN, Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Cloake. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV, 1890, S. 256 ff.

<sup>2</sup> NISSEN, Über das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen während deren Absonderung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXVI, 1886.

<sup>3</sup> M. HEIDENHAIN, Beiträge zur Kenntnis und Histologie der Cloake und

*Salamandra maculosa*<sup>1</sup>, in den GRAAFSchen Follikeln gewisser Säugetiere<sup>2</sup>).

Interessant ist noch, daß mächtige amöboide Riesenzellen, also ähnliche Gebilde, wie wir sie in den Eiern gewisser Medusen kennen gelernt haben, auch bei der Eientwicklung einzelner Säugetierarten eine wichtige Rolle spielen. Ich verweise hier auf die in der Eikammer von Feldmäusen vorhandenen, neuerdings von DISSE<sup>3</sup> genauer beschriebenen »Macrophagen«. Die betreffenden Zellen ähneln (abgesehen von Kern- und Plasmastruktur) den hier besprochenen amöboiden Eiern außerordentlich, sowohl in ihrem Aussehen<sup>4</sup> als auch in ihren phagocytären Eigenschaften; und man muß bei Vergleichung ihrer Tätigkeit mit den hier beschriebenen Vorgängen unwillkürlich an eine durchgeführte Arbeitsteilung denken, insofern diese vom mütterlichen Organismus gebildeten Riesenzellen durch Arrosion der Blutbahnen, durch Resorption von Decidua- und Blutzellen und der in der Eikammerwandung gebildeten Symplasmen dem sich entwickelnden Ei die Nahrungsstoffe herbeischaffen und vorbereiten, ihm also einen Teil der Funktionen abnehmen, welche das Medusenei vermöge seiner amöboiden Fortsätze selbst ausführt.

Altona, im Juli 1907.

### Literaturverzeichnis.

1. M. ADERS, Beiträge zur Kenntnis der Fortpflanzung und der männlichen Genitalorgane bei den Cölenteraten. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.
2. L. AGASSIZ, Contributions to the natural history of the United States of America. 2. Mon. Vol. IV. Boston 1862.
3. K. A. ALLEN, Contribution to the development of Parypha Crocea. Biol. Bull. Boston. Vol. I. 1900.

ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV, 1890.

<sup>1</sup> HERMANN, Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV, 1889. — L. DRÜNER, Beiträge zur Kern- und Zelldegeneration und ihrer Ursache. Jen. Zeitschr. für Natw. Bd. XXVIII, 1894.

<sup>2</sup> W. FLEMMING, Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugetiereiern beim Untergang GRAAFscher Follikel. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abt. Jahrg. 1885.

<sup>3</sup> J. DISSE, Die Eikammer bei der Feldmaus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXVIII, 1906.

<sup>4</sup> Vgl. die von DISSE gelieferte Abbildung Taf. XV, Fig. 7 mit der hier gegebenen Fig. 20.



4. G. J. ALLMAN, A Monograph of the Gymnoblæstie or Tubularian Hydroids. Ray Society. London 1871.
5. BALBIANI et HENNEGUY, Sur la signification physiologique de la division cellulaire directe. Compt. rend. de l'Ac. d. Sc. Bd. CXXIII. 1896.
6. F. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. 2 Bde. Jena 1880.
7. R. S. BERGH, Studien über die erste Entwicklung des Eies von *Gonothyraea loveni*. Morph. Jahrb. Bd. V. 1879.
8. W. BERGMANN, Untersuchungen über die Eibildung bei Anneliden und Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1903.
9. J. BLOCHMANN, Über direkte Kernteilung in der Embryonalhülle der Skorpione. Zool. Jahrb. Bd. X. 1885.
10. TH. BOVERI, Zellenstudien. Heft I—V. Jena.
11. A. BRAUER, Über die Entwicklung von *Hydra*. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
12. — Über die Entstehung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum*. Diese Zeitschr. Bd. LII. 1891.
13. E. F. BROWNE, British Hydroids and Medusae. Proc. of the Zool. Soc. of London 1896.
14. — Fauna and Flora of Valencia Harbour, Ireland. Proc. of the Royal Irish Academy. 3 Ser. Vol. V. 1898—1900.
15. J. CIAMICIAN, Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden. Diese Zeitschr. Bd. XXX. 1878.
16. — Über den feineren Bau und die Entwicklung von *Tubularia mesembryanthemum*. Diese Zeitschr. Bd. XXXII. 1879.
17. R. E. CLAPARÈDE, Beiträge zur Kenntnis der *Eleutheria dichotoma*. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere. Leipzig 1863.
18. CONANT, The Cubomedusae. Mem. from the Biol. Lab. of the John Hopk. University. Baltimore 1900.
19. DELAGES-HÉROUARD, Traité de Zoologie Concrète. Les Coelentérés. Paris 1901.
20. Th. DOFLEIN, Die Eibildung bei *Tubularia*. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.
21. FRENZEL, Die nucleoläre Kernhalbierung. Biol. Centralbl. 1891.
22. K. FIEDLER, Über Ei- und Samenbildung bei *Spongilla fluviatilis*. Diese Zeitschr. Bd. XLVII. 1888.
23. A. GOETTE, Über die Entwicklung der Hydromedusen. Zool. Anz. Bd. XXVII 1904.
24. W. GÖRICH, Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Cölenteraten. Zool. Anz. Bd. XXVII. 1904.
25. — Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Cölenteraten nebst Bemerkungen über die Oogenese der ersteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.
26. G. GRÖNBERG, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Tubularia*. Zool. Jahrb. Bd. XI. 1898.
27. K. GRÜNBERG, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.
28. R. T. GÜNTHER, On the Structure and Affinities of *Mnestra parasitica*. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1904.

29. E. HAECKEL, System der Medusen. Jena 1879.
30. V. HAECKER, Das Keimbläschen, seine Elemente und Lagebeziehungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLI. 1893.
31. O. HAMANN, Die Urkeimzellen im Tierreich und ihre Bedeutung. Jen. Zeitschr. f. Natw. Bd. XXI. 1887.
32. CHAS. W. HARGITT, A Contribution to the Natural History and Development of Pennaria tiarella Mc. Cr. Amer. Nat. Bd. XXXIV. 1900.
33. — Notes on some Hydromedusae from the Bay of Naples. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. XVI. 1903/04.
34. — The Early Development of Eudendrium. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ont. Bd. XX. 1904.
35. — The Early Development of Pennaria tiarella Mc. Cr. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XVIII. 1903.
36. K. HARM, Die Entwicklungsgeschichte von Clava squamata. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1903.
37. CL. HARTLAUB, Beobachtungen über die Entstehung der Sexualzellen bei Obelia. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1885.
38. — Über den Bau der Eleutheria Quatref. Zool. Anz. Jahrg. IX. 1886.
39. — Zur Kenntnis der Cladonemiden. Zool. Anz. Jahrg. X. 1887.
40. — Zur Kenntnis der Anthomedusen. Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wisschftn. zu Göttingen 1892.
41. — Die Cölenteraten Helgolands. Wissensch. Meer.-Unt. Neue Folge. Bd. I. Heft 1. 1896.
42. — Die Hydromedusen Helgolands. Wissensch. Meer.-Unt. N. F. Bd. II. Heft 1. 1897.
43. — Zur Kenntnis der Gattungen Margelopsis und Nemopsis. Nachr. d. Kgl. Ges. d. Wiss. z. Göttingen. Math.-phys. Klasse. 1899.
44. — Bericht über eine zoologische Studienreise nach Frankreich, Großbritannien und Norwegen, ausgeführt im Frühjahr 1902. Wiss. Meer.-Unt. N. F. Bd. V. Abt. Helgoland. 1904.
45. — Referat über: »Dendy, On a free swimming Hydroid of Pelagohydra mirabilis« (Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLVI. 1902). Biol. Centralbl. Jahrg. X. 1903.
46. — Craspedote Medusen. 1. Tl. 1. Lfrg. Codoniden und Cladonemiden. Nordisches Plankton. 6. Lfrg. Kiel 1907.
47. TH. HINCKS, On Clavatella, a new Genus of Corynoid Polypes and its Reproduction. Ann. and Mag. of Nat. Hist. III Ser. Bd. VII. 1861.
48. HINCKS-HOLDWORTH, British Zoophytes. London 1868.
49. JICKEL, Der Bau der Hydroidpolypen II. Morph. Jahrb. Bd. VIII. 1883.
50. N. KLEINENBERG, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.
51. — Über die Entstehung der Eier bei Eudendrium racemosum. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.
52. A. KOROTNEFF, Zur Kenntnis der Embryologie von Hydra. Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII. 1883.
53. — Contribution à l'étude des Hydroides. Arch. de zool. exp. et gen. II Ser. Bd. VI. 1888.

54. KORSCHIELT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. I. 1902.
55. A. KROHN, Beobachtungen über den Bau und die Fortpflanzung der Eleutheria Quatref. WIEGMANN'S Arch. f. Natg. Jahrg. XXVII. 1861.
56. A. LABBÉ, La formation de l'œuf dans les genres Myriothela et Tubularia. Compt. rend. de l'Ac. d. Sc. Bd. CXXVIII. 1899.
57. — L'ovogenèse dans les genres Myriothela et Tubularia. Arch. de zool. exp. et gén. T. VII. 1899.
58. O. MAAS, Die craspedoten Medusen der Siboga-Expedition. Leiden 1905.
59. A. J. MAY, A Contribution to the morphology and development of *Corymorpha pendula* Ag. Amer. Nat. Bd. XXXVII. 1903.
60. E. METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.
61. P. MORGENSTERN, Untersuchungen über die Entwicklung von *Cordylophora lacustris* Allm. Diese Zeitschr. Bd. LXX. 1901.
62. M. NUSSBAUM, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eiführung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.
63. — Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. (Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra.) Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX. 1887.
64. W. PAULCKE, Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XIV. 1901.
65. K. F. PERKINS, Double Reproduction in the Medusa *Hybocodon prolifer*. Amer. Nat. Bd. XXXVIII. 1904.
66. G. PLATNER, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889.
67. F. PREUSSE, Über die amitotische Kernteilung in den Ovarien der Hemipteren. Diese Zeitschr. Bd. LIX. 1895.
68. A. DE QUATREFAGES, Mémoire sur l'Eleuthérie dichotome (*Eleutheria dichotoma* Nob.) nouveau genre de Rayonnés, voisin des Hydres. Ann. des Sc. Nat. Sér. II. T. XVIII.
69. E. ROHDE, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 1903.
70. M. SARS, New and little known Coelenterates. Fauna littoralis Norwegiae. Bergen 1877.
71. A. SCHNEIDER, Über die Auflösung der Eier und Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. Bd. III. 1880.
72. M. SMALLWOOD, A Contribution to the Morphology of *Pennaria tiarella* Me. Crady. Amer. Nat. Bd. XXXIII. 1899.
73. A. SPAGNOLINI, Catalogo sistematico degli Acalefi del Mediterraneo. Milano 1877.
74. J. THALLWITZ, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroiden. Jen. Zeitschr. f. Natw. Bd. XVIII. 1885.
75. C. THESING, Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXVI. 1904.
76. C. TÖNNIGES, Beiträge zur Spermatogenese und Oogenese der Myriapoden. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. 1902.
77. A. WEISMANN, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.

78. R. WOLTERECK, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies. Die Zeitschr. Bd. LXIV. 1898.  
 79. J. WULFERT, Die Embryonalentwicklung von *Gonothyraea loveni*. Diese Zeitschr. Bd. LXXI. 1902.  
 80. H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.

### Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind sämtlich in Höhe des Objektisches mit dem ABBÉschen Zeichenapparat und, soweit nicht anders bemerkt ist, bei einer Tubuslänge von 160 mm mit ZEISS Homog. Imm. Apochr. 2 mm. Ap. 1,30 und Komp.-Oc. 6 gezeichnet worden.

#### Bezeichnungen:

|                             |                            |
|-----------------------------|----------------------------|
| <i>d</i> , dorsal;          | <i>nz</i> , Nährzelle;     |
| <i>drz</i> , Drüsenzelle;   | <i>oc</i> , Oocyte;        |
| <i>dz</i> , Deckzelle;      | <i>og</i> , Oogonie;       |
| <i>ekt</i> , Ectoderm;      | <i>ov</i> , Ei;            |
| <i>ent</i> , Entoderm;      | <i>psz</i> , Pseudozelle;  |
| <i>ep</i> , Gonadenepithel; | <i>rc</i> , Ringkanal;     |
| <i>kbl</i> , Keimbläschen;  | <i>sc</i> , Sexualkanal;   |
| <i>m</i> , Manubrium;       | <i>st</i> , Stützlammelle; |
| <i>nw</i> , Nesselwulst;    | <i>v</i> , Velum.          |

#### Tafel III.

##### *Cladonema radiatum*.

Fig. 1 (gez. von Prof. Dr. CL. HARTLAUB). Querschnitt durch eine zwittrige Gonade. Vergr. 1 : 120.

Fig. 2. Drüsenzellen des Manubriumtentoderms mit Granulabildung.

##### *Eleutheria dichotoma*.

Fig. 3 (gez. von Prof. Dr. CL. HARTLAUB). Querschnitt in Höhe des Ringkanals (schwache Vergrößerung).

Fig. 4 *a* und *b*. Drüsenzellen des Magenentoderms.

Fig. 5 *a*. Keimlager im Rückenectoderm einer jungen Meduse. Tubuslänge 170 mm. ZEISS Apochr. 2,0 mm. Ap. 1,30, Komp.-Oc. 6.

Fig. 5 *b*. Einzelne Keimzellen (*kz*) im Rückenectoderm. LEITZ Hom. Imm. Apochr. 2,0 mm, Komp.-Oc. 12. Tubl. 170 mm.

Fig. 6. Keimzellen im oberen Teile der Subumbrella eines jungen weiblichen Exemplares. ZEISS Hom. Imm. Apochr. 2,0 mm, Ap. 1,30. LEITZ Komp.-Oc. XII. Tubl. 160 mm.

Fig. 7. Längsschnitt durch einen Sexualkanal mit männlichem Keimlager (*kns*, Knospungsstelle; *cn*, Nesselzellen). LEITZ Hom. Imm. Apochr. 2,0 mm. LEITZ Komp.-Oc. 4. Tubl. 170



## Tafel IV.

Fig. 8. Ovarium, in Entwicklung begriffen.

Fig. 9 a und b. Keimbläschen zweier nahezu reifen Eier.

Fig. 10. Teil eines Ovariums. Ei mit Nährzellen.

Fig. 11. Teil eines Ovariums. Ei mit stark degenerierten Nährzellen (*nz*).

*Margelopsis haeckeli*.

Fig. 12. Schnitt durch die Manubriumwandung einer jungen Meduse, im Ectoderm Keimzellen (*kz*), im Entoderm Drüsenzellen, vom Schnitt in ihrem untersten Teile getroffen.

Fig. 13. Oocyten einer jungen Gonade ♂. Der Kern der einen Oocyte (*kbl*) zeigt durch seine Größe und das Hervortreten des Fadengerüstes die ersten Zeichen seiner Entwicklungsfähigkeit zum Keimbläschen, andre (*nz*) im Auftreten eines hellen Ringes um den Nucleolus die ersten Zeichen der beginnenden Degeneration.

Fig. 14. Ei im Beginne der Vacuolisierung mit Pseudopodien (*ps*), umgeben von Oocyten und Nährzellen. ZEISS Hom. Imm. Apochr. 2,0 mm, Ap. 1,30. LEITZ Komp.-Oc. 4. Tubl. 160 mm.

Fig. 15. Keimbläschen in Degeneration.

Fig. 16. Teil eines vacuolisierten Eies (*expl*, Exoplasma).

Fig. 17. Tangentialschnitt durch ein Ei mit regeneriertem Eikern (*k*), Richtungskörperchen (*rk*)? LEITZ Komp.-Oc. 4. Tubl. 160 mm. ZEISS Hom. Imm. Apochr. 2,0, Ap. 1,30.

## Tafel V.

Fig. 18. Schnitt durch eine Planulalarve (*n*, Zellkerne).

Fig. 19. Längsschnitt durch eine Actinularlarve (*fs*, spätere Fußscheibe; *t*, Tentakel). LEITZ Oc. 1. Obj. 7. Tubl. 160 mm.

*Steenstrupia galanthus*.

Fig. 20. Mittelgroßes, noch nicht vacuolisiertes Ei, umgeben von Oocyten, die zum Teil in Degeneration begriffen sind.

Fig. 21. Keimbläschen eines großen amöboiden, noch nicht vacuolisierten Eies.

Fig. 22. Keimbläschen eines amöboiden, vacuolisierten Eies.

Fig. 23. Degenerierende Nährzelle (Safranin-Lichtgrünfärbung).

Fig. 24. Pseudozellen (Safranin-Lichtgrünfärbung).





