

## Beiträge zur Kenntniss der Süßwasserbryozoen.

Von

Max Verworn aus Berlin.

---

Mit Tafel XII und XIII und einem Holzschnitt.

---

Seit den grundlegenden Arbeiten von ALLMAN<sup>1</sup>, HYATT<sup>2</sup> und NITSCHÉ<sup>3</sup> über den Bau und die Entwicklung der Süßwasserbryozoen hat unsere Kenntniss derselben kaum einen bemerkenswerthen Fortschritt gemacht, während über die Meeresformen eine ziemlich reichhaltige Litteratur entstanden ist. Die wenigen Arbeiten über Süßwasserbryozoen sind zum Theil systematischen Inhalts, wie die »Monographie des Bryozoaires d'eau douce« von JULLIEN<sup>4</sup>, zum Theil fassen sie die früheren Ergebnisse zusammen, wie die letzten Mittheilungen ALLMAN's über den »recent progress in our knowledge of the structure and development of the Phylactolaematus Polyzoa«<sup>5</sup>. Nur eine Arbeit histologischen und entwicklungsgeschichtlichen Inhalts liegt seitdem vor von W. REINHARD<sup>6</sup>, die mir aber, da sie in russischer Sprache erschienen ist, leider nicht zugänglich war, so dass ich sie nur aus den Abbildungen und einer kurzen Mittheilung des Verfassers im Zoologischen Anzeiger von 1884 kenne. Außerdem hat KRAEPELIN über seine noch nicht publicirten Untersuchungen der Süßwasserbryozoen auf der Versammlung der deutschen Naturforscher und Ärzte zu Berlin 1886 eine kurze Mitthei-

<sup>1</sup> G. J. ALLMAN, »A Monograph of the Fresh-water-Polyzoa.« London 1856.

<sup>2</sup> A. HYATT, »Observations on Polyzoa suborder Phylactolaemata.« in: Proceed. of the Essex Institute (United States) 1865.

<sup>3</sup> H. NITSCHÉ, »Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der phylactolämen Süßwasserbryozoen.« Berlin 1868. — »Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen.« Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl.

<sup>4</sup> In Bull. Soc. Zool. France I. 40.

<sup>5</sup> In Journ. of Linn. Soc. Vol. XIV.

<sup>6</sup> Очеркъ строения и развитія прѣсноводныхъ мшанокъ. Харьковъ 1882.

lung gemacht, die im Tageblatt der Versammlung erschienen ist<sup>1</sup>. Da dieselbe Fragen berührt, welche in der vorliegenden Arbeit zur Besprechung kommen werden, so kann ich mich dabei auf diese Mittheilung beziehen.

Bei solchem Stande unserer Kenntniss der Süßwasserbryozoen war es mir sehr willkommen, als mich mein verehrter Lehrer, Professor F. E. SCHULZE, aufforderte, die in einigen Seen der Umgegend von Berlin sehr häufig vorkommende *Cristatella mucedo* Cuv. zum Gegenstand einer eingehenderen Untersuchung zu machen. Ich folgte dieser Anregung um so lieber, als einerseits *Cristatella* den übrigen Süßwasserbryozoen gegenüber manche abweichende Eigenthümlichkeit aufweist, so dass ich voraussehen konnte, interessante Resultate zu gewinnen; andererseits war es eine allgemeine Frage, welche mir besonders wichtig erschien, da sie bisher immer noch einen dunklen Punkt in unseren Ansichten über die Fortpflanzung der Thiere vorstellte, nämlich die Entstehung der Statoblasten, welche den Süßwasserbryozoen eigenthümlich sind. Die vorliegende Arbeit soll daher hauptsächlich die Anatomie, Histologie und die Statoblastenentwicklung von *Cristatella mucedo* behandeln.

Ehe ich an die Darstellung meiner Untersuchungen gehe, will ich indessen erst mit wenigen Worten das Material und die Methoden erwähnen, welcher ich mich dabei bediente. Mein Material habe ich ausschließlich aus dem südlich von Berlin im Grunewald gelegenen Schlachtensee bezogen, woselbst ich die *Cristatella* in großer Menge auf den im seichten Wasser stehenden Rohrstengeln und auf den Blättern von *Stratiotes aloides* vom Juni bis Ende Oktober gefunden habe. Trotz vieler Mühe gelang es indessen nicht, die Kolonien länger als 14 Tage im hiesigen zoologischen Institut am Leben zu erhalten. Dagegen habe ich die vom Februar bis Mai aus den Statoblasten schlüpfenden jungen *Cristatellen* sehr gut und lange halten können, ohne dass sie eingingen. Von den großen Kolonien wurden die meisten sofort nach dem Einfangen konservirt, und zwar war dabei die Hauptschwierigkeit, dieselben so zu konserviren, dass die Einzelthiere möglichst im ausgestreckten Zustande blieben. In dieser Hinsicht hat mir die Betäubungsmethode mit 40%iger Chloralhydratlösung ausgezeichnete Dienste geleistet, so dass ich dieselbe allen anderen Methoden vorziehe. Die Kolonien wurden direkt aus dem Wasser in die Chloralhydratlösung gebracht, wobei sich zunächst die einzelnen Individuen zurückzogen. Allmählich streckten sie sich aber wieder aus und waren in einigen

<sup>1</sup> Tageblatt der 59. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Berlin. 1886. Nr. 5. Sitzungsbericht der Sektion für Zoologie.

Minuten so betäubt, dass sie sich auf Reize nicht mehr zurückzogen. Sie konnten in diesem Zustande bequem in eine gesättigte Sublimatlösung gebracht werden, ohne dass ihre Gestalt dadurch verändert wurde. Statt des plötzlichen Überführens in eine Chloralhydratlösung habe ich auch öfters mit demselben Erfolge tropfenweise Chloralhydrat hinzugesetzt.

Nachdem die Thiere 10 Minuten in Sublimatlösung gelegen hatten, wurden sie  $\frac{1}{2}$  Stunde in Wasser ausgewaschen und schließlich in Alkohol konservirt. Auf diese Weise habe ich die besten Präparate erzielt. Eine andere Abtödtungsmethode, die Thiere aus dem Chloralhydrat gleich in Alkohol zu bringen, hat sich nicht so gut bewährt, und auch das Tödten durch Osmiumsäure nach oder ohne vorhergegangene Chloralbetäubung gelang nur selten in wünschenswerther Weise. Was ferner die Färbung betrifft, so habe ich nach Osmiumsäuretödtung mit Ammon-Pikrokarmin nicht so gute Präparate erhalten, als mit Boraxkarmin (mit kleinem Essigsäurezusatz) nach Sublimattödtung. Bei letzterer Färbung und genügendem Auswaschen mit 70%igem Alkohol und einigen Tropfen Salzsäure habe ich Bilder von vorzüglicher Klarheit und Schärfe bekommen, besonders wenn die Schnitte erst auf dem Objektträger gefärbt wurden. Zur Beobachtung am lebenden Thiere schließlich, namentlich zu den physiologischen Untersuchungen hat mir das von F. E. SCHULZE konstruirte Horizontalmikroskop sehr gute Dienste geleistet. Ich glaubte diese Methoden, die ich nach vielem Versuchen als die geeignetsten erprobt habe, anführen zu müssen, um späteren Beobachtern einige Mühe ersparen zu können, und wende mich nun zur Darstellung der

### Anatomie.

Zunächst mag die ganze Kolonie als solche betrachtet werden. Es fällt dabei am meisten eine für *Cristatella* äußerst charakteristische Thatsache in die Augen: die einzelnen Individuen sind alle auf einer flachen, fleischigen, circa 3—6 mm breiten Fußscheibe von sehr verschiedener Länge in regelmäßiger Weise angeordnet (Fig. 1 u. 2). Man findet Kolonien, die nur 1 mm lang sind, aber auch solche von circa 30 cm Länge. Die Fußscheibe ist an beiden Enden abgerundet und zeigt in allen ihren Theilen dieselbe Breite, so dass die beiden Seitenränder parallel neben einander laufen. Der Querschnitt ist ungefähr ein kleines Kreissegment (Fig. 3), bei dem die Sehne der Sohle und der Kreisbogen der oberen Decke der Fußscheibe entspricht. Die ganze Außenfläche der Fußscheibe ist vollkommen weich und nackt und zeigt keinerlei Gehäuseausscheidung. Auf der oberen Seite der Fußscheibe



sind nun die einzelnen Individuen zu parallelen Längsreihen in der Weise angeordnet, dass zu beiden Seiten einer Mittellinie, welche die beiden Pole der oberen Decke verbindet, gewöhnlich 2—3 Reihen von Einzelthieren stehen, etwas schräg nach oben und außen gestreckt und zwar mit medianwärts gerichtetem Lophophor. Dabei sind die dem seitlichen Umfange der Scheibe am nächsten stehenden Reihen von Einzelthieren die jüngsten, am wenigsten entwickelten, bis zu Knospen herab, die an der Mittellinie stehenden die ältesten (Fig. 3).

Das Innere der Fußscheibe ist von einem Ende zum anderen, entsprechend den zwischen den Reihen der Individuen verlaufenden Zwischenräumen, durch senkrecht von der Decke zur Sohle reichende, sehr dünne Scheidewände in Längsräume geschieden; und diese Längsräume sind wieder durch eben solche Quersepten in viele kleine Räume getheilt, deren jeder zur Aufnahme eines Individuums dient, das er durch seine Wände von den benachbarten scheidet. Die Längs- und Quersepten sind zwar nicht mit mathematischer Genauigkeit gerichtet, verlaufen aber doch im Großen und Ganzen parallel bzw. senkrecht zu einander.

Bei der Besprechung des einzelnen Thieres kann ich mich auf die Darstellung der einzelnen Organsysteme beschränken, da der allgemeine Habitus der Süßwasserbryozoen, sowie die Lage und Bedeutung der Organe durch die Arbeiten älterer Forscher hinreichend bekannt sind.

Das Integument des einzelnen Individuums wird gebildet von einer steil emporstrebenden, cylinderförmigen Fortsetzung der oberen Decke der Fußscheibe. Es ist in ausgestrecktem Zustande etwa 1 bis  $1\frac{1}{2}$  mm lang, mit sehr dünner, faltbarer Wand und entspricht der Endocyste der übrigen Bryozoen. Den Namen Endocyste verdient dieses Gebilde bei *Cristatella* nicht, weil ihm hier keine der Ektocyste homologe Bildung zur Seite steht. Eine solche Ektocyste, wie sie die anderen Bryozoen, besonders die Meeresformen in so bedeutender Entwicklung zeigen, als ein von der Endocyste ausgeschiedenes festes Gehäuse, in das sich die Thiere zurückziehen können, fehlt *Cristatella* vollständig. Bei *Cristatella* ist sowohl der ganze Stock, als auch die einzelnen Thiere vollkommen nackt. Um daher den Namen »Endocyste« zu vermeiden, möchte ich lieber den alten Ausdruck »Cystid« beibehalten, ohne jedoch damit die Ansicht adoptiren zu wollen, dass Cystid und Polypid zwei verschiedene Individuen sind.

Eine Duplikatur, wie sie die Endocyste der übrigen Bryozoen zeigt, ist bei *Cristatella* nicht vorhanden; das Cystid wird vielmehr stets in seiner ganzen Länge und ganz gerade ausgestreckt. Nur die Grenze

des Cystids und des Lophophors ist durch eine flache ringsherum verlaufende Einkerbung angedeutet.

Der Verdauungstractus gliedert sich in anatomischer Beziehung in drei Theile: den Vorder-, Mittel- und Enddarm. Der vom Epistom überdeckte Vorderdarm ist kreisrund auf dem Querschnitt und lässt zwei histologisch scharf von einander gesonderte Theile erkennen, so dass man an demselben passend einen Pharynx und einen Ösophagus unterscheiden kann. Die Wand des ersteren ist die unmittelbare Fortsetzung der unteren Seite des Epistoms. Vom Mitteldarm ist der Vorderdarm geschieden durch eine Ringklappe, d. h. durch eine im Darmlumen ringsherum an der Wand befindliche, bewegliche Leiste. Dieselbe kann kegelförmig nach oben oder unten gerichtet werden. NITSCHKE, der nur den letzteren, allerdings häufigeren Zustand beobachtet hat, spricht daher von einer »konischen Projektion«, mit welcher der Ösophagus in den Magen hineinragt. Der Mitteldarm oder Magen, in welchem ALLMAN zwei Abtheilungen unterscheiden zu können glaubt, nämlich einen Cardial- und einen Pylorthail, ist bei *Cristatella* ein einheitliches Gebilde und zeigt in seinem Inneren eine Anzahl von Längsfalten, die an seinem blinden Ende verstreichen. Der Querschnitt des Magens hat daher bei kreisförmigem Umfange ein sternförmiges Lumen. Sein Längsdurchmesser ist ungefähr vier- bis fünfmal so groß als der des Vorderdarms. Ungefähr in seiner Mitte entspringt mit einer nicht eben großen Öffnung der Enddarm oder das Rectum mit kreisrundem Querschnitt, welches in gefülltem Zustand blasenähnlich aufgetrieben ist und durch einen verhältnismäßig kleinen Anus an der Cystidwand unterhalb der Lophophorarme nach außen mündet.

Ich will hier Gelegenheit nehmen, um einige Ausdrücke einzuführen, die zur leichteren Orientirung am Thier dienen sollen. ALLMAN und NITSCHKE bezeichnen nach HUXLEY's Vorgang diejenige Seite des Thieres, nach welcher sich die Lophophorarme vorstrecken, als Neuralseite, weil hier der Ganglienknoten liegt, die gegenüberliegende Seite als Hämalseite. Da letztere Bezeichnung nur auf einem Vergleich mit den Tunicaten beruht, so trägt NITSCHKE zwar Bedenken, diese Bezeichnungsweise anzunehmen, sieht sich aber schließlich doch dazu genöthigt, da ihm die anderen Bezeichnungen noch unpassender erscheinen. Ich möchte nun, um diese Schwierigkeit zu beseitigen, vorschlagen, die Benennung dieser beiden Seiten nach der Eingangs- und Ausgangsöffnung des Darmtractus zu wählen. Derselbe liegt in der Medianebene des Thieres und charakterisirt die eine Seite durch die Ausmündung des Anus als Analseite, während die entgegengesetzte Seite ganz gut als Oralseite bezeichnet werden kann. Man hat dann

den Vorzug, dass diese Benennungen von thatsächlichen Verhältnissen entnommen sind.

Im Anschluss an den Verdauungstractus sei hier der Lophophor mit der Tentakelkrone angeführt, der wegen seiner Hauptfunktion als nahrungszuführendes Organsystem am besten bei der Besprechung des Verdauungssystems seinen Platz findet. Der Lophophor von *Cristatella* (Fig. 4) kann besser mit einer Lyra als mit einem Hufeisen verglichen werden, da die Spitzen der Arme nach außen umgebogen sind. Auf den Armen stehen an den Innen- und Außenseiten zusammen etwa 80 bis 90 bewimperte Tentakel, die beim ruhig ausgestreckten Thier so gestellt sind, dass diejenigen der beiden Innenseiten mit den Spitzen nach der Mitte zu einander geneigt, die der beiden Außenseiten seitwärts nach außen gebogen sind. Dabei stehen die Tentakel jeder Reihe in gleicher Richtung. Um das untere Viertel der Tentakel zieht sich auf der Außenseite eine durchsichtige Membran, die sog. Intertentakularmembran, welche alle Tentakel unter einander verbindet.

Ein Respirationssystem im eigentlichen Sinne fehlt wie bei allen Bryozoen. Möglicherweise aber dienen die Tentakel als respiratorische Organe.

Ein differenziertes Cirkulationssystem ist eben so wenig vorhanden. Doch muss an dieser Stelle bemerkt werden, dass innerhalb der ganzen Leibeshöhle einschließlich der Lophophorhöhle und der Hohlräume der Fußscheibe ein beständiger Wasserstrom cirkulirt, der kleine Körperchen, wie losgerissene Gewebelemente etc. in seinen Strudel hineinzieht und dieselben dann immer in derselben Bahn umhertreibt. Dieser Strom wird hervorgebracht durch ein Wimperepithel, welches sich in der Leibeshöhle befindet.

Das Genitalsystem beschränkt sich auf den Funiculus, der als ein Ovarium zu betrachten ist, in dem sich die Statoblasten entwickeln. Er ist ein dünner Faden, welcher das blinde Ende des Magens mit der gegenüberliegenden Stelle der Fußsohle verbindet.

Das Muskelsystem der Süßwasserbryozoen hat NITSCHKE sehr zweckmäßig in zwei Gruppen gebracht: die eine umfasst diejenigen Muskeln, welche zu *Tunicae musculares* zusammentreten, und die zweite alle freien, von den Körperwänden getrennten Muskeln. Bei *Cristatella* sind die Verhältnisse des Muskelsystems sehr einfach. Die erste Gruppe, d. h. also *Tunicae musculares*, findet sich überall da, wo zwei Gewebsschichten zu einer Fläche zusammentreten. Sie werden bei der Darstellung der histologischen Verhältnisse Erwähnung finden. Die zweite Gruppe umfasst bei *Cristatella* nur drei Paare von Muskelbündeln. Erstens die Elevatoren des Epistom (Fig. 20 m, 21 mn), welche



innerhalb des Epistom auf beiden Seiten von der Spitze desselben nach der gegenüberliegenden Leibeswand gehen. Dieselben sind nicht, wie man glaubte, ein einziges Muskelbündel, sondern ebenfalls paarig. Dies ist für die Bewegungen des Epistom von Bedeutung, indem sich nämlich dasselbe bei dieser Anordnung der Muskeln auch einseitig zu bewegen im Stande ist. Das zweite und dritte Paar der freien Körpermuskeln bilden die »großen Bewegungsmuskeln des Polypids«, wie NITSCHKE dieselben nennt. Sie setzen sich zusammen aus dem Bündelpaar der Retractoren, die zu beiden Seiten des Pharynx, etwas analwärts, der Mittelebene genähert, direkt unter dem Epistom am Ganglion entspringen, und den Rotatoren der Tentakelkrone, die mehr seitwärts vom Ganglion, der Cystidwand genähert, von der Basis der Tentakelkrone ihren Ursprung nehmen. Weiter abwärts an der Länge des Darmtractus habe ich keine Ursprünge von Muskelfasern, wie sie NITSCHKE von *Alcyonella* beschreibt, gefunden. Beide Paare der großen Bewegungsmuskeln des Polypids gehen nach abwärts zur Sohle der Fußscheibe, an der sie sich als starke Längsfäden inseriren. Ein Theil tritt meistens schon vor der Berührung mit der Sohle an die Septen der Fußscheibe und verläuft im unteren Theile derselben dann zur Sohle. Wichtig ist, dass bei *Cristatella* in Folge des gänzlichen Mangels einer Duplikatur an der Cystidwand weder vordere noch hintere Parietovaginalmuskeln zur Entwicklung kommen. Dagegen befindet sich auf der Oralseite des Thieres, dort, wo die seichte Ringfurche um die Cystidwand herumläuft, inwendig eine dünne Lamelle, welche horizontal zwischen der oralen Hälfte der Cystidwand und der gegenüberliegenden Wand des Pharynx ausgespannt ist. Auf der analen Hälfte fehlt dieselbe. Obgleich sie keine Muskelfasern enthält, dient sie wohl jedenfalls dazu, den Darmtractus, der sonst ganz frei in die Körperhöhle hineinhängt, an der Cystidwand zu befestigen. An der analen Seite ist eine solche Befestigung überflüssig, da hier der Darmtractus durch den Anus mit der Cystidwand verbunden ist.

Das Nervensystem besteht aus einem Ganglion und zwei Nervensträngen für die Lophophorarme. Ersteres (Fig. 4 g, 24 g) liegt der analen Wand des Pharynx an, dicht unter dem Epistom. Es ist ungefähr nierenförmig und mit der konvexen Seite nach außen, mit der konkaven, durch eine tiefe horizontale Furche eingekerbten Seite nach dem Pharynx gewandt. Von den beiden Seiten gehen die Nervenstränge für die beiden Lophophorarme ab, welche an der oberen Decke der Arme bis an deren Ende verlaufen. Einen Schlundring, wie ihn NITSCHKE bei *Alcyonella* beschrieben hat, habe ich bei *Cristatella* niemals gefunden. REINHARD giebt einen solchen auch bei *Cristatella* an, bildet

ihn aber so schematisch ab, dass histologische Details nicht zu bemerken sind. Übrigens sei hier noch erwähnt, dass NITSCHÉ selbst später sagt, er habe sich von dem wirklichen Vorhandensein eines Schlundrings neuerdings nicht wieder überzeugen können<sup>1</sup>. Es erscheint mir daher das Vorkommen eines solchen mindestens sehr zweifelhaft.

Schließlich möge noch ein Wort über die Sinnesorgane Platz haben. NITSCHÉ beschreibt bei *Alcyonella* starre Borsten an den Tentakeln, welche auf der Außenseite derselben in größeren Abständen von einander stehen. Bei *Cristatella* konnte ich dieselben nicht auffinden. Trotzdem aber ist zweifellos, dass die Tentakel sensibel sind, da auf jeden geringen Reiz, der dieselben trifft, mit einer Bewegung des betroffenen Tentakels, bei heftigeren Reizen mit Retraktion des ganzen Thieres geantwortet wird. Diese hohe Reizbarkeit fehlt der ganzen übrigen Körperoberfläche.

Ich schließe die Darstellung der Anatomie mit einer kurzen Zusammenfassung der für *Cristatella* eigenthümlichen anatomischen Verhältnisse. Dieselben liegen in dem Vorhandensein einer (beweglichen) Fußscheibe, auf der die Individuen in parallelen Reihen angeordnet sind, ferner dem gänzlichen Mangel einer Ektocyste, sowie dem Fehlen einer Duplikatur der Endocyste und dem dadurch bedingten Wegfall der vorderen und hinteren Parietovaginalmuskeln und schließlich der verhältnismäßig großen Zahl von Tentakeln.

### Die histologischen Verhältnisse.

Die beschriebenen Organe bieten nunmehr Gelegenheit, die Darstellung, welche NITSCHÉ von *Alcyonella* gegeben hat, auch bei *Cristatella* in vielen Punkten zu bestätigen. Dadurch wird eine genauere Besprechung dieser Punkte überflüssig. In manchen Beziehungen dagegen wird die Schilderung NITSCHÉ's modificirt resp. korrigirt werden können, und schließlich wird eine Reihe speciell für *Cristatella* höchst charakteristischer Eigenthümlichkeiten zur Sprache kommen.

Was zunächst die Bezeichnung der Körperschichten in Bezug auf ihre Abstammung von den Keimblättern betrifft, so ist es durch die Untersuchungen von KRAEPELIN (l. c.) wahrscheinlich geworden, dass die ganze äußere Zellschicht des Integuments vom Ektoderm, die innere Überkleidung der Körperhöhlen vom Mesoderm, und das innere Epithel des Darmtractus vom Entoderm gebildet wird. Ich will, um überhaupt eine Benennung zu haben, diese Auffassung, die mir auch als die richtige erscheint, vorläufig adoptiren, bis eine genauere Untersuchung der

<sup>1</sup> H. NITSCHÉ, »Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen«. in: Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl.



Entwicklungsgeschichte, welche bis jetzt noch fehlt, diese Verhältnisse mit Sicherheit klar gelegt hat.

An der ganzen Kolonie zeigt die Fußscheibe entschieden die abweichendsten histologischen Verhältnisse. Die Wand derselben besteht, an der Decke sowohl wie an der Sohle, aus der für alle Integumentbildungen der Süßwasserbryozoen typischen drei Schichten: einer äußeren Ektodermis, einer mittleren Muskelfaserschicht und einer mesodermalen Plattenepithellage.

Der ektodermale Überzug der oberen Seite der Fußscheibe (Fig. 5 und 6 *ec*) besteht aus einer einfachen Lage von großen, blasenförmigen Zellen, die einen wandständigen Kern mit wenig umgebendem Protoplasma besitzen. Die Kerne sind wie die Kerne aller Gewebe elliptisch oder rund, circa 0,003—0,008 mm lang, und besitzen ein sehr deutliches, sich dunkel färbendes Kernkörperchen. Der ganze übrige Hohlraum der durch eine feste Membran begrenzten Zellen ist mit einer durchsichtigen, klaren, schleimigen Masse erfüllt, welche bei Schnittpräparaten durch die angewandten Reagentien zu einem Klumpen zusammenschrumpft und sich von den Wänden der Zellen zurückzieht, oft noch im Zusammenhang mit dem Protoplasma und Kern. Diese äußere Umhüllung der Kolonie durch ein Epithel von Schleimzellen ist das Homologon jener sekretorischen Ektodermhülle der übrigen Bryozoen, welche die festen, erhärtenden Ausscheidungen zur Bildung der Ektocyste liefert. Bei Berührungen oder Verletzungen der äußeren Schleimzellenlage ist die Sekretion so stark, dass eine kleine Kolonie an der berührenden Nadel oder Glasröhre kleben bleibt.

Die ektodermale Schicht der Sohle (Fig. 7, 8 und 9 *ec*), mit welcher die ganze Kolonie langsam kriechende Bewegungen auszuführen im Stande ist, zeigt außer der eben beschriebenen Art von Zellen zwischen diesen noch lange cylinderförmige Drüsenzellen mit verbreiterten und sich unter einander berührenden Basen. Diese Cylinderzellen reichen über die ganze Sohle bis hart an die beiden Seitenränder, wo Sohle und obere Decke in einander übergehen. Hier setzen sie ganz plötzlich aus, so dass auf der oberen Decke keine Spur von ihnen zu finden ist. Sie enthalten außer dem meist in der Mitte liegenden Kern einen sich mit Karminfarbstoffen ziemlich dunkel färbenden Inhalt, in dem sich zuweilen eine oder zwei Flüssigkeitsvacuolen vorfinden. In der durch ihre Basen gebildeten dünnen Schicht, welche über die ganze Sohle ausgebreitet ist, befinden sich kleine Poren, die den zwischen den Cylinderzellen gelegenen Schleimzellen zum Entlassen des Sekretes dienen. Die Cylinderzellen spielen bei der Bewegung der Kolonie eine große Rolle, indem sie eine dünne, durchsichtige, chitinöse

Gleitmembran von hellgelber Farbe ausscheiden, auf welcher die Kolonie langsam fortkriecht. Dadurch ist eine glatte Fläche geschaffen, so dass die Reibung, welche das Kriechen hindern würde, bedeutend vermindert wird, und ein mäßiger Kraftaufwand genügt, dieselbe zu überwinden. Ist die Kolonie eine Strecke weit fortgekrochen, so kann man die an die Unterlage (das Blatt etc.) angeheftete Gleitmembran davon ablösen und findet, dass sie in ihrer Breite genau der Breite der Kriechsohle entspricht.

Die Muskelfaserschicht der Fußscheibe (Fig. 6, 8 und 9) ist von dem Ektoderm getrennt durch eine sehr dünne homogene Membran, an welcher die Fasern anliegen. Die letzteren sind von den Zellen des inneren Mesodermüberzuges ausgeschieden und bestehen aus zwei Lagen, einer die Länge der Kolonie durchziehenden Längsfaserschicht und einer inwendig darüber liegenden Quersfaserschicht. Beide enthalten dünne Muskelfäden, die im Allgemeinen innerhalb derselben Schicht parallel laufen, so dass die Fasern der Längsfaserschicht die der Quersfaserschicht ungefähr unter rechtem Winkel schneiden. Die Details dieser Schicht hat NIRSCHKE schon in seiner vortrefflichen Arbeit über *Alcyonella* so genau angegeben, dass ich füglich auf eine fernere Darstellung derselben verzichten kann.

Die mesodermale Epithelschicht zeigt, wie fast im ganzen Thiere, den Charakter einer sehr dünnen Plattenepithellage (Fig. 6, 8 und 9), die nur an den Stellen, wo die flachen Kerne liegen, geringe Erhöhungen besitzt. Wie es scheint, ist der ganze Mesodermüberzug oder doch ein großer Theil desselben mit Wimpern besetzt. NIRSCHKE hat dieses Flimmerepithel bei *Alcyonella* ebenfalls gesehen, und zwar hauptsächlich auf der vorderen Partie der Endocyste, während es auf dem hinteren Theile derselben und auf der Tentakelscheide dünner wird, so dass hier die Flimmerhaare in einzelnen Bündeln zerstreut stehen. Auch aus der Wirkung ist das Vorhandensein eines Cilienbesatzes auf den Wänden der Leibeshöhle außer Zweifel gestellt; doch ist es mir nur am äußeren Darmepithel gelungen, denselben wirklich zu beobachten (Fig. 22 m). Die Flimmerhaare sind sehr kurz und werden deshalb leicht übersehen. Ich habe sie nur am lebenden Thier beobachten können, bei Präparaten habe ich sie nie mit Sicherheit wahrgenommen.

Ganz vom Mesoderm gebildet sind die den Hohlraum der Fußscheibe durchziehenden Septen (Fig. 42 und 43), welche sich aus einer hyalinen Stützmembran aufbauen, an die sich zu beiden Seiten eine von oben nach unten verlaufende Längsfaserschicht und das eben beschriebene Plattenepithel dicht anlegen. Eine Schicht von Quersfasern, die in der Ebene des Septum senkrecht zu den Längsfasern verlaufen,

ist meist so wenig entwickelt, dass sie nur selten zu bemerken ist. Oft fehlt sie ganz.

Das Integument des einzelnen Individuums ist die direkte Fortsetzung der oberen Decke der Fußscheibe und besteht in Folge dessen auch aus denselben drei Schichten, deren äußere allerdings eine Veränderung zeigt. Dort, wo die Fußscheibe in die Cystidwand übergeht, werden die Zellen des Ektoderms flacher (Fig. 11 *ec*), wobei der schleimige Inhalt verschwindet, und bilden nun auf der Cystidwand ein dünnes Plattenepithel, das in der Flächenansicht (Fig. 10) polygonale Zellen erkennen lässt mit einem von wenig Protoplasma umgebenen Kern. Zwischen den Plattenepithelzellen liegen ab und zu große, rundliche Zellen von blasenförmigem Aussehen, welche die Oberfläche des Cystids weit überragen. Sie sind nicht, wie NITSCHKE bei *Alcyonella* gefunden hat, von den ektodermalen Plattenzellen überdeckt, sondern liegen in der That zwischen ihnen und machen zuerst den Eindruck dort angehefteter einzelliger Parasiten. Ihr Vorkommen ist nur auf die Cystidwand und die Tentakelkrone beschränkt, woselbst sie unregelmäßig zerstreut sind. Sie enthalten einen sehr flachen, wandständigen Kern, der den Charakter der übrigen Zellkerne trägt und dadurch beweist, dass die Zellen wirkliche Gewebselemente und nicht Parasiten sind. Der Hohlraum dieser Zellen ist ausgefüllt mit einer hellen Flüssigkeit, in welcher ein oder mehrere Kügelchen von heller, gelbgrüner Farbe mit doppelter Kontour liegen. Die Zellmembran ist im Gegensatz zu denen der übrigen Zellen sehr dick. Oft kann man zwei oder mehrere Zellen dieser Art dicht neben einander liegend antreffen, welche offenbar zeigen, dass sie aus Theilung einer einzigen hervorgegangen sind.

Die beiden anderen Schichten des Cystids sind wieder die typischen: eine mittlere Muskelfaserschicht, bestehend aus einer äußeren Lage von Ring- und einer inneren von Längsfasern, beide einer homogenen Membran aufgelagert, und ferner eine innere Mesodermis, welche den eben bezeichneten Charakter des mesodermalen Epithels trägt.

Ganz dieselben Schichten, welche das Cystid zusammensetzen, bilden auch die Wände des Lophophors und der Tentakelkrone, die daher keine besondere Beschreibung erfordern. Die Tentakel selbst aber verlangen eine genauere Betrachtung. Sie sind als Ausstülpungen der Lophophorhöhle zu betrachten, welche letztere ihrerseits wieder mit der Leibeshöhle communicirt. Da der Modus der Ausstülpung nicht ganz einfach ist, so wird eine eingehendere Darstellung desselben am Platze sein. Die Betrachtung beschränkt sich dabei auf einen Lopho-



phorarm. Dieser hat auf dem Querschnitt ungefähr halbkreisförmige Gestalt, der Bogen ist unten, die Sehne oben (*a*). Die obere Fläche des Armes ist längs der beiden Ränder in der Richtung nach oben in je eine Längsfalte ausgebuchtet (*b*), deren nach der Mitte des Lophophorarmes gerichteter Rand von der Oberseite gesehen wieder in wellenförmige Falten gelegt ist, die um so stärkere Faltung zeigen, je mehr man sich von der Oberseite des Armes nach oben entfernt. Noch weiter nach oben berühren sich die nach außen konvexen Ränder der Wellenfalten unter einander und bewirken so, dass die nach innen konvexen Ränder zu rund herum abgeschlossenen Hohlcylindern werden, welche nur noch durch eine dünne Haut mit dem äußeren Rande zusammenhängen. Diese Hohlcylinder entfernen sich schließlich ganz aus dem Zusammenhange mit der großen Längsfalte, welche die Intertentakularmembran repräsentirt, und verlängern sich fingerförmig nach oben als Tentakel des Lophophors.

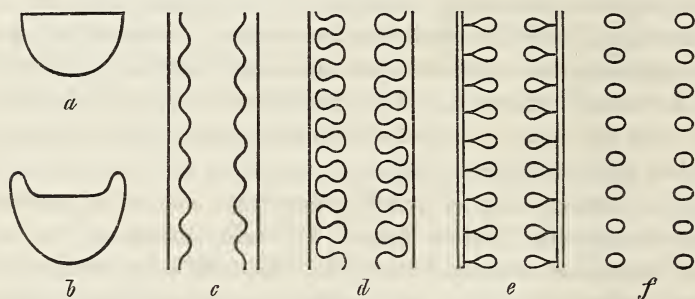


Fig. a - f.

Die histologische Beschaffenheit der Tentakel ist gemäß der eben beschriebenen Verhältnisse ebenfalls in verschiedener Höhe verschieden. Ganz an ihrer Basis ist ihr Ektodermüberzug aus sehr niedrigen Wimperzellen gebildet (Fig. 15), die aber um so höher werden, je weiter sich oben der Schluss der Röhre vollzieht (Fig. 16, 17, 18). Daher erhält man auf Querschnitten in verschiedener Höhe durch die Tentakel sehr charakteristische Bilder, bei denen die Zahl, Anordnung, Form und Bewimperung der Zellen in gleicher Höhe stets auf allen Tentakeln dieselbe ist (Fig. 15, 16, 17, 18, 19). Während bis zu circa  $\frac{1}{4}$  der Tentakelhöhe die Wimpern auf dem ganzen Umfang des Tentakels stehen, ist ungefähr von dieser Höhe an die Bewimperung derart vertheilt, dass nur die nach der Mitte des Lophophorarmes gerichtete Seite der Tentakel bewimpert ist, und eben so wieder die beiden seitlichen nach außen gerichteten Ecken der gegenüberliegenden Wand des Tentakels, dass dagegen alle dazwischen liegenden Theile der Wimpern

ermangeln. Und zwar sind auf allen Schnitten immer ganz bestimmte Zellen mit Wimpern versehen und andererseits ganz bestimmte Zellen frei von Bewimperung. Dieser histologischen Trennung in der Bewimperung entspricht auch eine physiologische, indem nämlich auf der inneren Seite des Tentakels der Cilienschlag sich so zusammensetzt, dass er auf der einen Reihe längs des Tentakels herablaufende, auf der anderen Reihe emporsteigende Wellen erzeugt.

Der innere Überzug des Tentakellumens ist aus einer Stützmembran mit Längsmuskelfasern und daran liegenden Mesodermzellen gebildet, welche letzteren ebenfalls eine ganz bezeichnende Lage haben, indem ihre Kerne symmetrisch an den Wänden des Lumens angeordnet sind. Die Intertentakularmembran reicht nur bis zu circa  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  der Tentakelhöhe hinauf, wo die vollständige Lostrennung der Tentakel erfolgt. Sie besteht aus einer doppelten Lage von sehr dünnem Plattenepithel, welche einer Falte des Ektoderms entspricht, in die das Mesoderm nicht mit eingeht.

Der Darmtractus ist entsprechend seinen anatomisch unterscheidbaren Theilen auch histologisch sehr different. Er zeigt ebenfalls die typischen drei Schichten: innen das entodermale Darmepithel, in der Mitte die Muskelschicht und außen das mesodermale Epithel der Leibeshöhle.

Das Epistom (Fig. 24 *ep*) trägt außen eine Schicht Wimperzellen, welche an seiner Oberseite niedrig und mehr breit als hoch sind, auf der Unterseite dagegen eine beträchtliche Höhe erreichen, um so mehr, je näher sie der Basis des Epistoms stehen. Zwischen sich lassen die hohen Zellen der Unterseite schmale Spalträume frei, so dass sie unter einander nur am oberen und unteren Ende im Zusammenhang stehen. Ihre Kerne liegen an der Basis.

Der Vorderdarm ist, wie schon früher bemerkt, histologisch in zwei scharf gesonderte Theile geschieden. Der erste, der Pharynx, ist in seinem inneren Epithel die direkte Fortsetzung der Wimperbekleidung des Epistoms und zeigt sehr lange schmale Wimperzellen, die sich eben so wie die des Epistoms ziemlich dunkel färben und durch Spalträume von einander getrennt sind (Fig. 24).

Ungefähr in der Mitte des Vorderdarms schneiden die Wimperzellen plötzlich ab (Fig. 24), und es beginnt das Epithel des Ösophagus. Die Ösophaguszellen (Fig. 25) sind ebenfalls lange, schmale Cylinderzellen, die aber keine Wimpern tragen und sich im Gegensatz zu den Pharynxzellen nicht färben. Vielmehr enthalten sie einen hellen Zellsaft, der nur an der Spitze der Zelle etwas körnig wird und dem ganzen Epithel daher einen dünnen, etwas dunkleren Saum verleiht. Auch

liegen die Kerne nicht so regelmäßig an der Basis, sondern erscheinen häufig nach der Mitte gerückt (Fig. 24 und 25). Schließlich sind die Zellgrenzen nicht so geradlinig, wie die der pharyngealen Wimperzellen, und die einzelnen Zellen liegen dicht an einander, ohne durch Spalträume getrennt zu sein. Diese histologischen Verschiedenheiten dürften genügen, um die Trennung des Pharynx vom Ösophagus zu rechtfertigen.

Nach unten ist der Vorderdarm begrenzt durch die Ringklappe (Fig. 24), deren Oberseite noch den Charakter des Ösophagusepithels zeigt, das erst an der Umbiegungsstelle in das Magenepithel übergeht. Das innere Epithel des Magens beansprucht am ganzen Darmtractus entschieden das meiste Interesse. Das Lumen des Magens hat, wie schon erwähnt, auf dem Querschnitt sternförmige Gestalt. Dieselbe wird, wie auch NITSCHÉ an *Alcyonella* beobachtet hat, dadurch bedingt, dass diejenigen Zellen, welche die Längswülste der Magenwand bilden, an ihrem freien Ende keulenförmig angeschwollen und stark verlängert sind (Fig. 26), während die zwischen den Wülsten stehenden Zellen vorn mehr spitz und verhältnismäßig kurz sind (Fig. 27). Es ist diese Art der Oberflächenvergrößerung in so fern zu beachten, als dieselbe nicht auf einer eigentlichen Faltenbildung beruht. Von größerem Interesse aber ist, dass die Zellen, welche auf den Wülsten stehen, sich histologisch und physiologisch von denen unterscheiden, welche die dazwischen liegenden Furchen bilden. Abgesehen von der durch die Wulstbildung bedingten Gestaltsverschiedenheit zeigen die hohen Wulstzellen in ihrer Länge meist ein bis zwei dünne Querwände, die, wie es scheint, durch verhärtete Sekretoberflächen gebildet werden. Diese Eigenthümlichkeit fehlt den niedrigen Furchenzellen. Ferner ist der graue feinkörnige Inhalt der Wulstzellen an ihrem keulenförmigen Ende stets viel dunkler als in dem übrigen Zelllumen; oft ist sogar die obere Zellgrenze von dem feinkörnigen Sekret ganz durchbrochen, so dass das letztere frei in den Magen hineintritt. Die Furchenzellen sind oben und unten stets gleichmäßig von ihrem Inhalt erfüllt und zeigen auch scharfe obere Grenzen. Bei beiden Zellarten liegen die Kerne an der Basis. Dass die physiologische Funktion dieser Zellen eine verschiedene ist, tritt auf jedem Präparate mit ungemeiner Deutlichkeit hervor, indem sich nämlich das Sekret der Wulstzellen gar nicht färbt, während die Furchenzellen stets in ihrer ganzen Ausdehnung eine dunkle Färbung annehmen. Dadurch entstehen auf Querschnitten sehr hübsche, regelmäßige Bilder von der größten Zierlichkeit (Fig. 23). Das Sekret der Wulstzellen ist eine schleimige Masse, welche die Speisetheile einhüllt und unter einander zu einem Brei verbindet. Die physio-



logische Bedeutung der Furchenzellen ist mir nicht unzweifelhaft klar geworden. Übrigens will ich hier bemerken, dass ich das braune Pigment, welches NIRSCHKE bei *Aleyonella* beschreibt, an meinen Präparaten von *Cristatella* nicht gefunden habe. Im oberen und unteren Theile des Magens ist die Struktur die gleiche, so dass mir eine Sonderung des Magens in Cardial- und Pylorthheil, wie sie ALLMAN macht, nicht nothwendig erscheint.

Dagegen ist wieder das Rectum scharf vom Magen gesondert. Die Zellen desselben zeigen unter einander keinerlei Differenzirungen oder Wulstbildungen; der Querschnitt des Rectums ist daher rund. Die Zellen (Fig. 29) sind viel niedriger und etwas breiter als die des Magens, am niedrigsten an der Seite, wo das Rectum mit dem Darm verwachsen ist. Sie zeigen einen oberen dunkleren Saum und scharfe Zellgrenzen, und gleichen den Wulstzellen des Magens in dem Vorhandensein von Querwänden innerhalb des Zelllumens. Die Kerne liegen an der Basis von wenig Protoplasma umgeben. Der Zellsaft ist hell und färbt sich nicht. Sie scheinen ebenfalls noch sekretorischen Charakter zu besitzen.

Der Mechanismus der Verdauung, den ich mit dem Horizontalmikroskop am lebenden Thier sehr gut beobachten konnte, ist folgender. Die Diatomeen und Desmidiaceen, welche dem Thier zur Nahrung dienen, werden durch den Strudel, den die Bewimperung der Tentakelkrone im Wasser verursacht, in den Vorderdarm geführt. Am Grunde desselben bleiben sie einige Zeit liegen, bis sich eine größere Menge angesammelt hat. Ist dies geschehen, so wird die Nahrung durch eine am Vorderdarm von oben nach unten wellenförmig verlaufende Einschnürung durch die Ringklappe in den Magen gedrängt. Hier beginnt die Magenperistaltik. Am oberen Theile des Magens tritt, wie vorher am Ösophagus eine ringförmige Einschnürung auf und schließt das Lumen des Magens zu. Indem diese Einschnürung von oben nach unten fortschreitet, wird die Speisemasse vor derselben hergetrieben, bis sie das blinde Ende erreicht hat. Hier kann die Speisemasse nicht weiter. Da aber die Ringwelle nicht sofort erlischt, so tritt eine Spannung des blinden Darmendes ein, die, sobald ihre Kraft die der erlöschenden Ringwelle übersteigt, den Nahrungsbrei mit großer Heftigkeit durch die enge Öffnung des zusammengeschnürten Darmlumens wieder in den oberen Theil des Magens zurückspritzen lässt. Dieser Vorgang wiederholt sich mehrere Male hinter einander in ziemlich regelmäßigen Zwischenräumen, dann hört die Peristaltik wieder auf. So wird ein sehr gründliches Durchtränken des Nahrungsmaterials mit den Darmsekreten bewirkt. Nach kurzer Zeit, während welcher der Speisebrei

ruhig im Magen liegen bleibt, um resorbiert zu werden, tritt eine neue Nahrungsmasse aus dem Ösophagus in den Magen, die dem gleichen Process unterliegt. Bei der weiteren Peristaltik des Magens werden schließlich die Speisereste, die unverdaulich sind, in das Rectum gedrängt. Die Massen, welche man hier antrifft, haben alle schon den Charakter von Stoffen an sich, die der nahrhaften Elemente beraubt sind. Sie bestehen zum größten Theil aus farblosen Diatomeenpanzern und eben solchen Zellhäuten, die durch ein schleimiges Sekret zusammengeballt sind. Ob noch eine wirkliche Verdauung, d. h. Durchtränkung mit Verdauungssekreten und Resorption, im Rectum stattfindet, erscheint danach zweifelhaft. Im Rectum sammeln sich schließlich große Mengen der unverdauten Stoffe an, und treiben dasselbe blasenartig auf, so dass es bei Präparaten mitunter zerreißt. Schließlich werden die Exkremente durch Kontraktionen des Rectums aus dem Anus nach außen gepresst.

Was den mesodermalen Überzug des Darmtractus betrifft, so ist derselbe mit Ausnahme des blinden Endes der gleiche wie an den übrigen Theilen der Leibeshöhle (Fig. 21 *m*), nur fehlen die Längsmuskelfasern. Das blinde Ende des Magens hat in Einklang mit der eben angeführten physiologischen Leistung eine etwas andere Bekleidung. Zunächst ist die Ringmuskelschicht sehr stark entwickelt (Fig. 22 *mu*). Die einzelnen Muskelfasern sind nicht mehr von einander zu unterscheiden, sondern vereinigen sich zu einer homogenen Schicht von ziemlicher Dicke, in der man nur als letzte Andeutung der Ringfasern eine feine ringsherum verlaufende Streifung bemerkt. Auch die äußere mesodermale Epithelschicht des blinden Magenendes hat ein abweichendes Aussehen. Die Zellen sind kubisch bis cylindrisch geworden und werden erst wieder flach, wo sie zum Funiculus übertreten (Fig. 22 *m*). Das blinde Ende des Magens ist, wie schon bemerkt, die einzige Stelle, wo ich an der inneren Leibeshöhle die Bewimperung mit Sicherheit feststellen konnte.

Nachdem mit der Beschreibung des äußeren Darmepithels zugleich die Darstellung des inneren Überzuges der Leibeshöhle beendet ist, erübrigt es noch ein Wort über die Art und Weise zu sagen, wie dieselbe mit der äußeren Umgebung communicirt. An der Basis des inneren Tentakelkranzes, und zwar zwischen den beiden Tentakeln, welche als die innersten im Bogen dem Epistom gerade gegenüber stehen, liegt eine kleine Öffnung, welche die äußere Mündung zweier ganz kurzer Kanäle repräsentirt, deren innere Öffnungen nach der Leibeshöhle hin dem Ganglion gegenüber liegen. Die beiden Kanälchen (Fig. 20 *a*, *s*), die eigentlich ihrer Kürze wegen kaum diesen Namen

verdienen, werden von einer einzigen Lage kubischer Mesodermzellen gebildet, welche mit Wimpern besetzt sind. An der inneren Öffnung setzen sie sich unmittelbar in das Mesodermepithel der Leibeshöhle fort, außen grenzen sie an das Ektoderm des Lophophors. Beide Kanälchen vereinigen sich kurz vor ihrer äußeren Mündung zu einem einzigen (Fig. 20 b).

Dieses kleine Organ erscheint desshalb bemerkenswerth, weil HATSCHKE das Homologon desselben bei *Pedicellina* als Exkretionsapparat deuten zu können glaubt<sup>1</sup>. Auch bei anderen Endoprocten hat JOLIET<sup>2</sup> das gleiche Organ aufgefunden und die Ansicht HATSCHKE's bestätigt. Es scheint demnach, als ob in der That diese kleinen Kanälchen, die sich übrigens bei den von HATSCHKE und JOLIET untersuchten Endoprocten viel höher ausgebildet zeigen als bei *Cristatella*, als Homologa der im Wurmtypus verbreiteten Segmentalorgane aufzufassen sind, wenn vielleicht auch ihre Funktion eine etwas andere ist.

Das Genitalsystem. Wie oben bemerkt, kommt bei seiner Besprechung nur der Funiculus in Betracht. Die Untersuchung desselben ergab mir ein von NITSCHKE's Darstellung etwas abweichendes Resultat. NITSCHKE giebt an, dass der Funiculus »aus einer cylinderförmigen Fortsetzung der homogenen Membran der Tunica muscularis als Grundlage besteht, mit welcher lange Fasern verbunden sind, die den Längsfasern des hinteren Theiles der Endocyste so ähnlich sehen, dass man wohl berechtigt ist, sie für Muskelfasern zu halten. Das Ganze wird von einer Fortsetzung der Epithelschicht des Magens bekleidet«. Von den langen Fasern NITSCHKE's ist bei *Cristatella* nichts vorhanden. Noch weniger aber kann ich meine Beobachtungen mit der Angabe KRAEPELIN's in Einklang bringen, der von zwei Schichten des Funiculus spricht, deren eine ektodermal sein soll. Ich habe mit der allergrößten Sicherheit an sämtlichen Präparaten feststellen können, dass der Funiculus von einer einzigen Zelllage, dem Mesoderm, gebildet wird (Fig. 33 und 34). Er ist, wie NITSCHKE sagt, eine »cylinderförmige Fortsetzung der homogenen Membran der Tunica muscularis«, die bekleidet ist mit einer einfachen Schicht des gewöhnlichen Leibeshöhlenepithels. Zellgrenzen sind in der Regel nicht deutlich zu sehen. Werden sie aber durch Reagentien sichtbar gemacht, so bemerkt man, dass die Zellen mehr oder weniger spindelförmig sind, und sich im Übrigen von den anderen Mesodermzellen nicht unterscheiden. Auch vom Vorhanden-

<sup>1</sup> B. HATSCHKE, »Embryonalentwicklung und Knospung von *Pedicellina echinata*.« Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.

<sup>2</sup> L. JOLIET, »Organe ségmentaire des Bryozoaires endoproctes.« Arch. de Zool. expérim. T. VIII. 1879—1880.



sein von Muskelfasern im Funiculus habe ich, wie gesagt, weder auf Querschnitten noch auf dem Präparat des ganzen Organes jemals eine Andeutung gefunden.

Das Muskelsystem, welches durchweg den Charakter der von den Gebrütern HERTWIG als epitheliale Muskulatur bezeichneten Muskelfasern trägt, kann eine ganz kurze Darstellung erfahren, da ich in histologischer Beziehung fast in allen Punkten auf die genauen Untersuchungen NITSCHÉ's verweisen kann, die bei *Alcyonella* dieselben histologischen Verhältnisse aufgedeckt haben, wie sie bei *Cristatella* zu finden sind. Nur möchte ich bemerken, dass die Muskulatur von *Cristatella* etwas einfacher ist. Zunächst schon dadurch, dass vordere und hintere Parietovaginalmuskeln fehlen. Sodann behalten die Muskeln mit Ausnahme des unteren Theiles der Darmmuskulatur alle ihre primitive Gestalt als Muskelfibrillen bei, und zeigen nirgends flächen- oder bandförmige Ausbreitungen. Am stärksten entwickelt sind die großen Bewegungsmuskeln des Körpers, welche Bündel von dicken, langen Fasern darstellen, an denen ein oder wenige Kerne mit etwas Protoplasma liegen (Fig. 30). Diese Muskeln endigen in der Sohle, indem ihre Fasern unter spitzen Winkeln sich von einander entfernen und als dünne Fäden in der Muskelschicht der Sohle verlaufen. Dieser Verlauf in der Sohle ist, wie später gezeigt werden wird, für die Bewegung der Kolonie von Wichtigkeit.

Als Anhang sei hier noch die Lamelle angeführt, welche auf der oralen Seite des Thieres zwischen Cystidwand und Pharynx ausgespannt ist (Fig. 14). Dieselbe wird nur von zwei flachen Mesoderm-schichten gebildet, die durch eine homogene Membran getrennt sind. Das Ektoderm, welches an der betreffenden Stelle der Cystidwand die ringförmige Einschnürung zeigt, geht nicht mit auf die Lamelle über; eben so wenig enthält dieselbe Muskelfasern. Am Pharynx setzt sich das obere Mesodermblatt der Lamelle in den oberen, das untere in den unteren mesodermalen Überzug desselben fort.

Das Nervensystem kann eben so kurz behandelt werden, da in der That den Untersuchungen NITSCHÉ's kaum etwas hinzugefügt werden kann. Das Ganglion ist ungefähr nierenförmig mit einer von rechts nach links verlaufenden Einkerbung (Fig. 24 g). Bei Osmium-säurepräparaten habe ich auf dem Querschnitt gefunden, dass dasselbe aus einzelnen Zellen besteht, die besonders in der Mitte ziemlich große Kerne besitzen. Durch die Osmiumsäure werden sie etwas gebräunt. Äußerlich ist das Ganglion überkleidet von einer dünnen mesodermalen Hülle, vermöge deren es an dem oberen Theil des Pharynx befestigt ist. Zwischen Pharynx und Ganglion ist keine Mesoderm-schicht, so dass

das Ganglion von der Pharynxwand abgeschnürt zu sein scheint. Die letztere wäre dann wahrscheinlich noch als ektodermale Bildung aufzufassen, und das Entoderm begänne erst am Ösophagus. Die beiden Nervenstämme, welche die Arme des Lophophors versorgen, setzen sich aus einzelnen Fasern zusammen, zwischen denen Zellen zerstreut liegen (Fig. 31 und 32). Auf Längsschnitten erscheinen die Fasern wellenförmig gebogen. In unregelmäßigen Zwischenräumen gehen einzelne Fasern seitwärts ab, lassen sich aber nur bis zur Basis der Tentakel verfolgen. Das Vorhandensein eines Schlundrings bei *Cristatella*, welches ja an sich leicht möglich wäre, muss ich nach meinen Untersuchungen bezweifeln. Ich habe an der betreffenden Stelle niemals auch nur eine Spur von Nervenfasern oder Ganglienzellen gefunden.

Zum Schluss der histologischen Betrachtung mag mir noch eine Bemerkung gestattet sein, die sich am besten hier anschließt.

Es ist bekannt, dass durch die Arbeiten von FRITZ MÜLLER, SMITT, CLAPARÈDE und Anderen bei den meisten Seebryozoen ein sogenanntes Kolonialnervensystem aufgefunden worden ist, welches die Individuen eines Stockes unter einander verbindet und die gemeinsamen Lebensäußerungen der Kolonie vermitteln soll. Bei Süßwasserbryozoen ist sonderbarerweise ein solches Nervensystem niemals beobachtet worden. Als ich meine Untersuchungen an *Cristatella* begann, glaubte ich annehmen zu dürfen, dass, wenn irgend wo unter den Süßwasserbryozoen ein Kolonialnervensystem vorhanden wäre, es bei *Cristatella* sein müsste, da hier die ganze Kolonie einheitliche Kriechbewegungen auszuführen im Stande ist. In der Folge aber hat einerseits die histologische Untersuchung gezeigt, dass ein solches Netzwerk von Fadensträngen mit anliegenden Zellen, von dessen Vorhandensein bei Seebryozoen ich mich selbst an *Zoobotryon pellucidum* Lam. zu überzeugen Gelegenheit hatte, der *Cristatella* gänzlich fehlt, und andererseits ist mir der Nachweis gelungen, dass die Kriechbewegungen der *Cristatellakolonie* auf eine Weise zu Stande kommen, die ein Kolonialnervensystem überflüssig macht.

Die Kriechbewegungen der Kolonie sind ungemein langsame, um so langsamere, je größer die Kolonie ist. Bei ganz großen Kolonien habe ich sogar nie eine einheitliche Bewegung in einer bestimmten Richtung beobachten können. Merkliche Bewegungen dagegen waren gut zu beobachten an ganz jungen Kolonien, wenn gleich auch diese nicht so schnell waren, dass ich sie mit dem Auge wahrnehmen konnte. Ich überzeugte mich aber von der Bewegung dadurch, dass ich an der Stelle des Aquariums, an welcher eine junge Kolonie saß, ein Zeichen

machte und nach bestimmter Zeit wieder nachsah, wie weit sich dieselbe von der markirten Stelle entfernt hatte. Dabei fand ich als die größte Geschwindigkeit in gerader Richtung bei jungen Kolonien mit zwei oder drei Individuen 1—2 mm in der Sekunde. Größere Kolonien kriechen viel langsamer. Um mir über den Mechanismus dieser Kriechbewegungen Aufklärung zu verschaffen, wählte ich also zur Beobachtung am lebenden Thier möglichst kleine Kolonien mit nur zwei bis vier Individuen, die noch den weiteren Vorthail hatten, dass sie ziemlich durchsichtig waren. Ich bemerkte zunächst, dass die Kriechbewegung der Fußscheibe nach der Richtung stattfand, nach welcher die Individuen ausgestreckt waren. Waren sie unter spitzem Winkel divergirend ausgestreckt, so erfolgte die Bewegung ungefähr in der aus den Richtungen der Individuen resultirenden Richtung. Dabei hatte die Sohle eine längliche Gestalt und war an dem Pol, wo die Individuen saßen, etwas verbreitert, am entgegengesetzten ziemlich spitz ausgezogen. Divergirten die Individuen unter stumpfen Winkeln, so fand nur sehr langsame Bewegung statt, die Fußscheibe war mäßig verlängert, vorn sehr breit, hinten wenig spitz. Waren die Thiere ungefähr in entgegengesetzter Richtung ausgestreckt, so ergab sich keine Bewegung, die Fußscheibe nahm dann eine zwischen den Individuen langgestreckte Gestalt an. Waren die Individuen senkrecht zur Ebene der Fußscheibe gerichtet, so fand ebenfalls keine Bewegung statt, die Sohle war dabei meist kreisrund. Daraus geht hervor, dass die Richtung der Kriechbewegung abhängig ist von der Richtung der einzelnen Thiere, und dass sie die Resultante ist aus den in der Richtung der Individuen auf die Sohle wirkenden Kräften. Diese Kräfte erkannte ich zunächst in den durch die Verkürzungen der großen Bewegungsmuskeln hervorgebrachten Zugkräften. Bei jeder mehr oder weniger vollständigen Einziehung des Individuums wurde in Folge des oben beschriebenen Endverlaufs der Muskelfasern in der Sohle ein Zug auf die betreffende Partie ausgeübt, welcher eine ganz geringe Verschiebung derselben zur Folge hatte, und so konnte ich unter dem Mikroskop feststellen, dass die Kriechbewegung der Fußscheibe sich zusammensetzt aus lauter kleinen partiellen Verschiebungen in bestimmter Richtung. Dass die Zugkräfte nur sehr gering zu sein brauchen, um eine Wirkung zu erzielen, leuchtet übrigens sofort ein, wenn man sich die histologische Beschaffenheit der Sohle vergegenwärtigt. Die sekretorischen Zellen derselben werden vermuthlich bei den Kontraktionen der Muskulatur und somit der einzelnen Sohlenpartien zu starker Sekretion veranlasst. Ändert ein Individuum seine Richtung, so ändert sich auch die Gestalt der Sohle und die Richtung der Kriechbewegung. Es ist



ferner anzunehmen, dass auch die Flimmerbewegung der einzelnen Tentakelkronen einen, wenn auch geringen, doch bei der leichten Verschiebbarkeit der Sohle ins Gewicht fallenden Zug ausübt. Derselbe wird zwar nicht leicht durch Beobachtung nachweisbar sein, muss aber vorhanden sein, da ja bei anderen Thieren, Infusorien, Rotatorien, Turbellarien etc. durch die Wimperbewegung eine ganz bedeutende Kraftleistung hervorgebracht wird. Dass die Bewegungen größerer Kolonien auf dieselbe Weise zu Stande kommen, braucht wohl kaum noch gesagt zu werden. Die Kriechbewegung der Kolonie ist also die Resultante aus den von den einzelnen Thieren auf die Fußsohle wirkenden Zugkräften und ihre Richtung ist bedingt durch die Richtung der einzelnen Thiere.

Nachdem die anatomische und histologische Darstellung hiermit ihren Abschluss gefunden hat, wende ich mich nunmehr zur Untersuchung einer Frage, die von ungemeiner theoretischer Bedeutung ist und die, wie ich gestehen muss, mein Interesse von Anfang an am lebhaftesten in Anspruch nahm, nämlich zur Frage nach der

### Statoblastenentwicklung.

Ehe ich zur Darstellung der Ergebnisse meiner Untersuchung über die Statoblastenentwicklung komme, muss ich indessen erst die Frage, welche dem Gegenstande seine Bedeutung verleiht, etwas präcisiren, da ich gefunden habe, dass zum größten Theil die irrthümlichen Ansichten, welche augenblicklich noch über die Statoblastenbildung herrschen, auf die wenig scharfe Formulirung gewisser Begriffe zurückzuführen sind. Es handelt sich dabei hauptsächlich um die ersten Anfänge der Statoblastenbildung.

Die Statoblasten, die, wie ALLMAN sagt: »from the earliest period that the freshwater Polyzoa became an object of study, attracted the attention of observers«, wurden von den Forschern, die vor ALLMAN Bryozoenuntersuchungen anstellten, für die Eier der Bryozoen gehalten, ohne dass diesen Beobachtern damals die eigentlichen Eier bekannt gewesen wären. ALLMAN selbst befand sich zuerst in diesem Glauben, bis er bei genauerer Untersuchung die eigentlichen Eier kennen lernte: »Into this error I fell myself; but I have now become convinced that they are on peculiar form of bud, and must on no account be confounded with genuine ova. They are produced in the funiculus, from which they are evidently developed as buds.« ALLMAN ist also der Erste, der die Statoblasten für Knospen erklärt.

NITSCHKE, der zunächst nach ALLMAN die Statoblastenentwicklung

untersuchte, kam zu dem gleichen Resultat: »Die Statoblasten entstehen am Funiculus als Knospen unterhalb der Epithellage.«

Diese Ansichten wurden schließlich allgemein angenommen und gingen auch in die Lehrbücher über. So findet man in dem »Grundriss der vergleichenden Anatomie« von GEGENBAUR: »Bei allen phylactolämen Süßwasserbryozoen entwickeln sich in der Leibeswand, an den Stellen, an welchen Eier entstehen, eigenthümliche aus einem Zellaggregate bestehende Körper (Statoblasten), die wie die Eier sich ablösen und fre werdende Sprossen vorstellen.«

Ganz neuerdings sind wieder eigene Untersuchungen über die Statoblastenentwicklung angestellt worden von KRAEPELIN. Derselbe machte darüber auf der Naturforscherversammlung in Berlin 1886 folgende Mittheilung: »Die Entwicklung der Statoblasten verläuft im Wesentlichen so, wie NITSCHKE sie geschildert. Hervorzuheben ist nur, dass auch sie aus den beiden Schichten des Funiculus (und somit indirekt der Leibeswand) angelegt werden, und dass ein Theil des hierzu verwandten ‚Ektoderm‘ die Chitinschale, ein anderer direkt die äußere Schicht der Leibeswand des Statoblastenembryonen bildet, in welchem dann die Knospung der Polypide ganz ähnlich wie beim erwachsenen Stock verläuft.« KRAEPELIN bestätigt also die Ansicht von der Knospennatur der Statoblasten durchaus, indem er sie aus zwei Keimblättern hervorgegangen findet.

Schließlich geben CARL VOGT und EMIL YUNG in ihrem soeben erscheinenden »Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie« eine auf eigener Beobachtung beruhende Darstellung der Statoblastenentwicklung, die von den Ergebnissen NITSCHKE's und meiner Untersuchungen ganz bedeutend abweicht. VOGT und YUNG haben ihre Beobachtungen, wie es scheint, an *Plumatella repens* gemacht und geben von der Entstehung der Statoblasten, die sie für »eiförmige Knospen« erklären, folgendes Bild: »Wir sahen die Statoblasten als abgeplattete Aufschwellungen des Funiculus erscheinen, die vom Epithel bedeckt und offenbar nur etwas wolkige Anhäufungen von Protoplasma sind, aber keine Zellennatur besitzen, wie ALLMAN behauptet etc.« Bei der Statoblastenbildung von *Cristatella* habe ich nie etwas von »wolkigen Anhäufungen von Protoplasma« unter dem Epithel des Funiculus bemerken können, im Gegentheil trat mir die zellige Natur der Statoblastenanlage stets mit derselben Deutlichkeit und Klarheit entgegen, wie diejenige der anderen Gewebe.

Der eben gegebene Überblick über die Auffassungen der verschiedenen Beobachter zeigt, dass die Statoblasten nach ihrer Entstehungsweise in neuerer Zeit allgemein für Knospen oder Sprossen

gehalten werden, wenn auch über die Gewebselemente, aus denen sie hervorgehen, keine Einstimmigkeit herrscht.

Bei einer genaueren Prüfung der Ansicht von der Knospennatur der Statoblasten würde allein die Auffassung KRAEPELIN'S bestehen können, vorausgesetzt, dass seine Behauptung von der Zweischichtigkeit des Funiculus richtig wäre. Sie ist es aber nicht; der Funiculus ist vielmehr, wie oben gezeigt und wie von allen anderen Beobachtern beschrieben, aus einer einzigen Zellschicht, dem Mesoderm, gebildet, also muss damit auch die KRAEPELIN'sche Ansicht fallen. Die anderen Ansichten aber können desshalb nicht bestehen, weil nach allen bisherigen Erfahrungen ohne Ausnahme mindestens zwei Keimblätter zur Bildung einer Knospe gehören. Da der Funiculus, aus dem sich der Statoblast bildet, nur ein Keimblatt enthält, kann von einer Knospennatur der Statoblasten keine Rede sein, vorausgesetzt, dass sich die Bildung der Statoblasten so verhält, wie die meisten Beobachter angeben, d. h. wenn dieselben nur aus einem Zellaggregat des Funiculus hervorgehen.

Nach unseren Erfahrungen über die Fortpflanzung der Thiere, giebt es nur zwei principiell verschiedene Arten der Fortpflanzung: entweder durch Knospung, an welchem Vorgang mindestens zwei Keimblätter theilhaft sind, oder durch Eier, welche immer eine einzige Zelle repräsentiren. Ist also der Statoblast keine Knospe, so könnte er nur ein Ei sein. Nun soll der Statoblast nach den meisten Beobachtern stets aus einem Zellhaufen hervorgehen, der am Funiculus auftritt, er würde also auch nicht als Ei aufzufassen sein. Will man daher die Angabe aller Beobachter, dass der Statoblast nur aus dem Funiculus gebildet wird, aufrecht erhalten, so sieht man sich vor das Dilemma gestellt, entweder die Theorie, dass es nur zwei Arten der Fortpflanzung giebt, umzustößen und eine dritte Art anzunehmen, die allen bisherigen Beobachtungen widersprechen würde, oder zu vermuthen, dass bei den früheren Untersuchungen der Statoblastenbildung ein Irrthum untergelaufen ist. Man würde in diesem Dilemma trotz der unbestrittenen Gewissenhaftigkeit der betreffenden Forscher doch wohl eher dem letzteren Falle die größere Wahrscheinlichkeit beimessen. Dann wäre auch noch eine letzte Möglichkeit, die Knospennatur der Statoblasten zu retten, nämlich wenn man annähme, dass außer dem Funiculus noch eine andere Zellschicht an der Bildung der Statoblasten Theil nimmt. Stellte sich auch dies als unrichtig heraus, dann bliebe nur die Annahme übrig, dass die Statoblasten Eier sind und sich aus einer Zelle entwickeln. Nach diesen Erwägungen wird man also die Frage behufs einer Untersuchung folgendermaßen präcisiren:



Nimmt außer der Zellschicht des Funiculus noch eine andere genetisch verschiedene Zellschicht an der Bildung des Statoblasten Theil, oder nur das Mesoderm des Funiculus?

Im letzteren Falle würde die Frage weiter lauten:

Entwickelt sich der Statoblast in der That aus einem Haufen von Zellen oder entsteht er aus einer einzigen Zelle dieses Haufens?

Diese Fragen sollen im Folgenden ihre Beantwortung finden.

Um zunächst die erste Frage zu entscheiden, muss festgestellt werden, welche Schichten sich außer dem Funiculus möglicherweise an der Statoblastenbildung betheiligen könnten. Es würden hierbei natürlich nur die beiden Zellschichten in Betracht kommen, mit denen der Funiculus direkt in Berührung steht. Oben also das entodermale Magenepithel und unten das Ektoderm der Sohle. Ferner muss man sich vor Augen halten, dass, da die Statoblasten meist nicht unmittelbar an der Berührungsstelle des Funiculus mit diesen Zellschichten entstehen, die Betheiligung der letzteren nur durch eine Einwanderung von Zellen in den Funiculus stattfinden könnte. Am oberen Ende, wo der Funiculus mit dem entodermalen Epithel des Magens in Berührung steht, ist eine solche Einwanderung von vorn herein unwahrscheinlich durch die Beobachtung, dass, wenn mehrere Statoblasten am Funiculus entstehen, die jüngsten sich immer von der Sohlenseite her entwickeln. Es müssten also in diesem Falle die eingewanderten Entodermzellen des Magens den langen Weg bis zum entgegengesetzten Ende nehmen und dabei noch die Hindernisse überwinden, welche ihnen die älteren Statoblasten in den Weg legen. Die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Annahme liegt auf der Hand. Ganz anders verhält es sich mit der zweiten Möglichkeit, der Einwanderung von Ektodermzellen der Sohle. Diese Annahme würde von vorn herein einige Wahrscheinlichkeit für sich haben. Es würde sich einerseits dabei die eben angeführte Tatsache, dass die ältesten Statoblasten immer am oberen, die jüngsten immer am unteren Theile des Funiculus zu finden sind, gut erklären; andererseits würde auch einer Einwanderung von Zellen der Weg gebahnt sein durch das den Funiculus seiner Länge nach durchziehende offene Lumen. Indessen auch diese Annahme lässt sich der weiteren Beobachtung gegenüber nicht halten. Der erstere Punkt verliert schon seine Bedeutung, wenn man erfährt, dass alle Geschlechtsprodukte des Funiculus immer dieselbe Anordnung zeigen: die ältesten oben, die jüngsten unten. Und was den zweiten Punkt betrifft, so zeigt sich mit der größten Deutlichkeit, dass stets bei den ersten Entwicklungsstufen der Statoblasten das Lumen des Funiculus noch frei und leer erscheint; es ist keine Spur von einer eingewanderten Zelle zu sehen. Auch verhält

sich das Ektoderm während des ganzen Verlaufs der Entwicklung vollkommen passiv. Erst nachdem die Statoblastenbildung begonnen hat, füllt sich das Lumen des Funiculus an der betreffenden Stelle. Schließlich muss diese Annahme auch fallen Angesichts der weiteren Entwicklung der Statoblasten, die in einer Weise geschieht, welche, wie sich gleich zeigen wird, jede Betheiligung zweier Keimblätter ausschließt. Mir scheint daher auch die letzte Möglichkeit, die Annahme von der Knospennatur der Statoblasten zu retten, beseitigt, und ich wende mich zur Entscheidung der zweiten Frage: entsteht der Statoblast aus einem Haufen von Zellen oder nur aus einer einzigen Zelle dieses Haufens?

Die erste Anlage des Statoblasten beginnt mit einer Vermehrung der Zellkerne des Funiculus an der betreffenden Stelle (Fig. 35). Aus den Theilungsfiguren kann man erkennen, dass diese Vermehrung durch Theilung der Kerne erfolgt. Anfangs sind es nur wenige Kerne, die an diesem Prozesse Theil nehmen. Das Lumen des Funiculus bleibt auch an der verdickten Stelle noch ganz frei. In Folge der fortschreitenden Vermehrung der Kerne wird die durch ihre Anhäufung bewirkte Verdickung etwas stärker (Fig. 36); das Lumen des Funiculus verschiebt und krümmt sich etwas mehr, bleibt aber noch leer. Das nunmehr folgende Stadium, dessen Vorhandensein man aus der weiteren Entwicklung mit Nothwendigkeit schließen muss, habe ich leider mit völliger Sicherheit nicht beobachten können. Es geht aber aus dem darauf folgenden Stadium hervor, wie es beschaffen sein muss. Dies nächste wieder sehr deutlich beobachtete Stadium zeigte nämlich im Lumen des Funiculus zwei von den übrigen Zellen desselben scharf abgegrenzte Zellen, die doch nur aus Theilung einer einzigen entstanden sein können (Fig. 37). Sie waren sehr groß und enthielten einen großen Kern mit stark lichtbrechendem Kernkörperchen, wodurch ihr Charakter als Eifurchungszellen wahrscheinlich wird. Sie lagen in einer Höhlung, die sich nach beiden Seiten in das Lumen des Funiculus fortsetzte und nur eine Erweiterung desselben vorstellte. Äußerlich war die Höhlung umgeben von der Masse der übrigen Zellen, welche die Verdickung des Funiculus bewirkten. Die Gestalt und die gegenseitige Lage der beiden Zellen wies in der augenfälligsten Weise darauf hin, dass beide durch Theilung aus einer einzigen Zelle hervorgegangen waren, so dass man sich das vorhergehende Stadium daraus wohl rekonstruiren kann. Es wird sich also eine Zelle des Zellhaufens in das Lumen geschoben und in ihrer Absonderung von den Anderen als Eizelle ausgebildet haben, während die übrigen Zellen einen Follikel um dieselbe zu bilden begannen. Die Präparate dieses zweizelligen

Stadiums waren von solcher Klarheit, dass an ihrer Deutung kein Zweifel aufkommen kann. Auch die weitere Entwicklung bestätigt dies. Als nächste Entwicklungsstufe traf ich nämlich innerhalb des sich durch Kerntheilung noch immer vergrößernden Follikels eine aus vier Zellen bestehende Furchungskugel, deren Zellen deutlich begrenzt und ebenfalls noch größer waren als die Follikelzellen (Fig. 38). Das Fortschreiten des Furchungsprocesses liefert schließlich eine echte Morula (Fig. 39), bei deren jüngeren Stadien man noch eine regelmäßige Anordnung der einzelnen Furchungszellen wahrnimmt, welche sich bei stärkerer Vermehrung desselben mehr verliert (Fig. 40). Die Kerne haben während dessen auch die normale Größe angenommen, und die Follikelzellen ordnen sich nun zu einem regelmäßigen einschichtigen Epithel um die Morula an, das sich scharf von derselben abhebt. Das Endstadium des Furchungsprocesses ist also eine solide Morula ohne centralen Hohlraum.

Kurz zusammengefasst stellt sich hiernach die erste Statoblastenentstehung folgendermaßen dar: An einer bestimmten Stelle des Funiculus vermehren sich die Epithelzellen desselben zu einer kleinen Anschwellung und drängen dadurch gegen das Lumen. Eine Zelle davon tritt in das Lumen hinein und wird zur Eizelle, während die anderen sich zu einem Follikel formiren. Die Eizelle macht einen regelmäßigen Furchungsprocess durch, dessen Resultat schließlich eine solide Morula ist. Wie man sieht, wird also auch durch diesen Furchungsvorgang die Knospennatur der Statoblasten widerlegt.

Die weitere Entwicklung des Statoblasten von *Cristatella* verläuft im Großen und Ganzen in der Weise, wie sie NITSCHKE bei *Alcyonella* schildert, dessen Untersuchungen bei diesem Entwicklungsstadium einsetzen. Indessen muss die Darstellung NITSCHKE's in einigen Punkten korrigirt werden, und ferner sind die Processe, welche bei *Cristatella* zur Entwicklung der Chitinkapsel mit ihren Anhängen führen, viel verwickelter als bei *Alcyonella*, so dass es wohl angebracht ist, auch den weiteren Verlauf der Statoblastenentwicklung noch zu verfolgen.

Nachdem die Morula eine gewisse Größe erreicht hat, bemerkt man an ihr in der Nähe des einen Pols, der in der Längsachse des Funiculus nach dem Magenende hin gerichtet ist, eine hellere Fläche, die gewöhnlich senkrecht zur Längsachse des Funiculus steht (Fig. 41). Die Fläche nimmt immer mehr an Helligkeit zu, die Zellkerne treten von ihr mehr und mehr zurück, und schließlich bildet sie sich zu einer schmalen Spaltfläche aus. Die Zellkerne, die Anfangs um diese Spaltfläche noch unregelmäßig herumgelagert sind, ordnen sich allmählich



zu einer einzelligen Schicht um dieselbe an. Man bemerkt an ihnen jetzt deutliche Zellgrenzen, und indem sich die nun begrenzten Zellen strecken, bilden sie bald ein Cylinderepithel, welches in einfacher Schicht die Spaltfläche umgiebt (Fig. 42). Durch diese Anordnung der Zellen ist eine scharfe Sonderung im Statoblasten eingetreten, welche während der ganzen weiteren Entwicklung bestehen bleibt: Das den Spaltraum umgebende einschichtige Cylinderepithel hat sich von der übrigen noch ungeordneten Zellmasse, in der noch keine Zellgrenzen auftreten, deutlich abgegrenzt. Es mögen daher die beiden Pole des Statoblasten unterschieden werden als oberer, an welchem die Cylinderepithelschicht liegt, und als unterer, welcher durch die ungeordnete Zellmasse charakterisirt ist. Indem der Statoblast in seinem Wachsthum fortschreitet, entwickelt er sich nach seitwärts schneller als in seiner Höhendimension, so dass er allmählich die Gestalt eines abgeplatteten Kuchens annimmt (Fig. 43). Dabei dehnt sich der Spaltraum mit dem ihn umgebenden Epithel ebenfalls immer mehr nach den Seiten aus, biegt dann hier um und wächst in der Richtung nach unten weiter. Nun beginnt die Bildung der Chitinkapsel. In den Spaltraum hinein wird von der Epithelschicht eine zarte Chitinlamelle ausgeschieden, die durch Anlagerung neuer Massen mehr und mehr an Dicke zunimmt (Fig. 44). Zugleich fangen die Cylinderzellen des inneren Blattes der Epithelschicht an niedriger zu werden und verlieren bald ganz ihren Charakter als Cylinderzellen. NITSCHKE bezeichnet nun die Epithelschicht als »cystogene« Schicht und das übrige Zellmaterial als »Bildungsmasse«. Es wird sich indessen später zeigen, dass, wie auch REINHARD<sup>1</sup> gefunden hat, diese Bezeichnung nicht richtig ist.

Nachdem die Epithelschicht in ihrem weiteren Wachsthum den unteren Rand des Statoblasten erreicht hat, biegt sie auch hier wieder um und wächst nach der Mitte zu weiter. Während dessen bemerkt man, dass an der Chitinschale zwei Höcker auftreten, die als Wülste rund um die Schale herumlaufen: einer an der oberen Umbiegungsstelle der Epithelschicht, der andere ungefähr in der äquatorialen Ebene des Statoblasten. Diesen beiden Wülsten fügt sich bald noch ein dritter hinzu, welcher sich an der unteren Umbiegungsstelle entwickelt. Auch das von der Epithelschicht umwachsene Zellmaterial, NITSCHKE's »Bildungsmasse«, zeigt bald bemerkenswerthe Veränderungen. Die Kerne haben schon etwas früher begonnen, sich zu undeutlichen Gruppen zu lagern, welche locker unter einander zusammenhängen. Nun tritt die Erscheinung ein, dass die Kerne allmählich ihr Kern-

<sup>1</sup> Zool. Anzeiger. 1884. Vorläufige Mittheilung.

körperchen verlieren und etwas stärker lichtbrechend werden, so dass man während der nächsten Entwicklungsstufen zwischen zahlreichen Kernen ohne Nucleolus nur noch wenige Kerne mit solchem antrifft (Fig. 43).

Die bisher geschilderten Vorgänge in der Cylinderepithelschicht dienten lediglich zur Bildung der Chitinkapsel selbst, des sog. Discus. Jetzt beginnt eine Reihe complicirterer Processe, welche die Bildung des Schwimmrings und des Hakenkranzes bewirken. Dieselben verlaufen nur in dem äußeren Blatte der Cylinderepithelschicht, während das innere Blatt keinen Antheil daran nimmt.

An der Stelle, wo der obere Ringhöcker auf der Chitinschale entstanden ist, beginnt eine Vermehrung der Zellen, die eine Verschiebung in der Weise zur Folge hat, dass die oberhalb des Höckers gelegenen Zellen über die unterhalb gelegenen seitwärts herüberwachsen (Fig. 46). Zugleich wird auf der zwischen beiden entstandenen Grenze eine dünne Chitinlamelle ausgeschieden. Ganz derselbe Vorgang spielt sich zu gleicher Zeit an dem mittleren äquatorialen Ringhöcker ab. Die hier entstandene chitinöse Grenzlamelle geht vom Höcker aus ziemlich gerade nach unten. Complicirt wird an dieser Stelle die Entwicklung noch dadurch, dass auch die zwischen der Grenzlamelle und dem Discus liegenden Zellen sich theilen und so eine Falte bilden, deren eines Blatt der Grenzlamelle anliegt, während das andere den Discus bedeckt (Fig. 46). Auch an dem untersten Höcker entwickelt sich durch Ausscheidung der Zellen eine kurze Chitinleiste, bei deren Bildung aber keine Verschiebung der Zellen stattfindet. Die zwischen der oberen und mittleren Lamelle eingeschlossenen Zellen scheiden bald darauf an ihrer äußeren Seite sowohl wie zwischen einander Chitinschichten ab, so dass schließlich jede Zelle ringsherum von einer Chitinhülle umgeben ist. Dieses so entstandene Chitingebilde stellt den Schwimmring vor (Fig. 47). Die oberste Zellschicht des Statoblasten, welche sich über diese Schwimmringzellen hinüberzuschieben begann, hat mittlerweile durch Fortschreiten dieses Vorganges die unteren durch den Schwimmring abgespaltenen Zellen erreicht und setzt sich nun direkt in das äußere Blatt der zwischen Discus und mittlerer Chitinlamelle entstandenen Falte fort (Fig. 47).

Der Umwachsungsprocess der centralen Zellmasse durch die Cylinderepithelschicht erleidet bald, nachdem er an der Unterseite bis zu einem bestimmten Punkte vorgerückt ist, eine Modifikation. Das äußere Blatt nämlich spaltet unten kurz vor der Umbiegungsstelle in das innere Blatt eine Zellschicht nach der Mitte hin ab und der Zusammenhang beider Blätter der Epithelschicht löst sich (Fig. 47). Um den Verschluss des

Discus dann zu vervollständigen, wächst jedes der beiden Blätter von den Seiten her nach der Mitte vollständig zu, wobei die Chitinausscheidung zwischen ihnen fortdauert, bis der Discus ringsherum verschlossen ist. Wie schon oben angedeutet, ist hierbei entgegen der Darstellung NITSCHÉ'S hervorzuheben, dass das innere Blatt der Cylinderepithelschicht nicht aufgelöst wird, sondern die centrale Masse umgiebt und seine Kerne mit Kernkörperchen behält.

Es muss noch das Verhalten der centralen Masse während der letzten Entwicklungsstufen geschildert werden. Die Kerne, welche sämtlich ihre Kernkörperchen verloren und stärkeres Lichtbrechungsvermögen bekommen haben, ordnen sich zu rundlichen, lappenförmigen Territorien an, welche durch hellere Zwischenräume von einander getrennt sind (Fig. 46 und 47). Diese Lappen der Centralmasse werden durch den Umwachsungsvorgang immer mehr zusammengedrängt und hängen etwas aus der unteren Öffnung des Discus heraus. Wird die Öffnung durch Chitinausscheidung zuletzt ganz geschlossen, so geschieht es bisweilen — nicht immer —, dass ein Theil der Centralmasse durch die Chitinlamelle aus dem Zusammenhang mit der Hauptmasse abgeschnürt und ausgeschlossen wird. Derselbe wird dann zurückgebildet und verschwindet allmählich ganz. Die Centralmasse verharrt in solchem Zustand den ganzen Winter über. Die äußere Chitinschale dagegen erfährt noch einige Modifikationen. An dem unteren Ringhöcker des Discus bilden sich aus Ausstülpungen der nun den ganzen Statoblasten einschichtig umgebenden Zelllage des äußeren Blattes in bestimmten Zwischenräumen dünne cylinderförmige Chitinfortsätze, welche die den Statoblasten noch immer umgebende Follikelschicht des Funiculus vor sich herschieben und von dem Statoblasten an den Seitenrändern abheben. Indem diese Fortsätze dicht um die untere Hälfte des Schwimmringes nach oben wachsen, und dann von der Mitte an nach außen umbiegen, bilden sie sich zu den Haken des Hakenkranzes aus, die an ihrem Ende zuletzt einen Anker von gewöhnlich vier Armen bekommen. Die Follikelschicht wird dadurch in der Äquatorialebene vom Körper des Statoblasten abgehoben und ist wie eine Schwimmhaut zwischen den einzelnen Haken ausgespannt (Fig. 48). Endlich erhält noch die gesammte Oberfläche des Statoblasten eine Skulptur dadurch, dass zwischen den einzelnen Zellen der äußeren Chitinschicht Chitingrenzen ausgeschieden werden, die den Statoblasten von oben gesehen eine polygonale Felderung verleihen. Nach oben werden die Zellen nicht verschlossen, so dass die Chitinmasse kleine nach oben offene polygonale Kästchen bildet. Der Statoblast ist nun zum Überwintern fertig und es erübrigt nur noch zu sagen, dass alle



protoplasmatischen Elemente, welche außerhalb der festen Kapsel des Discus liegen, aufgelöst werden und verschwinden, ein Schicksal, welchem die Zellen im Schwimring am ersten verfallen.

Was die Weiterentwicklung der Statoblasten im Frühjahr betrifft, so hatte ich noch Gelegenheit die Beobachtung REINHARD's zu bestätigen, dass sich das Ektoderm des jungen Thieres aus dem in den Discus mit eingeschlossenen inneren Blatt der ursprünglichen Cylinderepithelschicht entwickelt, und ich kann hinzufügen, dass sich das Mesoderm aus der Centralmasse anlegt, in der spärlich zerstreut Zellkerne mit Kernkörperchen auftreten, welche nach dem äußeren Rande wandern und sich mit wenig Protoplasma als Mesoderm an die Ektodermsschicht anlegen. Weiter reichen meine sicheren Beobachtungen zur Zeit nicht. Ich glaube nur noch bemerkt zu haben, dass sich in diesem zweischichtigen Zellsack die Individuen als Einstülpungen anlegen, gerade so, wie sich die Knospen an der Wand des erwachsenen Stockes entwickeln. Es verläuft also die Statoblastenentwicklung im Wesentlichen so, wie KRAEPELIN die Entwicklung der befruchteten Eier geschildert hat.

Durch die Untersuchung der Statoblastenentwicklung ist daher die zweite Frage, ob die Statoblasten aus einem Zellhaufen oder nur aus einer einzigen Zelle hervorgehen, nach letzterer Seite hin entschieden und damit die Einatur des Statoblasten erwiesen. Es ist indessen noch nicht hervorgehoben worden, dass dieselben nicht als befruchtete Eier aufzufassen sind, da sie sich zu einer Zeit am Funiculus entwickeln, wo kein Sperma mehr im Thier erzeugt wird. Ich habe die Stücke mit Statoblasten in allen Entwicklungsstufen noch am 31. Oktober gefunden und zur Untersuchung verwerthet, während die geschlechtliche Entwicklung Ende Juni bis Juli stattfindet. Somit komme ich also zu folgendem Ergebnis:

Die Statoblasten sind als parthenogenetische Wintereier aufzufassen, welche sich im Gegensatz zu den befruchteten Eiern am Funiculus entwickeln.

Berlin, im Juli 1887.

---

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XII und XIII.

- Fig. 1. Kolonie von *Cristatella mucedo* von der Seite.  
 Fig. 2. Kolonie von *Cristatella mucedo* von der Sohle.  
 Fig. 3. Schematischer Querschnitt durch die Kolonie.  
 Fig. 4. Der Lophophor. *g*, Ganglion; *ep*, Epistom; *o*, Mundöffnung.  
 Fig. 5. Ektoderm der oberen Decke einer Kolonie in Flächenansicht.  
 Fig. 6. Querschnitt durch die obere Decke. *ec*, Ektoderm; *m*, Mesoderm.  
 Fig. 7. Ektoderm der Sohle im Flächenschnitt.  
 Fig. 8. Querschnitt durch die Sohle. *ec*, Ektoderm; *m*, Mesoderm.  
 Fig. 9. Querschnitt durch die Sohle, stärker vergrößert. *ec*, Ektoderm; *m*, Mesoderm. Schleimsekret der mittleren Ektodermzelle durch Reagentien geschrumpft.  
 Fig. 10. Ektodermales Plattenepithel des Cystids mit Blasenellen. Flächenansicht.  
 Fig. 11. Cystidwand im Querschnitt. *ec*, Ektoderm; *m*, Mesoderm.  
 Fig. 12. Querschnitt durch ein Septum der Fußscheibe.  
 Fig. 13. Septum der Fußscheibe in Flächenansicht.  
 Fig. 14. Querschnitt durch die Aufhängelamelle zwischen Cystidwand und Pharynx. *ec*, Ektoderm der Cystidwand; *ph*, Pharynxepithel; *m*, mesodermales Epithel der Leibeshöhle, die Lamelle bildend.  
 Fig. 15—19. Querschnitte durch die Tentakel in verschiedener Höhe und die Intertentacularmembran. *ec*, Ektoderm; *m*, Mesoderm.  
 Fig. 20a. Querschnitt durch die Segmentalorgane. *ss*, Segmentalorgane; *ep*, Epistom; *mu*, Muskelfäden des Epistom (Elevatoren); *te*, Tentakel.  
 Fig. 20b. Äußeres Ende der vereinigten Segmentalorgane. Querschnitt.  
 Fig. 21. Längsschnitt durch den oberen Theil des Darmtractus. *ep*, Epistom; *mu*, Muskelfäden des Epistom (Elevatoren); *g*, Ganglion; *ph*, Pharynx; *oe*, Ösophagus; *v*, Magen; *m*, mesodermales Epithel der Leibeshöhle; *s*, Aufhängelamelle des Pharynx an der Cystidwand.  
 Fig. 22. Unteres blindes Ende des Magens. *m*, Mesodermüberkleidung; *mu*, Muskelschicht; *f*, Funiculus.  
 Fig. 23. Querschnitt durch den Magen.  
 Fig. 24. Zellen des Pharynx.  
 Fig. 25. Zellen des Ösophagus.  
 Fig. 26. Wulstzellen des Magens auf dem Querschnitt gesehen.  
 Fig. 27. Furchenzellen des Magens auf dem Querschnitt.  
 Fig. 28. Wulstzellen des Magens auf dem Längsschnitt.  
 Fig. 29. Zellen des Rectums.

Fig. 30. Muskelfasern der großen Bewegungsmuskeln des Polypids.

Fig. 31. Nervenstrang der Lophophorarme. Flächenansicht.

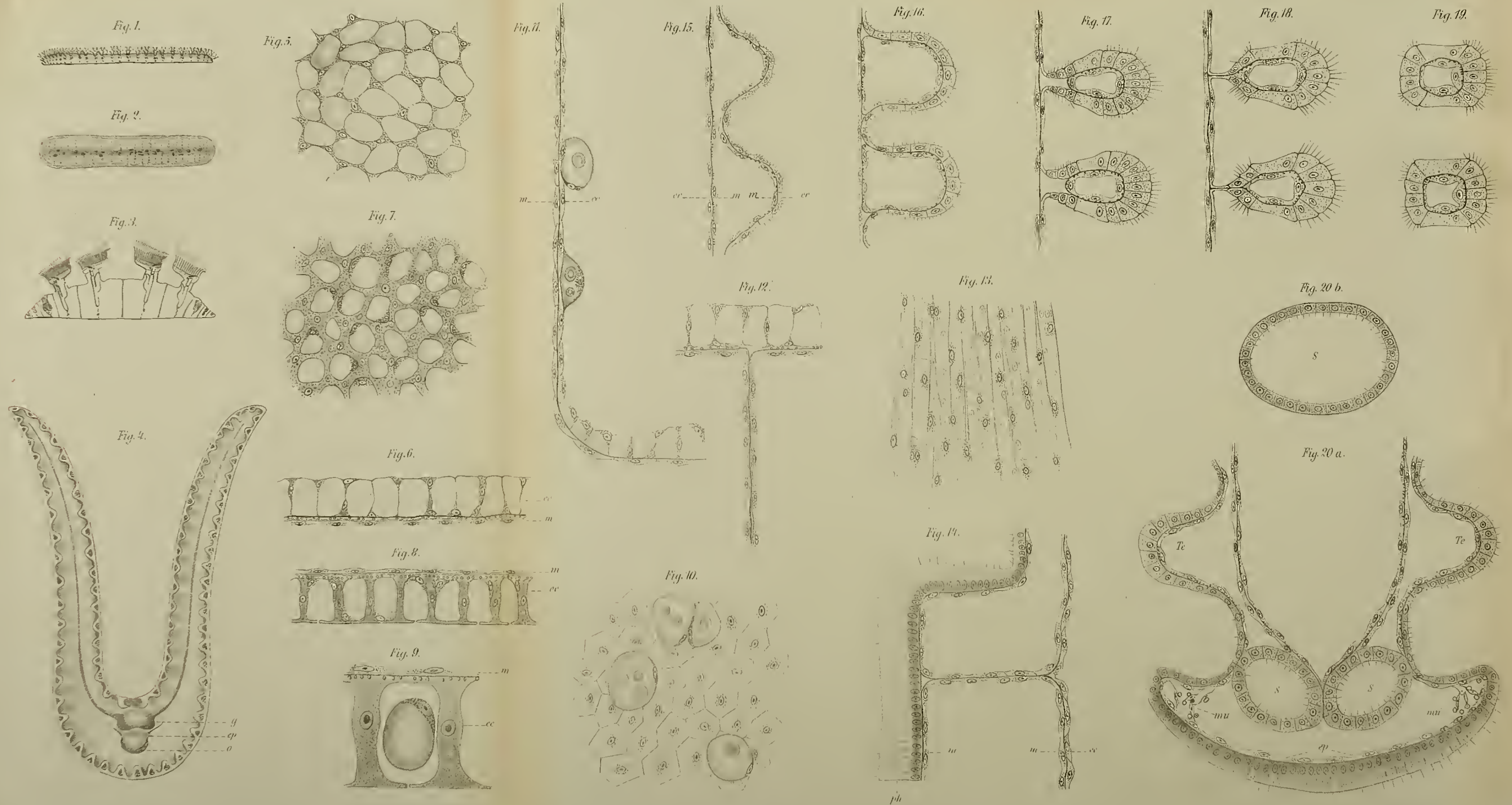
Fig. 32. Nervenstrang der Lophophorarme. Querschnitt. *ec*, Ektoderm; *m*, Mesoderm.

Fig. 33. Funiculus.

Fig. 34. Funiculusquerschnitte.

Fig. 35—48. Statoblastenentwicklung. Fig. 35—41 plastische Bilder, Fig. 42 bis 48 Querschnitte. Fig. 43—48 sind in der lithographischen Ausführung etwa um die Hälfte verkleinert.













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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [46](#)

Autor(en)/Author(s): Verworn Max

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserbryozoen 99-130](#)