

war und blieb sich zeitlebens dessen bewusst, dass der Beweis dieser Wahrheit mehr denn ein Menschenleben uneigennütigen, aufopfernden Schaffens und Ringens kosten müsse. Er blieb stets der „darwinistischen“ Propaganda fern, welche sich in phantastischer Ueberschwänglichkeit am Ziele wähnte und seine Lehren zum Dogma erniedrigen wollte, darüber aber das Verständniß für wahre wissenschaftliche Forschung, die Freude an der mühevollen Arbeit verlor. Diese Eigenschaften hat Darwin sich in ungewöhnlichem Maße bis an das Ende seines Lebens bewahrt, das der naturwissenschaftlichen Forschung kommender Jahrhunderte als ein leuchtendes Vorbild dastehen wird.

---

## Zur Entstehung und Entwicklung der Geschlechtsprodukte bei chilostomen Bryozoen.

Von Dr. W. J. Vigelius (Haag).

Unter den während der Niederländischen Nordpolfahrt von 1880 gesammelten Bryozoen befinden sich einige große wolerhaltene Exemplare von *Frustra membranaceo-truncata* Smitt, einer arktischen Species, welche sowol durch den dünnen thallusartigen Bau des Zoarium als durch die fast vollkommene Transparenz der Zoöcien ein höchst schätzbares Objekt für morphologische Studien darstellt. Letzterer Umstand brachte mich auf den Gedanken diese Species einer gründlichen, möglichst vollständigen anatomischen Bearbeitung zu unterwerfen und auf diese Weise einen Beitrag zum bessern Verständniß der in mancher Hinsicht noch wenig bekannten Bryozoenmorphologie zu liefern.

Da der Ursprung und die Entwicklung der Genitalprodukte ein mehr allgemein biologisches Interesse beanspruchen, so möchte ich die in dieser Beziehung von mir gewonnenen Resultate hier kurz zusammenfassen.

### I. Ursprung und Reifungsgeschichte des Eies.

Ueber den Ursprung der Eier bei ectoprocten Bryozoen haben zahlreiche Autoren berichtet. Nach ihren Angaben entstehen die Eier<sup>1)</sup> entweder aus der Endocyste und zwar aus deren Innenfläche, oder aus dem Funiculus, dem Strang, der den Magen des Polypids mit der Endocyste verbindet und zum Endosarc (Joliet) gehört.

---

1) Die Entstehung der Eier innerhalb des Oöcium (Hineks, Smitt) sowie ihren Ursprung in besondern, von Hineks als „Gonoecium“ und „Gonocyste“ bezeichneten Kapseln, wollen wir hier übergehen. Zur Annahme einer derartigen Genese scheinen mir bis jetzt die nötigen Belege zu fehlen.

Der erstere Bildungsmodus wurde beschrieben von Grant (*Flustra carbacea*, *Fl. foliacea*), Smitt (*Scrupocellaria scruposa*), Claparède (*Scrupocellaria scruposa* (?)) und Bugula *avicularia* (?), v. Beneden (*Launcula* (*Farella*) *repens*), Metschnikoff (*Acyonella*), Repiachoff (*Lepralia pallasiana*, *Tendra* (?)), Nitsche (*Bicellaria ciliata*, *Bugula plumosa* und *B. flabellata*), Joliet (*Bicellaria ciliata*, *Membranipora membranacea*), Hincks (*Bugula avicularia*); die letztere Entstehungsweise fand dagegen ihre Vertreter in Huxley (*Bugula avicularia*) und Joliet (*Valkeria cuscuta*, *Bowerbankia imbricata*, *Laenella nutans*, *Bicellaria ciliata*, *Bugula flabellata*, *B. avicularia*, *Lepralia Martyi* und *Farella repens*).

Es ist beachtenswert, dass in einigen Fällen bei ein und derselben Species, sei es von einem oder von mehreren Forschern, die beiden Entstehungsweisen der Eier beobachtet wurden.

Die Angaben der Forscher über die Entstehung der Eier aus der Endocyste sind leider sehr kurz, zugleich aber auch lückenhaft, indem sie fast ausnahmslos die allerersten Entwicklungsstadien übergehen. Ueber ihre Reifungsgeschichte bietet aber die Literatur fast gar nichts; es liegen hierüber nur einige wenige zerstreute Angaben von Claparède, Repiachoff, Hincks und Reinhard vor.

Ich habe die Lebensgeschichte des Eies von *Flustra membranaceo-truncata* bis zum Reifestadium ziemlich genau verfolgen können und bin zu folgenden Ergebnissen gelangt.

1) Das Ovarium entsteht aus der Innenfläche der Endocyste und zwar konstant an derjenigen Wand der distalen Zoöciumhälfte, welche der den Deckel tragenden Seite gegenüberliegt. Es liegt rechts oder links von der Symmetrieebene, immer in der unmittelbaren Nähe der Seitenwände<sup>1)</sup>.

2) Die jüngsten Ovarien findet man in der zweiten Zoöciumquerreihe vom Randkontur aus gerechnet; in dieser sind die Zoöeien schon ganz ausgebildet und enthalten fertige oder nahezu völlig entwickelte Polypide. Großknospen im Sinne Nitsche's habe ich bis jetzt nicht gefunden.

Die jüngsten zur Beobachtung gelangten Ovarien sind oft schon vorhanden bevor die Tentakelscheide oder vielmehr deren Mündung zum Durchbruch gelangt ist. Jedes Ovarium bildet einen kleinen, meistens kugelförmigen oder ellipsoidischen Körper von gelblicher Farbe, der aus einer Anzahl von kleinen, runden, dicht angehäuften, mit Membran und Kern versehenen Zellen besteht. Wenn es auch in diesem Zustande als scharf konturirter Zellkomplex scheinbar ganz isolirt daliegt, so lehrt doch die genauere Betrachtung, dass es mit der Endocyste zusammenhängt und dass die kleinen runden Endocystzellen an

1) Das normale Zoöcium hat wie bei *Flustra membranacea*, die Gestalt eines Parallelepeds.

dieser Stelle nach innen wandern, um sich an dem Aufbau des Ovariums zu beteiligen.

3) In dem ursprünglich aus gleichartigen Elementen bestehenden Zellenhaufen tritt bald eine Differenzierung ein, indem ungefähr in der Mitte meistens zwei, selten mehrere Zellen auftreten, welche sich durch ihre Dimensionen, ihren größeren Nucleus nebst Nucleolus von den übrigen deutlich unterscheiden. Diese Zellen stellen die Keimzellen dar, welche die Fähigkeit der Ausbildung zu Eiern besitzen. Gewöhnlich befinden sich zwei solche Eizellen in jedem Ovarium; sie liegen einander dicht an und werden von den übrigen Zellen umschlossen. Die jungen Ova sind scharf konturirt und besitzen einen hellen runden Nucleus (Keimbläschen), in welchem ein dunkler runder Nucleolus (Keimfleck) eingelagert ist. Letzterer enthält konstant einen runden Fleck (Vacuole?), der bis zur Reife des Eies sichtbar bleibt.

Das anfangs centrale Keimbläschen wird von dem homogenen schwach braun pigmentirten Zellkörper (Dotter) umgeben und dieser ist wiederum von einer zarten strukturlosen Membran (Dottermembran) umhüllt, welche die einzige Eiwand während des Reifungsprocesses darstellt.

Die kleinen Zellen, welche die jungen Eier umschließen, gruppiren sich derart, dass sie eine Kapsel bilden, welche morphologisch und physiologisch die Bedeutung eines Follikels besitzt. Der Follikel, dessen Zellen sich niemals in Keimzellen umbilden, ist bis zur Reife des Eies immer an der der Endocyste zugekehrten Fläche dicker und dunkler pigmentirt als an der entgegengesetzten Seite, wo die Zellen mehr abgeflacht sind und ein helleres Aussehen zeigen.

Das Wachstum der Eier wird von einer entsprechenden Vergrößerung des Follikels begleitet, dessen Zellen sich wahrscheinlich durch Teilung vermehren.

4) Haben die Eizellen eine gewisse Größe erreicht, so beginnt bereits der Kampf ums Dasein. Die eine, welche unter den günstigsten Bedingungen verkehrt, sammelt das meiste Nährmaterial und wächst schnell fort, die andere dagegen verhält sich von jetzt an passiv, erleidet meistens Gestaltveränderungen und wird nach der Peripherie des Ovariums gedrängt. In diesem Zustand liegt sie dem Follikel dicht an und wird scheinbar in denselben aufgenommen. Indem die andere Zelle weiter wächst, bleibt sie immer als deutlich erkennbare Eizelle, in Bezug auf ihre Dimensionen stationär. Auch dann, wenn sich mehrere Keimzellen zu Eiern ausgebildet haben, ist es doch immer nur eines unter diesen, welches weiterer Entwicklung fähig ist.

Das Ovarium hat indess eine mehr selbstständige Stelle in der Perigastralhöhle eingenommen und liegt endlich ganz frei in derselben.

Manchmal rückt es medianwärts und wird teilweise oder ganz

von der Tentakelseide bedeckt; manchmal aber behält es noch seine ursprüngliche Lage. Auch kann es durch den Druck der umliegenden Organe bedeutende Formveränderungen erleiden; bald behält es die kugelförmige oder ellipsoidische Gestalt, bald nimmt es eine länglich birnförmige oder rechtwinklige Form an.

Wichtiger sind aber die Veränderungen, welche im reifenden Ei und im Follikelsack vor sich gehen. Der Dotter wird dunkler, nimmt eine körnige Beschaffenheit an und zerfällt nicht selten in einen hellen, und einen undurchsichtigen Teil. Das excentrische Keimbläschen und der excentrische Keimfleck sind in diesem Stadium gewöhnlich kaum zu sehen. Oft kontrahirt sich der Dotter, sodass ein peripherer Raum zwischen ihm und der Eiwand entsteht, in welchem Fall die Dottermembran ein gerunzeltes oder gefaltetes Aussehen bekommt.

Die Veränderungen des Follikels bestehen in dem allmählichen heller und dünner werden seines centralen Teils, der als Nährmaterial von dem Ei verbraucht wird; die flachen Zellen werden endlich ganz resorbirt, um dem Ei einen freien Durchtritt zu lassen. Der nach außen gelegene, stark pigmentirte Abschnitt des Follikels bleibt dagegen ganz intakt; er besteht aus birnförmigen oder cylindrischen, radiär angeordneten Zellen und umschließt immer die stationär gebliebene Eizelle (resp. Eizellen).

5) Später wird das reifende Ei wieder heller und enthält stark lichtbrechende Dotterkörner oft von verschiedener Größe, welche bis zur Eiwand reichen. Keimbläschen und Keimfleck haben sehr an Deutlichkeit abgenommen. Endlich befreit sich das submature Ei aus dem dunkeln capuchonartigen Follikelrest, der sich dann gegen die Zoöciumwand zurückzieht.

Das Ei im freien Zustand ist rund oder oval, manchmal sehr groß und füllt einen bedeutenden Teil der Perigastral- oder (wenn das Polypid fehlt) der Zoöciumhöhle aus. Das excentrische Keimbläschen erleidet regressive Veränderungen; seine Membran faltet sich und wird später resorbirt. Der runde mit Vacuole versehene Keimfleck wird ebenfalls blasser, bleibt aber immerhin sichtbar und behält seine runde Gestalt.

Während dieser Erscheinungen rückt das Ei mehr und mehr nach vorn und liegt bald vor der Kommunikationsöffnung zwischen dem Zoöcium und der von diesem getragenen Ovicelle.

6) In dem nächst beobachteten Stadium war das Ei bereits in das Oöcium übertreten. Sein Uebergang in die Brutkapsel ist höchst wahrscheinlich eine Folge des Drucks, welche die obere Zoöciumwand und die Perigastralflüssigkeit durch Muskelwirkung hervorruft. Die mit Eiern ausgefüllten Ovicellen fand ich erst in der neunten Zoöciumquerreihe und von da weiter abwärts. Ich habe sie nur selten beobachtet, was besonders auffallend erscheint, wenn man

die große Anzahl reifer Eier in Betracht zieht, welche die mittlern Zoöcien eines fertilen Stocks auszufüllen pflegen.

Die von mir beobachteten Ovicelleier (vier an Zahl) waren ellipsoidisch und zeigten einen gelblichen homogenen Dotter mit regelmäßig zerstreuten Dotterkörnern. Nach sorgfältiger Entfernung der Brutkapsel entdeckte ich im Dotter einen blassen, excentrischen, von einer hellern Zone umgebenen Körper, der dem Keimfleck des vorigen Stadiums vollkommen ähnlich ist; dagegen war von dem Keimbläschen nichts mehr zu sehen. Spätere Entwicklungsstadien des Eies habe ich bis jetzt nicht verfolgen können.

7) Es liegt nun die Frage nahe, ob wir in dem soeben geschilderten Ei nicht ein befruchtetes Ei vor uns haben und ob der runde excentrische Körper nicht den ersten Furchungskern vorstelle?

Ich glaube diese Frage verneinend beantworten zu müssen und zwar aus folgenden Gründen: 1) war in den eiträgenden Ovicellen nie eine Spur von Spermatozoen zu entdecken; 2) kam ein ♂ Promueus niemals zu Gesicht; 3) war von Furchungsvorgängen nichts zu sehen; 4) gleicht der im Dotter vorhandene Körper vollkommen dem Keimfleck. Hiernach bin ich der Meinung, dass die Eier in diesem Zustande dem Ausstoßen der Polzellen nahe waren und also das letzte Stadium ihrer Reifung durchmachten. Immerhin ist nach dieser Ansicht die Anwesenheit des schwach konturirten Keimflecks nach dem Verschwinden des Keimbläschens eine etwas abweichende Erscheinung. Der bedeutendste Beweisgrund für die Befruchtung dieser Ovicelleier innerhalb der Oöcien liegt gewiss in der Tatsache, dass die Zoöcien mit eiträgenden Ovicellen alle diklinisch waren und dass sich in denselben nie eine Spur von den übrigens sehr leicht erkennbaren Spermatozoen vorfand. Diklinie finde ich bei dieser *Flustra* als eine sehr allgemein auftretende Erscheinung. In den zahlreichen ♀ Zoöcien mit reifenden Eiern in ganz beliebigen Entwicklungszuständen habe ich niemals Spermatozoen wahrgenommen.

In diesen Fällen muss die gegenseitige Befruchtung also eine äußere sein und kann nur in den Ovicellen stattfinden.

Nur sehr selten fand ich hermaphroditische Zoöcien<sup>1)</sup>, in welchen neben reifenden Eiern auch Hoden und freie Spermatozoen vorhanden waren. Unter diesen Umständen liegt natürlich die Annahme einer Selbstbefruchtung sehr nahe.

8) Betrachtet man die Zoöcien, aus welchen das reife Ei in die Ovicelle übergetreten ist, so lässt sich als sehr wahrscheinlich hin-

1) Das Zusammengehen von Diklinie und Hermaphroditismus wurde u. A. auch von Repiachoff beschrieben (*Tendra*). Das Auftreten von ♂, ♀ und hermaphroditischen Zoöcien an ein und demselben Stock macht es wahrscheinlich, dass die diklinischen Formen ihr Geschlecht variiren, und unter Umständen hermaphroditisch werden können.

stellen, dass der dunkel pigmentirte Rest des Follikels mit der bis jetzt stationär gebliebenen Eizelle (resp. Eizellen) sich zu einem neuen Ovarium auszubilden vermag. Eine dieser Eizellen ist nämlich bedeutend größer geworden, hat schärfere Konturen angenommen, und ist also wieder in den aktiven Zustand eingetreten. Ueber die vermutliche Reifung dieser Eizelle, sowie über die Bildung eines neuen Follikels stehen mir aber noch keine entscheidenden Beobachtungen zur Verfügung.

Die Behauptung einiger Forscher (z. B. Claparède's), dass die Bildung der Ovicellen erst dann anfängt, wenn die Eier schon eine gewisse Periode ihrer Entwicklung durchgemacht haben, habe ich bei dieser Species nicht bestätigen können. Die jüngsten Entwicklungszustände des Ovarium werden hier ausnahmslos von der Anlage einer Ovicelle begleitet, deren Entstehungsweise ich an diesem Ort übergehen muss. Nur die Zoöcien mit weiblichen Genitalprodukten (die hermaphroditischen Formen sind hierunter begriffen) tragen auf ihrer vordern distalen Seite eine solche Brutkapsel.

Zum Schluss sei noch bemerkt, dass die Eier sich ganz unabhängig von den Polypiden entwickeln, zumal alle möglichen Entwicklungszustände dieser letztern mit den reifenden Eiern zusammentreffen können. Oeffters fand ich ein reifendes Ei, einen braunen Körper und eine neue Polypidknospe in demselben Zoöcium beisammen liegen; sie wurden dann durch Endosarkstränge fixirt. Ueber die Entstehung der neuen Polypidknospen in den sekundären Zoöcien, welche ich in schönster Weise beobachtet habe, hoffe ich später zu berichten.

## II. Ursprung und Entwicklung der Spermatozoen.

Die Angaben über den Ursprung der Spermatozoen bei ectoproeten Bryozoen sind viel sparsamer als die, welche über die Entstehung der Eier berichten. Wir verdanken sie besonders den Untersuchungen von Smitt (*Chilostomata*), Allmann (*Phylactolaemata*), v. Beneden (*Laguncula*), Nitsche (*Phylactolaemata*), Hincks (*Farella*) und Joliet (*Valkeria cuscuta*, *Bicellaria ciliata*, *Bowerbankia imbricata* und *Lepralia Martyi*). Besonders von den jüngern Forschern wird die Meinung vertreten, dass die Spermatozoen bei den Ectoproeten immer denselben Ursprung haben und ausnahmslos aus dem Endosarc oder genauer aus dem Funiculus hervorgehen.

Die Spermatogenese ist eigentlich nur von Joliet in ausführlicher Weise verfolgt und beschrieben worden; zwar haben u. A. auch Reppachoff (*Lepralia*) und Nitsche (*Bicellaria ciliata*, *Bugula plumosa* und *B. flabellata*) hierüber berichtet, aber ihre Notizen sind leider sehr kurz und unvollständig.

Ueber die Entwicklung der Spermatozoiden von *Fuflustra membranaceo-truncata* kann ich vorderhand Folgendes mitteilen:

1) Die Hoden entstehen später als die Ovarien; man findet ihre

jüngsten Entwicklungszustände erst in der vierten oder fünften Zoöcienquerreihe vom Randkontur gerechnet, also in Reihen, welche schon Zoöcien mit reifenden Eizellen enthalten. Die männlichen Genitalprodukte entwickeln sich schneller als die weiblichen.

2) Der Hoden entsteht nicht wie das Ovarium an einer bestimmten Stelle innerhalb des Zoöciums, sondern hat eine ziemlich unbegrenzte Verbreitung und dazu ein sehr unregelmäßiges Vorkommen. Er besteht aus einem oder mehreren oft zusammenhängenden Klumpen oder Strängen von runden, dunkel pigmentirten Zellen, welche den primitiven ovarienbildenden Zellen ungemein ähnlich sind. Die oft formlosen Klumpen können eine sehr verschiedene Lage haben, nehmen aber gewöhnlich die hintere proximale Zoöciumhälfte ein. In spätem Stadien kleidet der Hoden einen großen Teil der Perigastralhöhle aus (besonders deren Hinter-, Unter- und Seitenwände), oder er zerfällt in zwei oder mehrere gesonderte Massen, welche nach innen gewölbt sind und in die Höhle frei hineinragen. Trotz seiner verschiedenen Ausbildungsweisen liegt aber der Hoden in diesen Stadien immer der Innenfläche der Endocyste dicht an und hängt bisweilen deutlich mit dieser zusammen. Letzterer Umstand, sowie die Aehnlichkeit der homodynamen ovarien- und hodenbildenden Zellen scheinen darauf hinzuweisen, dass beiderlei Geschlechtsprodukte aus der Endocyste hervorgehen. Indess kann ich hierüber noch nichts Sicheres sagen; die Undurchsichtigkeit der ♂ Genitalien erschwert ungemein das Studium ihrer Genese. Doch muss ich hervorheben, dass ich bei dieser Species das Vorkommen eines strangartigen Funiculus, der die Bildungsstätte der Spermatozoen sein sollte, sehr bezweifle; ein solcher ist mir wenigstens bis jetzt unbekannt geblieben.

3) Die geschlechtsreifen männlichen Zoöcien trifft man gewöhnlich erst in der neunten Querreihe an. Der Hoden besteht aus dicht angehäuft, runden, dunkelbraun pigmentirten Keimzellen, welche als Spermosporen (Balfour) unmittelbar die Spermatozoen liefern. Es entstehen aus jeder Spermospore mehrere Spermatozoiden. Fast immer fand ich außerdem Keimzellen, welche sich von der Hodenmasse abgesondert hatten und ein selbstständiges Leben führten.

Indem die jungen Spermatozoen ihre Schwänze zuerst nach außen bringen, erscheint die Hodenmasse von einem Kranze zahlreicher sich durch einander schlängelnder Fäden umgeben. Nach vollendeter Umwandlung der Keimzellen füllen die Spermatozoen in überaus großer Menge die ganze Zoöciumhöhle aus und schwimmen frei in der perigastrischen Flüssigkeit umher. Die Spermatozoiden sind farblos, stark lichtbrechend und bestehen, den Beobachtungen von Farre, van Beneden und Reinhard entsprechend, aus einem runden oder birnförmigen Kopf und einem langen haardünnen Schwanz. Einen Kern in der Spermazelle konnte ich nicht auffinden; dagegen ist ihre Membran deutlich sichtbar.

4) Die ♂ Zoöcien sind weniger zahlreich als die weiblichen; auch liegen Erstere meistens von einander entfernt und werden ringsum von weiblichen Zoöcien umgeben. Die Genitalprodukte erlangen ungefähr zu gleicher Zeit die Geschlechtsreife; die Zoöcien mit reifen Eiern und fertigen Spermatozoen begrenzen einander unmittelbar und sind demnach von demselben Alter.

5) Wie schon oben auseinandergesetzt wurde, muss bei dieser Species mit geringen Ausnahmen die gegenseitige Befruchtung innerhalb der Ovicellen als Regel angenommen werden. Folglich müssen dann die Spermatozoen ihren Weg durch das Seewasser finden um ins Innere der Brutkapseln zu geraten.

Das Ausschwärmen der Spermatozoen findet wahrscheinlich durch die Oeffnung des polypidlosen Zoöciums statt; von besondern Oeffnungen oder speciellen, diesem Zweck dienenden Einrichtungen (wie z. B. die Intertentakulärorgane bei *Aleyonidium* und *Membranipora*) habe ich nichts entdecken können.

Ogleich es nach dem gegenwärtigen Standpunkte der Wissenschaft unmöglich ist, die systematische Stellung der Bryozoen sowie ihre speciellen Verwandtschaftsbeziehungen mit genügender Sicherheit festzustellen, so lehrt doch die vergleichende Entwicklungsgeschichte, dass an einer allgemein phylogenetischen Verwandtschaft dieser Klasse mit den Rotiferen, Mollusken, Chaetopoden und Gephyreen kaum gezweifelt werden kann (Trochosphärenlarve, Balfour). Wahrscheinlich schließen sich hier auch die Brachiopoden an. Vergleichen wir die Bryozoen mit diesen Gruppen in Bezug auf ihre Oogenese, so bieten wol die Anneliden (Chaetopoden) und die Gephyreen die meisten Anhaltspunkte dar. Indess ist ein eingehender Vergleich unmöglich, so lange die Frage nach der Leibeshöhle der Ectoprocten noch ihrer Lösung bedarf.

---

## Die graphische Methode.

(Fortsetzung)<sup>1)</sup>.

### II. Das Instrument, welches auf der Fläche schreibt.

Nachdem wir im vorigen Abschnitt die sich bewegenden Flächen besprochen haben, auf welche die Kurven aufgeschrieben werden sollen, kommen wir jetzt zu denjenigen Instrumenten, die auf irgend eine Weise die ihnen mitgeteilte Bewegung als Spur auf der Fläche hinterlassen. Sie sind häufig nicht als besondere Apparate kenntlich und bilden nur das Ende eines andern Instruments. Es empfiehlt sich aber sie hier besonders zu besprechen.

---

1) Vgl. Biol. Centrabl., Bd. II, Nr. 5.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1882

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Vigelius W. J.

Artikel/Article: [Zur Entstehung und Entwicklung der Geschlechtsprodukte bei chilostomen Bryozoen 435-442](#)