

Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen.

Von

A. Ostroumoff,

Privatdocent an der Universität zu Kasan.

Mit Tafel 6.

Über die Entwicklungsgeschichte der Cyclostomen bietet die Litteratur, so viel mir bekannt, nur folgende Werke:

1. Couch, A cornish fauna. 1844.
2. Smitt, Bidrag till kännedom om Hafs-Bryozoernas utveckling. Upsala 1863.
3. Idem, Om Hafs-Bryozoernas Utveckling och fettkroppar. Öfvers. Kongl. Vet. Akad. förhandlingar. 1865. No. 1.
4. Metschnikoff, Über die Metamorphose einiger Seethiere. Göttinger Nachrichten. 1869. Nr. 12. p. 229.
5. Barrois, Des formes larvaires des Bryozoaires. Compt. rend. p. 1134. 1875.
6. Idem, Recherches sur l'Embryologie des Bryozoaires. Lille. 1877. p. 56—92.
7. Idem, Embryogénie des Bryozoaires. Essai d'une théorie générale du développement basée sur l'étude de la métamorphose. Journ. Anat. Phys. Paris. Tome 18. 1882. p. 140—144.
8. Metschnikoff, Vergleichend-embryologische Studien. 3) Über die Gastrula einiger Metazoen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 37. Bd. 1882. p. 310—311.

Der erste von diesen Beobachtern beschrieb die kugelförmige, mit Cilien bedeckte Larve von *Crisia*. SMITT, welcher die äußeren Merkmale der Larven von *Crisia* und *Tubulipora* schon vollständiger beschrieben hat, deutete richtig jenen Pol der Larven, mit welchem sie sich befestigen. METSCHNIKOFF hat im Jahre 1869 auf die Existenz einer Höhle in den Larven von drei Cyclostomen aufmerksam gemacht, jedoch bleibt es ungewiss, ob er die Höhle des Saugnapfes oder die Mantelhöhle gesehen hat. Im Jahre 1875 theilte

BARROIS zum ersten Mal die Resultate seiner Untersuchungen über die Entwicklung der Bryozoen mit. Die Cyclostomenlarven werden von ihm zum 3. Typus gerechnet. Er untersuchte die Larven von *Discoporella*, *Crisia*, *Hornera*, *Idmonea*, und später bei der Darlegung seiner Beobachtungen in extenso (1877) beschrieb er die Embryogenie von *Phalangella flabellaris*, *Crisia eburnea* und *Diastopora patina*. Zu jener Zeit erkannte er die Existenz von zwei Höhlen, welche an beiden entgegengesetzten Polen sich befinden, bei diesen Larven an. Am 30. April 1882 erschien ein neuer Aufsatz von BARROIS, in welchem er auf Grundlage seiner neuen Beobachtung an *Discopora* und *Fron dipora* die Fehler seiner früheren Beobachtungen beseitigte, indem er unter Anderem auf die Existenz der Pseudogastrula hinwies. Damals beschrieb er auch die Metamorphose dieser Larven, welche überhaupt der Metamorphose der Chilostomenlarven sehr ähnelt, d. h. es giebt eine Ausstülpung des Saugnapfes und eine Umbiegung des Mantels. Nach fünf Monaten erschien eine Notiz von METSCHNIKOFF (sie ist vom Verfasser den 14. Mai 1882 in Odessa datirt) über die Entwicklung von *Discoporella radiata*. In dieser Notiz kam er mit seiner Widerlegung der früheren Beobachtung von BARROIS bezüglich der Pseudogastrulation zu spät. METSCHNIKOFF giebt hier Abbildungen des ersten Stadiums mit Entoderm und des Stadiums der Saugnapfbildung. Er hat übrigens die Besonderheit dieser Larven außer Acht gelassen, namentlich die Bildung der großen Mantelhöhle, die er für die Entodermhöhle ansah.

Bei der Darlegung meiner eigenen Untersuchung werde ich auf diese beiden letzteren Arbeiten von BARROIS und METSCHNIKOFF näher eingehen. Jetzt will ich die Frage über die Knospung bei den Cyclostomen, in so fern sie uns interessirt, beleuchten. Ich habe eigentlich im Auge den alten Widerspruch zwischen MILNE-EDWARDS und D'ORBIGNY bezüglich des Vorkommens einer besonderen, zur Erzeugung neuer Glieder der Colonie bestimmten Platte. D'ORBIGNY schreibt auf p. 316 seines großen Werkes¹:

»Un auteur dont nous respectons l'opinion a cru devoir nier l'existence, chez les Echaridées, de la lame médiane préexistante qui, dans l'accroissement des branches, précède souvent la naissance des nouvelles cellules. Ce seul fait de la négation annonce qu'on n'avait observé que des échantillons usés ou rompus.« Jetzt wissen

¹ Paléontologie française. Terrains crétacés. Tome cinquième, contenant les Bryozoaires. Paris. 1850—1851.

wir, dass bei vielen Chilostomen die Kalkablagerung in den Wänden der jungen Zooecien am frühesten auf der Basalseite anfängt. Eine Reihe solcher jungen Basalplatten am distalen Rande der Colonie hat wahrscheinlich D'ORBIGNY irre geführt, was sehr leicht geschehen kann, wenn man ausgetrocknete Colonien beobachtet. Einige Zeilen weiter schreibt D'ORBIGNY: »Cette lame préexistante n'est pas non plus spéciale aux Echaridées, ni même à cet ordre en particulier, car nous le retrouvons chez un grand nombre de genres parmi les Bryozoaires centrifugés, comme nous en donnerons un grand nombre de preuves, et comme M. EDWARDS lui même l'a figuré.« Die gegenwärtig in der Systematik angenommene Ordnung der Cyclostomen, mit welchen wir uns hier beschäftigen wollen, bildet einen Theil der D'ORBIGNY'schen Ordnung »centrifugés«. In der Darstellung der charakteristischen Merkmale dieser Ordnung spricht D'ORBIGNY sich bestimmter über jene Platte oder »Keim-Lamelle« aus: »Dans un grand nombre de genres, une lame germinale précède les premiers indices des germes de cellules. Cette lame, libre ou fixe suivant les genres, est très grande, s'étend tout autour ou en avant des germes, et s'augmente toujours au fur et à mesure que les nouveaux germes prennent naissance près des anciens, de manière à montrer une bordure uniformément large, à tout âge, autour des colonies.« (p.589). Später werden wir sehen, dass in diesem Falle D'ORBIGNY sich nicht ganz geirrt hat.

Vorliegende Abhandlung bringt die Resultate meiner Arbeit während meines Aufenthaltes auf der Zoologischen Station zu Neapel im Herbst des vergangenen Jahres. Ich benutze diese Gelegenheit, um dem Kaiserlich Russischen Unterrichtsministerium, welches mir einen Arbeitstisch zur Verfügung gestellt hat, eben so wie der Verwaltung der Station für die liebenswürdige Aufnahme, welche ich dort gefunden habe, meinen besten Dank auszusprechen.

Ich hatte zu meiner Verfügung eine bedeutende Zahl Cyclostomen mit reifen Geschlechtsproducten. Aber nicht eine jede von diesen Arten war zur Untersuchung tauglich; hauptsächlich habe ich mich mit den folgenden Arten beschäftigt: *Crisia cornuta*, var. *geniculata* Busk, *Crisia eburnea* L., *Discoporella radiata* Aud., *Tubulipora serpens* L., *Fron dipora verrucosa* Lamx., *Hornera frondiculata* Lamx. Für die Larven der letzten Art, als Bewohner von bedeutenden Tiefen des Golfes von Neapel, ist die Verwandlung im

Aquarium fast unmöglich, wenigstens auf seiner Oberfläche. Ich habe aber bei allen meinen Untersuchungen über die Metamorphose fast ausschließlich die Larven benutzt, welche sich am Wasserspiegel verwandeln. Die Colonien von *Hornera* lebten in meinen Aquarien gegen einen Monat und haben nicht aufgehört während dieser Zeit Larven zu geben, obgleich dieselben nicht besonders zahlreich waren. Ihre Unfähigkeit zur Verwandlung im Aquarium kann man durch ihre bedeutende Dicke und ungewöhnliche Sprödigkeit erklären. Ihre primäre Leibeshöhle ist nämlich mit außerordentlich feinkörnigem Dotter erfüllt, so dass während der gefährlichsten Periode ihrer Verwandlung, nämlich während der Umbiegung des Mantels, wovon später die Rede sein wird, die Larve platzt und der Dotter herausfließt. Die Larven von *Hornera* sind die größten unter den marinen Ectoprocten-Larven, welche ich beobachtet habe¹. Ihre Größe erreicht 0,48 mm. Ihnen folgen der Größe nach in abnehmender Ordnung die Larven von *Tubulipora*, *Fron dipora*, *Discoporella*, *Crisia* (0,07 mm). Am bequemsten für das Studium über die Metamorphose hat sich *Fron dipora* erwiesen, da sie während meines ganzen Aufenthaltes auf der Station sich fortwährend entwickelte und die Larven sich fast ohne Unterbrechung in meinen Aquarien verwandelten. Sie ließen sich jedoch für embryologische Studien nicht benutzen, da sich bei dem so harten Kalkskelette unbeschädigte Eier nicht gewinnen ließen. Ich konnte daher nur *Discoporella*, *Tubulipora* und *Crisia* benutzen. Die beiden letzten Arten erwiesen sich besonders bequem für das Studium der entwicklungsgeschichtlichen Processe auf Schnittserien, da sie große Oocien mit feinen Wänden haben, in welchen sich zu gleicher Zeit mehrere Larven entwickeln. *Hornera* hat sich auch in dieser Hinsicht als untauglich erwiesen, weil die Wände ihrer Oocien bedeutend dicker und fester sind und sich in jedem Ooecium nur wenige Larven entwickeln, welche die ganze Höhle des Ooeciums einnehmen.

Da ich zum ersten Male und nur auf kurze Zeit in der zoologischen Station zu Neapel war — es giebt dort so viel Belehrendes für den Zoologen, welcher zum ersten Male das Mittelländische Meer besucht — so konnte ich keine vollständige Arbeit über die Entwicklung der Cyclostomen machen. Unter dem Einfluss meiner früheren

¹ Unter den Larven des Chilostomentypus ist die größte die von *Myrio-zoon truncatum* (0,32 mm), doppelt so groß wie die von *Lepralia pallasiana*; die von *Aleyonella fungosa* ist 0,64 mm groß.

Studien über die Bryozoen der Bucht von Sebastopol wandte ich meine besondere Aufmerksamkeit der Metamorphose der Cyclostomen zu, welche im Schwarzen Meere nicht gefunden worden sind, und es verging eine geraume Zeit, ehe ich nach Beseitigung verschiedener technischer Hindernisse anschauliche Resultate meiner Arbeit erhielt. Desshalb bitte ich, meine Notizen über die Embryonalentwicklung als Nebensache zu betrachten; der ganze Schwerpunkt meiner Arbeit betrifft die Darstellung der Verwandlungsprocesse.

Zur Entkalkung der Objecte habe ich gewöhnlich eine schwache Lösung von Chromsäure benutzt. Zur Conservirung der freischwimmenden Larven und verschiedenen Stadien der Metamorphose wurde meist eine Lösung von Sublimat in Seewasser und darauf langsame Entwässerung in Alkohol angewandt. Die so erhaltenen Präparate wurden meistens mit Borax-Carmin gefärbt. Aus der bedeutenden Zahl von Schnittserien habe ich für die Abbildungen nur wenige Schnitte, welche am nothwendigsten waren, gewählt. Alle Figuren sind mit der Camera lucida gezeichnet.

Das allerfrüheste Stadium der Embryonalentwicklung, welches ich zu beobachten Gelegenheit gehabt habe, bestand schon aus Epiblast und Entoblast. METSCHNIKOFF hat ein solches Stadium im Querschnitt abgebildet (8, Fig. 61). Im Längsschnitt konnte ich auf meinen Präparaten auf diesem Stadium in der Äquatorialebene des Embryo zu beiden Seiten drei große Epiblastzellen, welche schwächer gefärbt waren, unterscheiden. Diese Zellen entsprechen der Corona oder Wimperzone, welche bei den Larven der übrigen marinen Ectoprocten existirt, wo sie, wie bekannt, aus einer Reihe von länglichen Zellen besteht. Hier aber vermehren sich diese Zellen, um sich mit Cilien zu bedecken und die ganze Oberhaut der Larve zu bilden. Die Corona aus den oben erwähnten Zellen in drei Reihen trennt beim Embryo den animalen Pol vom vegetativen¹. Man erkennt, dass der Entoblast durch Epibolie entsteht, wie BARROIS und METSCHNIKOFF es bewiesen haben. Im Entoblast erscheint eine Höhle; diese wird immer größer, da ihre Zellen mit dem fortschreitenden Wachsthum des Embryo sich vermehren. Überhaupt vergrößert sich der Embryo bei seiner Entwicklung bedeutend. Auf dem Blastulastadium ist er bei *Crisia* erst 0,02 mm groß, am Ende der Embryonalentwicklung dagegen ist er fast auf das Vierfache gewachsen. Die Zellen des

¹ Auch: aboralen und oralen, Scheitel- und Gegen-Pol, pallealen und basalen etc.

vegetativen Poles stülpen sich, wie BARROIS und METSCHNIKOFF beschreiben, zur Bildung der Saugnapfhöhle ein. Auf diesem Stadium hat der Embryo bemerkenswerthe Ähnlichkeit mit der Gastrula. Diese Form ist denn auch von beiden Forschern Pseudogastrula genannt worden. Später erscheint rings um den animalen Pol die Ringfalte (Fig. 1), welche zum Mantel wird. Die Bildung des Mantels geht ziemlich langsam vor sich, wie ich an meinen Präparaten gesehen habe, ganz entgegengesetzt der Meinung von BARROIS. Die Mantelhöhle entsteht nicht durch Einsenkung des animalen Poles, sondern in Folge des Wachsthumes der Ränder der erwähnten Falte.

Bezüglich der Theilnahme des Entoderms sind die Ansichten von BARROIS und METSCHNIKOFF verschieden. Nach BARROIS atrophirt die Entodermmasse noch vor der Entstehung der Pseudogastrula rasch, nach METSCHNIKOFF dagegen wird die Entodermhöhle nicht zerstört, sondern bleibt während der ganzen Zeit der Entwicklung bestehen und bricht später bei der Metamorphose mit einer Öffnung durch. Auf Fig. 1 meiner Tafel kann man eine schmale Entodermhöhle sehen (*ent*), deren Wandung aus kleinen abgeflachten Zellen besteht, aber an den lateralen Wänden dieser Höhle bemerkt man im Zerfall begriffene Zellen. Am Ende der Embryonalentwicklung bleibt keine Spur von dieser Höhle zurück (Fig. 2). Es ist klar, dass METSCHNIKOFF, welcher die Bildung der Mantelhöhle nicht bemerkte, auf den weiteren Stadien diese Höhle für eine Entodermhöhle gehalten hat. Nur auf solche Weise kann man sich seine Fig. 66 erklären.

Die fertige Cyclostomenlarve hat Kugel- oder Cylinderform, ist ganz mit Cilien, die auf den Zellerivaten der oben erwähnten Corona sitzen, bedeckt und zeigt an beiden Polen Öffnungen (Fig. 2). Die obere Öffnung, mit besonderen Zellen (*g*) versehen, welche ich für Drüsen zu halten geneigt bin, führt in die Mantelhöhle (*c.p*). Der Boden dieser Höhle ist in seiner Mitte etwas erhoben, hat aber keine Cilien; in Folge dessen kann ich diese Erhöhung nicht für die Kappe halten, welche wir bei anderen marinen Ectoprocten bemerken. Sie zeigt vielmehr nur die Stelle an, wo sich die Kappe der anderen marinen Ectoprocten¹ entwickelt. Die Öffnung am unteren Pole führt in die Saugnapfhöhle (*s.in*). Dieses Organ besteht hier, eben so wie bei den anderen Ectoprocten mit gut

¹ VIGELIUS hat die längere Benennung »retractiles Scheibenorgan« eingeführt (Diese »Mittheilungen« 6. Band p. 528). Ich wäre dafür, den alten Namen beizubehalten.

entwickeltem Saugnapfe (Chilostomen), aus zwei Wänden: aus der hinteren Wand, welche hohe Palissadenzellen enthält, die allmählich nach der Richtung zum Centrum höher werden, und aus der vorderen Wand, welche aus kleineren, jedoch gleich großen cubischen Zellen aufgebaut ist. Die übrige Leibeshöhle ist mit den mesenchymatösen Zellen gefüllt, die mit Dotterkörnern und Eiweißtropfen vermischt sind. Die Mesenchymzellen durchziehen mit ihren Fortsätzen die Höhle in allen möglichen Richtungen, so dass wir ein ganzes Balkenwerk erhalten, für dessen Beobachtung solch große Larven, wie die von *Hornera*, sehr bequem sind. Ein solches Gewebe (den Dotter ausgenommen) nenne ich Funiculargewebe¹, obgleich es hier nur im Embryonalzustande auftritt. Im entwickelten Zustande finden wir es in den Zooecien der marinen Ectoprocten, typisch z. B. im Stolo von *Zoobotryon pellucidum*. VIGELIUS hat neuerdings die Masse, welche die Larvenhöhle von *Bugula* anfüllt, Füllgewebe genannt². Es kommt hier natürlich nicht auf die Benennung an, vielmehr handelt es sich um eine genaue morphologische Deutung dieser Masse, worüber Vermuthungen (Entoblast + Mesoblast) existiren³. Die Voraussetzung ist nicht ganz grundlos, aber sie erklärt die Sache sehr wenig. Auf Grundlage dieser Vermuthung ist es, um consequent zu sein, nothwendig zuzugeben, dass bei den Larven der Süßwasser-Bryozoen das Entoderm ganz fehlt. Jetzt bleibt die Durchforschung der früheren Embryonalstadien bei Süßwasser-Bryozoen ein pium desiderium nicht nur für die Bryozoologie, sondern auch für die gesammte Morphologie überhaupt, in so fern hier das Schicksal der Keimblätter von Interesse ist. Die näheren Umstände bezüglich dieser Principienfragen hoffe ich in einer anderen Arbeit darzustellen.

Ich gehe nun zu der Metamorphose über. Die Larve kommt, nachdem sie eine geraume Zeit herumgeschwommen ist, zum Stillstande und stülpt den Saugnapf nach dem Gegenstand, auf welchem

¹ Vgl. meine Arbeit: Contribution à l'étude zoologique et morphologique des Bryozoaires du golfe de Sébastopol. in: Archives slaves de Biologie, dirigées par MM. MENDELSON et RICHEL. Paris 1886. Tome 1, Fasc. 3 und 4. Diese Übersetzung meiner etwas später russisch publicirten Arbeit ist aber wenig genau, auch hat mir nur die zweite Hälfte derselben zur Correctur vorgelegen.

² a. a. O. p. 522. Ich möchte die Benennung »caenogenetisches Coenenchym« vorschlagen.

³ BARROIS, Mémoire sur la métamorphose des Bryozoaires (Ann. sc. Nat. Zool. IX. 13); HADDON, On budding in Polyzoa (Quart. Journ. 1883, October); VIGELIUS.

sie sich befestigen will, aus. Die hintere Wand des Saugnapfes dehnt sich zu einer breiten runden Basalplatte aus, welche auf ihrer freien Oberfläche eine Cuticularsubstanz reichlich ausscheidet. Zugleich wird auf dem entgegengesetzten Pol die Öffnung der Mantelhöhle immer breiter, ihre Wände scheinen sich auszudehnen und endlich schlägt sich der Mantel auf die Basalplatte um (Fig. 3). VIGELIUS bemerkt¹ ganz richtig, dass es keine bestimmte Zwischenzeit für verschiedene Stadien der Verwandlung giebt. Während der Umbiegung des Mantels gehen sehr viele Larven unter, da sie mit diesem sehr schwierigen Vorgang nicht fertig werden; zuweilen verdirbt den ganzen Process irgend ein fremder sehr kleiner Körper, welcher den Cilien anklebt. Es trifft sich zuweilen, dass vom ersten Moment der Ausstülpung des Saugnapfes bis zur Vollendung der Umbiegung des Mantels, wenn auf der hierdurch entblößten inneren Oberfläche der Mantelhöhle die Ausscheidung der feinsten Cuticulahaut anfängt, gegen eine Stunde verstreicht. METSCHNIKOFF's Fig. 67 stammt, so viel ich darüber urtheilen kann, von einer Larve, welche sehr starke Contractionen vor der Befestigung zeigte; desshalb hat sie die obere Öffnung frühzeitig verbreitert. Übrigens kann man die oben erwähnte Reihenfolge im Verwandlungsprocesse nicht als Regel annehmen: unter der bedeutenden Zahl der sich verwandelnden Larven existiren immer individuelle Schwankungen im Charakter des Verwandlungsprocesses.

Im folgenden Stadium verwächst der Rand des heruntergebogenen Mantels mit der Peripherie der Basalplatte. Dieses Zusammenwachsen geht in jenem Theil des Mantels vor sich, wo die höheren Zellen, welche ich für Drüsenzellen halte (Fig. 3 g), liegen. Hierauf wird das ringförmige Vestibulum ganz geschlossen, die Cilien hören bald ganz auf sich zu bewegen, und die sie tragenden Zellen zerfallen. Später kann man noch, so lange das Zooecium sich nicht gebildet hat, die zerstörten Cilien auf den Schnitten in Form einer Punktsubstanz beobachten. Bei den Larven des Chilostomentypus entsteht, wie bekannt, bald nach dem Zusammenwachsen der Ränder des Vestibulums die Invagination der Kappe, bei unseren Cyclostomen-Larven dagegen giebt es, da sie keine Kappe haben, gar keine Invagination, desshalb bin ich dazu geneigt, die Ansichten von BARROIS über eine solche Invagination bei Cyclostomen (7, p. 143) einer ungenauen Beobachtung oder dem Untersuchungsobjecte selbst, welches in der Entwicklung vom Typus abweicht, zuzuschreiben. Bei un-

¹ a. a. O. p. 537.

seren Larven geht auf der Stelle, welche der Kappe entspricht, die Abspaltung der Ectodermalzellen in der Form einer Zellenplatte vor sich, wie Fig. 3 es zeigt. Eine solche glatte Zellenplatte, welche sich schon ganz abgespalten hat, ist auch auf den folgenden Stadien (Fig. 4) sichtbar; sie ist die Ectodermalanlage des Polypides. Und erst auf den folgenden Stadien nimmt diese Platte, indem sie sich wie eine Schlinge ausbiegt, welche in der Richtung zur Basalseite herunterhängt, die Form einer Anlage an, welche wir bei der Verwandlung der Chilostomenlarven bemerken. Als Platte erscheint diese Anlage bei *Bowerbankia*, wie ich in meiner Arbeit über die Bryozoen von Sebastopol gezeigt habe. Nach der Angabe von BARROIS (7, p. 139) existirt bei *Serialaria* auch keine Invagination zur Bildung der Ectodermalanlage.

Die Zeit der Abspaltung dieser Platte ist bei verschiedenen Cyclostomen nicht eine und dieselbe. So viel ich nach meinen Präparaten urtheilen kann, fängt sie bei *Fron dipora* noch während des Freilebens der Larve sich abzuspalten an. Die ausgebogene Platte bekommt später auf der äußeren Seite eine Mesodermhülle aus Mesenchymzellen, welche die Form eines Epithels annehmen (Fig. 5 mes). Dieser Process geht hier eben so vor sich, wie ich ihn bei den Bryozoen der Bucht von Sebastopol beschrieben habe. Diese Thatsache macht die Angaben von BARROIS über die Theilnahme der ohnehin schon dunklen »petits lobes« am Bau der Mesodermhülle des Polypides bei den sich verwandelnden Chilostomen noch weniger wahrscheinlich¹. Die Ränder der Schlinge der Polypidanlage nähern sich mehr und mehr und geben endlich, nachdem sie sich vereinigt haben, im Durchschnitt die Form eines zweischichtigen Ellipsoides. Diese Form der Anlage des Nahrungsschlauches ist allgemein für alle Bryozoen (Fig. 6). Die weitere Entwicklung verläuft nach dem allgemeinen Gang, welchen ich in meiner Arbeit über die Bryozoen von Sebastopol beschrieben habe, wohin ich auch den geneigten Leser verweise. Ich habe hier diesen Punkt gar nicht so aufmerksam verfolgt und bemerke nur, dass der Blindsack des Nahrungsschlauches sich hier auch auf Kosten des braunen Körpers bildet.

Ehe ich zur Darstellung des Baues der Wände des Primärzoociums übergehe, um mit den Processen, welche in dem jungen Zooc-

¹ Diese Frage im Zusammenhang mit den jüngsten Angaben von VIGELIUS (l. c. p. 535) wird in der russischen Ausgabe der Bryozoen von Sebastopol besprochen.

cium vorgehen, zu schließen, muss ich auf eine Besonderheit aufmerksam machen, deren Bedeutung ich noch nicht klar genug gezeigt habe. Das ist die Bildung einer besonderen Endothelialscheide¹ um den Nahrungsschlauch (Fig. 8, 10 m). Auf dem Stadium, welches in Fig. 7 dargestellt ist, kann man einige Hinweise auf den Ursprung dieser Scheide aus den Mesenchymzellen (*m*) sehen. Man könnte sie mit der Endothelialhülle gewissermaßen vergleichen, welche die Wände des Zooeciums bei den Süßwasserbryozoen bedeckt. In diesem Falle entspricht die Höhle zwischen dieser Scheide und dem Nahrungsschlauch ganz der Leibeshöhle bei den Süßwasserbryozoen. Während der späteren Stadien büßt die Scheide ihren Zusammenhang (Fig. 10 m) ein; schließlich verliert sie sich scheinbar ganz und gar, wenigstens auf den Querschnitten der Colonie von *Tubulipora serpens* konnte ich keine Andeutung mehr von ihr finden.

Im Stadium, welches in Fig. 3 dargestellt ist, haben wir eine Form, welche ich nach BARROIS Urbryozoenform benannt habe². Sie besteht aus zwei Flächen, welche rund herum durch eine in den Vestibulärring (Fig. 7 v) führende Ritze getheilt sind. Das Vestibulum (*v*) ist aus den Cilienzellen der Larvenhaut + der vorderen Wand des gewesenen Saugnapfes gebildet. Eine von jenen Flächen (*P*) habe ich Pallealfläche genannt, weil sie sich auf Kosten der Wände der gewesenen Mantelhöhle gebildet hat, die andere (*B*), die Basalfläche, hat sich aus der hinteren Wand des gewesenen Saugnapfes gebildet. Während der folgenden Stadien, nach dem Zusammenwachsen der sich nähernden Ränder der Ritze, unterliegt der Vestibulärring dem Zerfall (Fig. 4). Beide Flächen, sowohl die Palleal- wie die Basalfläche, stoßen an einander; die Grenze zwischen ihnen wird durch die oben erwähnten Drüsenzellen gebildet. Übrigens mag in Fig. 4 der obere Theil der Zellenwucherung (*g*) auch zu den Mesodermzellen gehören. Diese Frage habe ich nicht ganz genau beantworten können. Außerdem kann man die Grenze zwischen beiden Flächen an der hier reichlicheren Cuticularausscheidung und auch an dem Charakter der Zellen, welche immer auf der Basalfläche etwas höher sind, erkennen. Während der folgenden Stadien verbreitert sich die Basalfläche, die Pallealfläche hingegen, die zugleich von einer Öffnung durchbrochen wird, vergrößert sich in die Höhe

¹ Dass wir es hier nicht mit irgend einer Falte von dem Rande der Zooeciumsmündung zu thun haben, davon überzeugt mich die ganze Schnittserie, aus welcher der auf der Fig. 8 abgebildete Schnitt gewählt worden ist.

² Vgl. Zoologischer Anzeiger 1885. p. 578.

(Fig. 7). Auf Kosten der letzteren bildet sich die Röhre des Primärzoeciums (Fig. 9 Z), auf Kosten der ersteren die Basis der Röhre. Auf dem Stadium von Fig. 7 hat das Zoocium die Form eines Kästchens, woraus ich schließe, dass dies die Primärform, und die Bildung der Röhre eine phylogenetisch spätere Erscheinung ist¹. Bald giebt die Basalseite einen hohlen lappigen Auswuchs (Fig. 9, 10 *l.g.*). Dieser liegt später ganz hart an der Röhre, kann sogar mit ihr zusammenwachsen und sich dann von der Basalwand abschnüren, welche ihn hervorgebracht hat. Dieser letzte Fall ist von BARROIS in seinem großen Werk (6) auf Tafel 4 Fig. 30—35 für das Primärzoecium von *Phalangella flabellata* abgebildet worden. BARROIS selbst beschreibt die früheste Erscheinung eines solchen Auswuchses als einfache Anschwellung von der unteren Seite der Röhre (p. 74). Aber wenn wir seine Fig. 30 betrachten, so zeigt es sich, dass hier diese einfache Anschwellung (*renflement*) schon die bedeutende Größe einer breiten Platte erhalten hat. Ich meine, die erste Anlage dieser Platte zeigt sich bedeutend früher, auf dem Stadium, welches ich in Fig. 7 dargestellt habe, wenn noch gar keine Röhre (*l.g.*) existirt. Später im Capitel über die Knospung von *Phalangella* (p. 76) beschreibt BARROIS ganz weitläufig die Art der Bildung des Zoociums aus dieser Platte. Meine eigenen Beobachtungen schließen hiermit. Nach der Art der Entstehung ist diese Platte homolog dem Stolo der Vesicularien, wie ich schon früher in meiner vorläufigen Mittheilung² gezeigt habe. Zwischen ihnen besteht der Unterschied, dass bei den Vesicularien die neuen Zoocien wie Auswüchse auf dem Stolo erscheinen, während bei *Phalangella* die Platte selbst in den Bau der neuen Zoocien aufgeht. Desshalb kann man für sie die von D'ORBIGNY gebrauchte Benennung »lame germinale« beibehalten, welche hier passender ist, als der Ausdruck »Stolo«. Übrigens muss man nothwendigerweise bemerken, dass das Beiwort »prolifer« im letzten Fall der Wirklichkeit mehr entspricht, als für den Stolo der Vesicularien.

Trotz der genauen Beobachtungen von SMITT und BARROIS harren die äußerst verschiedenartigen Knospungsprocesse bei verschiedenen Familien der Cyclostomen noch ihrer weiteren Erklärung auf Grundlage der Untersuchung der frühesten Entwicklungsstadien. Als Beispiel der Knospung einer anderen Art in der Gruppe Articulata

¹ Vgl. SMITT, Bryozoa marina in regionibus arcticis et borealibus viventia (Öfvers. K. Vet. Akad. Förh. 1867 Nr. 6).

² Zoologischer Anzeiger 1886. p. 284.

weise ich auf *Crisia* hin. Hier nimmt wirklich die Basalwand gar keinen Antheil am Knospungsprocess. Unter den Chilostomen giebt scheinbar ein solches Beispiel die Gattung *Bugula* ab. Aber ich hielt mich nicht für berechtigt, meine Zeit dieser Art zu widmen, da es mir bekannt war, dass DR. VIGELIUS eine Arbeit über die Metamorphose von *Bugula* zum Druck vorbereitete. Die Fälle der Knospung der neuen Glieder der Colonie von der Pallealwand des Zoöciums sind überhaupt nicht selten, sogar in jenen Fällen, wo eine typische Basalknospung stattfindet. Früher¹ habe ich auf die Pallealavicularien bei *Cellularia* und *Escharella* hingedeutet; das sind dieselben Avicularien, welche BUSK² zur Gruppe der »Adventitious« im Gegensatz zu den »Vicarious« zählt. In meiner Arbeit über die Bryozoen der Bucht von Sebastopol³ habe ich für die letzteren die Benennung »Avicularien erster Ordnung« und für die ersteren »Avicularien zweiter Ordnung« vorgeschlagen. Aber selbst unter den Avicularien zweiter Ordnung kommt die Knospungsform allgemein von der Basalwand vor. In meiner oben erwähnten Arbeit kann man Beispiele von solchen Avicularien finden.

Zum Schluss erlaube ich mir hier kurz die Bedeutung der beiden wichtigen Bildungen: des Saugnapfes und des Mantels, in der Entwicklungsgeschichte der Ectoprocten theoretisch zu erörtern. In einer von meinen Mittheilungen⁴ habe ich den Einfluss des Processes der Ausstülpung des Saugnapfes auf die Veränderung der Curvatur des Nahrungsschlauches gezeigt, indem ich dieses Organ mit dem sogenannten Amnion von *Actinotrocha* verglich. Hier will ich namentlich die Frage über die verschiedenen Amnion- und amnionartigen Bildungen im Typus der Würmer berühren. Gleich hier mache ich die Bemerkung, dass ich eine der Mantelhöhle unserer Bryozoen ähnliche Bildung in der Kopfamnionhöhle bei *Sipunculus nudus* sehe, wie sie HATSCHEK beschrieben hat: »Die centralen Zellen des animalen Poles werden von einer tiefen, ringförmigen Furche umgrenzt«⁵. Alle solchen Bildungen kann man unter zwei Typen bringen. Im ersten Typus

¹ Zoologischer Anzeiger 1885. p. 577.

² Report on the Polyzoa collected by H. M. S. Challenger. 11. Cheilostomata.

³ Archives slaves de Biologie. 1886.

⁴ Zoologischer Anzeiger 1885. p. 578.

⁵ Arbeiten aus dem Zool. Institute der Univ. Wien und der Zool. Stat. in Triest. 1883. Über Entwicklung von *Sipunculus nudus*. p. 15.

(Fig. 11) sind zwei Hüllen vorhanden, welche beim Übergang in den definitiven Zustand des Thieres untergehen, nämlich: die Larvenhaut (Serosa) und das Amnion; wir finden einen solchen Typus bei *Pilidium*. Im zweiten Typus (Fig. 12) geht nur die Larvenhaut unter; ein Beispiel davon finden wir bei den DESOR'schen Larven und *Sipunculus*. Aber bei den erwähnten Thieren fallen die provisorischen Hüllen ab, dagegen geht bei unseren Bryozoen keine einzige Cilie, ohne dem erwachsenen Thier nützlich zu sein, verloren. Bei ihnen gehen diese Hüllen in den Organismus über und werden daselbst als Nahrung verbraucht. Darin besteht auch der Unterschied zwischen ähnlichen Bildungen bei verschiedenen Würmern und bei Bryozoen und erklärt sich genügend durch die Abwesenheit des funktionirenden Nahrungsschlauches während der Metamorphose, oder richtiger gesagt, durch seine spätere Erscheinung nach der Metamorphose der Bryozoen. In den typischen Fällen (Chilostomen und Cyclostomen) gehört der Saugnapf zum ersten von mir gezeigten Typus, seine dünnere Vorderwand stellt ein Amnion vor, der Mantel gehört aber zum zweiten Typus. Also ein bei der Metamorphose sich bildender Vorhof (Vestibulum) besteht von der einen Seite aus der Serosa (cilientragender Larvenhaut), von der anderen aus dem Amnion (der vorderen Wand des Saugnapfes), d. h. aus zwei Hüllen, welche zum Untergehen bestimmt sind, was wir auch wirklich beim weiteren Gang der Metamorphose bemerken. Bei den Süßwasserbryozoen gehört der Mantel zum ersten erwähnten Typus. Gleichzeitig mit diesen Zeilen habe ich an den »Zoologischen Anzeiger«¹ eine Notiz abgesendet, in welcher ich auf zwei histologisch verschiedene Theile hinweise, aus welchen die Mantelhöhle bei *Alcyonella* besteht, nämlich aus einem dünnen absteigenden und einem dickeren aufsteigenden. Nur der letztere Theil giebt die Leibeswand des Primärzooeciums, während der erstere Theil (Amnion) zugleich mit der Larvenhaut (Serosa) dem Untergang entgegengeht².

Kasan, im Juni 1886.

¹ Nr. 232. Hier findet sich ein Druckfehler; p. 547 Z. 10 von unten (Text) muss es heißen: »aus dem aufsteigenden« anstatt »aus welchem«.

² Eine ausführliche Darstellung dieser Thesen wird in der neuen Ausgabe meiner Arbeit über die Bryozoen von Sebastopol, welche im Herbst dieses Jahres in russischer Sprache erscheinen wird, mitgetheilt werden.

Erklärung der Abbildungen.

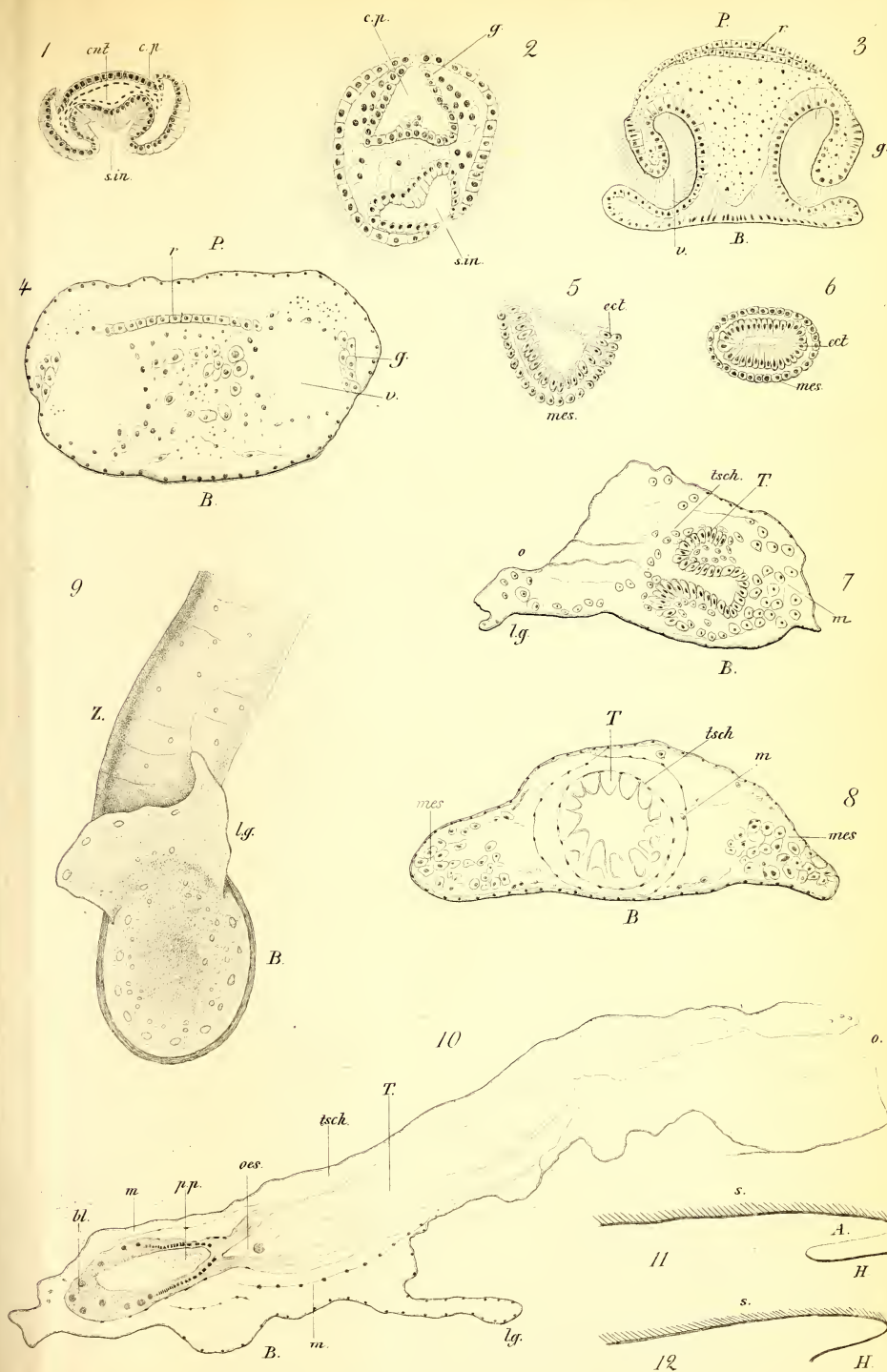
Tafel 6.

Camera lucida und Mikroskop von Zeiss. Oc. 2. Obj. D.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

<i>A</i>	Amnion,	<i>o</i>	Mündung des Zooeciums,
<i>B</i>	Basalfläche,	<i>oes</i>	Oesophagus,
<i>bl</i>	Blindsack,	<i>P</i>	Pallealfläche,
<i>c.p</i>	Mantelhöhle,	<i>p.p</i>	Pars pylorica,
<i>ect</i>	Ectoderm,	<i>r</i>	Anlage des Polypids,
<i>ent</i>	Entoderm,	<i>s</i>	Serosa (Larvenhaut),
<i>g</i>	Drüsenzellen,	<i>s.in</i>	Saugnapf,
<i>H</i>	Haut,	<i>T</i>	Tentakel,
<i>l.g</i>	Keimlamelle,	<i>tsch</i>	Tentakelscheide,
<i>m</i>	Endothelialscheide,	<i>v</i>	Vestibulum,
<i>mes</i>	Mesoderm,	<i>Z</i>	Zooecium.

- Fig. 1. Längsschnitt durch einen Embryo von *Crisia*.
 Fig. 2. Längsschnitt durch eine fertige Larve von *Fron dipora*.
 Fig. 3. Verwandlung von *Tubulipora serpens*. Probryozoenstadium.
 Fig. 4. Stadium mit geschlossenem Vorhof.
 Fig. 5. Gebogene Ectodermalanlage mit der Mesodermhülle.
 Fig. 6. Geschlossene Polypidanlage.
 Fig. 7. Längsschnitt durch ein junges Zooecium.
 Fig. 8. Querschnitt durch ein weiteres Stadium.
 Fig. 9. Skelett des Primärzooecium, mit Eau de Javelle behandelt.
 Fig. 10. Längsschnitt durch ein Primärzooecium.
 Fig. 11 u. 12. Schematische Darstellung der Amnion- und amnionartigen Bildungen.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1886/87

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Ostroumoff A.

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen.
177-190](#)