

Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprokten Bryozoen.

Von

Oswald Seeliger,

Privatdocenten an der Universität Berlin.

Mit Tafel IX und X und 6 Holzschnitten.

Das Material zu der vorliegenden Untersuchung wurde während eines längeren Aufenthaltes im Sommer des vorigen Jahres in der Zoologischen Station zu Triest gesammelt. Ich nehme gern die Gelegenheit wahr, um an dieser Stelle dem Direktor der Station, Herrn Professor C. CLAUS, der mir einen Arbeitsplatz zur Verfügung gestellt hatte, und Herrn Dr. ED. GRAEFFE, der mir bei der Beschaffung des Materials in liebenswürdigster Weise behilflich war, meinen verbindlichsten Dank abzustatten.

Wie schon frühere Autoren erwähnt haben, empfiehlt es sich, die Knospung an konservirtem Materiale zu studiren. Zur Fixirung der Gewebe bewährten sich in vorzüglichster Weise Sublimatlösungen und deren Mischungen mit anderen Reagentien. Zunächst wendete ich eine einfache in filtrirtem Seewasser heiß gesättigte Sublimatlösung an, mit welcher kleine Stöckchen übergossen wurden, entweder nachdem die Flüssigkeit vollständig erkaltet war, oder nachdem dieselbe wieder auf eine Temperatur von 70° Celsius gebracht worden war. Bei letzterem Verfahren hebt sich die Cuticula beträchtlich weit von der ektodermalen Matrix ab. Noch geeigneter erwiesen sich zwei andere Methoden. Die heiße Sublimatlösung wurde mit $\frac{1}{50}$ Raumtheil Eisessig vermischt und dann kalt angewendet. Auf kleinere Gewebsstücke und Larven ließ ich diese Lösung fünf bis acht Minuten einwirken und erhielt nach gründlicher Auswaschung in Wasser und Färbung mit Boraxkarmin außerordentlich klare Präparate. Wurden ganze Stöcke behandelt, so ließ ich die Lösung längere Zeit wirksam sein.

Mit Erfolg bediente ich mich auch eines Zusatzes von Chromsäure zu dieser Sublimat-Essigsäure. Am geeignetsten schien es mir, diesen

in $\frac{1}{10}$ Procent Stärke anzuwenden. Der einzige Nachtheil ist der, dass die Färbung nachher nicht so gut gelingen will wie nach den vorhin erwähnten Behandlungen. Dem gegenüber erscheint aber der Vortheil, dass namentlich die epitheliale Struktur scharf erhalten bleibt, um so bedeutungsvoller, als es mir bei dieser Untersuchung von großer Wichtigkeit war, das entodermale, vom Mutterthier stammende Zellsäckchen in den jungen Knospen aufzufinden. Allerdings habe ich erfolglos danach gesucht.

Außer diesen Konservierungsmethoden versuchte ich noch KLEINENBERG'sche Pikrinschwefelsäure- und Osmiumsäurebehandlung. Jedoch halten die so gewonnenen Präparate mit den anderen keinen Vergleich aus, so dass ich mich bei der Untersuchung auf diese beschränkte.

I. Die Bildung des Bryozoenstockes.

Über die Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der endoprokten Bryozoen liegen zwei, sich selbst in den wesentlichsten Punkten widersprechende Angaben vor. Die eine Auffassung hat NITSCHE¹ begründet. Durch die Untersuchung von *Loxosoma* ist er zu dem Ergebnisse gelangt, dass sich die Knospen ausschließlich aus dem Ektoderm ihres Mutterthieres aufbauen. »Ich kann ganz bestimmt behaupten, dass die Knospe ausschließlich aus der Leibeswand des Mutterthieres sich bildet. Es geht stets in die Bildung einer Knospe ein 1) ein Stück der polygonalen Zellschicht der mütterlichen Leibeswand, und 2) der diesem entsprechende Theil der Cuticula des Mutterthieres« (l. c. p. 371). Die Knospung beginne frühzeitig immer an einer ganz bestimmten Stelle, wenn die Ektodermzellen noch jugendlichen, entwicklungsfähigen Zustand aufwiesen und noch nicht, wie dies später namentlich im Stiele der Fall sei, zu »flachen, saftlosen, gegen einander kaum deutlich abgegrenzten Epithelzellen« geworden seien. Die Bildung des Tochterindividuums ginge in sehr einfacher Weise vor sich. In der die Knospe bildenden, noch flach ausgebreiteten Ektodermzellgruppe, die in letzter Instanz möglicherweise aus einer Zelle entstanden sein könne, ließe sich eine größere centrale Zelle von den sie umgebenden peripheren unterscheiden (vgl. die im Holzschnitt beigegebene Abbildung I. Die erstere bilde das Entoderm der Knospe, die letzteren Ektoderm und Mesoderm. Die Entodermzelle theile sich zunächst in zwei Theile (Fig. II), und indem ihre weiteren Theilungen vornehmlich parallel zur Oberfläche erfolgten, entstünden zwei in die Tiefe rückende entodermale

¹ H. NITSCHE, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. V. Über die Knospung der Bryozoen. Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl.

Einen durchaus verschiedenen Standpunkt nimmt HATSCHKE¹ ein. Bezüglich der Klarheit der Abbildungen und der Ausführlichkeit der Beschreibung lässt sich kaum eine der früheren Arbeiten mit der seinen vergleichen, so dass seine Befunde von BALFOUR² und CLAUS³ vollständig aufgenommen wurden, und dass zum Theil selbst solche Vorgänge, welche HATSCHKE selbst als nur wahrscheinlich und noch unerwiesen hinstellte, in Lehrbüchern als erwiesene Thatsachen hingestellt werden konnten.

HATSCHKE lässt alle drei Keimblätter des Mutterthieres bei der Bildung der Knospe thätig sein. Damit erschiene der Knospungsvorgang der Bryozoen als der nämliche wie der der Tuniceaten und stände auch in Übereinstimmung mit den für die Cölenteraten bekannt gewordenen Thatsachen, mit welchen sich die älteren Angaben über die Bryozoenknospung nicht vereinigen ließen. Die drei Keimblätter aller Knospen leiten sich nach HATSCHKE in letzter Instanz von den gleichen Blättern des Embryo ab, und zwar glaubt er den entodermalen Antheil in den

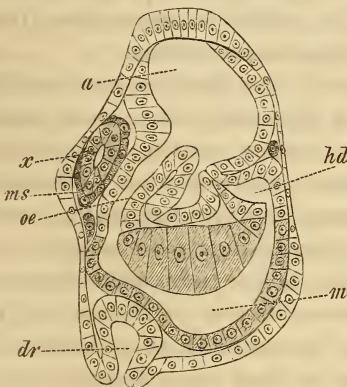


Fig. V.

a, Atrium; *dr*, Drüse; *en*, *en*, Entodermsäckchen; *hd*, Hinterdarm; *m*, Magen; *ms*, Mesoderm; *oe*, Ösophagus; *x*, Rückenorgan, vermeintliche Knospenanlage.

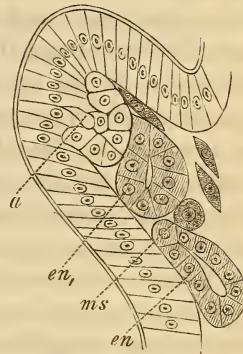


Fig. VI.

Knospen, den Niemand außer ihm beobachtet hatte, auf das räthselhafte Organ (*x* in dem beigefügten Holzschnitt Fig. V) der Larve zurückführen zu sollen, für welches er einen entodermalen Ursprung feststellte. Von einem Theil dieses Entodermsäckchens der Larve stamme also das Entoderm ab, welches an der freiwachsenden und knospenbildenden

¹ B. HATSCHKE, »Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*«. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.

² BALFOUR, »Handbuch der vergl. Embryologie«. Bd. I. p. 280 ff. Jena 1880.

³ CLAUS, »Lehrbuch der Zoologie«, 4. Aufl. 1887. p. 618.

Spitze des Stolos anzutreffen sei. Bei der Bildung der Knospe würde aber nicht das ganze Entoderm im Stolo verwendet, sondern nur ein Theil desselben. Denn es zerfalle in zwei Abschnitte; der eine (*en*, in Fig. VI) rücke in die buckelförmige Erhebung des Ektoderms hinein, um den Mitteltheil des Verdauungstractus der Knospe zu bilden, während der andere (*en*) zunächst ohne weitere Entwicklung auf dem indifferenten Stadium verharre. Erst wenn sich später eine neue Knospe anlege, theile sich dieses Entodermsäckchen genau in der eben erwähnten Weise in zwei (*en*, und *en*), von denen das eine wiederum nur den Mitteldarm der zweiten Knospe liefere, das andere aber das Entoderm für alle noch später auftretenden Knospen in sich vereinige.

Was HATSCHEK'S Angaben über die weitere Umbildung der dreiblättrigen Anlage zur fertigen Pedicellinaform anlangt, so will ich mich an dieser Stelle darauf beschränken, zu erwähnen, dass aus einer vom entodermalen mittleren Darne vollständig unabhängigen, zunächst soliden, dann sich aushöhlenden Ektodermwucherung (*a* in der schematischen Abbildung VI) Atrium, Tentakeln, Ösophagus, Hinterdarm und Ganglion entstehen sollen. Auf die ausführlichen Angaben HATSCHEK'S werde ich weiter unten noch zurückkommen müssen.

Gegen die Vermuthung HATSCHEK'S, dass das oben erwähnte Rückenorgan der Larve für die Knospung Bedeutung habe, sind seither von verschiedener Seite Widersprüche erhoben worden. Schon die älteren Angaben von BARROIS¹, die allerdings noch recht wenig vollständig lauteten, waren einer solchen Auffassung keineswegs günstig. Später hat dieser Autor die postembryonale Entwicklung von Pedicellina speciell untersucht² und nachgewiesen, dass sie eine tiefgehende Metamorphose darstelle. Seither sind diese Ergebnisse bereits von HARMER³ im Wesentlichen bestätigt worden, der die Untersuchung an zahlreichen Längs- und Querschnitten ausgeführt hat, so dass seine Resultate allen Anspruch auf Zuverlässigkeit erheben können.

Von der Festsetzung der Larve mit dem oralen (in der vorstehenden Abbildung nach oben gekehrten) Pole, wie sie von diesen Autoren behauptet wird, kann man sich in der That leicht überzeugen. Schon ganz kurze Zeit, nachdem ich Pedicellinastöckchen mit alten Individuen, in deren Bruträumen Embryonen lagen, in größere Glasgefäße

¹ BARROIS, »Mémoire sur l'embryologie des Bryozoaires«. p. 38 ff. Lille 1877.

² Ders., »Métamorphose de la Pédicelline«. Compt. rend. T. XCII. p. 4527. 1884.
— »Mémoire sur la métamorphose de quelques Bryozoaires«. Annal. Sc. natur. (7) Zoolog. I. 1886.

³ HARMER, »On the life-history of Pedicellina«. Quart. Journ. Microsc. Scienc. Vol. XXVII. 1887.

gebracht hatte, fanden sich an der Oberfläche des Wassers zahlreiche freischwimmende Larven. Über die Zeitdauer der freien Larvenperiode, die überaus variabel zu sein scheint, kann ich keine bestimmten Angaben machen; in vielen Fällen ist sie nur sehr kurz, vielleicht nur einige Stunden. Im Gegensatz zu früheren Beobachtern fand ich trotz aufmerksamer Durchmusterung des Glasgefäßes an den Wänden keine einzige festgesetzte Larvenform. Dagegen waren solche auf den Pflanzentheilen, zwischen welchen sich die Mutterthiere angesiedelt hatten, unschwer aufzufinden.

In Fig. 4, Taf. IX, gebe ich eine Abbildung einer solchen festgesetzten jungen Solitärform. Die Umkehrung des gesammten Polypids und die Rückbildung der provisorischen Larvenorgane¹, die namentlich von HARMER ausführlich besprochen wurden, haben bereits stattgefunden, und von dem vermeintlichen Knospungsorgane ist also nichts mehr vorhanden. Auf diesem Stadium ähnelt die junge Pedicellina einer *Loxosoma*, bei der ebenfalls die Sonderung in Stiel und Köpfchen nur unvollkommen ausgeprägt ist.

Der gesammte untere Abschnitt, der zum Stiel wird, ist mit sehr verschieden geformten Mesodermzellen erfüllt. Auf diesem Stadium und auch schon auf jüngeren, bald nachdem die freischwimmende Larve sich mit der Oralseite festgesetzt hat, dringen überaus häufig parasitäre Infusorien in das Thier ein und zerstören es. Bei der Untersuchung von ausschließlich konservirtem Materiale scheint dann leicht eine Verwechslung der Parasiten mit Phagocytenzellen möglich zu sein, womit ich jedoch durchaus nicht behaupten möchte, dass diese letzteren nicht in Wirklichkeit während der Metamorphose auftreten und Bedeutung haben.

Im Verdauungstractus sind auf diesem Stadium bereits die einzelnen Abschnitte als Ösophagus, Magen, Mittel- und Enddarm zur Sonderung gelangt, obwohl sich dieselbe allerdings noch weniger vollkommen zeigt, als in der Endform. Im Atrium, welches sich bereits nach außen durch einen schlitzförmigen Spalt geöffnet hat, erscheint die Anlage von einigen Tentakeln, die bereits HARMER erwähnt hat. Das ektodermale Hautepithel hat allseitig eine Cuticula ausgeschieden und weist an der Festheftungsstelle cylindrische Drüsenzellen auf,

¹ Diese beiden in der schematischen Abbildung V mit *dr* und *x* bezeichneten Gebilde fasst BARROIS als larvale Sinnesorgane auf, denen keine besondere morphologische Bedeutung beizumessen sei. HARMER nennt das vermeintliche Knospungsorgan HATSCHEK's (*x*) Gehirn. Auf seine Auffassung über den morphologischen Werth dieses Gebildes und die darauf gegründete Verwandtschaftsbeziehung der Bryozoen hier einzugehen, liegt mir fern.

während sich an den übrigen Orten vorwiegend ziemlich kleine meist kubische Zellen finden, welche von einem sogenannten embryonalen Charakter wenig mehr verrathen, so im Besonderen an der Stelle, an welcher später der Stolo entstehen muss.

Ein bedeutend weiter entwickeltes Stadium zeigt Fig. 2. Durch eine tiefe ringförmige Furche, die horizontal verläuft, erscheint der gesammte Vorderabschnitt des Thieres als Köpfchen von dem hinteren Stiel scharf abgesetzt. Das erstere zeigt fast ganz den Bau, der aus der anatomischen Beschreibung der ausgebildeten Form durch die früheren Autoren bekannt geworden ist. Im Atrium ist die Zahl und die Ausbildung der Tentakeln merklich vorgeschritten. Die einzelnen Theile des Verdauungstractus zeigen eine schärfere Sonderung, und die dem Atrium zugekehrte Wand des Magens, die auf einem früheren Stadium mehrschichtig erschien, besteht aus einem einschichtigen Cylinderepithel. Über dieser Wand liegt das Ganglion, und in der primären Leibeshöhle allenthalben zerstreut mannigfach geformte Mesodermzellen.

Der Stiel ist beträchtlich schlanker geworden und besteht natürlich wie im vorigen Stadium ausschließlich aus Ektoderm und Mesoderm. Unter den Mesodermzellen herrscht die Spindelform vor, dazwischen finden sich aber auch sternförmige Bindegewebszellen und solche, die mehr rundlich geformt erscheinen. Die enge Verbindungsstelle der Leibeshöhle des Stieles und Köpfchens wird durch eine Reihe quer gestellter, im Durchschnitt als äußerst feine Spindelzellen erscheinender Mesodermelemente fast vollständig geschlossen.

Im Ektoderm finden wir an der Festheftungsstelle wieder die cylindrischen Drüsenzellen vor. Die übrigen Zellen bilden bereits ein flaches Epithel; nur am oberen Stielende, wo der Umschlag in das Ektoderm des Köpfchens erfolgt, und in einer mehr oder minder ausgedehnten Nachbarzone der Fußdrüse liegen freilich nur kleine kubische und cylinderförmige Zellen. Im Ektoderm des Stieles habe ich in Fig. 2 eine Stelle mit *st* bezeichnet, an welcher sich einige Zellen vorfinden, die sich gegenüber den benachbarten durch größere Kerne und, wie mir schien, plasmareicheren Leib auszeichnen. Ich nehme an, dass aus diesen weiterhin der Stolo mit sämmtlichen Knospen seinen Ursprung nimmt. Jedoch muss ich bemerken, dass ich auch solitäre Pedicellinen von ganz gleicher Ausbildung wie die abgebildete fand, bei welchen eine solche Zone noch mehr embryonaler Ektodermzellen nur unmittelbar über der Fußdrüse anzutreffen war, so dass vielleicht die Stelle, an welcher der Stolo seinen Ausgang nimmt, an der Solitärform nicht vollkommen genau bestimmt erscheint und möglicherweise von der Unterlage abhängig ist, auf welcher die Festsetzung der Larve erfolgt war.

Ein weiteres Stadium der aus der festgesetzten Larvenform entstandenen Pedicellina, das sich durch bedeutendere Größe auszeichnet, findet sich in Fig. 3 abgebildet. Die Organisation im Köpfchen ist aus dem vorhergehenden Stadium ohne Weiteres zu verstehen. Zwischen Ganglion und Hinterdarm findet sich jederseits ein dem Hautepithel nahe liegender mesodermaler Zellhaufen, den ich für die Anlage der Geschlechtsorgane halte. Denn dass solche in der aus dem Ei stammenden Form sich bilden und reifen, scheint mir um so gewisser, als wir auf diesem und auch schon auf dem vorhergehenden Stadium an der Atrialwand unfern vom Hinterdarm eine Ausstülpung antreffen, die die Anlage des Brutraumes darstellt. Vor dem Ganglion zwischen diesem und dem Ösophagus ist ein kleines s-förmig gekrümmtes paariges Gebilde zu erkennen, das ich als die Segmentalorgane deute. Die Länge einer Schleife betrug im Präparat 0,0021 mm. Im unteren, der Magenwand genäherten Ende waren auf diesem Stadium zwei, wie zwei Geldstücke über einander liegende solide Zellen zu unterscheiden, während sich der ganze übrige Abschnitt als röhrenförmig erwies. Das Organ liegt der Medianebene des Thieres nahe; die darüber liegenden Gewebe verhinderten mich daher, da ich das Präparat schonen wollte, ganz starke Objektive zu genauerer Untersuchung anzuwenden. Beide Organe, Geschlechtsorgane und Nierenkanälchen werden, wie ich annehmen muss, erst geraume Zeit nach der Festsetzung angelegt, denn in den vorhin erwähnten Stadien konnte ich sie noch nicht nachweisen.

Die Übergangsstelle des Köpfchens zum Stiel hat die aus der Beschreibung der ausgebildeten Form bekannte Gestalt angenommen. Auf dem Stiel sind bereits eine Anzahl cuticularer Stacheln zur Entwicklung gelangt, deren Achse, wenigstens im basalen Abschnitt, von einem protoplasmatischen Fortsatze einer Ektodermzelle durchsetzt wird. Die Ektodermzellen selbst stellen überall im Stiel mit Ausnahme des oberen Endes ein zartes Plattenepithel dar. Die Mesodermzellen haben fast sämtlich Spindelform angenommen; dicht unter dem Hautepithel ist die Stielmuskulatur mit ihren langen und feinen Längsfibrillen zur Ausbildung gelangt.

An der Basis des Stieles sitzt ein Stolo, an dessen Spitze die erste Polypidanlage¹ zur Entwicklung gelangt ist. Man sieht, dass der Stolo

¹ Ich werde aus Zweckmäßigkeitsrücksichten für eine leichtere Beschreibung den Ausdruck »Polypid« für die gemeinsame Anlage des Atriums, der Tentakeln, des Ganglions und des Verdauungstractus beibehalten. Es wird dadurch nicht das Missverständnis hervorgerufen werden, als ob damit eine Rückkehr zu der alten Auffassung angedeutet werden solle, welche das Polypid als ein selbständiges durch Knospung am Cystid entstandenes und diesem gleichwerthiges Individuum

von der Seite des Stieles entspringt, an welcher im Köpfchen der Hinderdarm liegt, und zwar in der Weise, dass seine und der folgenden Knospen Medianebenen, wenn auch nicht vollkommen, so doch nahezu mit der des Mutterthieres zusammenfallen. In etwa zehn Fällen, in denen ich bestimmt aus dem Ei entstandene Pedicellinen mit erster Stoloanlage vor mir hatte, fand ich dieselbe stets an der nämlichen Stelle, während sich die späteren Knospen im Hauptstolo stets an der Seite des Stieles erheben, welche der Ösophagusseite des nächst älteren Thieres entspricht. HARMER hat dagegen auch den Stolo der Solitärform an deren Ösophagusseite entspringen sehen. Nur einmal fand ich in einem etwas älteren als in Fig. 2 abgebildeten Stadium auf der Ösophagusseite nahe der Festheftungsstelle des Stieles eine Zone plasmareicherer Zellen, die mir die Ansicht nahe legten, dass daselbst in einer folgenden Periode der Stolo sich anlegen würde.

Was die Art und Weise der Bildung des Stolo anbelangt, so erfolgt dieselbe durch beide im Stiel vorhandene Keimschichten. Man sieht in Fig. 4 ein jüngeres Stadium abgebildet, das vollständig mit dem von HARMER beschriebenen übereinstimmt, in welchem ebenfalls ein entodermaler Antheil in der Knospe nicht vorhanden ist. In die buckelförmige ektodermale Hervorwölbung sind Mesenchymzellen eingewandert, deren Gestalt sehr verschieden, spindelförmig, sternförmig, kugelhähnlich ist. Die meisten Zellen besitzen Kerne, die an Umfang die der Ektodermzellen übertreffen und häufig in Theilung angetroffen werden. Die Ektodermzellen unterscheiden sich von den flachen Zellen des Stieles auffallend durch bedeutendere Größe und Cylinderform; besonders an der Spitze (*p*), wo man leicht Zelltheilungen beobachten kann und woselbst in der weiter unten zu beschreibenden Weise die Anlage des Polypids erfolgt. In Fig. 5 und 3 sind weitere Stadien gezeichnet, welche an der Spitze des Stolos entwickeltere Polypide zeigen und auch bereits die Stelle erkennen lassen (*st*), an welcher weiterhin eine neue Knospe entstehen wird.

II. Die Knospung am freien Ende des Hauptstolos.

Den Vorgang der Knospung habe ich in allen seinen Einzelheiten an dem frei fortwachsenden Ende des Hauptstolos verfolgen können, an der nämlichen Stelle, an der nach den Mittheilungen HATSCHERKS einzig und allein die ungeschlechtliche Vermehrung vor sich gehen soll. Wie dieser Forscher ganz richtig erwähnt hat, zeigt das Stoloende individuelle Verschiedenheiten, indem die einzelnen Knospen bald mehr, ansieht. Eben so wenig sollen damit das Atrium und die aus ihm hervorgehenden Organe als entodermal in Anspruch genommen werden.

bald weniger dicht auf verschiedenen Ausbildungsstufen stehend neben einander liegen und dem entsprechend auch Unterschiede in ihrer äußeren Gestalt aufweisen.

In den Fig. 7 und 8 sind zwei Stoloenden abgebildet. Es lässt sich genau feststellen, wo die folgende Knospe entstehen wird. In Fig. 7 ist es in der Medianebene die mit *st* bezeichnete Stelle unterhalb des Stadiums XIV. Das Ektoderm dieser Region setzt sich aus ziemlich hohen Cylinderzellen zusammen, die von den benachbarten nicht merklich unterschieden sind. Die Cuticula erscheint an allen Stellen in Folge der Behandlungsweise des Präparates weit abgehoben. Die Mesodermzellen sieht man an diesem Orte etwas dichter an einander gelagert, von weniger ausgeprägter Spindelform als sie an anderen Stellen vorherrscht. Die meisten Kerne dieser Mesodermzellen sind größer als die der Ektodermzellen.

Nicht viel verschieden erscheint das in Fig. 9 abgebildete Stadium II. Man bemerkt nur im Ektoderm einen Größenunterschied der Zellen; die für die Knospe zur Verwendung gelangenden sind höher. So erscheint gewöhnlich, wenn auch nicht immer äußerlich schon eine kleine buckelförmige Erhebung des Ektoderms als Andeutung der Knospungszone.

Einen Querschnitt durch ein solches Stadium zeigt Fig. 20. Im Ektoderm fällt die Zone der hohen Cylinderzellen sofort auf (*st*). Die mittleren Zellen zeigen ihre Kerne in Theilung begriffen, was man bei der Einführung stärkerer Systeme, als nach denen die Zeichnung angefertigt wurde, vollständig deutlich erkennt. Die Mittelzelle weist die charakteristischen beiden chromatischen Tochterplatten auf. Man begegnet in dieser Zone fast auf jedem Querschnitt Zelltheilungen; es steht dies mit der außerordentlichen Flächenvergrößerung, die dieselbe zu erfahren hat, in Übereinstimmung. Aber auch an den anderen Stellen des Ektoderms und in der Abbildung im Besonderen an der der Knospungszone fast gegenüberliegenden Stelle sind Kerntheilungen häufig anzutreffen. Durch sie wird das Wachsthum des Stieles des nächst älteren Thieres bedingt, wodurch dann naturgemäß die neue Knospe vom Köpfchen desselben immer mehr abrückt. Ich möchte an diesem Orte gleich auf die Lagebeziehung der chromatischen Tochterplatten der an den verschiedenen Stellen sich theilenden Ektodermkerne aufmerksam machen, wie sie namentlich in dem abgebildeten Querschnitte deutlich hervortritt. Aber es soll damit kein ausnahmslos gültiges Verhalten, sondern nur ein vorherrschendes angedeutet werden. In der Knospungsregion sieht man die Platten parallel, an den anderen Stellen senkrecht zur Oberfläche des Ektoderms gelagert. Treten weiterhin keine Verschie-

bungen ein, so werden wohl auch die beiden Tochterzellen eine dem entsprechende Lage haben, und es wird die erstere Theilung eine Verdickung oder Einstülpung, die letztere eine Vergrößerung des Umfanges des Ektoderms bedingen müssen.

Wie der Querschnitt weiter lehrt, ist die primäre Leibeshöhle von den Mesodermzellen zum größten Theil erfüllt. Auch unter ihnen begegnet man zahlreichen Theilungen, von denen einige abgebildet sind. Im Übrigen aber findet man nur die Verhältnisse bestätigt, die wir oben aus dem optischen Längsschnitt erkennen konnten.

Die in Fig. 8 mit III bezeichnete Knospenanlage unterscheidet sich von der eben beschriebenen nur dadurch, dass die betreffende Ektodermregion etwas stärker nach außen hervorgewölbt erscheint und den Beginn einer wirklichen Ausstülpung anzeigt.

In Fig. 10 ist die Ausstülpung etwas höher geworden. An der Spitze derselben reichen die Zellen nicht mehr von der Cuticula bis zur Leibeshöhle, sondern man sieht innerhalb dieses Raumes auf einem Durchschnitt zwei Kerne neben einander liegen, die wohl durch Theilung in der Weise entstanden sind, wie es in Fig. 20 zu sehen war. Das Ektoderm erscheint also hier verdickt und zweischichtig, es deutet dies den Beginn einer Einfaltung an.

In anderen Knospen beginnt diese Einstülpung erst viel später, wenn ihre Erhebung über die Oberfläche des Stieles viel ansehnlicher geworden ist. Dem entsprechend erscheinen dann die Knospen viel schlanker als es bei der bisher beschriebenen Bildungsweise der Fall ist. Solche schlanke Knospenanlagen treten dann immer erst an verhältnismäßig weit vorgeschrittenen Stadien auf, so dass in diesen Fällen der Grad der Ausbildung zwischen der jüngsten und vorhergehenden Knospe ein sehr verschiedener ist. In Fig. 28 habe ich einen Längsschnitt durch eine derartige ziemlich umfangreiche Knospenanlage gezeichnet. Das ältere Thier, an welchem dieser Stolo hängt, ist größer und weiter ausgebildet als das älteste Thier in dem in Fig. 7 gezeichneten Stöckchen, während die Einfaltung der neuen Knospe bei *p* eben erst auftritt. Die Höhle dieses Stoloendes, welches weiterhin noch eine ganze Anzahl von Knospen hervorgehen zu lassen bestimmt ist, ist mit Mesenchymzellen erfüllt und von der Leibeshöhle des Stieles der vorhergehenden Knospe durch Muskelzellen unvollkommen abgetrennt.

Auf einem nur unbedeutend weiter entwickelten Stadium sieht man die Knospe in Fig. 44, in welcher zwei optische Längsschnitte bei hoher und tiefer Tubuseinstellung abgebildet sind. In der linken Zeichnung erkennt man, dass durch die in parallel zur Oberfläche erfolgten Theilungen eine Erhebung des Ektoderms gegen die Leibeshöhle zu

hervorgerufen ist, während der andere Schnitt zwar mehrere Kernreihen aufweist, die innere Ektodermwand aber noch in konkaver Krümmung zeigt.

Einen Querschnitt durch eine so beschaffene Knospe habe ich in Fig. 21 abgebildet. Er bestätigt, dass das Ektoderm an dieser Stelle in der That mehrschichtig geworden ist. Die Mesodermzellen, die fast durchwegs größere Kerne besitzen als die Ektodermzellen, erfüllen in diesem Präparat die Leibeshöhle fast vollständig; zum Theil scheinen ihre Formen durch den gegenseitigen Druck beeinflusst. In anderen Knospen findet man dagegen das mittlere Blatt viel weniger umfangreich entfaltet, so dass die primäre Leibeshöhle durch ihre Ausdehnung auffällt.

Das in Fig. 12 gezeichnete Stadium VI zeigt die ektodermale Einstülpung, denn als eine solche muss diese Wucherung aufgefasst werden, weiter vorgeschritten, während gleichzeitig auch nach außen zu die Erhebung der Knospe über den Stiel des älteren Thieres an Umfang merklich zugenommen hat. Mesodermzellen liegen dem eingestülpten Ektoderm dicht an, erscheinen aber überall von demselben deutlich abgegrenzt.

Das Stadium VII in Fig. 13 zeigt schärfer, als es aus den bisher beschriebenen allerersten Vorgängen ersichtlich war, dass die ektodermale Wucherung als eine wirkliche Einstülpung zu betrachten ist, bei welcher die Zellen fest an einander gepresst bleiben. Im Übrigen zeichnet sich diese Knospenanlage nur dadurch aus, dass sie sich etwas höher als die vorhin beschriebene erhebt und dass die Einstülpung an ihrer Spitze ein wenig tiefer geworden ist. Diese letztere stellt die Anlage des Polypids dar.

Eine weiter entwickelte Knospe ist in Fig. 14 gezeichnet. Die äußere Erhebung der Anlage über dem Stiel hat bedeutend an Umfang zugenommen und ungefähr die Hälfte der Höhe der Knospe XIV in Fig. 7 erreicht. Die Ektodermzellen sind in Folge der außerordentlichen Flächenvergrößerung bedeutend kleiner geworden. Wie man schon aus den bisher besprochenen Abbildungen ersehen kann und aus den folgenden noch entnehmen wird, unterliegt auf ein und demselben Stadium die Größe der Zellen überaus reichen individuellen Verschiedenheiten. Vielleicht hängt es damit zusammen, dass die Höhe der äußeren Knospenanlage nicht überall in dem gleichen Maße wächst wie die Einstülpung an ihrer Spitze an Tiefe zunimmt. Die umfangreichere Polypidanlage erscheint jetzt auch auf dem Längsschnitt, allerdings nur bei ganz scharfer Einstellung des Tubus auf die Medianebene, als eine deutliche Einstülpung des Ektoderms, deren Zellen von denen des Hautepithels der

Knospe nicht verschieden sind. Die Elemente des Mesoderms trifft man dagegen stets deutlich gesondert von diesen epithelialen Bildungen.

Durch dieses wichtige Stadium habe ich eine Anzahl Querschnitte angefertigt. In Fig. 22 ist ein solcher durch eine nur ganz unbedeutend jüngere Knospe, in welcher die Polypidanlage noch etwas weniger umfangreich ist, abgebildet. Die Schnittrichtung ist in Fig. 14 durch eine die Abbildung schneidende Linie ersichtlich gemacht. Es ist also die Kuppe der Knospenausstülpung durchschnitten und nur die eine, obere Fläche des sich einstülpenden Ektoderms getroffen. In der schmalen primären Leibeshöhle erscheinen die Mesodermzellen mit fast kreisförmigen Querschnitten und großen, an einer Stelle in Theilung begriffenen Kernen. Auf einem folgenden Schnitt dieser Serie ist das Polypid ein geschlossener vom Ektoderm getrennter Zellkranz, und auf einem dritten ist das äußerste Ende der Polypideinstülpung durchschnitten. Es ergeben sich diese Schnitte genau aus der oben beschriebenen Längsansicht.

Ein anderer Schnitt, der an der Stelle, an welcher das Polypid sich gebildet hat, senkrecht zur Ektodermoberfläche geführt wurde, ist in Fig. 23 abgebildet. Nur auf wenigen Schnitten ist das Polypid anzutreffen, das sich aber mit vollster Deutlichkeit ektodermalen Ursprungs erweist, obwohl gerade an der Invaginationsstelle in ihm ein deutliches Lumen fehlt. Es hängt dies mit der bedeutenden Größe der Zellen zusammen, welche in die Tiefe gerückt sind.

Auf der wesentlich gleichen Ausbildungsstufe findet man die Knospe in Fig. 15; nur erscheint das Polypid etwas länger als das eben beschriebene. Ganz ähnlich verhält sich Stadium X in Fig. 16, in welcher das Polypid gegenüber der Gesamtknospe eine verhältnismäßig bedeutende Größe zeigt. Ich habe diese Figur aber hauptsächlich wegen des Verhaltens des Mesoderms hergesetzt, weil dieses vielleicht einen früheren Irrthum erklärt. Neben in der Leibeshöhle zerstreuten Zellen findet sich eine mesodermale Zellgruppe, die sich einerseits an die Polypideinstülpung anlegt, andererseits bis in den Stiel des älteren Thieres hineinreicht und sich in diesem Längsschnitt aus zwei Reihen von je vier Zellen zusammengesetzt zeigt. Ich kann natürlich aus dem Präparate nicht entscheiden, ob diese Zellen sämmtlich durch Theilung aus den beiden dem Polypid anliegenden hervorgegangen sind, oder ob ursprünglich zerstreute Elemente sich erst nachträglich in dieser Weise angeordnet haben. Es haben aber solche Bilder mich außerordentlich an einige Zeichnungen von HATSCHKE erinnert, in welchen ein entodermaler Antheil der jungen Knospe und aller noch folgenden Knospengenerationen angegeben ist, und in mir die Vermuthung erweckt, dass

eine derartige Anordnung von Mesodermzellen für das noch indifferente Entodermsäckchen gehalten worden sei, welches bei den folgenden Knospungsakten aufgebraucht würde. Dass eine solche Deutung nicht zutreffend ist, ergibt sich aus der bisherigen Darstellung, in der wir lückenlos die Entstehung des Polypids durch eine Ektodermeinstülpung erkennen konnten, und wird vollends aus der weiteren Beschreibung ersichtlich werden, wenn es sich zeigt, dass aus dieser Ektodermeinstülpung in der That das ganze Polypid und nicht bloß das Atrium hervorgeht.

Querschnitte, welche durch solche Knospen gelegt werden, lassen uns die bereits bekannten Verhältnisse wiederfinden. Man sieht in Fig. 24 das Polypid als eine deutliche Einstülpung des Ektoderms mit einem äußerst schmalen, schlitzförmigen Lumen. Dasselbe ist nach außen durch die Cuticula, die ja das Ektoderm allseitig umgiebt und sich an dieser Stelle in das Lumen hinein erstreckt, geschlossen. Das Polypid hat an Umfang zugenommen und an der Kuppe der Knospe die primäre Leibeshöhle zu einem schmalen Spaltraum verwandelt, in welchem nur wenige Mesodermzellen Raum haben.

In Fig. 29 habe ich einen Längsschnitt durch die Medianebene einer solchen Knospe abgebildet, der mit dem optischen Durchschnitt (Fig. 15) vollkommen übereinstimmt. Es würde dieser Schnitt durch ein solches Stoloende geführt, welches (ähnlich wie Fig. 28) an einem verhältnismäßig alten Thiere sitzt, so dass sich die jüngste Knospe durch eine schlankere Form auszeichnet als es gewöhnlich der Fall ist. Der Schnitt beweist auf das deutlichste, dass das gesammte Polypid durch eine einheitliche ektodermale Einstülpung entstanden ist, und dass an der Stelle, an welcher später ein neues Polypid entstehen muss (*st*), von einem entodermalen Gebilde in der primären Leibeshöhle nichts vorhanden ist. In dieser finden sich ausschließlich bindegewebsartige Mesenchymzellen, und an der Übergangsstelle in den Stiel des älteren Thieres sind einige Muskelfibrillen durchschnitten.

Eine merklich weiter entwickelte Knospe zeigt Fig. 5. Das Polypid, welches zwar beträchtlich größer geworden ist, aber immer noch das stark seitlich zusammengedrückte Lumen besitzt, lässt den Beginn einer Sonderung in zwei Partien erkennen: einer oberen (*a*), welche durch die äußerst schmale schlitzförmige Einstülpungsstelle sich öffnet, und in eine untere (*i*), welche mit jener anfänglich durch die ganze Breite des Lumens hindurch in Verbindung steht. Diese Zweitheilung wird durch eine fast in der Mitte des Polypids nur ein wenig weiter nach unten zu auftretende sehr flache Ringfurche bedingt. Die Furche ist am tiefsten an der schmalen, dem Mutterthiere zugekehrten Wand

und fehlt an der gegenüberliegenden. Ich habe mich begnügt, für dieses Stadium hier nur den Längsschnitt Fig. 5 abzubilden, denn ich kann auf ein ganz ähnliches, in welchem nur die tiefe Furche noch weiter ausgeprägt ist, verweisen, das wir im folgenden Abschnitte kennen lernen werden, und welches in den Fig. 52—54 gezeichnet ist. Ich möchte nur Fig. 53 zur Erläuterung der eben gegebenen Darstellung heranziehen, welche die Knospe um 90° gedreht, also senkrecht zur Medianebene wiedergibt, und die beiden ganz unvollständig gesonderten Räume im Polypid erkennen lässt.

Auf dem in Fig. 17 abgebildeten Stadium ist durch Vertiefung der hinteren Furche die Sonderung in die beiden Theile weiter vorge-schritten, so dass der untere nicht mehr mit seiner ganzen Breite in den oberen mündet, sondern nur an der dem freien Stoloende zugekehrten Seite. Der obere Abschnitt stellt die Anlage des Atriums, der untere die des Verdauungstractus dar. Es hat den Anschein, als ob dieser letztere eine einfache Ausstülpung des ersteren wäre, was nach der oben gegebenen Beschreibung nicht der Fall ist. Die Zellen, welche jetzt den Boden des Verdauungskanales einnehmen, sind dieselben, welche zuerst durch Einstülpung vom Ektoderm her die Bildung des Polypids bedingt und ihre Lage bewahrt haben.

Einen Querschnitt durch eine solche Knospe an der Stelle, an welcher durch die ursprüngliche Einstülpungsstelle die Atrialwand in die ektodermale Leibeswand übergeht, zeigt Fig. 25. Nur auf diesem einzigen Schnitt ist die Verbindung der beiden Blätter noch nachweisbar. Das Atrium hat an Umfang so zugenommen, dass es die primäre Leibeshöhle fast ganz verdrängt hat. Nur auf der linken Seite der Zeichnung sieht man dieselbe etwas umfangreicher erhalten eine Mesodermzelle beherbergend. Wahrscheinlich ist aber diese Asymmetrie nur eine Folge davon, dass die Schnittrichtung etwas schräg ausgefallen ist. Auf einem folgenden Schnitt, welcher bereits die Anlage des Verdauungskanales getroffen hat, erscheint die Leibeshöhle rechts und links umfangreicher von zahlreichen Mesodermzellen erfüllt.

Die Sonderung des Polypids in Atrium und Verdauungskanal findet man in der in Fig. 18 gezeichneten Knospe bedeutend mehr ausgeprägt, und es vergrößern sich nunmehr beide Abschnitte selbständig, und zwar besonders in der Medianebene, in der Richtung gegen das ältere Thier zu. Da die Verbindungsstelle zwischen beiden Abschnitten, die auf der gegenüberliegenden Seite liegt, inzwischen sehr fein geworden ist, aber stets nachweisbar bleibt, erscheint der Verdauungskanal als ein schwach gekrümmtes röhrenförmiges Gebilde, das der unteren Atrialwand anliegt.

Der in Fig. 6 gezeichnete optische Durchschnitt durch ein solches Stadium zeigt, dass die ursprüngliche Einstülpungsöffnung des Polypids noch immer vorhanden und dessen Lumen schmal und spaltförmig geblieben ist. Auf jeder Seite ist eine Mesodermzellgruppe zu sehen, aus welcher, wie ich annehme, die Geschlechtsorgane ihren Ursprung nehmen. Es ist bei dieser Einstellung des Tubus gerade die Verbindungsstelle zwischen Atrial- und Verdauungshöhle am blinden Polypidende zu sehen, aus welcher später der Ösophagus entsteht. Stellt man tiefer ein, so erscheint das Polypid ohne Zusammenhang mit dem Ektoderm und besteht aus zwei Röhren, einer stark seitlich zusammengedrückten größeren, oberen, dem Atrium, und einer kleineren unteren, die mehr kreisförmigen Durchschnitt zeigt, dem Entodermkanal.

Um über den Bau dieses Stadiums keinen Zweifel bestehen zu lassen, verweise ich noch auf den Querschnitt Fig. 26, der durch den Atrialtheil geführt wurde und die Verbindung von Polypid und Hautepithel ebenfalls erkennen lässt. Die Leibeshöhle ist hier im obersten Theil der Knospe fast vollständig verdrängt. Erst auf den folgenden Schnitten erscheint dieselbe zu beiden Seiten immer umfangreicher und mit Mesodermzellen erfüllt.

Das in Fig. 7 abgebildete Stadium XIV unterscheidet sich nur durch mächtigere Ausdehnung des Verdauungskanales. Die Lage dieser Knospe erscheint, da ihre Medianebene mit der des älteren Thieres desselben Stockes nicht ganz zusammenfällt, auf dieser Zeichnung den bisherigen Abbildungen nicht vollständig entsprechend. Einen Querschnitt durch den unteren Polypidabschnitt zeigt Fig. 27, während im oberen gleiche Bilder, wie die in Fig. 26 gezeichneten, anzutreffen sind. Man sieht zahlreiche Zelltheilungen, wobei nur auffällt, dass sowohl im Ektoderm wie Entoderm die chromatischen Tochterplatten parallel zu der Zellfläche liegen, der sie angehören. Aus der Vergleichung dieser beiden Querschnitte ergibt sich auch, worauf ich bereits hingewiesen habe, dass im unteren Abschnitte die Leibeshöhle viel umfangreicher bestehen bleibt als im oberen um das Atrium herum.

Ein folgendes Entwicklungsstadium finden wir in der Knospe XV in Fig. 8. Es fällt sofort auf, dass das Thier durch eine äußere Einschnürung sich in zwei Abschnitte zu sondern beginnt: einen oberen, in welchem das Polypid liegt und der das Köpfchen darstellt, und in einen unteren, den Stiel, in welchem bloß Ektoderm und Mesoderm anzutreffen sind. Die Sonderung des Köpfchens ist bedingt durch eine im ektodermalen Epithel und deren Cuticula auftretende, zunächst flache Ringfurche. An dieser Stelle beginnen die Mesodermzellen sich quer zu stellen und die Leibeshöhle im Stiel und Köpfchen zu scheiden.

Der Bau dieses letzteren ergibt sich in allen Stücken aus dem Vorhergehenden. An den wohl entwickelten Atrialtheil des Polypids schließt sich die hufeisenförmig gekrümmte Anlage des Verdauungstractus an. Das eine Ende desselben communicirt durch die später als Mund bezeichnete Öffnung mit jenem, das andere ist noch immer blind geschlossen. Dort, wo das blinde Ende an die Atrialwand stößt, bemerkt man eine Aussackung derselben. Ob diese allein den Hinterdarm bildet, oder ob sich nicht auch das hinterste Ende des Entodermkanales daran theiligt, kann ich mit Bestimmtheit nicht angeben. HATSCHEK nimmt Ersteres an, und aus seinen Abbildungen geht dies auch hervor.

Betrachtet man ein solches Stadium in einem senkrecht zur Medianebene gelegten Längsschnitt, so erhält man Bilder, wie sie in Fig. 19 gezeichnet sind. Aus diesen ergibt sich auf das unzweifelhafteste, was bei der Untersuchung von Medianansichten leicht übersehen werden kann, und auch übersehen wurde, dass 1) die Atrialwände an einer allerdings nur kleinen Stelle in das Hautepithel sich umschlagen und 2) Atrialhöhle und Darmhöhle mit einander in Verbindung stehen. Bei tiefer Einstellung des Tubus findet man naturgemäß beide Räume vollkommen abgeschlossen und von einander getrennt. Die Abbildung ist auch bezüglich des Mesoderms von Interesse; man findet dasselbe jederseits als eine stellenweise zweischichtige Platte die Leibeshöhle erfüllend.

Über die endgültige Ausbildung der Knospe kann ich mich ganz kurz fassen, da dieselbe von HATSCHEK eingehend erörtert wurde. Aus der unteren Wand des Atriums entsteht durch Ausstülpung gegen den Verdauungstractus zu das Ganglion. Schon in Fig. 8 Stadium XV sieht man die Andeutung davon. HATSCHEK hat den Vorgang bereits beschrieben, und ich begnüge mich hier auf Fig. 42, Taf. X zu verweisen, wo wir den nämlichen Vorgang in den regenerirten Köpfchen wiederfinden werden. Wie HARMER richtig vermuthet hat, stellt der von HATSCHEK im abgeschnürten Ganglion gezeichnete Hohlraum die centrale Punktsubstanz dar; eine wirkliche Höhlung sah ich nicht auftreten. Man findet Querschnitte durch das bereits abgeschnürte Ganglion in den Fig. 30 und 33, welche eine Schicht peripherer Zellen und eine centrale Masse fibrillärer Substanz aufweisen.

Fig. 30 und 34 stellen laterale Längsschnitte durch eine Knospe dar, die etwas jünger ist als das älteste in Fig. 7 abgebildete Thier. Man findet das Atrium beträchtlich umfangreicher geworden und durch einen schmalen schlitzförmigen, aber bereits ziemlich langen, median verlaufenden Spalt nach außen geöffnet. Durch Einstülpungen der

Atrialwand gegen das Lumen zu entstehen rechts und links in symmetrischer Lagerung die Tentakeln. In Fig. 31 ist eine solche junge Anlage durchschnitten, welche eben so wie Fig. 34 beweist, dass das ganze Epithel der Tentakeln aus der ursprünglich schon eingestülpten Atrialwand entsteht. Es haben ältere Autoren, so SALENSKY, das gesamte Polypid, also auch die Atrialauskleidung, als entodermal in Anspruch genommen und für die Tentakeln einen doppelten Ursprung behauptet, indem sie deren untere Wandung vom Entoderm, die obere vom Ektoderm aus gebildet werden lassen. Ich möchte aber vermuthen, dass zu einer solchen Annahme in nicht geringem Maße die histologischen Verhältnisse des ausgebildeten Tentakels Veranlassung gegeben haben mögen. Eine solche Schlussweise von den histologischen Befunden der fertigen Form auf embryonale Vorgänge hat mehr als einmal schon zu irrthümlichen Auffassungen Veranlassung gegeben.

Der Raum zwischen Atrium und der Darmschlinge, welche in Ösophagus, Magen, Mittel- und Enddarm gesondert ist, ist von der umfangreichen Ganglionanlage eingenommen. Die zwischen diesen Organen und dem ektodermalen Hautschlauch gelegenen Mesodermzellen bleiben zum Theil bindegewebsartig in der Leibeshöhle zerstreut, zum Theil bilden sie weiterhin Muskelfasern, ein anderer Theil endlich lässt die Geschlechtsorgane und vermuthlich auch, was ich nicht mehr untersucht habe, die Wimperkanälchen hervorgehen. Die paarige Anlage der Geschlechtsdrüsen sieht man in Fig. 30 deutlich von den übrigen Mesodermzellen abgegrenzt. Über das weitere Verhalten dieser histologisch noch ziemlich indifferenten Zellgruppe habe ich keine Beobachtungen angestellt und bin daher nicht im Stande zu sagen, ob die kleine in Fig. 7 mit *ms* bezeichnete Zellgruppe, die zwischen Ganglion und Hinterdarm, aber dem Ektoderm nahe liegt, die Hodenanlage darstelle, welche durch Theilung aus jener oben beschriebenen Zellmasse entstanden ist, wie dies HATSCHKE ausführlich aus einander gesetzt hat.

Querschnitte durch eine fast ganz gleich alte Knospe zeigen Fig. 32 und 33. In der ersteren Figur ist das Atrium unterhalb der Tentakelanlage durchschnitten. Es besteht aus langen Cylinderzellen, die gegen das Lumen zu einen cuticularen Saum gebildet haben. Seitlich davon erfüllt das Mesoderm die Leibeshöhle, während es an der Spitze dieser Knospe in Folge der umfangreichen Ausdehnung des Atriums nur in vereinzelt Zellen anzutreffen ist. In Fig. 33 sehen wir die beiden Schenkel der Darmschlinge, den Ösophagus und den Mitteldarm durchschnitten. Sie setzen sich aus pyramidenförmigen Zellen zusammen,

die ein noch kleines Lumen umgrenzen. Der Schnitt hat nur auf einer Seite die Anlage der Geschlechtsorgane durchschnitten.

Endlich habe ich noch in Fig. 34 einen etwas schräg geführten lateralen Längsschnitt durch eine noch etwas ältere Knospe abgebildet. Ich verweise auf denselben nur deshalb, um auf ein weiter vorgeschrittenes Stadium der Tentakelbildung aufmerksam zu machen. Man sieht nämlich an den Stellen, an welchen durch Faltung der Atrialwand die Tentakeln entstanden sind, eine Anzahl Mesodermzellen, die aus dem unteren Theile der Leibeshöhle hierher gelangt sind, im Begriffe in die Tentakelhöhlen einzuwandern. Sie liefern weiterhin den mesodermalen Antheil der Tentakeln.

Wenn ich nunmehr die Ergebnisse der in diesem Kapitel mitgetheilten Beobachtungen zusammenfasse, so stellt sich der Knospungsvorgang in folgender Weise dar. An der Spitze des Stolos, dort wo plasmareiche große Ektodermzellen liegen, erfolgt eine Ausstülpung des Hautepithels, die zur neuen Knospe wird. An dem Scheitel derselben tritt mehr oder minder frühzeitig eine Einstülpung des Ektoderms in die Leibeshöhle auf, welche das Polypid bildet. Einige wenige Mesodermzellen des Stolos sind in die Leibeshöhle der Knospe hineingewandert, wo sie sich rasch vermehren, um dieselbe ganz zu erfüllen.

Die Polypideinstülpung gliedert sich in zwei Abschnitte: einen oberen, der zu keiner Zeit seiner Entwicklung seine Verbindung mit der Ektodermis aufgiebt, und einen unteren, der mit jenem durch eine immer feiner werdende Öffnung, welche später zum Munde wird, in dauernder Verbindung bleibt. Eine getrennte Anlage dieser beiden Abschnitte einmal durch Einstülpung vom Ektoderm her (Atrium) und zweitens durch einen besonderen entodermalen Antheil (Magen und Mitteldarm), welche sich erst in einem späteren Stadium vereinigen würden, ist durchaus nicht vorhanden. Der obere Abschnitt stellt das Atrium dar; in ihm bilden sich durch zapfenförmige Einstülpungen die Tentakeln, in deren Höhlungen erst später Mesodermelemente einwandern. Durch eine Ausstülpung der dem Darne zugekehrten Atrialwand bildet sich das Ganglion, das sich sehr bald von dieser loslöst und in seiner Mitte fibrilläre Substanz entwickelt. Der untere Abschnitt wird zum Verdauungskanal und gliedert sich in der vorhin beschriebenen Weise in die einzelnen Theile. In wie weit der Hinterdarm durch eine neue Ausstülpung vom Atrium aus hervorgeht, konnte ich nicht feststellen.

Die Mesodermelemente werden zu Bindegewebs- und Muskelzellen,

und außerdem bilden sie die Geschlechtsorgane, deren paarige Anlagen zu den Seiten des mächtigen Ganglions zu bemerken sind.

Es wiederholt sich also bei der Knospung im Wesentlichen der Gastrulationsprocess, den wir in der Embryonalentwicklung auftreten sehen, denn das Mutterthier liefert bei der ungeschlechtlichen Vermehrung keinen entodermalen Antheil, aus welchem sich der Verdauungskanal ihrer Knospe aufbauen könnte.

III. Die Verzweigung des Stolos und die Bildung neuer Knospen zwischen den alten.

Die älteren Autoren waren der Meinung, dass der Stolo von *Pedicellina* unverzweigt sei. HATSCHKE berichtet darüber (l. c. p. 517): »die einzelnen Stöckchen bestehen aus einem unverzweigten Stolo, der an dem einen Ende das älteste Individuum trägt, nach dem anderen Ende zu folgen in absteigender Altersstufe die jüngeren Individuen bis zum jüngsten Knospenstadium«. Diese Beschreibung stimmt genau für die äußersten frei fortwachsenden Enden der *Pedicellinastöcke*. Verfährt man aber beim Loslösen älterer Stöcke von der Unterlage vorsichtig, so findet man bald, wenn man vom distalen, freien Ende proximal zu vorschreitet, zwischen den alten Thieren vom Hauptstolo ausgehende Querstolonen, die sich mehr oder minder weit erstrecken und eine wechselnde Zahl von Individuen tragen. Das freie Ende dieser Nebenstolonen zeigt dann bezüglich der Altersreihe fast ausnahmslos das Verhalten, welches man gelegentlich auch am Hauptstolo findet. Wir haben dasselbe oben ebenfalls kennen gelernt, und zwar in den Fällen, in welchen die jungen Knospen durch eine schlanke Form und gegenüber dem vorhergehenden Individuum durch einen sehr bedeutenden Unterschied in der Ausbildungsstufe sich auszeichnen (vgl. Fig. 28 und 29).

In Fig. 50, Taf. X habe ich einen jungen Querstolo abgebildet, der am Fuße des Stieles eines ganz alten Thieres entstanden ist. Man erkennt, dass sich an ihm bereits zwei Knospen angelegt haben. Die ältere XV zeigt in dem wohl abgesetzten Köpfchen das Polypid in Atrium und Verdauungskanal zerfallen und in ersterem bereits eine Anzahl Tentakeln angelegt. Am Stiel dieser Knospe findet sich bereits eine neue VI in Bildung begriffen. Ich habe dieselbe in der folgenden Fig. 51 bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet, bei welcher man erkennt, dass die Bildung dieser Knospe in genau der gleichen Weise erfolgt, wie es im vorgehenden Kapitel beschrieben wurde. Die Übereinstimmung mit dem in Taf. IX, Fig. 42 gezeichneten Stadium ist vollständig.

Ganz eben so, wie sich diese späteren Knospen an den Querstolonen in gleicher Weise anlegen, wie im Hauptstolo, ist dies auch mit der

ersten der Fall. Wollte ich ihre Entwicklung hier ausführlich beschreiben, so müsste ich der Reihe nach auf die im vorigen Abschnitt gegebenen Abbildungen verweisen. Nur besteht der eine sehr merkliche Unterschied gegenüber der größten Zahl der Knospen am Hauptstolo, dass, so weit ich beobachtet habe, ausnahmslos zuerst eine verhältnismäßig sehr hohe ektodermale Ausstülpung entsteht, bevor an deren Spitze rasch die Polypideinstülpung erfolgt. Um dies Verhalten, auf welches gewisse, oben erwähnte Variationen in der Knospung am Hauptstolo hinweisen, wenigstens an einem Fall zu illustriren, verweise ich auf die in Fig. 52 gegebene Abbildung. Aus diesem Querstolo, der erheblich jünger ist als der in Fig. 50 abgebildete, ist erst ein Polypid angelegt. Es ist entstanden durch Einstülpung vom Ektoderm her und hat sich bereits in Atrium und Verdauungskanal geschieden. Bei Betrachtung eines medianen Durchschnittes, welcher in dieser Figur wiedergegeben ist, kann man den Zusammenhang von Polypid und Ektoderm nur schwer wahrnehmen. Dreht man aber das Präparat um 90° , so zeigt der Durchschnitt (Fig. 54) mit vollster Deutlichkeit, dass die ursprüngliche Einstülpungsöffnung in das Atrium noch wohl erhalten ist. Das Darmlumen erscheint in diesem Bilde von der Atriahöhle getrennt; bei geeigneter Orientirung der Knospe (Fig. 53) kann man jedoch jederzeit ihren Zusammenhang auffinden.

Nach der oben gegebenen Darstellung habe ich es wohl nicht erst nöthig, aus einander zu setzen, dass in diesen Querstolonen von einem entodermalen Antheil, der vom Mutterthiere aus in dieselben übergetreten wäre, nichts vorhanden ist. Vielmehr ist die Leibeshöhle nur von Mesodermzellen durchsetzt. Zu jeder Seite des Polypids sieht man in Fig. 53 und 54 eine mesodermale Zellgruppe, die vermuthlich den Geschlechtsorganen die Entstehung giebt.

Ich habe neue Knospen und Stolonen stets entweder tief unten an der Basis des Stieles älterer Thiere oder an dem Hauptstolo selbst zwischen zwei alten Thieren, dem einen oder andern genähert, den Ursprung nehmen sehen. Höher oben am Stiele alter Thiere habe ich die Bildung neuer Stolonen nie beobachtet und glaube auch nicht, dass eine solche eintritt. Es ist nicht der Umstand, dass an diesen Stellen das Ektoderm frühzeitig zu einem feinen Plattenepithel¹ wird, dem man die Fähigkeit ein neues Polypid zu bilden und in die mannigfachsten Zellformen sich

¹ In ganz alten Thieren soll nach den übereinstimmenden Angaben von NITSCHKE (Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. II. Über die Anatomie von *Pedicellina echinata*. Diese Zeitschr. Bd. XX) und SALENSKY das Ektoderm des Stieles vollständig rückgebildet werden. Dann könnte natürlich schon aus diesem Grunde daselbst keine Neuknospung stattfinden.

zu verwandeln nicht zuschreiben könnte, der mich dies annehmen lässt, als vielmehr folgende Erwägungen. Erstlich würde die Ernährung der jungen, zu selbständiger Nahrungsaufnahme noch nicht befähigten Knospe, die vom Mutterthiere aus erfolgen muss, an diesen Stellen wenn überhaupt so nur sehr ungenügend erfolgen können, weil in älteren Thieren da eine überaus mächtige Muskulatur in ganz kontinuierlicher peripherer Schicht hinzieht, die ein Besspülen mit der ernährenden Flüssigkeit der Leibeshöhle hindern würde. Scheint doch ohnehin schon die allmähliche Rückbildung des Ektoderms mit dem immer mächtigeren Wachstum der ihm dicht anliegenden Muskelschicht in ursächlichem Zusammenhange zu stehen. Jedenfalls sind die Bedingungen für die Ernährung an der Basis des Stieles oder im Stolo, wo zwischen den Muskelfibrillen weite Zwischenräume frei bleiben, günstiger, so dass sich das Auftreten neuer Knospen an diesen und nicht an jenen Stellen genügend erklärt. Ein zweiter Grund, der uns das Fehlen von Querstolonen in der Mitte alter Stiele verständlich macht, möchte in der Schwierigkeit liegen, dass Mesodermzellen in die neue ektodermale Ausstülpung übertreten könnten. Plasmareichere Mesodermzellen, die noch theilungs- und entwicklungsfähig sind, finden sich nur innerhalb der Leibeshöhle des Stieles, vom Ektoderm durch die Muskelschicht getrennt. Diese müssten sie durchbrechen, um bei einer eventuell auftretenden Knospenausstülpung in diese gelangen zu können. Die Möglichkeit eines derartigen Vorganges sehr wohl zugegeben, sind doch auch in dieser Beziehung an dieser Stelle die Bedingungen für Knospung weitaus ungünstiger als an den anderen Orten, an denen die Mesodermzellen direkt in die neue Stolahöhle hinübertreten können.

Nach solchen Erwägungen ist es um so bemerkenswerther, dass wir neuerdings durch FOETTINGER¹ mit einer neuen Pedicellinaart, *Pedicellina Benedenii*, bekannt geworden sind, welche sich in Bezug auf die Stellen, an welchen die Knospen entstehen, gerade entgegengesetzt verhält. Diese *Pedicellina* besitzt einen langen Stiel, der sich aus einer Anzahl Segmenten zusammensetzt, und zwar sind es in älteren Thieren gewöhnlich acht. An diesen entstehen die Knospen und Stolonen gewöhnlich nur in der Mitte eines, gelegentlich auch mehrerer Segmente. Die vom Stiel ausgehenden Stolonen können sich verzweigen. Vermuthlich werden aber hier zur Zeit der Entstehung der Seitenstolonen die Verhältnisse im Stiele andere sein, als bei der ausgebildeten *Pedicellina echinata*.

Die neu aufgetretenen Querstolonen kann man bei dieser Form,

¹ FOETTINGER, »Sur l'anatomie des Pédicellines de la côte d'Ostende«. Arch. de Biologie. VII. 1887.

wenn man die älteren Theile des Stockes durchsucht, sehr leicht und zahlreich auffinden. Ich habe Präparate erhalten, in welchen an der Übergangsstelle des Stieles eines alten Thieres in den wagerechten Stolo nicht weniger als drei neue Querstolonen sich gebildet hatten. In einem Fall trugen zwei Stolonen, die bei etwas größerer Länge dem in Fig. 30 abgebildeten so ziemlich entsprechen, je zwei Knospen, während der dritte noch erheblich kürzer war und an seiner Spitze erst das erste Polypid zu bilden begann. —

Im Anschlusse an diese Darstellung möchte ich auf ein interessantes Verhalten hinweisen, das man gelegentlich, wenn auch nur sehr selten, an der Spitze der Stolonen finden kann. Unter gewissen, nicht näher bestimmbareren Bedingungen spaltet sich das Stoloende durch eine mediane Furche, und es wachsen dann beide Gabeläste unter einem sehr spitzen Winkel gegen einander geneigt selbständig weiter und bilden in ganz normaler Weise die Knospen. Diese legen sich in beiden Ästen immer genau gleichzeitig an, so dass zwei fast vollständig kongruente Stöckchen entstehen, welche von einem gemeinsamen Stolo ausgehen. Ich besitze derartige Präparate, in welchen ein jedes Gabelästchen aus drei Knospen besteht, deren ältestes bereits alle Organe entwickelt zeigt.

IV. Die Regeneration der Pedicellinaköpfchen.

Als ich Pedicellinastöckchen, die einige Tage in den Kelleraquarien gelebt hatten, untersuchte, bemerkte ich, dass ein beträchtlicher Theil der Köpfchen einen in Rückbildung begriffenen Tentakelapparat aufwies. Bei näherer Untersuchung zeigte sich am obersten Stielende eine vom Köpfchen vollständig unabhängige Anlage zu einem neuen Polypid. Nachdem ich einmal auf diese Regenerationserscheinungen aufmerksam geworden war, gelang es mir leicht, den Vorgang vollständig zu verfolgen, namentlich an solchen Thieren, die sich seit mehreren Tagen in den Gefäßen befanden. Erst nach Beendigung der Untersuchung stieß ich bei der Durchsicht der betreffenden Litteratur auf einige Stellen, denen ich entnehme, dass die Thatsache der Regeneration bei Pedicellinen bereits bekannt ist. Eine ausführliche Beschreibung der Vorgänge, durch welche die Neubildung der Köpfchen erfolgt, ist aber meines Wissens nirgends gegeben worden.

BARROIS¹ erwähnt die interessante Thatsache, dass Pedicellinastöckchen zwei bis drei Wochen nach ihrer Übertragung in Aquarien sämtliche Köpfchen abgestoßen hätten, dass aber die Stiele nach die-

¹ BARROIS, »Mémoire sur l'embryologie des Bryozoaires«, p. 44. 1877.

ser Zeit noch beweglich waren, wie im normalen Zustande. Auch ein großer Theil der abgestoßenen Köpfchen war noch lebendig und beweglich, zum Theil ganz wohl entwickelt, zum Theil durch rückgebildeten Tentakelapparat ausgezeichnet. Solche Köpfchen scheint ULIANIN, wie BARROIS vermuthet, für eben festgesetzte aus der Larve entstandene Solitärformen gehalten zu haben.

SALENSKY hat die Regeneration der Köpfchen bei *Pedicellina belgica* gesehen, aber es sind nur wenige Worte, welche er darüber sagt, die ich in der Übersetzung hersetzen will¹: »Ich habe einige Male in den Kolonien dieser Art (*Pedicellina belgica*) Stolonen ohne Calix beobachtet. Anfänglich glaubte ich, es seien dies todte Individuen, welche im Begriffe wären, sich vollkommen aufzulösen; später aber erkannte ich, dass das Fehlen des Köpfchens noch nicht das Zugrundegehen des Individuums bedeute. Der zurückbleibende Stiel kann immer wieder ein neues Köpfchen bilden und diese Bildung findet immer an der Spitze des Stieles statt, d. h. dort, wo das Ektoderm wohl entwickelt ist. Ich habe niemals die ersten Stadien der Entwicklung des Köpfchens auf dem alten Stolo beobachtet, aber ich glaube, dass dieser Vorgang dem in einer gewöhnlichen Knospe sich vollziehenden gleich sein dürfte.« SALENSKY scheint anzunehmen, dass genau so wie bei der normalen Knospung am Stielende eine neue Ausstülpung des Ektoderms entstünde, an deren Spitze dann erst das Polypid gebildet würde. Von einem derartigen Vorgang habe ich nichts bemerkt. Wie ich weiter unten aus einander setzen werde, bildet sich das Ektoderm des neuen Köpfchens direkt aus der Ektodermkuppe des alten Stieles, so dass man an jenem sehr oft — ich verweise hier schon auf Fig. 39 und 40 — die Stacheln bemerken kann, die den neugebildeten Ektodermausstülpungen ausnahmslos fehlen.

Auch HARMER erwähnt die Thatsache der Regeneration der *Pedicellina*-köpfchen und bemerkt sehr richtig, dass dieselbe entschieden gegen die HATSCHEK'sche Auffassung der Bryozoenknospung spreche, da an der Spitze des Stieles kein entodermales Zellmaterial vorhanden sei.

Was die genaueren Vorgänge anbetrifft, die sich bei der Regeneration der Köpfchen abspielen, so sind es im Wesentlichen die gleichen, die bei der normalen Knospung auftreten. In Fig. 35 habe ich das Ende eines Stückchens gezeichnet, dessen Individuen Regenerationserscheinungen aufweisen. Das älteste Thier III zeigt das Köpfchen merklich umgestaltet. Die Ektodermränder des Hautepithels haben sich über dem Atrium geschlossen, das in voller Rückbildung begriffen ist. Die

¹ SALENSKY, l. c. p. 34.

einzelnen Tentakeln lassen sich nicht mehr unterscheiden, statt ihrer trifft man größere Gewebestücke und einzelne Zellen, welche die Atrialhöhle erfüllen. Wenn bei weiterschreitender Rückbildung die Wandungen des Atriums selbst aufgelöst sind, liegt diese zerstörte Masse dann in der Leibeshöhle. Der gesammte Verdauungstractus ist noch wohl erhalten und lässt seine einzelnen Abschnitte deutlich erkennen. Man findet ihn mit Massen erfüllt, die von früher noch aufgenommenen Nahrungsbällen herrühren dürften. Allerdings können sie untermischt sein mit Theilstücken des aufgelösten Tentakelapparates, was ich im Einzelnen nicht gut zu unterscheiden vermochte. — Das Köpfchen des Individuums II zeigt alle Organe, die allerdings noch weit weniger entwickelt sind, wohl ausgebildet und ohne Anzeichen einer bevorstehenden Auflösung. Dagegen ist die Verbindung mit der Leibeshöhle im Stiele bereits unterbrochen und das Köpfchen im Begriffe sich abzuschneiden, während in dem älteren Thiere trotz der eingeleiteten Rückbildung eine solche Ablösung bisher nicht erfolgt war. — In der Knospe I ist es noch nicht zur Ausbildung eines Polypids gekommen, man erkennt nur die Stelle, an welcher ein solches sich bilden wird, daran, dass dasselbst die Zellen des Ektoderms besonders lang und ihre Kerne in Theilung begriffen sind. Unter normalen Verhältnissen ist an dem freien Stoloende an äußerlich so umfangreichen Knospenanlagen wie diese stets die Polypideinstülpung erfolgt.

Unter den Köpfchen der beiden älteren Thiere im obersten Ende des Stieles finden sich bereits die Anlagen für neue Polypide. In der Knospe III ist dasselbe schon wohl entwickelt, in Atrium und Verdauungskanal geschieden, in Knospe II tritt eben erst eine Einstülpung auf. Daraus geht hervor, dass die Regeneration an Knospen sehr verschiedenen Alters auftreten kann.

Die Polypidbildung erfolgt durch eine Einstülpung des Ektoderms in der Medianebene des obersten Stielendes und zwar an der dem Ösophagus im Kelch entsprechenden Seite. Ich habe es nach der im zweiten Kapitel gegebenen Beschreibung an dieser Stelle nicht mehr nöthig, die ersten Vorgänge im Einzelnen zu erörtern, denn ich müsste mich lediglich in Wiederholungen ergehen. Nur möchte ich bemerken, dass die Einstülpung gewöhnlich, wenn auch nicht immer, auf einer längeren Strecke erfolgt, als wir es oben kennen gelernt haben.

Die Einstülpung, die mit dem Ektoderm in genau der gleichen Weise im Zusammenhange bleibt wie die gewöhnlichen Polypideinstülpungen, wird tiefer und erscheint ebenfalls seitlich zusammengedrückt, was um so bemerkenswerther ist, als die Leibeshöhle im oberen Stielende einer freien allseitigen Entwicklung genügend Raum bietet.

In Fig. 36 ist ein solches neugebildetes Polypid im optischen lateralen Längsschnitt abgebildet. Das Köpfchen scheint unmittelbar vor der Konservierung durch mechanische Einwirkung losgetrennt worden zu sein, denn die obersten Ektodermränder haben sich noch nicht geschlossen und sind noch unverwachsen, so dass der Verschluss der Leibeshöhle des Stieles nur unvollständig durch die quer gestellten Mesodermzellen erfolgt. Rechts und links zu jeder Seite des Polypids liegt eine Mesodermzellgruppe, die derjenigen genau entspricht, die wir oben bereits als die vermuthliche Anlage der Geschlechtsorgane kennen gelernt haben. Außerdem findet sich eine Anzahl vereinzelter Mesodermzellen vor, die verschiedene Formen aufweisen. Alle diese Gebilde sowie die Ektodermzellen im gesammten Umkreise um dieselben sind plasmareich, zeichnen sich durch leichte und intensive Färbbarkeit aus, während alle Zellen in den unteren Partien eines alten, das Köpfchen regenerirenden Stieles nur schwer und unvollkommen die Farbstoffe aufnehmen. Aber auch zwischen den entwicklungsfähigen Zellen im Stielende sind derartige gealterte Zellen aufzufinden, die wohl im neuen Köpfchen ohne Bedeutung sein dürften, in so weit sie überhaupt in dieses hinübergewonnen werden. Ich glaube, dass dies durchwegs solche Zellen sind, welche bereits einen ganz ausgebildeten histologischen Charakter besessen hatten als die Regeneration sich einleitete, so z. B. die quergestellten Diaphragmazellen und die feinen Spindelzellen, die sich in ihrer Nachbarschaft finden. Ganz bestimmt aber fallen der Rückbildung anheim die zahlreichen Längsmuskeln, die sich bis nahe zur Stielspitze erstrecken und also den gesammten Raum durchziehen, der zum neuen Köpfchen wird, in welchem sie ja später fehlen. Man sieht in der Zeichnung die Muskelfibrillen noch wohl erhalten. Dem Ektoderm der ganzen Zone liegt der Längsmuskelschlauch an, natürlich an der Stelle unterbrochen, an welcher die Polypideinstülpung erfolgt ist. Aber man bemerkt bereits zwischen den Mesenchymzellen nahe der Peripherie der Leibeshöhle einzelne Körnchen und Körnerhaufen, die ich aus der Rückbildung und der Auflösung einzelner Muskeln und vielleicht auch Bindegewebszellen herleiten möchte. Jedoch habe ich den Vorgängen, die bei der Degeneration sowohl im alten Köpfchen als einzelner Gewebe im Stiele sich abspielen, meine besondere Aufmerksamkeit nicht zugewendet.

In den Figuren 47 und 48 habe ich zwei Querschnitte durch die Polypidanlage an der Spitze eines alten Stieles abgebildet. Die Einstülpung ist schlitzförmig und sehr lang gestreckt, aber noch wenig in die Tiefe gewachsen. Fig. 47 zeigt den Durchschnitt durch die Mitte, Fig. 48 durch das äußerste, obere Ende, das drei Schnitte entfernt liegt.

Es geht aus diesen Abbildungen hervor, dass die Muskelschicht des Stieles sich in die Zone des neuen Köpfchens hinein erstreckt. Aber man sieht, dass dieselbe bereits in Auflösung begriffen ist und nicht mehr eine zusammenhängende Lage darstellt. Namentlich erscheint die der Einstülpung gegenüberliegende Partie aufgelöst, wo man nun eine größere Anzahl dem Ektoderm dicht anliegender Mesodermzellen erblickt. An dem der Leibeshöhle zugekehrten Rande derselben liegt eine Schicht von Muskelfibrillen, die, wie ich vermüthe, durch das entstandene Polypid hierher gedrängt wurde. Dazwischen liegen einzelne Mesenchymzellen, von denen einige mit gröbereren Körnchen erfüllt sind, zwischen welchen sich der Zellkern nur schwer auffinden lässt. Vielleicht spielen diese Zellen die Rolle von Phagocyten.

In anderen Fällen geht die erste Polypideinstülpung ähnlich wie bei der normalen Knospung von einer sehr beschränkten Stelle im Ektoderm aus und erreicht sehr bald eine bedeutende Tiefe. Ich habe ein solches Stadium in Fig. 44 im medianen Längsschnitt abgebildet. Die Einstülpung ist dicht unter der Kuppe des Stieles, wo dessen Leibeswand sich in das Ektoderm des Köpfchens umschlägt, erfolgt und nur auf einem Schnitte nachzuweisen. Schon auf dem folgenden (Fig. 45) sieht man die eine flache Polypidwand ohne jeden Zusammenhang mit dem Ektoderm und könnte daher leicht aus unvollständigen Schnittserien auf eine mesodermale Polypidentstehung schließen. Auch auf den Querschnitten durch solche Bildungen erweist sich die Einstülpungsöffnung als klein und schlitzförmig.

Wo die Regeneration, ähnlich wie bei dem Individuum II in Fig. 35, bereits an jungen Thieren auftritt, in deren Stiel noch die Muskulatur unvollkommen entwickelt ist und deren Mesodermzellen noch mehr embryonalen Charakter zeigen, da ist auch die Übereinstimmung mit den gewöhnlichen Knospenbildungen eine weitgehendere. Man erschließt das aus dem in Fig. 49 gezeichneten Schnitt, auf den ich geradezu bei der Beschreibung im zweiten Abschnitte hätte verweisen können. Es fallen in ihm die zahlreichen Kernteilungen in der Polypidwandung auf, die auf ein rasches Wachsthum derselben hindeuten.

Die weitere Ausbildung des Polypids erfolgt in der gleichen Weise, wie ich sie oben für die anderen Knospungen beschrieben habe. Nur schien mir die Zeit des Auftretens verschiedener Organe mehr Schwankungen unterliegen zu können, als es dort der Fall ist. So habe ich z. B. das Ganglion oft außerordentlich spät auftreten sehen, während es sich normalerweise nach der Scheidung des Polypids in Atrium und Verdauungskanal anlegt, bevor deren hintere Verbindung durch den Hinterdarm erfolgt ist.

In dem in Fig. 37 gezeichneten Stadium ist die Sonderung in Atrium und Verdauungstractus bereits sehr weit vorgeschritten. Beide Theile hängen durch den Ösophagus zusammen. Es lässt sich auf dieser Ausbildungsstufe, wenn das alte Köpfchen noch verbunden ist, leicht feststellen, dass die Orientirung des neuen Polypids zum alten Stiel die gleiche ist, wie die des früheren Kelches. Die Medianebenen fallen nahezu zusammen und die Ösophagusseiten entsprechen einander. Die Muskelfibrillen sind im Bereiche des ganzen oberen Abschnittes, der sich als Köpfchen sehr bald abschnüren wird, bereits rückgebildet. In dieser ganzen Zone zeichnen sich die Ektodermzellen durch besondere Größe und leichte Färbbarkeit aus und gehen nach unten zu sehr rasch in die Plattenzellen des Stieles über. Der Cuticula sitzt oben noch ein kurzer Stachel auf, der später schwindet und wie alle in Rückbildung begriffenen des protoplasmatischen Achsenfadens bereits entbehrt. Aus dem Vorhandensein des Stachels kann man entnehmen, dass die Stelle, an welcher jetzt das Polypid liegt, früher dem Stiele des alten Köpfchens zugehörte, das bereits in einer frühen Periode sich abgelöst hatte, denn von der ursprünglichen Narbe ist nichts mehr wahrzunehmen und das Ektoderm, sowie die Cuticula erscheinen im Scheitel geschlossen.

Ein etwas weiter entwickeltes Stadium zeigen Fig. 38 im medianen, Fig. 39 im seitlichen Längsschnitt. Der ganze obere Stielabschnitt, in dem das Polypid entwickelt ist, beginnt sich durch eine Ringfurche als Köpfchen abzuschnüren. Zwei mächtige Stacheln sind auf der Cuticula seitlich noch erhalten. Die beiden Theile des Polypids hängen nur durch den Ösophagus zusammen, der Hinterdarm ist noch nicht zur Ausbildung gelangt. Die ursprüngliche Einstülpungsöffnung ist noch immer zu erkennen, allerdings deutlich nur auf den seitlichen Durchschnitten, denn die beiden Ränder, an denen die Atrialwandungen in das Ektoderm der Haut übergehen, sind einander fast bis zur Berührung genähert. Im Mesoderm finden wir nur die früher schon beschriebenen Verhältnisse.

Ich habe durch solche und ähnliche Stadien Querschnitte angefertigt, die lediglich die an Totalpräparaten gewonnenen Ergebnisse bestätigen, und einen derselben in Fig. 46 gezeichnet. Derselbe zeigt das Atrium und dessen Zusammenhang mit dem Ektoderm durchschnitten. Auf einem der folgenden Schnitte findet man dann die hufeisenförmig gekrümmte Darmschlinge auf zwei neben einander liegenden Durchschnitten wieder.

In dem in Fig. 40 abgebildeten Thiere zeigt sich das regenerirte Köpfchen schärfer abgesetzt. Das alte sitzt dem neuen auf und ist in

weit vorgeschrittenem Zerfall begriffen. Zwischen beiden sind auf der Cuticula noch Reste alter Stacheln zu sehen, woraus hervorgeht, dass bei der Regeneration keine neue Ausstülpung des Ektoderms, sondern nur dessen Einfaltung zum Polypid erfolgt. In diesem letzteren findet sich an der unteren Atrialwand der Beginn einer Ausstülpung gegen den Darm zu, die das Ganglion bildet.

Ein Stadium mit weiter entwickeltem Darmkanal, aber noch ohne Ganglionanlage zeigt bei stärkerer Vergrößerung Fig. 41. Ich bemerke nur erläuternd dazu, dass die Verbindung mit dem alten Köpfchen, das im Übrigen vollständig desorganisirt ist, eigenthümlicherweise in vollkommen normalem Zustand erhalten ist. Im Mesoderm des neuen Köpfchens bemerkt man neben großen, plasmareichen Zellen kleine, nur schwach färbare Spindelzellen, die wohl, ohne eine Veränderung durchgemacht zu haben, hier liegen geblieben sind.

Beträchtlich weiter entwickelt ist das in Fig. 42 abgebildete Stadium, von welchem das alte Köpfchen bereits abgestoßen wurde. Im Atrium haben sich eine Anzahl von Tentakelanlagen gebildet, an der unteren Wand hat sich das Ganglion durch eine Ausstülpung entwickelt. Der Hinterdarm vermittelt bereits die zweite Verbindung zwischen Atrium und Darmkanal. Vom Mesoderm aus haben sich die Geschlechtsorgane angelegt.

Endlich zeigt Fig. 43 ein regenerirtes Köpfchen, an welchem noch immer das rückgebildete alte hängt, mit vollständiger entwickeltem Tentakelapparat und Gliederung des Darmes in die vier Abschnitte des Ösophagus, Magens, Mittel- und Enddarmes. —

Es geht aus der gegebenen Darstellung hervor, dass die Regenerationserscheinungen bei Knospen jeden Alters eintreten können. Vornehmlich ist das allerdings nur bei ganz alten Thieren der Fall, deren Köpfchen mit Eiern und Embryonen abgestoßen wurden. Auch an der noch solitären, aus dem Ei entstandenen Form habe ich, bevor noch die Stolobildung eintrat, Erscheinungen gesehen, welche mir einen Regenerationsprocess einzuleiten schienen. Sie bestanden darin, dass sich unter dem Köpfchen, dessen oberstes Ende sich, ähnlich wie es in Fig. 35, Individuum III, gezeichnet ist, rüsselförmig ausgezogen hatte, der oberste Stieltheil durch eine zweite Ringfurche abzugrenzen begann und dass auf der Ösophagusseite dieser Region, dort, wo die Regeneration mit der Neubildung eines Polypids zu beginnen pflegt, das Ektoderm in der That sich verdickt zeigte.

Die Regenerationsfähigkeit dürfte übrigens mit der einmaligen Neubildung eines Köpfchens nicht erloschen sein. Ich habe für diese Annahme allerdings keine überzeugenden Beobachtungen anzuführen,

denn trotz eifrigen Suchens fand ich niemals unter einem unzweifelhaft durch Neubildung entstandenen Köpfchen, auf welchem etwa noch das alte gesessen hätte, ein drittes Polypid aufgetreten. Aber einmal lösen sich die alten Köpfchen sehr leicht und schließlich wohl sämmtlich ab, andererseits ist es dann, wenn das regenerirte Köpfchen die endgültige Ausbildung erlangt hat, nicht immer möglich, dasselbe als neugebildet zu erkennen. Die Bedingungen für die Wiederholung des Vorganges sind aber vollständig vorhanden. Denn wie die Abbildungen Fig. 40 bis 43 nachweisen, zeigt jetzt wiederum das obere Stielende die gleichen Verhältnisse wie vor der Neubildung des Köpfchens, sowohl im Mesoderm als im Ektoderm, dessen Zellen daselbst plasmareich, cylindrisch oder kubisch sind. Dass solche Ektodermzellen sich gelegentlich auch aus den Plattenzellen der seitlichen Stielwandungen bilden können, beweist der Umstand, dass man gar nicht so selten an kurzen Stielstummeln, die von ganz alten Thieren herrühren, an den Stellen Regeneration auftreten sieht, an welchen vorher nur ganz feines Plattenepithel vorhanden gewesen sein kann. Es hat also auch dieses noch nicht die Fähigkeit verloren, sich in embryonalartiges Epithel zurückzuverwandeln, aus welchem ein neues Polypid sich bilden kann. Ich möchte glauben, dass diese Entstehung neuer Polypide tiefer unten am Stiel dadurch veranlasst sei, dass unmittelbar über der Stelle, an welcher sie erfolgt, durch vermuthlich äußere Einflüsse der obere Theil des alten Stieles mit seinem Köpfchen abbrach. Wenigstens habe ich einen solchen Fall aufgefunden, in welchem ein größeres oberes Stielstück von dem Basaltheil zum größten Theile bereits abgeschnürt war, so dass am Stolo ein Stielstummel, dessen Ektoderm ausschließlich aus Plattenepithel bestand, zurückbleiben musste ähnlich denjenigen, an welchen ich Regeneration und allerdings bereits eine aus kubischen Zellen bestehende Ektodermkuppe beobachtet hatte.

Ist es richtig, dass — wie ich annehme — mehrmals hinter einander an ein und demselben Stiel neue Köpfchen sich ausbilden können, so weisen diese Erscheinungen auf die bei der Strobilation auftretenden Vorgänge deutlich hin. Ich habe es wohl nicht erst nöthig, den Vergleich, so weit er sich eben geben lässt, hier durchzuführen. Wie ich in dieser Darstellung gezeigt habe, ist der Vorgang, der sich bei der Regeneration abspielt, im Wesentlichen mit dem der Knospung gleich, so dass man geradezu, wie es auch bereits von SALENSKY geschehen ist, die Regeneration des Köpfchens als eine Knospung am oberen Stielende bezeichnen kann. Es wird dies vielleicht noch gerechtfertigter erscheinen, wenn man einen Blick auf Fig. 35 wirft, wo sich beide Prozesse neben einander finden. Stellen wir uns nur vor, dass die Ausstülpung,

welche die Knospe I bedingt, unterbleibt und dass an der nämlichen Stelle wie jetzt bei *st* trotzdem ein Polypid sich anlegt, so zeigt sich sofort die hohe Übereinstimmung von Regeneration und Knospung und das Hinüberleiten dieser Vermehrungsarten zu den Erscheinungen der Strobilation. —

Am Schlusse des beschreibenden Theiles dieser Abhandlung möchte ich noch auf zwei bemerkenswerthe Bildungen hinweisen, die ich unter den überaus zahlreichen Individuen, die ich untersuchte oder betrachtete, allerdings nur je in einem einzigen Exemplar auffand.

Das eine ist in Fig. 56 abgebildet und stellt zwei wohlentwickelte mit reifen Geschlechtsorganen versehene Pedicellinaköpfchen dar, welche ein und demselben Stiele aufsitzen. Der Übergang in denselben, der Verschluss der Verbindungsstelle der Leibeshöhlen durch die quergestellten Mesodermzellen ist genau so gestaltet als wenn nur ein Köpfchen vorhanden wäre. Die Medianebenen der beiden Köpfchen fallen nicht vollständig zusammen, sondern bilden mit einander einen freilich nur sehr spitzen Winkel; im Übrigen ist aber ihre Orientirung die nämliche und nicht eine spiegelbildliche. Die Leibeshöhlen beider stehen mit einander in weiter Verbindung, so dass die daselbst liegenden Mesodermzellen sowohl dem einen als dem anderen Köpfchen zugechnet werden könnten.

Wichtig wäre die Kenntniss, wie diese Bildung entstanden ist. Anfangs meinte ich, sie sei dadurch hervorgerufen worden, dass bei der Regeneration eines Köpfchens am oberen Stielende gleichzeitig an beiden Seiten in der Medianebene je eine Polypideinstülpung erfolgt sei. Später sei nach Sonderung des Köpfchens eine senkrechte Falte aufgetreten, welche das ursprünglich einheitliche, aber mit zwei Polypiden versehene Köpfchen in der Weise, wie es aus der Abbildung ersichtlich ist, in zwei unvollkommen getheilt hätte. Es giebt noch andere Möglichkeiten, sich das Endstadium zu erklären, die ich aber hier nicht weiter behandeln möchte, weil eine endgültige Entscheidung, ohne Auffinden von jüngeren Stadien, doch nicht erfolgen kann.

Dicht neben diesem abnormen Fall fand ich ein anderes Individuum, welches vielleicht demselben Stocke angehört haben mag und welches mir eine andere Erklärung der doppelköpfigen Pedicellina nahe legt. Ich habe dasselbe in Fig. 55 abgebildet. Daraus, dass über dem oberen Stielende, schon im Bereiche des Köpfchens sich Stacheln finden, lässt sich eben so wie aus dem geringen Umfange des letzteren gegenüber dem Stiele schließen, dass das Köpfchen durch Regeneration entstanden ist. Was aber bemerkenswerth erscheint, ist die außerordentliche Verbreiterung desselben in der Richtung der Medianebene.

Senkrecht zu dieser, in der Längsachse des Stieles findet sich im ganzen Umkreis des Köpfchens eine Ringfalte, welche am oberen Ende bereits eine bedeutende Tiefe erreicht hat, nach unten zu allmählich flacher wird. So erscheinen zwei äußerlich scharf geschiedene Theile, ein ösophagealer und ein analer. Die Sonderung betrifft nicht nur das Hautepithel, sondern es lassen sich auch im Atrium und Tentakelapparat zwei allerdings noch ganz unvollständig geschiedene Abschnitte unterscheiden. Ich möchte diesen Befund als den Beginn einer vollständigen Theilung des Köpfchens deuten, deren Resultat das in Fig. 56 abgebildete Stadium wäre. Das eine der durch Theilung entstandenen Individuen hätte nur einen neuen Ösophagus, das andere einen neuen Hinterdarm zu bilden, so wäre die gleiche Lagerung der Organe in den beiden Tochterstücken vollständig befriedigend erklärt.

V. Allgemeine Bemerkungen.

Die in der vorliegenden Abhandlung mitgetheilten Beobachtungen über die ungeschlechtliche Vermehrung der Bryozoen geben nach mehrfacher Richtung hin Veranlassung zu Überlegungen und Schlussfolgerungen, von denen ich wenigstens die am nächsten liegenden an dieser Stelle vorbringen will.

Zunächst fällt die außerordentliche Verschiedenheit der beiden Entwicklungsweisen, der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen in die Augen, die beide zur Erzeugung einer gleichen Endform führen. So wie in anderen Thierstämmen, erscheint auch hier die Knospung im Verhältnis zur Embryonalentwicklung überaus verkürzt. Bei den Loxosomen, die sich durch eine solche Art der Knospung auszeichnen, die HAECKEL als vollständige bezeichnet hat, lösen sich die jungen Knospen ab und gewinnen selbständig neue Anheftungsstellen; den Pedicellinaknospen fehlt aber jegliche Fähigkeit einer Ortsveränderung, und an den Stellen, an welchen sie entstehen, erlangen sie auch ihre Geschlechtsreife. Hier finden wir also kein Stadium, das sich in dieser Beziehung der frei schwimmenden Larve analog verhielte. Überall fehlen also bei den Bryozoen in der Knospung die Vorgänge, die wir in der Embryonalentwicklung als eine mehr oder minder tiefgehende Metamorphose beobachten können, und eben so fehlen den Knospen nebst den anderen provisorischen Larvenorganen die beiden fraglichen Gebilde, welche als Rückenorgan, Gehirn oder Knospe und andererseits als Saugnapf, Fußdrüse oder Scheitelplatte in Anspruch genommen worden sind.

Auch die ersten Stadien in der Embryonalentwicklung, die Furchung, finden in der Knospung keine Homologa, denn diese hebt mit

einem zweischichtigen Stadium an, in welchem bereits ein epitheliales Ektoderm und Mesenchym anzutreffen sind. Ein ähnliches Stadium fehlt in der Embryonalentwicklung der endoprokten Bryozoen sowohl bei *Pedicellina* nach der HATSCHKE'schen Untersuchung als auch bei *Loxosoma*¹ nach den Beobachtungen von HARMER. Denn hier tritt das mittlere Blatt, wie es sonst in anderen Thierstämmen in fast allen Fällen stattfindet, erst nach Ausbildung des Entoderms auf. Allerdings lauten die freilich noch nicht widerspruchslosen Angaben über die Embryonalentwicklung der Ektoprokten, sowohl der marinen als der Süßwasserformen in dieser Frage wesentlich anders. Es soll nämlich bei diesen die primäre Leibeshöhle von Mesenchym erfüllt sein, das bei den Phylaktolämen sogar eine epitheliale, dem Ektoderm anliegende Schicht bildet, lange bevor der eigentliche Gastrulationsvorgang auftritt.

Gegenüber der Embryonalentwicklung der Endoprokten selbst erscheint also die Ausbildung des inneren Blattes in den Knospen zeitlich verschoben und zwar wesentlich verspätet. Es wäre die Übereinstimmung zwischen beiden Entwicklungsweisen weit vollständiger, wenn es sich hätte nachweisen lassen, dass das mittlere Blatt in der Weise, wie sie NIRSCHÉ für *Loxosoma* behauptete (vgl. das Schema auf p. 170), entstehe. Allein ich habe mich durchaus nicht davon überzeugen können, dass zu irgend einer Zeit Ektodermzellen in die Leibeshöhle der Knospen auswanderten, um deren Mesenchym zu bilden. Wichtiger aber erscheint der Umstand, der ja von vielen Seiten gar nicht anerkannt wurde, dass überhaupt in jeder zu bildenden Knospe das Polypid durch eine neue Einstülpung vom Ektoderm her sich anlegt. Gehen wir in noch frühere Entwicklungsstadien des knospenbildenden Mutterthieres zurück, so werden wir mit großer Sicherheit füglich alle bei der Knospung thätigen Ektodermzellen auf eine einzige zurückführen können. Hätten sich nun NIRSCHÉ's Angaben über die Entstehung des mittleren Blattes in den Knospen aus dem Ektoderm bei *Pedicellina* bestätigt, so würde man die gesammte Knospe auf eine Ektodermzelle zurückführen können und hätte somit in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ein ähnliches Anfangsstadium wie in der geschlechtlichen. Allerdings wäre es dann fraglich, ob wir noch von Knospung reden könnten. Bekanntlich hat O. SCHMIDT das Vorkommen von Knospung bei *Loxosoma* überhaupt geleugnet und zwei verschiedene Arten der geschlechtlichen Vermehrung bei dieser Form unterschieden, eine durch Metamorphose, eine andere ohne eine solche sich vollziehende. »Es ist mir geglückt, die Entwicklung dieser vermeintlichen Knospen mit

¹ HARMER, »On the structure and development of *Loxosoma*«. Quart. Journ. Micr. Scienc. Vol. XXV. 1885.

ziemlicher Vollständigkeit zu verfolgen, und es hat sich ergeben, dass eine regelrechte Eientwicklung ohne Metamorphose vorliegt¹. Aus seiner weiteren Beschreibung geht hervor, dass er sich vorstellt, es verließen einzelne Eier den Eierstock und gelangten nach vollzogener Furchung auf das Ektoderm des Thieres, um daselbst die Gebilde darzustellen, welche man vor ihm allgemein als Knospen angesehen hatte. NITSCHÉ² hat später mit Recht die durchaus ungenügenden Beobachtungen gerügt, auf welchen eine derartige Anschauungsweise beruhte, und dann selbst die Eingangs aus einander gesetzte Darstellung des Knospungsvorganges bei *Loxosoma* gegeben. Ich hätte gern auch an dieser Gattung die ungeschlechtliche Fortpflanzung untersucht, weil ich glaubte, dass die Vorgänge die nämlichen sein würden wie bei *PediceUina*, dass sich also auch das mittlere Blatt des Mutterthieres bei der Knospenbildung betheiligen würde. Trotzdem ich aber zu wiederholten Malen nach *Loxosomen* suchte und auch Herr Dr. GRAEFFE solche Gegenstände absuchte, auf welchem er sie früher gefunden hatte, bestand doch das Ergebnis in nur wenigen Exemplaren, an welchen ich diese Frage zu keiner endgültigen Entscheidung bringen konnte.

Leitete sich die Gesamtknospe von einer Ektodermzelle ab, so hätten wir einen Vorgang vor uns, der von der echten Knospung aller übrigen Thierformen, bei welcher sich stets Derivate mehrerer Keimblätter betheiligen, außerordentlich verschieden wäre. Auch auf die geschlechtliche Fortpflanzung ließe sich dann eine solche Vermehrungsart nicht zurückführen und etwa die Deutung der Ektodermzelle als eine parthenogenetische Eizelle anwenden, weil wir ja einen ganz bestimmt gesonderten, dem Mesoderm entstammenden Geschlechtsapparat in diesen Thieren vorhanden finden, der mit den Knospen bildenden Zellen in keinem Zusammenhange steht. VOGT³ giebt ausdrücklich an, und es liegt nicht der geringste Grund vor, dies zu bezweifeln, dass die Thiere gleichzeitig geschlechtsreif sein und Knospen bilden können. Andererseits sagt NITSCHÉ⁴ »Ich habe Hunderte von im Herbst gesammelter erwachsener *Loxosomen* untersucht, ohne ein einziges Exemplar mit entwickelten Genitalien gefunden zu haben, und doch waren sie sämtlich mit Seitensprösslingen überreich versehen.« Es erklären sich solche Gegensätze naturgemäß daraus, dass die Geschlechtsreife

¹ O. SCHMIDT, »Die Gattung *Loxosoma*«. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XII. p. 8. 1876.

² H. NITSCHÉ, »Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen«. Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl. p. 385.

³ VOGT, »Sur le *Loxosome* des *Phascolosomes*«. Arch. zool. expér. 1876.

⁴ NITSCHÉ, l. c. p. 386.

nur periodisch eintritt, die Knospung aber stets stattfinden kann. Es bliebe somit nur übrig, eine derartige Entwicklung als Sporogonie zu bezeichnen, obwohl es sich sonst fast überall im Thierreiche, wo man Sporenbildung annahm, erwiesen hat, dass eine solche nicht vorkommt. Wer sich allerdings auf den Standpunkt stellt, den vor nicht langer Zeit A. KÖLLIKER¹ vertreten hat, für den könnte es nichts Auffallendes sein, wenn wirklich eine Ektodermzelle, die nicht Geschlechtszelle ist, einen neuen Organismus entstehen lässt. Im Gegensatz zu den bekannten WEISMANN'schen Anschauungen ist KÖLLIKER der Ansicht, dass bei den im Verlaufe der Embryonalentwicklung auftretenden Kerntheilungen immer nur wesentlich gleiche und nicht qualitativ verschiedene Tochterkerne hervorgehen. In letzter Instanz leiten sich alle Kerne im ausgebildeten Organismus aus dem befruchteten Eikern in kontinuierlicher Formfolge ab und stehen also wie dieser auf dem Stadium eines embryonalen Zwitterkernes. Da KÖLLIKER mit HERTWIG und STRASBURGER die ausschließliche Bedeutung des Kernes bei der Befruchtung und Vererbung annimmt, stehen somit auch alle Zellen eines Organismus auf dem Stadium der befruchteten Eizelle und besitzen das Vermögen, den gleichen Organismus zu erzeugen wie diese. »Es darf daher wohl angenommen werden, dass von Haus aus jede embryonale Zelle das Vermögen besitzt, das Ganze zu erzeugen und in gewissem Sinne Keimzelle ist, und dass, wenn dieses Vermögen bei den höheren Thieren und später nur an gewisse Elemente gebunden erscheint, dies mit besonderen Verhältnissen verknüpft ist« (l. c. p. 44). Diesen Standpunkt hat KÖLLIKER später noch einmal betont²: »Ich behaupte in erster Linie, dass das im Kerne der befruchteten Eizelle befindliche Idioplasma im Laufe der Entwicklung wohl an Masse zunimmt, aber seiner inneren Struktur nach unverändert in die Kerne aller Zellen übergeht, die an der Formbildung des Embryo sich betheiligen. Somit leugne ich jeden tieferen Gegensatz zwischen den »somatischen Zellen« oder den Gewebszellen einerseits und den Eizellen und Samenzellen andererseits.«

Es ist das eine Auffassungsweise, welche von einigen Botanikern schon lange vertreten wurde. VÖCHTING hatte 1878 bereits behauptet, dass eine jede Zelle des pflanzlichen Organismus die Fähigkeit besitze, sich zu einem neuen Organismus zu regeneriren. Es mag nun sein, dass im Pflanzenreich die Thatsachen zu einer solchen Auffassung be-

¹ KÖLLIKER, »Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung«. Diese Zeitschr. Bd. XLII. 1885.

² KÖLLIKER, »Das Karyoplasma und die Vererbung, eine Kritik der WEISMANN'schen Theorie von der Kontinuität des Keimplasma«. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. p. 229. 1886.

rechten. Im Thierreiche aber kennen wir bislang keinen einzigen sicher festgestellten Fall, in welchem eine Zelle, die nicht Eizelle ist, im Stande wäre, aus sich heraus ein Metazoon zu regenerieren. Und ich glaube nicht, dass *Loxosoma* eine Ausnahme bilden wird.

Die Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Bryozoen haben uns aber andererseits gelehrt, dass eine bestimmte Differenzierung einer Zelle durchaus nicht ihre Rückkehr auf ein mehr embryonales Stadium ausschließt, von welchem aus eine Entwicklung auch nach einer anderen Richtung noch erfolgen kann. Im höchsten Maße fanden wir dies Vermögen bei gewissen Plattenzellen des *Pedicellina*-stieles ausgebildet, die unter bestimmten Umständen ein neues vollständiges Polypid aus sich erzeugen konnten. Weniger bestimmt differenziert zeigten sich allerdings die Ektodermzellen, die bei der normalen Knospung die gleiche Fähigkeit bewiesen, sich zu solchen Organen und Geweben umzubilden, die zweifelsohne entodermal sind.

Die in dieser Untersuchung mitgetheilten Thatsachen lassen es außer jedem Zweifel, dass der Gastrulationsprocess bei den endoprokten Bryozoen sich jederzeit an gewissen Stellen des ausgebildeten Thieres oder dessen Stolo wiederholen kann. Es bewahrt das Ektoderm die Fähigkeit, die der Blastula zukam. Ähnlich wie bei ektoprokten Bryozoen das embryonale einschichtige Blastulaepithel bereits Mesenchym umschließt, bevor das Entoderm entsteht, enthält auch schon die Leibeshöhle der ektoermalen Knospenausstülpung Mesodermgewebe, so dass unmittelbar nach dem Auftreten der Polypideinstülpung die Knospenanlage in eine dreiblättrige Form übergeführt erscheint.

Nach den Untersuchungen von HATSCHEK entsteht nach Ablauf der Furchung die Gastrulaeinstülpung in der Region, in welcher sich später das Atrium oder Vestibulum der Larve ausbreitet (vgl. die schematische Fig. 5, p. 171). Da nun die Festsetzung der Larve mit eben diesem Pole erfolgt und eine vollständige Umkehrung des Polypids stattfindet, so dass die definitive Öffnung des Atriums nach außen bei der festgesetzten solitären Form gerade an der Stelle im Ektoderm erfolgt, welche dem embryonalen Blastoporus gegenüber liegt, so ergibt sich, dass die Ektodermzellen, welche den Stiel der *Pedicellina* bilden und an welchem sich der Stolo erhebt, vornehmlich wohl Folgegenerationen der Zellen sind, welche dem Blastoporus genähert lagen. Allerdings hat dieser Hinweis nur dann Bedeutung, wenn das Ektoderm der festgesetzten Larve die drehende Bewegung des Polypids um 180° nicht mitmacht.

Aber auch damit ist, wie ich glaube, für denjenigen wenig gewonnen, der einmal der Auffassung huldigt, dass das innere Keimblatt in Folge

einer polaren Differenzirung der Eier immer nur an einer ganz bestimmten Stelle aus einem ganz bestimmten Theil des Eimateriales hervorgehen könne. Denn wie HATSCHKEK nachgewiesen hat, schließt sich das durch Invagination entstandene Entoderm vollständig ab, und es entsteht später an der Stelle des früheren Blastoporus eine neue Einstülpung, die nunmehr rein ektodermal ist und bleibt und Atrium, Ösophagus und Hinterdarm entstehen lässt. Danach müsste also das zum Entoderm prädestinirte Material der Blastula bei der Bildung der ersten Einstülpung bereits verbraucht sein, und es bliebe unverständlich, wie später noch Folgegenerationen solcher Zellen, die beträchtlich weiter nach dem animalen Pole des Embryo gelegen waren, dennoch noch einmal Entoderm produziren könnten. Ich meine also, dass solche That-sachen, wie sie uns die Entwicklung der Bryozoen lehrt, uns warnen sollten, die Lehre von der polaren Differenzirung der Eier bis in die Extreme zu verfolgen, die mit den wirklichen entwicklungsgeschichtlichen Vorgängen einfach unvereinbar sind.

Wie ich eben erwähnt habe, geht aus HATSCHKEK's Darstellung der Embryonalentwicklung hervor, dass Atrium und Tentakelapparat dem Ektoderm zugerechnet werden müssen. Aus der Knospung ergiebt sich dies nicht so einfach, und es ist denn in der That auch dieser ganze Komplex des öftern dem Entoderm zugezählt worden. In den Knospen erscheint unzweifelhaft für Atrium und Verdauungskanal die Anlage als ein einheitliches Gebilde, das sich erst später sondert. Wie die gesammte Knospenentwicklung verkürzt ist, erscheinen auch die beiden Prozesse der Einstülpung, durch welche im Embryo zuerst Entodermkanal, dann Atrium sich bilden, in einen zusammengezogen.

Ich möchte diese Untersuchung nicht schließen, ohne auf die außerordentliche Verschiedenheit hingewiesen zu haben, die bezüglich des Bildungsgesetzes der Knospen bei Bryozoen einerseits und den Cölenteraten und Tunikaten andererseits besteht. In beiden letzteren Typen betheiligt sich das Entoderm in sehr wesentlicher Beziehung beim Knospenbau, denn es entstehen aus ihm fast alle die Organe, die im Embryo aus dem Hypoblast sich gebildet haben. Das Ektoderm liefert in den Knospen der Tunikaten die Hautschicht und bei Cölenteraten wohl so ziemlich alle Körpertheile, die im Embryo epiblastisch entstanden sind. Bei den meisten Cölenteraten ist die Knospenanlage wie bei den Bryozoen zweiblättrig, bei jenen aber sind es Ektoderm und Entoderm, bei diesen Ektoderm und Mesoderm, welche in das neue Thier übergehen.

Bei den Tunikaten tritt als umfangreiches Gebilde das mittlere Blatt zu den beiden primären in die Knospenanlage hinein. Hier bildet

es sich zu einer ganzen Reihe von Organen und Geweben aus, die im Embryo aus einem anderen Blatt, nämlich dem Ektoderm entstehen. Wie ich nachgewiesen habe¹ findet diese hervorragende Bethheiligung des Mesoderms dadurch eine naturgemäße Erklärung, dass das Mesoderm des Mutterthieres, welches in die Knospen übergeht, nichts anderes ist als sein Geschlechtsapparat oder ein Theil desselben, der eine ganz eigenthümliche Verwerthung erfährt. Während also bei Tunikaten das mittlere Blatt bei der ungeschlechtlichen Vermehrung die wichtigste Rolle spielt, ist es bei den Bryozoen das äußere, welches — da ein entodermaler Antheil fehlt — die Fähigkeit besitzt, das innere nach Art der Gastrulation aus sich hervorgehen zu lassen. Als ich an die vorliegende Untersuchung herantrat, da erwartete ich, den Nachweis führen zu können, dass bei der Knospung der Bryozoen im Wesentlichen die nämlichen Vorgänge sich abspielen würden wie bei Tunikaten. Nachdem ich mich sehr bald überzeugt hatte, dass sich nur zwei Blätter bei der Knospung betheiligen, da vermuthete ich, es würde in ähnlicher Weise wie bei den Tunikaten, das mittlere Blatt die größte histologische Neubildungsfähigkeit zeigen und den entodermalen Antheil des Polypids liefern. Da die Geschlechtsorgane ebenfalls mesodermal entstehen, hoffte ich, die Umbildungsfähigkeit des Knospenmesoderms in ähnlicher Weise erklärt zu finden, wie bei Salpen und Pyrosomen. Eine eingehende Untersuchung hat mich aber gelehrt, dass die Vorgänge der ungeschlechtlichen Vermehrung bei Bryozoen sich nach einem ganz anderen Gesetze vollziehen, das sich im Wesentlichen als ein an den verschiedensten Stellen im Ektoderm immer wieder auftretender Gastrulationsvorgang auffassen lässt.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Abbildungen sind nach Präparaten mit der Camera lucida gezeichnet worden. Die Distanz des ABBE'schen Spiegels vom Zeichentisch betrug 20 cm. Die Fig. 5, 20—34 auf Taf. IX, Fig. 44—49 auf Taf. X stellen mit dem Mikrotom verfertigte Quer- und Längsschnitte dar; alle anderen sind optische Durchschnitte. Die auf einander folgenden Stadien der Knospen sind mit römischen Zahlen bezeichnet.

Buchstabenbezeichnung.

a, Atrium oder Intratentakularraum; *ec*, Ektoderm;
c, Cuticula; *fd*, Fußdrüse;

¹ »Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen.« Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXII. 1888. — »Zur Entwicklungsgeschichte d. Pyrosomen.« Ebenda Bd. XXIII. 1889.

<i>fr</i> , Muskelfibrillen im Stiel;	<i>oe</i> , Ösophagus;
<i>g</i> , Ganglion;	<i>ov</i> , Geschlechtsorgane;
<i>hd</i> , Hinterdarm, Rectum;	<i>p</i> , Polypid, gemeinsame Anlage für
<i>i</i> , Anlage des Verdauungskanales;	Atrium, Verdauungstractus und Gan-
<i>lh</i> , primäre Leibeshöhle;	glion;
<i>m</i> , Magen;	<i>s</i> , Stachel;
<i>md</i> , Mitteldarm;	<i>st</i> , die Stelle im Ektoderm, von welcher
<i>ms</i> , Mesodermzellen;	der Stolo ausgeht resp. das Polypid
<i>n</i> , Nierenkanälchen;	sich einstülpt;
<i>o</i> , Mund;	<i>t</i> , Tentakel.

Tafel IX.

Fig. 4. Eine junge noch solitäre *Pedicellina* nach erfolgter Umkehrung des Entodermkanals und vollständiger Rückbildung des vermeintlichen Knospungsorgans der freischwimmenden Larve. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin. ZEISS, Obj. D, Oc. II.

Fig. 2. Ein weiter entwickeltes Solitärthier kurz vor Beginn der Bildung des Stolos, der sich bei *st* erheben wird. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin. Obj. C, Oc. II.

Fig. 3. Ein weiteres Stadium, das an der Basis des Stieles einen Stolo gebildet hat, an dessen Spitze das erste Polypid entwickelt ist. Auch die Stelle, an welcher sich ein zweites bilden wird, ist bei *st* kenntlich. Die Festheftungsstelle ist bei der Loslösung des jungen Stockes von der Unterlage zerstört worden. Sublimatessig-Chromsäure, Boraxkarmin. Obj. C, Oc. II.

Fig. 4. Ein jüngerer Stolo mit beginnender Polypidbildung an einer solitären Form. Sublimatessigsäure, Pikrokarmin. Obj. D, Oc. II.

Fig. 5. Medianer Längsschnitt durch einen etwas älteren Stolo. Sublimatessig-Chromsäure, Alaunkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 6. Optischer Durchschnitt senkrecht zur Medianebene eines Stadiums, das dem in Fig. 18 gezeichneten entspricht. Sublimatessig-Chromsäure, Alaunkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 7. Das knospenbildende Ende eines Stöckchens, an welchem zwei Individuen auf sehr verschiedenen Stadien der Entwicklung liegen. Bei *st* wird sich später eine neue Knospe erheben. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 8. Ein weiteres Stadium, in welchem die Knospenanlagen I und XIV der vorhergehenden Figur zu Stadium III und XV geworden sind. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin. Obj. D, Oc. II.

Fig. 9. Das Knospenstadium II. Sublimatessig-Chromsäure, Boraxkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 10. Stadium IV. Sublimat, Bealekarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 11. Stadium V. Zwei optische Durchschnitte bei verschiedener Tubuseinstellung. Sublimat, Boraxkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 12. Ein folgendes Stadium. Sublimat, Boraxkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 13. Stadium VII. Sublimat, Boraxkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 14. Ein folgendes Stadium. Die Linie giebt an, welcher Stelle der in Fig. 22 abgebildete Querschnitt entnommen ist. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin. Obj. F, Oc. II.

Fig. 15. Ein weiteres Stadium. Sublimatessig-Chromsäure, Boraxkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 16. Das folgende Stadium. Sublimat, Bealekarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 17. Ein weiteres Stadium, auf welchem sich das Polypid in Atrium und Entodermkanal theilt. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 18. Ein weiter entwickeltes Stadium; die Sonderung in die beiden Abschnitte ist vorgeschritten. Sublimatessig-Chromsäure, Boraxkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 19. Ein Stadium, das dem in Fig. 8, Stadium XV, abgebildeten nahezu gleicht, im lateralen Längsschnitt betrachtet. Sublimatessig-Chromsäure, Boraxkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 20. Querschnitt durch den Stiel einer Knospe, die ungefähr auf dem in Fig. 8, Stadium XV, abgebildeten Stadium steht. Es ist die Region durchschnitten, in welcher sich eine neue Knospe zu bilden beginnt. Sublimatessigsäure, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Fig. 21. Querschnitt durch ein Stadium, das dem in Fig. 14 abgebildeten entspricht. Sublimat, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Fig. 22. Querschnitt durch das in Fig. 14 abgebildete Stadium. Sublimat, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Fig. 23. Querschnitt durch ein ähnliches Stadium. Sublimat, Boraxkarmin. Obj. F, Oc. II.

Fig. 24. Querschnitt durch ein Stadium, das dem in Fig. 16 abgebildeten ungefähr entspricht. Sublimat, Boraxkarmin. Obj. F, Oc. II.

Fig. 25. Querschnitt durch das in Fig. 17 abgebildete Stadium; Atrium und dessen Verbindung mit dem Hautepithel sind durchschnitten. Sublimat, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Fig. 26. Querschnitt durch das Atrium einer weiter entwickelten Knospe, der die in Fig. 18 abgebildete entspricht. Sublimatessigsäure, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Fig. 27. Querschnitt durch den Verdauungstractus einer nur wenig älteren Knospe. Sublimat, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Fig. 28. Medianer Längsschnitt durch die Stoloanlage an einem älteren Thiere. Sublimat, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Fig. 29. Medianer Längsschnitt durch ein bedeutend weiter entwickeltes Stadium. Sublimat, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Fig. 30. Lateraler Längsschnitt durch ein junges Knospenthier, das etwas jünger ist als das älteste des in Fig. 7 abgebildeten Stückchens. Sublimatessigsäure, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Fig. 31. Schnitt derselben Serie durch die eine Hälfte des Atriums, um die Tentakelbildung zu zeigen.

Fig. 32. Querschnitt durch ein fast gleich altes Stadium. Der Schnitt geht durch die Mitte des Atriums. Sublimat, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Fig. 33. Schnitt durch den Verdauungstractus und das Ganglion aus der nämlichen Serie.

Fig. 34. Etwas schräg geführter lateraler Längsschnitt durch ein Stadium, das dem ältesten in Fig. 7 abgebildeten gleicht. Sublimat, Pikrokarm. Obj. E, Oc. II.

Tafel X.

Fig. 35. Das freie Ende eines Stückchens in Regeneration. Im äußersten Individuum I wird normalerweise erst durch eine beginnende Einstülpung das Polypid angelegt. Unter dem wohlentwickelten Köpfchen des Individuums II zeigt sich an der Spitze des Stieles links eine Ektodermverdickung, welche die Regeneration einleitet. Individuum III besitzt bereits einen rückgebildeten Tentakelapparat, an der

Spitze des Stieles ist dagegen die Regeneration des Köpfchens sehr weit vorgeschritten und das Polypid in die beiden Abschnitte gesondert. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin. Obj. B, Oc. II.

Fig. 36. Neubildung eines Polypids an der Spitze eines alten Stieles, von der der Einstülpungsstelle gegenüber liegenden Seite aus gesehen. Sublimatessigsäure, Pikrokarmin. Obj. D, Oc. II.

Fig. 37. Ein weiteres Stadium der Regeneration. Die Einstülpung hat sich in Atrium und Verdauungstractus gesondert. Das ursprüngliche Köpfchen ist frühzeitig abgestoßen worden. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin. Obj. D, Oc. II.

Fig. 38. Ein ähnliches Stadium von der gegenüber liegenden Seite betrachtet. Sublimat, Pikrokarmin. Obj. D, Oc. II.

Fig. 39. Dasselbe Thier im seitlichen Durchschnitt bei etwas stärkerer Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 40. Ein etwas weiter entwickeltes Regenerationsstadium. Das alte Köpfchen sitzt dem neugebildeten noch auf. Sublimatessigsäure, Pikrokarmin. Obj. C, Oc. II.

Fig. 41. Ein ähnliches Stadium bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet, um den Zusammenhang des alten Köpfchens mit dem neuen, der sich ganz unverändert erhalten hat, zu zeigen. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin. Obj. D, Oc. II.

Fig. 42. Ein weiteres Stadium mit Tentakel- und Ganglionanlage. Sublimatessig-Chromsäure, Boraxkarmin. Obj. D, Oc. II.

Fig. 43. Ein durch Regeneration entstandenes ganz ausgebildetes Köpfchen, welchem das alte noch aufsitzt. Sublimatessigsäure, Pikrokarmin. Obj. C, Oc. II.

Fig. 44. Medianer Längsschnitt durch ein regenerirtes Polypid. Sublimatessigsäure, Pikrokarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 45. Ein folgender Schnitt derselben Serie.

Fig. 46. Querschnitt durch die Atrialregion eines regenerirten Köpfchens, das ungefähr dem in Fig. 38 abgebildeten entspricht. Sublimatessigsäure, Pikrokarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 47. Querschnitt durch die Mitte eines jungen Regenerationsstadiums. Sublimatessigsäure, Pikrokarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 48. Drei Schnitte weiter nach dem oberen Stielende zu aus derselben Serie.

Fig. 49. Querschnitt durch ein frühes Stadium eines regenerirten Polypids. Sublimatessig-Chromsäure, Alaunkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 50. Ein Querstolo an der Basis eines alten Thieres im Hauptstolo. Sublimatessig-Chromsäure, Boraxkarmin. Obj. B, Oc. II.

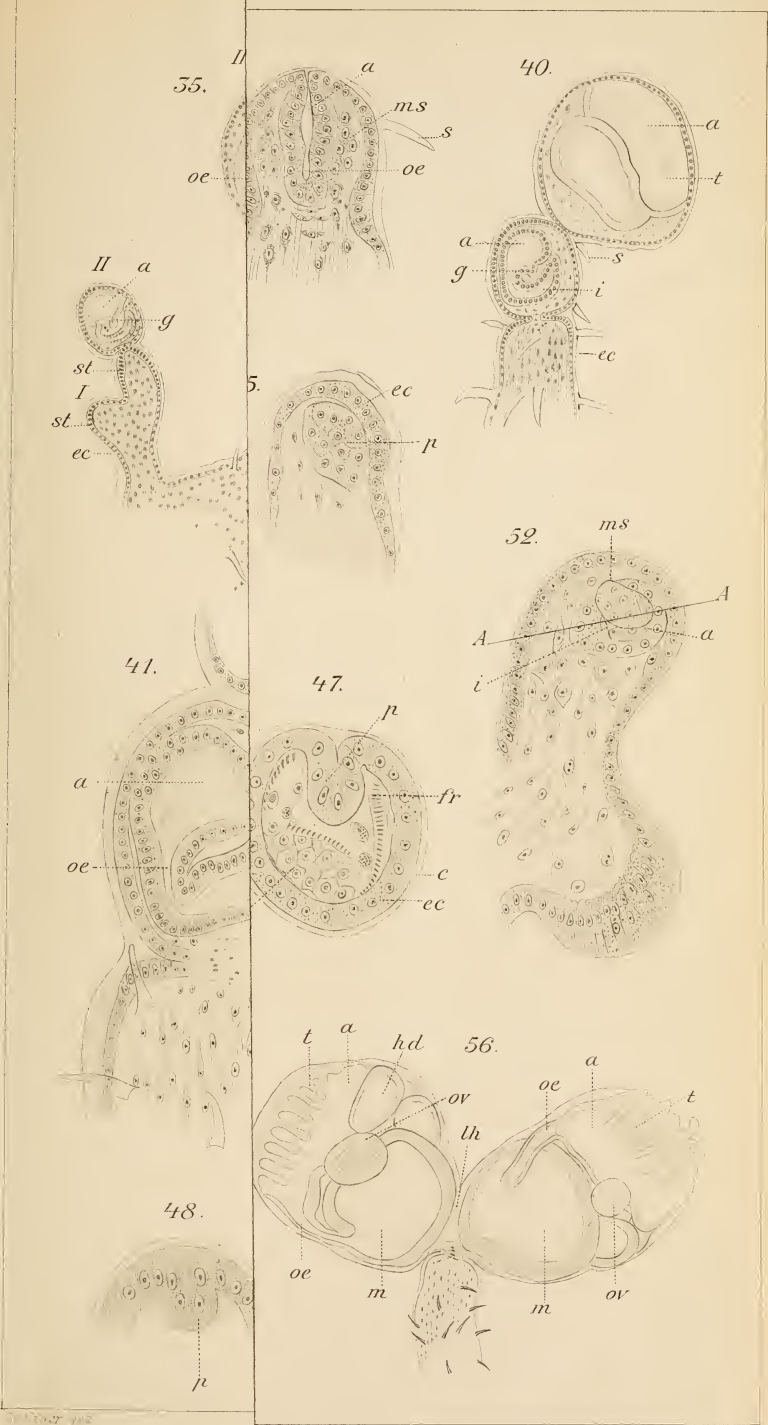
Fig. 51. Die jüngste Knospenanlage an demselben bei stärkerer Vergrößerung. Obj. E, Oc. II.

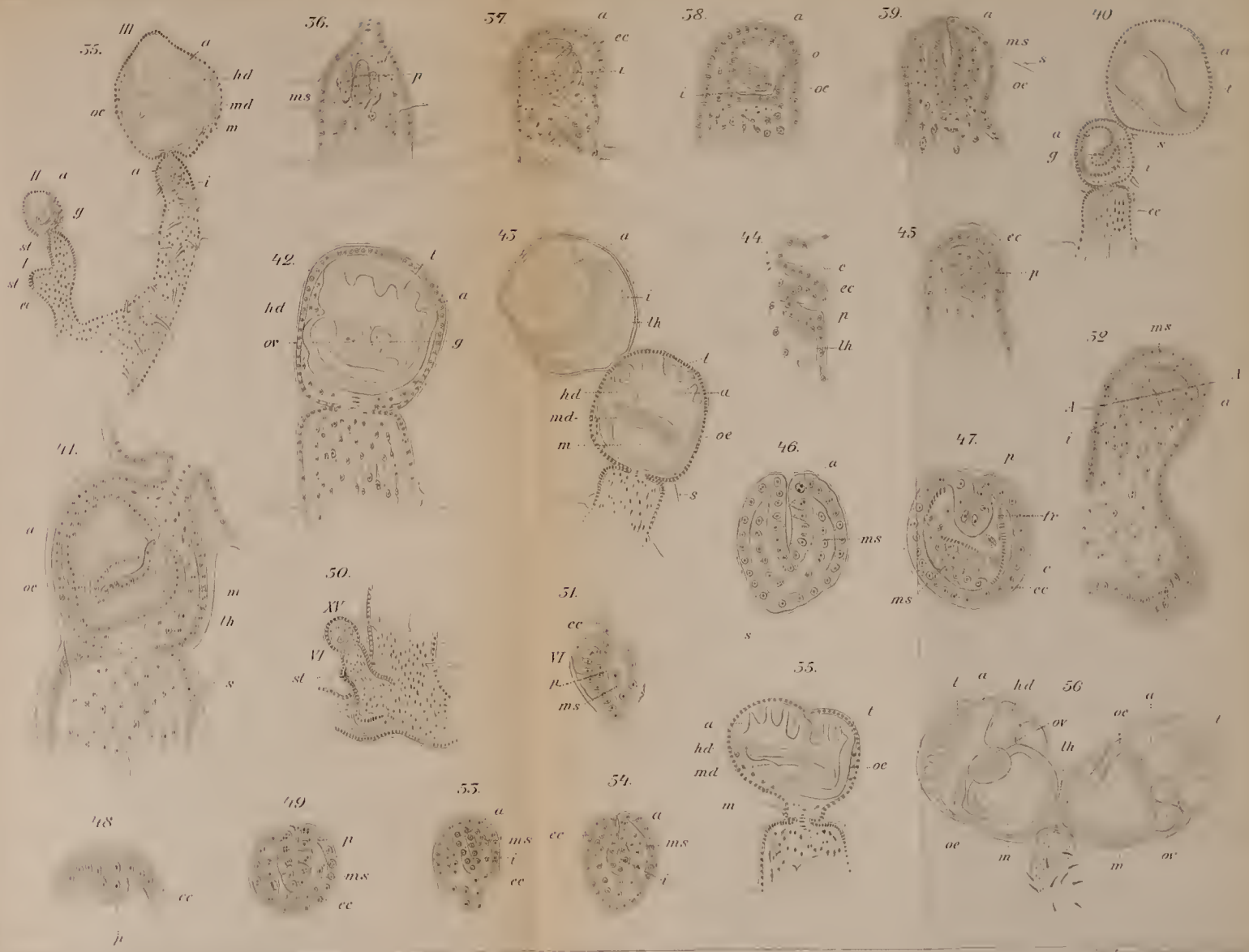
Fig. 52. Ein jüngerer Querstolo mit nur einer Knospe. Sublimatessigsäure, Boraxkarmin. Obj. E, Oc. II.

Fig. 53 und 54. Zwei optische Durchschnitte senkrecht zur Medianebene desselben Thieres. Obj. D, Oc. II. Fig. 54 entspricht der Stelle, welche in Fig. 52 durch die Linie A—A bestimmt ist.

Fig. 55. Missbildung eines durch Regeneration entstandenen Köpfchens. An demselben ist eine Ringfurche aufgetreten, welche zwei äußerlich scharf abgegrenzte Theile unterscheiden lässt. Sublimat, Pikrokarmin. Obj. C, Oc. II.

Fig. 56. Eine doppelköpfige Pedicellina. Ein jedes der Köpfchen ist vollständig und normal ausgebildet. Sublimat, Pikrokarmin. Obj. A, Oc. II.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1889-1890

Band/Volume: [49](#)

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

Artikel/Article: [Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprokten Bryozoen. 168-208](#)