

Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen.

Von

Oswald Seeliger,

Privatdocenten an der Universität Berlin.

Mit Tafel XXV—XXVI und 1 Holzschnitt.

In einem vor Kurzem erschienenen Aufsatz¹ habe ich den Nachweis erbracht, dass an der Bildung der Knospen bei *Pedicellina* zwei Keimblätter Theil nehmen: das Ektoderm und Mesoderm. Das Ektoderm stülpt sich an der Spitze der Knospenerhebung nach innen ein und liefert Atrium, Tentakelbekleidung, Gehirn und den Verdauungstractus; das Mesenchym, welches in die primäre Leibeshöhle der Knospe einwandert, bildet deren Geschlechtsapparat, Nierenkanälchen, Muskulatur und Bindegewebe. Bezüglich der Entstehung des inneren Blattes unterscheidet sich also der Knospungsprocess der Bryozoen wesentlich von dem der Coelenteraten und Tunikaten; denn während bei diesen letzteren ein entodermaler Antheil des Mutterthieres in die Knospen übertritt, wiederholt sich bei jenen der Gastrulationsprocess, den wir sonst in der Embryonalentwicklung auftreten sehen, um an den verschiedensten Stellen einen neuen Verdauungstractus zu bilden.

Ich war seiner Zeit Materialmangels wegen nicht in der Lage, die Untersuchung auf andere Bryozoenarten auszudehnen und musste mich begnügen, trotz den widersprechenden Angaben älterer Autoren, die Vermuthung auszusprechen, dass die Vorgänge bei der Knospung der *Pedicellina* nahe verwandten *Loxosoma* die nämlichen sein würden. Inzwischen habe ich diese und eine Anzahl anderer Bryozoen untersucht und die an *Pedicellina* beobachteten Vorgänge in ihren wesentlichen Momenten überall wiederfinden können, so dass nunmehr das Knospungsgesetz bei den Bryozoen überall als das nämliche erwiesen ist.

¹ »Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprokten Bryozoen«. Diese Zeitschrift. Bd. XLIX. 1889.

Das Material wurde fast ausschließlich in der schon früher von mir mit Erfolg angewendeten Sublimat-Essigsäure konservirt. In der Tafelerklärung findet sich für jedes Präparat die Behandlungsweise angegeben. Die Herstellungsweise der Flüssigkeiten habe ich in meiner oben angeführten Abhandlung beschrieben.

Die nachfolgende Darstellung theile ich in drei Abschnitte. Der erste behandelt die Knospung von *Loxosoma*, der zweite die der ectoprokten Gymnolaematen, und in einem dritten will ich einige Bemerkungen hinzufügen, zu denen die Vorgänge der Knospung der Bryozoen unmittelbar Veranlassung geben.

I. Die Knospung der entoprokten Bryozoen (*Loxosoma*).

Über die Knospung der Loxosomen sind die widersprechendsten Angaben gemacht worden. O. SCHMIDT¹ leugnete überhaupt das Vorkommen von Knospung und meinte, dass es sich bei der angeblichen ungeschlechtlichen Vermehrung von *Loxosoma* nur um eine regelrechte Eientwicklung ohne Metamorphose handle.

Bald darauf hat NITSCHÉ² diese Angaben widerlegt und die Gesamtknospe aus dem Ektoderm des Mutterthieres abgeleitet, wie dies früher schon CLAPARÈDE³ gethan hatte. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangten dann auch C. VOGT⁴ und SALENSKY⁵.

Aus den Befunden bei *Pedicellina* glaubte HATSCHÉK⁶ schließen zu können, dass auch bei *Loxosoma* an der Bildung der Knospe alle drei Keimblätter des Mutterthieres Theil nehmen müssten, um sich in die entsprechenden Schichten der Tochterknospe umzubilden. Das Ektoderm ließe Hautbekleidung, Atrium, Tentakelapparat, Ganglion, Ösophagus und Hinterdarm, das Entoderm den Magen und Mitteldarm, das Mesoderm die übrigen Gewebe hervorgehen. HATSCHÉK's Ansichten sind für die nachfolgenden Bearbeiter der Bryozoenknospung von nach-

¹ O. SCHMIDT, »Die Gattung *Loxosoma*«. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XII. 1876.

² H. NITSCHÉ, »Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. V. Über die Knospung der Bryozoen«. Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl. 1875.

³ ED. CLAPARÈDE, »Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Seebryozoen«. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1874.

⁴ C. VOGT, »Sur le Loxosome des Phascolosomes (*Loxosoma phascolosomatum*)«. Arch. zool. expér. T. V. 1876.

⁵ SALENSKY, »Etudes sur les Bryozoaires entoproctes«. Annal. d. Sciences natur. 6 Sér. Zool. T. V. 1877.

⁶ HATSCHÉK, »Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*«. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.

haltigem Einfluss geworden. HADDON¹ deutet einige seiner eigenen Beobachtungen und SALENSKY's Abbildungen ganz in HATSCHEK'schem Sinne, und HARMER² beschreibt, dass gegen Ende der Embryonalentwicklung Zellen aus dem Entoderm auswandern, um den entodermalen Antheil der Knospen zu liefern.

Eine vierte Ansicht hat O. SCHMIDT³ geäußert, nachdem er durch NIRSCHKE von der Knospennatur der von ihm als Embryonen gedeuteten Gebilde überzeugt worden war. SCHMIDT leitet nämlich die ganze Knospe aus dem Mesoderm der Mutter ab und folgt darin einer Auffassung JOLIET's⁴, die dieser namentlich für eine Anzahl ektoprochter Bryozoen vertrat. Von seiner älteren Anschauungsweise hat er sich aber nicht ganz frei machen können, wie folgende Stelle beweist, in welcher das Ergebnis seiner Untersuchung zusammengefasst erscheint: »Die Primärknospe wird bei *Loxosoma* durch den Knospenstock repräsentirt, welcher lediglich aus dem Mesoderm entsteht und hierin mit den eigentlichen Generationsorganen übereinstimmt. Die Übereinstimmung der Knospung mit der geschlechtlichen Fortpflanzung geht aber möglicherweise noch viel weiter und nähert sich der Parthenogenese, wenn nur eine Zelle des Knospenstockes für jede Knospe verwendet wird. Wäre dies der Fall, worüber nur fortgesetzte Untersuchungen entscheiden können, so hätten wir auch eine Erklärung für die Keimblattbildung in der Knospung« (a. a. O. p. 79).

Meine eigenen Untersuchungen führen mich endlich zu dem Ergebnis, dass die Knospen aus dem Ektoderm und Mesoderm des Mutterthieres entstehen, und damit sind fast alle möglichen Kombinationen erschöpft.

In Fig. 1, Taf. XXV habe ich ein älteres Thier von *Loxosoma* singulare in seitlicher Ansicht gezeichnet. Auf der linken Seite des Thieres sieht man drei, auf der rechten zwei Knospen angelegt, die sämmtlich auf einer verschiedenen Ausbildungsstufe stehen. Die ältesten (*I* und *I*₁) liegen jederseits zu unterst, während nach der Atrialöffnung zu in abnehmender Altersreihe die anderen dicht anliegend folgen. Oberhalb der letzten, als äußere Erhebung erkennbaren Knospe liegt verdicktes

¹ HADDON, »On Budding in Polyzoa«. Quart. Journ. of Microsc. Sc. Vol. XXIII. 1883.

² HARMER, »The structure and Development of *Loxosoma*«. Quart. Journ. of Micr. Sc. Bd. XXV. 1885.

³ O. SCHMIDT, »Bemerkungen zu den Arbeiten über *Loxosoma*«. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.

⁴ L. JOLIET, »Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France«. Arch. zool. expér. Vol. VI. 1877.

Ektoderm als Anlage für weitere Knospen bereit. Man kann daher den ganzen Verlauf der Knospung auch an alten Thieren studiren. Die Knospen bleiben lange Zeit mit dem Mutterthiere in Verbindung, und zwar ist es, wie man sich leicht überzeugen kann, die äußerste Spitze des Fußes, mit welcher die Knospen befestigt sind. Knospen von der Ausbildung der in Fig. 2 abgebildeten sitzen, wenn sie nicht durch irgend einen Eingriff gewaltsam entfernt wurden, stets noch der Mutter auf.

In beiden Punkten unterscheiden sich merklich die von NITSCHÉ und CLAPARÈDE untersuchten Knospen von *Loxosoma Kefersteinii*. Wie aus NITSCHÉ's Abbildungen (Taf. XXV, Fig. 4) ersichtlich ist, liegen bei dieser Art die jüngsten Knospen unter den älteren. Übrigens dürften in beiden Fällen die Knospen nicht vollständig genau in einer Linie, sondern der Medianebene mehr oder minder genähert liegen. Ob an den Stellen, an welchen die reifen Knospen abgestoßen wurden, später nicht nochmals junge Gemmen entstehen können, oder ob solche ausnahmslos oberhalb der nächst älteren hervorzunehmen, weiß ich für *Loxosoma singulare* nicht anzugeben. Ich habe nämlich unter dem allerdings nicht gerade reichen Materiale keine alten Thiere auffinden können, welche bestimmt schon Knospen abgestoßen hatten. Die Bedingungen zur Neuknospung sind aber an den Narbenstellen gegeben.

Die Verbindungsweise der Mutter und Knospe ist ebenfalls bei *Loxosoma Kefersteinii* eine andere, da hier die Knospe mit ihrer Rückenseite, und zwar an der Stelle, an welcher der Stiel in den Rumpf übergeht, in der Medianebene befestigt ist. Diese Region wurde als Knospennabel bezeichnet, und sie verwächst nach der Loslösung der Knospe eben so wie die Verbindungsstelle am Fußende der anderen *Loxosomen*.

Den Beginn der Knospung sah ich in jungen Thieren, die sich erst vor kurzer Zeit von dem Mutterthiere losgelöst haben konnten. In Fig. 3 und 4 sind zwei auf einander folgende Querschnitte durch die Knospungszonen abgebildet. Die Platten- und Pflasterzellen des Ektoderms, welche die gesammten Rücken- und Seitenflächen des Thieres begrenzen, gehen ventral jederseits nahe der Medianebene an einer kleinen Stelle in kubische und cylindrische Elemente über. Das Ektoderm ist überall vom Beginne der Knospung an bis zum ausgebildeten Stadium von einer Cuticula bedeckt. Wenn der Knospungsvorgang eben beginnt, ist die Zahl der besonders differenzirten Zellen äußerst gering. In dem abgebildeten Falle habe ich auf der linken Seite die Knospungszone nur auf zwei Schnitten im Ganzen aus fünf Zellen zusammengesetzt nachweisen können. Auf der rechten Seite der Abbildung ist die Zahl etwas größer. Ich habe überhaupt ausnahmslos die

Ausbildung der Knospen auf den beiden Seiten, wie schon in Fig. 1 gezeichnet und beschrieben wurde, merklich verschieden gefunden.

Die Zellkerne dieser Region trifft man häufig in Theilung, und die Richtung ist eine derartige, dass ein Theilstück in die Tiefe rückt, wodurch ein gegen die Leibeshöhle zu vorspringender Buckel gebildet wird, während nach außen zu anfänglich keine Hervorwölbung bemerklich ist. Die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen sind nicht überall nachzuweisen. Da hier die Entwicklungsvorgänge sich sehr lebhaft abspielen, kommt es zu neuen Kerntheilungen, bevor noch die zugehörigen Zelleiber gesondert sind.

Die beiden verdickten Ektodermstellen, die jederseits dem Ösophagus dicht anliegen, sind in der Medianebene durch eine feine Ektodermschicht verbunden. Über der letzteren ist die Cuticula verhältnismäßig sehr mächtig entwickelt. O. SCHMIDT scheint anzunehmen, dass die erste Anlage für beide Knospungszonen eine gemeinsame sei, und dass diese erst später aus einander rückten. Das ist hier gewiss nicht der Fall, sondern die Ektodermwucherung erfolgt selbständig auf jeder Seite, und in noch sehr jungen Knospen ist über dem Ösophagus in der Medianebene das Ektoderm bereits verdünnt.

In unmittelbarer Nachbarschaft des ektodermalen Antheils der Knospen liegen Mesoderm- und Entodermgebilde des Mutterthieres. Die Mesodermzellen erfüllen die im Durchschnitte dreikantig erscheinenden Räume zwischen der ektodermalen Leibeswand, dem Ösophagus und dem Magen. Sie besitzen vorwiegend kugelähnliche Gestalt; einige zeigen pseudopodienartige Fortsätze, so dass ich annehme, ohne es allerdings direkt beobachtet zu haben, es komme ihnen amöboide Beweglichkeit zu. Die Kerne sieht man öfters in Theilung begriffen, und ich habe einige in der Abbildung gezeichnet, so weit sie mit der angewendeten Vergrößerung erkennbar sind. Wie es sich aus der weiteren Beschreibung ergeben wird, stammen diese Zellen von den aus der vorhergehenden Generation in das jetzige Mutterthier eingewanderten Mesenchymzellen her. Dass sie etwa erst in diesem aus dem Entoderm ausgewandert seien, muss ich für ausgeschlossen halten, da das innere Blatt gegen die primäre Leibeshöhle zu stets eine scharfe epitheliale Begrenzung zeigt. Dagegen kann ich es besonders im Hinblick auf die sehr bestimmt vorgetragenen Beobachtungen von O. SCHMIDT nicht für durchaus unmöglich erklären, dass während des Knospungsprocesses aus dem Ektoderm einzelne Zellen in die primäre Leibeshöhle auswandern, um die Mesenchymelemente zu vermehren. Ich habe nämlich nicht immer an allen Stellen den inneren Kontour der Ektodermschicht so scharf und deutlich gesehen, um ein etwaiges

Austreten von Zellen in Abrede stellen zu können, während ich mich aber auch andererseits in Folge der außerordentlichen Kleinheit der Elemente mit den mir zu Gebote stehenden optischen Mitteln von ihrem Auswandern nicht überzeugen konnte.

Das Entoderm, der Magen, stellt sich auf den Durchschnitten dieser Region als ein äußerst umfangreicher, durchaus einschichtiger Zellkranz dar. Die Zellen sind von sehr bedeutender Größe und ganz eigenartig differenzirt, ihre Kerne liegen im äußeren, der Leibeshöhle zugekehrten Theile. Die äußere Begrenzung des Magens erscheint überall vollkommen scharf und deutlich, so dass ein Auswandern von Entodermzellen, ganz abgesehen von ihrer eigenartigen Sonderung, ausgeschlossen ist. Eben so deutlich umgrenzt ist das Ösophagealrohr, das im Inneren schon auf diesem Stadium eine wohl ausgebildete Bewimperung erkennen lässt.

Ein etwas weiteres Stadium der Knospbildung sieht man in Fig. 5 abgebildet. Es ist das ein Querschnitt durch die jüngste Knospe eines bereits älteren Thieres, welchem vier Knospen aufsitzen. Die Knospenanlage erscheint jetzt auch äußerlich schon als eine buckelförmige Hervorwölbung dicht zur Seite des Ösophagus.

Bei der Vergleichung mit den vorhergehenden Abbildungen, welche sämmtlich bei gleicher Vergrößerung gezeichnet sind, fällt die bedeutendere Größe des Ösophagus auf. Es erklärt sich das dadurch, dass das Mutterthier inzwischen sehr bedeutend an Größe zugenommen hat, wodurch der Abstand der rechts- und linksseitigen Knospen vergrößert ist. Dabei hat sich die früher schon dünne ektodermale Verbindungsbrücke über dem Ösophagus noch mehr verdünnt, so dass der protoplasmatische Theil unterhalb der Cuticula nur bei ganz starken Vergrößerungen nachweisbar wird.

Die Knospe ist merklich größer geworden, nicht nur in ihrer Gesammtheit, sondern auch die einzelnen, dem äußeren Blatte entstammenden Zellen, deren Kerne in lebhafter Theilung begriffen sind. Das Ektoderm ist jetzt deutlich zweischichtig, weil ein Theil der Zellen in die Tiefe gedrängt wurde. Man muss diesen Vorgang als eine Einstülpung auffassen, bei welcher die Ränder, an welchen die Einwucherung erfolgt, so fest zusammengepresst sind, dass — wenigstens auf den allerersten Stadien — der Schlitz im Ektoderm nicht deutlich wird. Schon in nur wenig weiter gebildeten Knospen lässt er sich dagegen nachweisen ganz ähnlich dem Blastoporus einer embolischen Gastrula. Der ektodermalen Einstülpung liegen einige Mesenchymzellen dicht an, die als Folgegenerationen der im vorhergehenden Stadium erwähnten aufzufassen sind.

In Fig. 6 und 7 habe ich zwei Querschnitte durch ein weiteres Stadium abgebildet, welches ungefähr der jüngsten, dem in Fig. 4 gezeichneten Thiere aufsitzenden Knospe (*III*) gleicht. Die Knospe ist noch sehr klein und im Ganzen nur auf fünf Schnitten nachweisbar. Fig. 6 entstammt dem untersten Ende, welches mit dem Mutterthiere in Zusammenhang steht. Die Ektodermzellen der Ausstülpung sind cylinderförmig, die benachbarten haben Plattenform, und der Übergang ist ziemlich unvermittelt. Das Knospenektoderm ist durchaus einschichtig, und die anscheinend verdickte und mehrschichtige Stelle auf der rechten Seite der Abbildung ist dadurch zu erklären, dass in Folge der starken Krümmung der Fläche selbst feine Schnitte eine ganze Gruppe neben einander liegender Zellen durchschneiden müssen.

Im distalen Ende der Knospe sieht man in der primären Leibeshöhle, dem Ektoderm dicht anliegend, den Durchschnitt eines inneren Zellsäckchens (*p*), welches das eingestülpte Polypid darstellt. Die Zellgrenzen konnte ich nicht überall erkennen; unter den Kernen findet man einige in Theilung begriffen.

An der Übergangsstelle der Leibeshöhle der Knospe in die des Mutterthieres sieht man eine Anzahl runder Mesodermzellen liegen, die theilweise in Vermehrung begriffen sind. Auch in unmittelbarer Nachbarschaft liegen derartige Mesenchymzellen im Mutterthiere selbst. Der sehr umfangreiche Magen des letzteren reicht fast bis an die Basis der Knospenausstülpung und beschränkt die Verbindung der Leibeshöhlen der Mutter und Tochter auf einen feinen ringförmigen Spaltraum.

In Fig. 7 ist ein folgender Schnitt der Serie durch das obere Knospenende abgebildet. Die Knospe liegt in einer rinnenförmigen Vertiefung des Mutterthieres. Die mächtige Cuticula, welche dazwischen liegt, erscheint als beiden gemeinsam. Der Querschnitt der Knospe ist nicht vollständig kreisförmig, sondern erweist sich der Vertiefung, in welcher sie liegt, angepasst. In der ganzen oberen Region ist der Keim nur zweiblättrig, denn die gesammte Leibeshöhle erscheint bis auf einen schmalen Raum von dem eingestülpten Entodermsacke erfüllt. Derselbe besitzt zwar nur ein schmales Lumen, aber seine einschichtige Wandung ist aus hohen Zellen zusammengesetzt.

Auf einem Schnitte endlich, welcher durch die oberste Kuppe der Knospe geführt ist, erkennt man den Zusammenhang des äußeren und inneren Blattes, welcher an einer schmalen, schlitzförmigen Stelle erfolgt. Da diese Blastoporusstelle¹ nach oben gekehrt ist, müssen die

¹ Obwohl ich die Bezeichnung Blastoporus gebrauche, möchte ich damit keineswegs ausdrücken wollen, dass ich die nach innen von ihm gelegene, eingestülpte Schicht durchaus als entodermal betrachte.

Schnitte, wenn sie den Blastoporus senkrecht durchschneiden sollen, fast parallel zur Längsachse des Mutterthieres in einer bestimmten Ebene geführt werden, denn die Medianebenen der Knospen und der Mutter laufen nicht parallel.

Einen Querschnitt durch die Mitte einer nur wenig entwickelteren und längeren Knospe findet man in Fig. 8 abgebildet. Die Zellen des Ektoderms erweisen sich nicht mehr durchaus gleichartig, sondern in einer schmalen, dem Mutterthiere zugekehrten Zone sind einige größere, gegen die Leibeshöhle vorspringende und in Einstülpung begriffene Zellen (*fd*) zu erkennen, welche die Anlage der Fußdrüse darstellen. Innerhalb der Leibeshöhle erscheint das äußerste untere Ende der Polypideinstülpung (*p*) getroffen, und zwischen dieser und dem einschichtigen Ektoderm liegen einige Mesenchymzellen.

Im untersten, mit dem Mutterthiere immer noch in Verbindung stehenden Knospenende liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie sie in Fig. 6 gezeichnet sind, nur dass das Polypid der Knospe nicht mehr bis dahin herabreicht und die Leibeshöhle ausschließlich von Mesodermzellen erfüllt ist. Ich kann nur annehmen, dass diese letzteren ausschließlich von den wenigen, oben beschriebenen, in die Knospenhöhle übertretenden Mesodermelementen sich herleiten, die, wie ihre Kerne beweisen, in Theilung begriffen sind. Wie ich aber oben schon erwähnt habe, kann ich es nicht mit vollster Gewissheit in Abrede stellen, dass nicht außerdem noch einzelne Ektodermzellen einwandern, wie dies zuerst O. SCHMIDT behauptete. In Fig. 8 z. B. könnte die linke untere Ektodermzelle in dieser Weise, wenn auch nicht überzeugend, gedeutet werden.

Auf den Schnitten endlich, welche durch das obere Ende der Knospe geführt sind, erhält man, ganz ähnlich wie in Fig. 7, den Keim zweischichtig. Im Ektoderm ist von der Anlage der Fußdrüse nichts zu erkennen; die Elemente sind gleichartig gestaltet und nicht in Einstülpung begriffen.

Die Fig. 9 und 10 zeigen zwei Schnitte durch eine ältere, etwa *II* in Fig. 4 entsprechende Knospe. Das eingestülpte Polypid lässt zwei Theile unterscheiden: einen oberen, welcher sich nach außen öffnet, und einen unteren blindgeschlossenen. Ersterer stellt das Atrium dar, letzterer die Anlage des Verdauungstractus. Beide Theile sind von Anfang an und zeitlebens mit einander in Verbindung. Die Verbindungsstelle entspricht dem Ösophagus.

Fig. 9 ist der zweite Schnitt von dem oberen Ende aus. Es fällt bei der Vergleichung mit früheren Stadien (Fig. 7) auf, dass die Knospe auch in diesem Theile bereits dreiblättrig geworden ist, indem die

durch Theilung entstandenen Mesenchymzellen bis in das obere Ende hineinwuchern. Das eingestülpte Polypid erweist sich nunmehr im oberen Theile, dem Atrium, stark seitlich zusammengedrückt, und es entspricht die Längsrichtung des Spaltes dem Verlaufe der Medianebene des Thieres. Nur rechts und links und nicht in dieser liegen hier Mesenchymzellen.

Auf dem Schnitte, der die obere Kuppe durchschnitten hat, sieht man den Zusammenhang von Polypid und Ektoderm.

In Fig. 10 ist ein Schnitt durch die Mitte der Knospe abgebildet, der von dem in Fig. 9 gezeichneten vier Schnitte entfernt liegt. Im Ektoderm ist die rinnenförmige Einstülpung der Fußdrüse, deren Anlage schon auf dem vorhergehenden Stadium erkennbar war, bedeutend tiefer und länger geworden. Auf der gegenüberliegenden Seite sind dagegen die Zellen stark abgeflacht. Die Fußdrüse erstreckt sich in der Zeit ihrer relativ größten Ausdehnung nur ganz unbedeutend auf die obere Hälfte der Knospe; im Wesentlichen ist sie auf die untere beschränkt. Eine rinnenförmige Verbindung mit dem Blastoporus habe ich, wie schon die Abbildung Fig. 9 beweist, nicht auffinden können.

Ferner zeigt der Schnitt das äußerste unterste Ende des Polypids, welches die Anlage des Verdauungstractus darstellt, getroffen. Es liegt dem oberen Ende der Fußdrüse dicht an, entfernt sich später aber von diesem etwas mehr, so dass Mesenchymzellen sich einschieben können. Diese sind schon auf dem eben beschriebenen Stadium merklich zahlreicher geworden und erfüllen die primäre Leibeshöhle fast gänzlich.

Ein dem eben beschriebenen ziemlich ähnliches Stadium zeigt Fig. 12 abgebildet. Der Schnitt ist so geführt worden, dass er die Knospe nahezu im lateralen Längsschnitt getroffen hat; er geht durch die Verbindungsstelle mit dem Mutterthiere, dessen benachbarte Körpertheile mit eingezeichnet sind.

Im distalen Körperende liegt das seitlich zusammengedrückte Atrium, und unter demselben verläuft die Anlage des Verdauungstractus, dessen dorsales Ende durchschnitten ist. Beide Seiten der Leibeshöhle sieht man von Mesodermzellen erfüllt, die in der Medianebene unter dem Verdauungstractus zu einer größeren Masse vereinigt liegen. An der Übergangsstelle in das Mutterthier und in dessen Leibeshöhle selbst liegt ebenfalls eine Anzahl Mesenchymzellen. Die Muskelfibrillen der Stielmuskulatur reichen bis in diese Region herauf.

Bei der Durchmusterung der ganzen Schnittserie trifft man die Öffnungsstellen des Atriums nach außen und in den Verdauungskanal, die Anlage der Fußdrüse, kurz alle Verhältnisse, die wir schon auf den Querschnitten erkennen konnten.

In Fig. 11 habe ich einen Querschnitt durch die obere Region desselben Thieres, welches die in Fig. 12 gezeichnete Knospe trägt, bei etwas schwächerer Vergrößerung abgebildet. Der Durchschnitt zeigt die Stelle getroffen, an welcher der Ösophagus in das Atrium sich öffnet, und von dem Magen ist nur die oberste Kuppe zu sehen, welche die großen vier- und fünfseitigen Prismenzellen erkennen lässt. Auf der Dorsalseite, welche in der Abbildung nach unten gekehrt erscheint, sind die obersten Zellenden des Magens durchschnitten, in welchen keine Kerne mehr liegen. Zwischen dem Magen und dem kreisförmigen Durchschnitte des bewimperten Mitteldarmes liegt das hufeisenförmig gekrümmte Ganglion mit seinen peripheren Ganglienzellkernen und der centralen Punktsubstanz, in welcher die fibrilläre Struktur nur schwer erkennbar ist. Zu beiden Seiten des Ganglions liegen Gruppen von großen, in lebhafter Theilung begriffenen Zellen, welche die Anlagen der Geschlechtsorgane darstellen. Ob speciell eine Gruppe von kleineren Zellen, welche rechts dem Ganglion dicht anliegt, die Hoden-anlage darstellt, bin ich außer Stande gewesen festzustellen.

Auf der linken und oberen Seite der Abbildung sieht man die Plattenzellen des Ektoderms merklich verdickt: es ist das die Stelle, an welcher noch weiterhin die Knospung stattfinden wird. Unter derselben ist die Leibeshöhle von einem Bindegewebe erfüllt, das gallertartige, schwach fibrilläre Zwischensubstanz besitzt. Ich möchte nicht annehmen, dass aus solchen bereits bestimmt differenzirten Mesodermzellen das mittlere Blatt der Knospen sich ableitet, sondern es ist mir wahrscheinlicher, dass dies von den mehr embryonalen Charakter tragenden geschieht, welche unmittelbar darunter gelegen sind (vgl. Fig. 12).

Bezüglich der endgültigen Ausbildung der Knospe von dem eben beschriebenen Stadium an kann ich mich kurz fassen, indem ich auf die älteren Autoren verweise, zumal die Organogenie mit der Pedicellina übereinstimmt. Bei schwacher Vergrößerung habe ich in Fig. 2 eine ältere Knospe gezeichnet. Das Polypid besitzt bereits alle Theile des ausgebildeten Thieres angelegt: Atrium mit Tentakelapparat; den Verdauungstractus in Ösophagus, Magen, Mittel- und Enddarm gegliedert. Schnittserien erweisen auf das deutlichste die Öffnungen des Atriums nach außen und in den Ösophagus. Die Fußdrüse hat ihre größte Ausdehnung erreicht, steht aber immer noch auf der Ventralseite des Thieres durch einen schmalen Spaltraum mit der Außenwelt in Verbindung. Von mesodermalen Gebilden will ich hier nur besonders den bindegewebsartigen Strang erwähnen, welcher zwischen der Fußdrüse und dem Magen liegt. Dieses von dem übrigen Mesenchym

wohl abgegrenzte Gebilde entspricht der Lage nach dem von C. Vogt als *corp pédieux* bezeichneten Organ, erweist sich aber ganz ähnlich gebaut wie das von Kowalevsky¹ für *Loxosoma Neapolitanum* beschriebene Gewebe, welches die Fußdrüse umgiebt. Bei dieser Form persistirt es zeitlebens, bei *Loxosoma singulare* hat es nur larvale Bedeutung. Auf Querschnitten zeigt sich dieser Strang aus wenigen, meist zwei bis drei großen Zellen zusammengesetzt, deren spärliches Plasma vorwiegend wandständig angeordnet ist. Ein kleiner Kern lässt sich stets nachweisen.

Einige Zeit nach Ablösung der Knospe ist der Rückbildungsprozess der Fußdrüse und des erwähnten Mesodermstranges schon sehr weit vorgeschritten, bis füglich das Innere des Stieles der *Loxosoma* von einem gleichartigen Bindegewebe erfüllt ist, während an der Peripherie die Muskulatur zur Ausbildung gelangt.

Vergleicht man die eben beschriebenen Vorgänge der Knospung bei *Loxosoma* mit denen der *Pedicellina*, so stellt sich bezüglich der Organentwicklung eine vollkommene Übereinstimmung heraus. Es sind Theilstücke des mütterlichen Ektoderms und Mesoderms, welche die Knospen aufbauen. Das Entoderm derselben bildet sich aus dem äußeren Blatte in einem der embolischen Gastrulation vergleichbaren Vorgange. Die Anlage für das gesammte Polypid ist eine einheitliche; aus dem Bodenabschnitt der Einstülpung geht der Verdauungstractus, aus dem mit dem Ektoderm stets im Zusammenhange stehenden das Atrium mit der äußeren Bekleidung der Tentakeln hervor. Aus dem mütterlichen, in die Knospe hinübrückenden Mesoderm gehen die nämlichen Organe hervor, die in der Embryonalentwicklung mesodermal entstanden sind.

So weitgehend nun auch die Übereinstimmung ist, so fallen doch auf der anderen Seite allerdings mit einander in ursächlichem Zusammenhange stehende Verschiedenheiten sofort auf. Erstlich der Umstand, dass der Ort, an welchem sich die Knospen bilden, ein verschiedener ist. Bei den *Loxosomen*, und wie es scheint bei sämtlichen bekannten Formen, ist es die Leibeshöhle des oberen, die Eingeweide bergenden Abschnittes, welche rechts und links vom Ösophagus eine Reihe von Knospenerhebungen bildet; bei den *Pedicellinen* ist es ausnahmslos der Stiel, an welchem die ungeschlechtliche Vermehrung stattfindet, und zwar gewöhnlich die unterste Partie desselben. Wie

¹ A. KOWALEVSKY, »Beiträge zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der *Loxosoma Neapolitanum*«. Mém. de l'Acad. Imp. des Scienc. de St. Pétersbourg. (7 Sér.) T. X. 1866.

übrigens bei den verschiedenen Arten das Verhalten ein verschiedenes ist, und wie im Besonderen bei *Pedicellina echinata* die Regeneration der Köpfchen an allen Stellen des Stieles erfolgen kann, habe ich bei früherer Gelegenheit bereits ausführlich erörtert. Danach kann es keinem Zweifel unterliegen, dass bei den Bryozoen im Gegensatze zu den anderen Knospen bildenden Thieren die ungeschlechtliche Vermehrung dadurch möglich geworden ist, dass das äußere Blatt zeitlebens und potentia wohl an allen Stellen die Fähigkeit des embryonalen Blastulaepithels sich erhalten hat.

Auch die Lagebeziehungen der Körperregionen der Knospen zu denen des Mutterthieres sind verschieden. Aus dieser Beschreibung haben wir ersehen, dass bei *Loxosoma singulare* eben so wie bei den durch O. SCHMIDT bekannt gewordenen *L. Raja*, *L. cochlear* und wie bei C. VOGT's *L. Phascolosomatum* die Knospen sich mit dem äußersten Fußende an der Mutter befestigen, während nach NITSCHKE und GLAPARÉDE bei *L. Kefersteinii* die Verbindungsstelle in den Knospen, der sog. Knospennabel, auf der Rückenseite an der Grenze von Fuß und Rumpf gelegen ist. Die Hauptachse der Knospenthiere steht bei den verschiedenen Arten und auch bei verschiedenen Individuen derselben Art in einem verschiedenen Winkel zur Längsachse der Mutter. Bei einigen steht sie senkrecht, bei anderen, wie bei *L. Kefersteinii*, ist das Vorderende der Knospe nach abwärts, bei anderen, *L. singulare*, vorherrschend nach oben gerichtet. In allen Fällen aber scheinen Bauch- und Rückenseite der Knospen in einer bestimmten Lagebeziehung zu den gleichen Regionen der Mutter zu stehen, und zwar in einer von *Pedicellina echinata* verschiedenen Weise. Bei dieser letzteren sind die Knospen am Hauptstolo sämtlich gleich gerichtet, so dass also die Rückenseite der Knospe der Bauchseite des Mutterthieres zugekehrt ist. Natürlich wird das Verhältnis gestört, wenn an der durch den Hinterdarm bestimmten Seite eines alten Thieres eine neue Knospe sich bildet, denn diese zeigt sich dann spiegelbildlich orientirt. Aber die weitere Knospe, die die letztere bildet, ist zu ihr wieder gleich gelagert. Bei *Loxosoma* dagegen ist die Orientirung der Knospe und des Mutterthieres eine spiegelbildliche.

Bezüglich der Zeit des Auftretens der Knospen an den Mutterthieren besteht ebenfalls ein wenn auch nicht durchgreifender Unterschied. Bei *Pedicellina echinata* bildet sich am jüngsten Thier des frei wachsenden Stoloendes die Knospe sehr früh, wenn das Mutterthier noch beträchtlich weit vom Endstadium entfernt ist, die Gliederung in Kelchabschnitt und Stiel eben erst oder noch gar nicht begonnen hat, kurz, wenn die *Pedicellin*knospe noch auf dem phyletisch niederen

Loxosomastadium steht. In der hier beschriebenen Knospung hat das Loxosoma fast schon die endgültige Ausbildung erlangt, wenn sie sich zur ungeschlechtlichen Vermehrung anschickt. Daneben kommt aber bei den Pedicellinen die Bildung von Knospen an der Basis der Stiele ganz alter Thiere und Regeneration der Köpfehen auf jedem Stadium der Ausbildung vor, während andererseits bei manchen Loxosoma-Arten die Knospung an einer Knospe schon dann anhebt, wenn diese noch dem Mutterthiere aufsitzt, aber auch in ganz alten Thieren am oberen Ende neue Knospen entstehen können.

Wohl der auffallendste Unterschied besteht darin, dass die Loxosomaknospen sich von der Mutter loslösen, und wenn auch nach nur sehr beschränkter Ortsveränderung selbständig neue Festheftungsstellen gewinnen, während die Pedicellinen als unvollständige Knospen zeitlebens mit einander zu Stöcken verbunden bleiben, so dass eine neue Kolonie immer nur durch eine Larve erzeugt werden kann. Ganz verschieden natürlich von den aktiven Wanderungen der Loxosomaknospen ist die Erscheinung, dass die Köpfehen der Pedicellinen, besonders wenn sie in Aquarien gehalten werden, abfallen und eine Zeit lang ihre Lebens- und Bewegungsfähigkeit erhalten. Enthielten die abgefallenen Köpfehen Embryonen, so können dieselben sich weiter entwickeln und dann ausschwärmen, während die zurückbleibenden Stielstummeln neue Köpfehen erzeugen¹. Auf die Ähnlichkeit mit den Vorgängen der Strobilation brauche ich hier nicht nochmals hinzuweisen.

Endlich liegt darin ein Unterschied, dass die Knospen von Loxosoma in der Fußdrüse ein Organ besitzen, welches den Pedicellinaknospen, wenigstens in einem gleichen Umfang der Ausbildung, fehlt. Dass bei diesen auch der eigenthümlich gestaltete Mesodermstrang unter dem Darmkanal nicht anzutreffen ist, will ich hier nicht weiter betonen. Bekanntlich ist nicht bei allen Loxosomen die Fußdrüse ein nur provisorisches Organ, sondern bei einigen Formen, wie z. B. bei Loxosoma Neapolitanum, persistirt sie zeitlebens. Es ist darauf, wie schon NITSCHÉ mit vollem Rechte hervorgehoben hat, bei der Beurtheilung der stammesverwandschaftlichen Beziehungen innerhalb der Familie der Loxosomen Rücksicht zu nehmen, und L. Neapolitanum erscheint im Verhältnis zu jenen Formen geradezu »als ein geschlechtsreif gewordener Jugendzustand«.

¹ Ich benutze diese Gelegenheit, um darauf aufmerksam zu machen, dass die Regenerationserscheinungen bereits REID (»Anatomical and Physiological Observations on some Zoophytes«. Ann. and Mag. of Nat. hist. Vol. XVI. 1845. p. 394) bekannt waren, was mir in meiner früheren Abhandlung entgangen war.

Die auffallend mächtige Entwicklung der Fußdrüse steht zweifels- ohne mit der Fähigkeit der Knospen, sich selbständig festzusetzen, im Zusammenhange. Bei Pedicellinen findet sich dagegen eine drüsig differenzirte Zone an der Basis des die einzelnen durch Knospung aus einander hervorgegangenen Thiere verbindenden Stolos, dort, wo dieser dem Fremdkörper aufsitzt. Man kann besonders in ganz jungen Stöcken, die sich erst aus einer sehr geringen Anzahl Individuen zusammensetzen, diesen drüsigen Basalstreifen die ganze Länge hindurch ununterbrochen verfolgen. Im späteren Alter ist dies allerdings nicht mehr der Fall, und die Drüsenzellen sind auf einzelne Stellen beschränkt. Die Beschaffenheit der Stolobasis steht im Zusammenhange mit der Unterlage des Stockes und zeigt demgemäß beträchtliche Verschiedenheiten. Die Drüsenzzone der Pedicellinastolonen nimmt von der Stelle ihren Ausgang, an welcher sich die Fußdrüse der noch solitären Form befindet, indem sie von da an der Unterlage anliegend auswächst. Sie lässt sich also auf keine der beiden embryonalen Ektodermeinstülpungen zurückführen, die man in der Larve als Saugnapf und Gehirn gedeutet hat, sondern sie liegt an der Stelle des ursprünglichen Blastoporus. Wenn an der Basis eines alten Stieles ein neuer Querstolo entsteht, so erfolgt in dem Querstolo neuerdings selbständig die Sonderung einer drüsigen Zone, aber sie erfolgt ausnahmslos an der äußeren ösophagealen Seite der Knospe zwischen dem Blastoporus und der Festheftungsstelle am Mutterthier. Bei den Loxosomen dagegen entsteht die Drüse, die aber von bedeutenderem Umfange ist, an der dem Mutterthier zugekehrten Seite der Knospe, was eben darin seinen Grund hat, dass, wie oben erörtert wurde, die Orientirung der Knospen eine verschiedene ist.

HARMER¹ hat aus O. SCHMIDT's Abbildungen geschlossen, dass die Einstülpungen der Fußdrüse und des Polypids in der Loxosomaknospe mit einander zusammenhängen. Er erblickt darin eine Andeutung der alten phyletischen Vorgänge, welche sich bei der Metamorphose der festgesetzten larvenähnlichen Vorfahrenform im Primärzooecium des Stockes abgespielt haben. Ontogenetisch erfolgt bekanntlich die Festheftung mit der Atrialeseite der Larve, während nach einer Drehung der Eingeweide um 180° das definitive Atrium an dem freien Ende zum Durchbruch gelangt, an der Festheftungsstelle dagegen die Fußdrüse sich ausbildet. Es ist natürlich kaum anzunehmen, dass bei der phyletischen Festsetzung, wie es gegenwärtig in der Ontogenie der Fall ist, das gesammte Atrium geschlossen wurde, bis nach einiger Zeit

¹ HARMER, »On the life-history of Pedicellinae«. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXVII. 1887.

der Darmkanal, nachdem die inneren Lageveränderungen stattgefunden hatten, eine neue Öffnung erhielt. Vielmehr wird ein Theil des larvalen Atriums offen geblieben und erst nach und nach an die obere gegenüberliegende Seite gerückt sein, welche dem Zwecke der Nahrungsaufnahme unvergleichlich geeigneter ist als die andere, sobald natürlich nicht die Nahrung dem Fremdkörper entnommen wird, dem das Thier aufsitzt, sondern aus Organismen besteht, die im umgebenden Wasser sich aufhalten.

Es scheint mir aber, dass ein derartiger Schluss, wie ihn HARMER aus O. SCHMIDT's Angaben zieht, mit Sicherheit sich nicht ziehen lässt, weil die Abbildungen auch eine andere Deutung zulassen und die Beschreibung darüber keine Aufklärung giebt. Ich habe oben ausdrücklich darauf hingewiesen, dass die Anlage für die Fußdrüse bei der von mir beobachteten Art vom Blastoporus gesondert ist. Es bieten demnach die Vorgänge bei der Knospung von *Loxosoma* eben so wenig wie die von *Pedicellina* einen Beweis für die aus anderen Gründen wahrscheinlich gemachte HARMER'sche Auffassung der phyletischen Bedeutung der Metamorphose der Bryozoenlarven.

Schon a priori scheint es mir nicht recht wahrscheinlich, dass wir in der Knospung einen phyletischen Vorgang, der in der Embryonalentwicklung keine entsprechenden Spuren mehr zurückgelassen hat, palingenetisch antreffen würden. Denn wie ich schon oft betont habe, ist die Knospung überall verkürzt und stärker cenogenetisch abgeändert als die Embryonalentwicklung. Das zeigt sich denn auch bei der Vergleichung der Knospung der *Loxosoma* mit ihrer Embryonalentwicklung.

Ich müsste, wollte ich diesen Vergleich hier durchführen, alle die Bemerkungen wiederholen, die ich bei der Besprechung der *Pedicellina*knospung gemacht habe. Denn die Verhältnisse liegen für *Loxosoma* ganz ähnlich, nur dass die Knospen sich loslösen und dadurch eine äußere Ähnlichkeit mit der Embryonalentwicklung herbeigeführt wird, welche das freibewegliche Larvenstadium besitzt. Die sich lösende Knospe stimmt aber in ihrem Bau durchaus nicht mit der Larvenform, sondern mit der ausgebildeten Form überein. Die mächtige Fußdrüse fehlt der Larve; erst nach deren Festsetzung entwickelt sie sich und lässt sich auf keines der inneren embryonalen Organe beziehen.

II. Die Knospung der gymnolaematen Bryozoen.

Ich habe mich begnügt, die Knospung der Ektoprokten bei den Gymnolaematen zu untersuchen. Denn für die Phylactolaemen haben

alle neueren Arbeiten fast ausnahmslos die älteren Angaben von NITSCHÉ¹ in den wesentlichsten Punkten bestätigt. Mit den Befunden bei Entoprokten lassen sie sich in vollste Übereinstimmung bringen. Die Differenzpunkte, welche noch vorhanden sind, betreffen nicht die Frage, um deren Beantwortung es mir hier in erster Linie zu thun war: welche Keimblätter des Mutterthieres sich am Aufbau der Knospen betheiligen. Freilich fehlt es auch hierfür nicht an widersprechenden Angaben, die mir aber, so weit ich sie kenne, sämtlich durch die Ergebnisse der HATSCHÉK'schen Arbeit über *Pedicellina* und die kurzen Mittheilungen beeinflusst erscheinen, welche ihr über *Cristatella* hinzugefügt sind.

Unter den Gymnolaematen habe ich namentlich die Chilostomen untersucht. Bei der nachfolgenden Beschreibung werde ich mich besonders auf *Bugula avicularia* beziehen, welche früher schon beschrieben worden ist. Außerdem habe ich *Bugula flabellata*, *Membranipora pilosa*, *Eucratea Lafontii* (?) untersucht und bei diesen die wesentlich gleichen Verhältnisse angetroffen.

Meine Resultate sind vorwiegend an Schnittserien gewonnen worden. Da ich fast ausschließlich in einem Gemisch von Sublimat und Essigsäure konservirt habe, wurden die Kalktheile gleich aufgelöst, und ich konnte das in Alkohol aufbewahrte Material sofort nach den üblichen Methoden einbetten und in Schnitte zerlegen.

Die Fragestellung bezüglich der Antheilnahme der mütterlichen Keimblätter am Aufbau der Knospen liegt genau so wie bei den Entoprokten, denn die Kontroversen sind die nämlichen.

CLAPARÈDE² und NITSCHÉ³ leiten die ganze Knospe von der Endocyste des Mutterthieres ab. Dort, wo das Polypid sich einstülpt, ist sie nach NITSCHÉ zweischichtig und besteht aus einem äußeren, die Cuticula absondernden Cylinderepithel und einer inneren Schicht von Spindelzellen mit anliegenden Körnerhaufen. Nach unseren gegenwärtigen Anschauungen müssen wir das Cylinderepithel als ektodermal, die Spindelzellen als mesodermal in Anspruch nehmen. Die Knospe bildet sich aber mit Ausnahme der Endocyste, welche stets beide Schichten besitzt, nach beiden Forschern nur aus dem Ektoderm.

¹ NITSCHÉ, »Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen«. Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl.

² ED. CLAPARÈDE, »Beitr. zur Anatomie u. Entwicklung der Seebryozoen«. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1874.

³ H. NITSCHÉ, »Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen. III. Über die Anatomie u. Entwicklungsgeschichte von *Flustra membranacea*«. Diese Zeitschrift Bd. XXI. 1871.

EHLERS¹ ist bei der von ihm entdeckten, eigenthümlich gestalteten Hypophorella expansa zu ähnlichen Ergebnissen gekommen, nur fehlt dieser Form die Spindelzellschicht unterhalb des Ektoderms. Auf die einzelnen Verschiedenheiten in den Angaben werde ich weiter unten noch zurückkommen müssen.

Eine ganz eigenthümliche Ansicht vertritt JOLIET². Nach ihm entsteht das gesammte Polypid ausschließlich aus der unter dem Ektoderm liegenden Mesodermschicht, die er Endosark nennt. Dieses letztere leitet er aber in jedem Thiere aus Zellen ab, welche von dem Ektoderm her in die Leibeshöhle eingewandert sind. Es entstünde im Endosark zuerst ein homogener Zellhaufen, der sich in zwei Schichten sondere. Aus der inneren entwickle sich Atrium und Tentakelbekleidung; die äußere differenzire sich in Mesoderm und den entodermalen Verdauungskanal.

HADDON³ glaubt HATSCHEK's Befunde bei Entoprokten für die Ektoprokten bestätigen zu können. Den Verdauungstractus und das Atrium der Knospe hält er für verschiedenen Ursprungs. Während das letztere mit dem Tentakelapparat aus dem äußeren Blatte sich bilde, ist er geneigt für den Darmkanal eine entodermale Entstehung anzunehmen. Von diesem Gesichtspunkte aus versucht HADDON die von früheren Autoren gegebenen Abbildungen umzudeuten und glaubt für die Bryozoen dasselbe Gesetz der Knospenbildung annehmen zu können wie für die anderen sich ungeschlechtlich vermehrenden Thiere, dass nämlich Derivate aller Keimblätter des Mutterthieres am Aufbau der Knospen Theil nehmen.

Endlich muss ich erwähnen, dass bei der Darstellung der Metamorphose der ektoprokten Larven zum Primärzoocium des Stockes BARROIS⁴, VIGELIUS⁵ und OSTROUMOFF⁶ das junge definitive Polypid zweischichtig schildern. Die innere Schicht leiten sie von dem aboralen ektodermalen Scheibenorgan der Larve ab. Die äußere Mesoderm-

¹ E. EHLERS, »Hypophorella expansa. Ein Beitrag zur Kenntnis der minirenden Bryozoen«. Abhdlg. d. kgl. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen. Bd. XXI. 1876.

² L. JOLIET, »Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France«. Arch. zool. expér. Tom. VI. 1877. — »Sur le bourgeonnement du polypide chez plusieurs ectoproctes marins«. Arch. zool. expér. (2.) Tom. III. 1885.

³ HADDON, »On Budding in Polyzoa«. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXIII. 1883.

⁴ BARROIS, »Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires«. Ann. Sc. natur. (7.) Zool. Tom. I. 1886.

⁵ VIGELIUS, »Zur Ontogenie der marinen Bryozoen«. Mittheil. der Zool. Station Neapel. Bd. VI. 1886. — »Zur Ontog. der mar. Bryozoen«. Ebenda. Bd. VIII. 1888.

⁶ OSTROUMOFF, »Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen«. Mitth. d. Zool. Station Neapel. Bd. VII. 1887.

schicht lässt BARROIS dem Ektoderm entstammen, OSTROUMOFF hält sie für mesodermalen Ursprungs, und auch VIGELIUS neigt letzterer Auffassung zu.

Auf Ulvenblättern fand ich im Triester Hafen während des Juni häufig solitäre Thiere und ganz junge Stücke von *Bugula avicularia*, *Eucratea* und *Flustra*. Das Solitärthier der *Bugula* besaß stets, wie es schon NITSCHE¹ erwähnt, eine in der primären Leibeshöhle gelegene bräunliche Masse, welche während der endgültigen Ausbildung allmählich verbraucht wird. Folgegenerationen der Zellen, welche diesen braunen Körper zusammensetzen, gehen nicht in bestimmte Organe oder Gewebe des ausgebildeten Thieres über; dieser dient vielmehr nur als Nährmaterial. Die Herkunft des braunen Körpers im ersten Zoecium des Stockes habe ich nicht festgestellt, weil mir zur genaueren Untersuchung der Metamorphose der Larve nicht genügendes Material zur Verfügung stand. Nach den von anderen Seiten gegebenen Mittheilungen aber und nach Analogie mit den späteren Vorgängen im ausgebildeten Stocke liegt die Anschauungsweise nahe, in jenem Gebilde das rückgebildete Polypid der Larve anzunehmen. Demnach würde also schon im Solitärthier eine Regeneration des Polypids erfolgen in ganz ähnlicher Weise, wie das später bei allen Individuen des Stockes sich wiederholen kann. Bei früherer Gelegenheit habe ich bereits darauf aufmerksam gemacht, dass auch das Köpfehen der noch solitären *Pedicellina*, wenn es sich rückgebildet hat, regenerirt werden kann. Ich will es an dieser Stelle unterlassen, auszuführen, dass, selbst wenn die Rückbildung und Regeneration des Polypids im Primärthier bei den *Gymnolaematen* ein allgemein verbreiteter Vorgang sein sollte, die Entwicklung dennoch als eine Metamorphose und nicht als ein Generationswechsel betrachtet werden müsste. Bereits REPIACHOFF² hat einen derartigen Standpunkt vertreten.

Um die Art des Auftretens der Knospen an den distalen Enden des Stockes deutlich zu machen, habe ich in Fig. 1 und 2 (Taf. XXVI) zwei Abbildungen gegeben. Fig. 1 zeigt einen jungen Stock, welcher aus zwei mit Polypiden ausgestatteten Individuen und zwei Knospenanlagen besteht.

Das Mutterthier des Stockes ist als das älteste das größte, denn

¹ NITSCHE, »Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. Beobachtungen über die Entwicklung einiger chilostomen Bryozoen«. Diese Zeitschr. Bd. XX. 1869.

² REPIACHOFF, »Zur Naturgeschichte der chilostomen Seebryozoen«. Diese Zeitschrift. Bd. XXVI. 1876. — »Über die ersten embryonalen Entwicklungsvorgänge bei *Tendra zostericola*«. Ebenda. Bd. XXX. Suppl. 1878.

seine Knospe hat noch nicht die endgültige Ausbildung erlangt. Es zeichnet sich stets vor allen anderen Individuen des Stockes, ganz abgesehen von seiner Entstehung durch geschlechtliche Zeugung, dadurch aus, dass an seiner Basis besondere Fortsätze auswachsen, welche die Festheftung des Stockes vermitteln. Trotzdem sämtliche von mir beobachtete Stöckchen Ulven aufsaßen, also ganz gleiche Bedingungen für die Festheftung besaßen, waren dennoch die Fortsätze stets verschieden gestaltet. Die einen zeigten eine verbreiterte Basis, von deren Rande fingerförmige Fortsätze in wechselnder Zahl und Anordnung ausgingen; die anderen, wie das gezeichnete Thier, spalteten sich am unteren Ende in zwei, drei oder mehrere verschieden geformte Äste. Das Polypid ist in allen seinen Theilen wohl entwickelt und besitzt den aus früheren Beschreibungen zur Genüge bekannt gewordenen Bau. An der ösophagealen Seite des Blindsackes sieht man einen rundlichen, kompakten Zellhaufen: den Rest des früher umfangreicheren braunen Körpers. Einen großen Theil desselben hat der Darmkanal bereits aufgenommen, und namentlich der hinterste Theil desselben ist von den braunen Massen vollständig erfüllt.

Am oberen Ende der durch den Verlauf des Hinterdarmes bestimmten Seite des Primärzooeciums sitzt die Knospe. Ich habe unter etwa 20 untersuchten jungen Stöcken ausnahmslos nur eine Knospe an dem Solitärthier auftreten gesehen. NIRSCHER erwähnt dagegen, und ich habe nicht die geringste Veranlassung dies zu bezweifeln, dass bei *Bugula flabellata* »von dem primären Zooecium entweder ein oder zwei jüngere Zooecien knospen können«. Knospen zwei Zooecien, so entsteht das eine in normaler Weise, »das andere hingegen entspringt seitlich neben diesem mit einer einfach zugespitzten Basis, welche tiefer herabreicht als die hufeisenförmige Basis des anderen Zooeciums und ein wenig auf die Seitenfläche des primären Zooeciums herumgreift. Es scheint, als ob sich das Polypid der zuletzt beschriebenen Knospe mit keulenförmiger Basis etwas früher entwickle als das der anderen Knospe«.

In der von mir gegebenen Abbildung sieht man die Orientirung der Knospe und des Mutterthieres verschieden. Die Ösophagealseite der ersteren liegt über der Analseite des letzteren. Es ist das aber keineswegs ein allgemein gültiges Verhalten, denn eher in der Mehrzahl der Fälle sah ich die beiden ältesten Thiere des Stockes gleich gelagert.

Das obere Ende des Stockes zeigt sich beträchtlich erweitert und beginnt durch eine in der Ebene der Zeichnung verlaufende Furchung sich gabelig zu spalten. In jedem Theile findet sich eine Polypidein-

stülpung, welche dem dritten und vierten Individuum des Stockes angehören. Stets geht die eine Anlage der anderen in der Entwicklung voraus.

In Fig. 2 habe ich das obere Ende eines etwas älteren Stockes gezeichnet. Man sieht nur einen Theil, den Tentakelapparat, des zweitältesten Individuums des Stockes gezeichnet. Über ihm lagern zwei verschieden große, wohl ausgebildete Thiere, welche aus den beiden verschieden alten Polypidanlagen des eben beschriebenen Stadiums hervorgegangen sind. In den verbreiterten und auf der linken Seite bereits gabelig gespaltenen Enden derselben erkennt man die verschiedenen alten Anlagen von vier neuen Knospen. Die vorgeschritteneren unter denselben fand ich median gelegen.

Ganz ähnlich gebaut erweisen sich die distalen Enden der alten Stöcke, an welchen ich die Knospungsvorgänge untersucht habe. Zur Zeit, als ich das Material sammelte, befanden sich die Bryozoen in überaus reicher ungeschlechtlicher Vermehrung, so dass sich die Stöcke in wenigen Tagen um ein mit freiem Auge sichtbares Stück vergrößerten. An den alten Theilen des Stockes war dagegen eine erhebliche Neigung zur Rückbildung der Polypide bemerkbar.

In den terminalen Enden des Stockes, wo die Knospung vor sich geht, befinden sich nur zwei Blätter: das Ektoderm und das Mesenchym. Die feinen Plattenzellen des Ektoderms der obersten bereits entwickelten Knospenthiere gehen allmählich in ein kubisches und füglich in ein Cylinderepithel über, welches die verbreiterte Kuppe des äußersten Endes umgiebt. Die Cuticula ist über dem Plattenepithel ziemlich mächtig und in den alten Thieren in der bekannten Weise verkalkt; nach dem distalen Ende zu wird sie über den mehr embryonalen Zellen immer dünner und weicher.

Die vom Ektoderm umschlossenen Höhlen der distalen Enden stehen zunächst mit den Leibeshöhlen der darunter liegenden Thiere in weiter Verbindung und stellen sich gleichsam als Ausstülpungen dieser letzteren dar. In ihnen befinden sich Mesenchymzellen in überaus wechselnder Anordnung und Zahl der eiweißhaltigen Leibesflüssigkeit eingelagert. Besonders zahlreich traf ich sie in den in reger Vermehrung begriffenen Stöcken im Juni; spärlicher bei langsam wachsenden Stöcken. In vielen Fällen sah ich sie in kurzer Entfernung von dem Ektoderm eine nur unvollständig geschlossene, keineswegs epithelialen Charakter tragende Schicht bilden, während gleichzeitig auch in der Centralregion der Leibeshöhle Mesodermzellen einzeln zerstreut oder zu kurzen Strängen und Haufen angeordnet waren. In anderen Fällen wieder war die Ringschicht im Mesoderm ganz unvollständig

oder auch gar nicht nachweisbar. Eine zusammenhängende, dem Ektoderm dicht anliegende Schicht von mesodermalen Spindelzellen, wie sie NIRSCHKE bei *Flustra* gefunden hat, sah ich bei *Bugula* eben so wenig wie EHLERS bei *Hypophorella*.

Auch die Form und Größe der einzelnen Mesenchymzellen ist sehr verschieden. Neben größeren mit amöboiden Fortsätzen ausgestatteten Zellen finden sich mehr oder minder stark abgerundete, zum Theil pigmentführende Elemente verschiedener Größe, dann zahlreiche Spindelzellen, welche zu Strängen mit einander verbunden sein können. Viele Zellen sind in Theilung begriffen, andere wieder besitzen ruhende Kerne. Die von früheren Autoren beschriebenen Körnerhaufen dürften sich wohl ausnahmslos auf Ballen überaus kleiner Mesenchymzellen zurückführen lassen. Wenigstens habe ich bei den von mir untersuchten Bryozoen stets in den fraglichen Gebilden einen Kern nachweisen können, der allerdings oft von einer nur sehr feinen Plasmaschicht umgeben war.

Die Anlage eines neuen Polypids in der Knospe zeigt sich zunächst als eine Verdickung des cylindrischen Ektodermepithels. In der Regel liegt dieselbe nur wenig höher als das oberste Ende der Tentakelscheide des Mutterthieres, in manchen Fällen in gleicher Höhe oder manchmal sogar noch tiefer unten.

Es zeigt sich also sofort ein merklicher Unterschied gegenüber der Bildung der Knospen bei *Flustra*, wie sie NIRSCHKE beschreibt. Bei dieser Form schnürt sich zuerst das stark in die Länge gewachsene Vorderende eines Mutterzoeciums durch die Bildung einer Querwand ab, und erst dann bildet sich in der abgeschnürten Knospe das Polypid.

Um einen ähnlichen Fall auch hier heranzuziehen, habe ich in Fig. 4 eine junge Knospe von *Eucratea* abgebildet. Die Stöcke dieser Species vergrößern sich durch zweierlei Knospen; einmal durch terminal auftretende, dann durch laterale. Während an jedem Thiere regelmäßig nur eine Terminalknospe gebildet wird, können laterale in mehrfacher Zahl entstehen. Eine große Anzahl von Thieren bildet aber überhaupt keine Seitensprossen. Gewöhnlich entstehen diese letzteren in der Mitte des Thieres auf der Seite des Ösophagus. Die Knospung beginnt mit einer seitlichen, selbständig hervorwachsenden Erhebung des Ektoderms mit der darüber liegenden Cuticula und schnürt sich frühzeitig von dem Mutterthiere fast vollkommen ab. Die Abbildung zeigt die Knospenanlage zweiblättrig. Die Ektodermzellen sind an der Spitze der Knospe und dort, wo sie in die Leibeshöhle der Mutter umbiegen, ansehnlich groß. Die Leibeshöhle der Knospe kommuniziert durch eine äußerst feine Öffnung mit der des Mutterthieres. Einige

Mesenchymzellen, von welchen ich annehme, dass sie dem Mittelblatte der Mutter entstammen, liegen in der Knospenhöhle. In unmittelbarer Nähe der letzteren befinden sich im Mutterthiere stets einige Mesenchymzellen. Einzelne derselben liegen der Leibeshöhle dicht an, einige sind bereits zu Muskelzellen differenzirt, und endlich sind einige zu einem feinen Bindegewebsstrang angeordnet, der bis dicht an die Verbindungsstelle mit der Knospe heranreicht.

Genau so wie ich es weiter unten für *Bugula* beschreiben werde, entsteht an dieser Knospe das Polypid durch eine seitliche Einwucherung des Ektoderms im oberen Knospende, um welche sich Mesenchymelemente zu einer epithelialen Schicht anordnen. —

In Fig. 5 und 6 habe ich zwei benachbarte Schnitte durch die Stelle im Ektoderm gezeichnet, an welcher bei *Bugula* das Polypid sich einzustülpen beginnt. Im Ganzen lässt sich die Einstülpungszone auf vier Schnitten nachweisen. Fig. 5 entstammt der Randzone und kann ohne Weiteres auch zur Erläuterung noch jüngerer Stadien dienen, in welchen die verdickte Stelle auf nur einem einzigen Schnitte, und dann in einem ganz ähnlichen Bilde erscheint.

Über den cylindrischen Ektodermzellen erkennt man in Fig. 5 die feine Cuticula. In der Einstülpungsregion, die auf diesem Querschnitte aus vier unvollkommen gesonderten Zellen besteht, findet man neben ruhenden Kernen zahlreiche in Theilung begriffene, was auf das rege Wachstum dieser Zone hindeutet. Eine Anzahl von Mesenchymzellen liegt den sich einstülpenden Ektodermzellen dicht an, ohne aber noch ein einheitliches zusammenhängendes Epithel zu bilden.

In Fig. 6 ist die Mitte der Einstülpung getroffen. Wiederum sieht man im Ektoderm die Grenzen zwischen den einwuchernden Zellen nicht überall deutlich, was wohl durch die rasche Kernvermehrung bedingt ist. Gegen die Leibeshöhle zu ist das Ektoderm durch einen scharfen Kontour abgegrenzt, so dass ich es für ausgeschlossen erachten muss, dass bei der Polypideinstülpung Zellen aus dem epithelialen Verbande sich etwa lösen und als Mesenchymelemente in die primäre Leibeshöhle hineinrücken. Vielmehr stammen die der Ektodermeinstülpung sich anlegenden Zellen ausschließlich von den Mesenchymzellen ab, welche sich jederzeit in der Leibeshöhle der obersten Stockenden vorfinden.

Ein weiter gebildetes Stadium ist in Fig. 7 durchschnitten. Die Einstülpung ist vertieft; die Kerne trifft man oft in Theilung. Auf der oberen Seite haben sich eine Anzahl Mesenchymzellen zu einem Epithel angeordnet; auf der unteren ist ein solches erst in Bildung begriffen. In der Nachbarschaft der Polypideinstülpung trifft man bei diesem

Individuum sehr zahlreiche Mesodermelemente; einigen fehlt auf dem Durchschnitte der Kern. Es sind das lange Spindelzellen, welche durch den feinen Querschnitt oberhalb oder unterhalb des Kernes getroffen wurden.

Fig. 9 und 10 stellen zwei benachbarte Querschnitte durch eine tiefere Polypideinstülpung dar. Es fällt sofort auf, dass die Zellen der Leibeswand, die beim Beginne des Einstülpungsprocesses hochcylindrisch waren, bedeutend flacher geworden sind. Auf dem in Fig. 9 abgebildeten Schnitte, und nur auf diesem, ist der Blastoporus noch nachweisbar. In Fig. 10 erscheint bereits das Polypid als vollständig geschlossene Röhre, die aber dem Ektoderm dicht anliegt. Die Mesenchymzellen, unter welchen abermals auf dem Durchschnitte mehrere kernlos erscheinen, bilden ein beinahe ganz geschlossenes Epithel um das eingestülpte Polypid. Es sind aber sehr verschieden geformte Zellen, welche sich dazu vereinigen. Neben feinen Plattenzellen sieht man plasmareiche fast kubische oder abgerundete sich an einander reihen.

Das Vorhandensein dieser äußeren Schicht wurde zuerst durch NITSCHÉ festgestellt. Seither ist es von den meisten Beobachtern gesehen und beschrieben worden. Aber sowohl über die Entstehung als die Weiterbildung dieser beiden Schichten herrschen die verschiedensten Auffassungen. Meine Befunde stimmen durchaus nicht mit NITSCHÉ'S Angaben überein, denen zufolge das Polypid bei *Flustra membranacea* zunächst ein regelloser Zellhaufen sein soll, der durch eine Wucherung aus dem Ektoderm entstände und sich erst nachträglich zu zwei deutlich gesonderten Schichten anordne. Zuerst sollen die äußeren Zellen des Haufens, dann die inneren epitheliale Anordnung gewinnen. Die innere Schicht entspricht der von mir aus dem Ektoderm her beobachteten Polypideinstülpung; die äußere der Schicht von Mesodermzellen, welche jene umgeben.

EHLERS und CLAPARÈDE beschreiben ganz richtig die erste Anlage des Polypids als eine einschichtige Einstülpung des Ektoderms. EHLERS nennt sie Tentakelscheibe. Wenn ich aber seine Darstellung richtig verstanden habe, nimmt er an, dass dieselbe im oberen Abschnitte zweischichtig werde, und dass aus dieser äußeren, dem Ektoderm entstammenden Schicht, die innere Tentakelschicht hervorgehe. CLAPARÈDE ist das äußere, das Polypid umgebende Endothel entgangen.

Mehr oder minder frühzeitig werden die Ränder des Blastoporus vollständig verklebt, ohne dass deshalb diese Stelle bedeutungslos würde, denn sie entspricht dem Ort, an welchem sich später die Tentakelscheide nach außen öffnet. In genau der gleichen Weise wird bei

den Entoprokten der Blastoporus der Knospe zur Atrialöffnung des ausgebildeten Thieres. Wenn auch der Blastoporus sich schließt, giebt dennoch das Polypid seinen Zusammenhang mit der Leibeswand nicht auf, sondern bleibt, wie schon EHLERS betont hat, durch einen Zellstrang mit diesem verbunden. Dieser Zellstrang entspricht dem obersten Ende des Polypids, welches eben früher den Blastoporus nach innen begrenzte. Bezüglich der Art und Weise dieser Verbindung trifft man bei der Untersuchung einer größeren Individuenzahl mehrfache Verschiedenheiten. In dem einen Fall entfernt sich das Polypid, indem es sich zu einem seitlich stark zusammengedrückten, bei der Flächenansicht fast kreisförmig geformten Sacke umgestaltet, verhältnismäßig weit von der Leibeswand, und dann zieht sich naturgemäß auch der Strang beträchtlicher in die Länge. In dem anderen Falle bleibt aber das Polypidsäckchen dicht am Ektoderm liegen, und dann kommt der Verbindungsstrang kaum zur Ausbildung.

Ich habe in Fig. 8 einen nicht ganz senkrecht auf das seitlich zusammengedrückte Polypid geführten Querschnitt abgebildet, der durch die alte Blastoporusstelle geht. Obwohl das Polypid noch von geringem Umfange ist, hat sein Lumen dennoch bereits die Verbindung mit der Außenwelt aufgegeben. Auch bezüglich des Zeitpunktes der Abschnürung des Polypids lassen sich somit Verschiedenheiten feststellen. Der Verbindungsstrang ist in der Zeichnung deutlich sichtbar, er schließt sich durch einen scharfen Kontour jederseits von den dicht an ihn herantretenden Mesodermzellen ab. Diese haben sich bereits zu einem vollkommen einschichtigen Epithel um das Polypid herumgelegt. Auf der Unterseite sind es kubische, auf der Oberseite äußerst feine Plattenzellen, welche es zusammensetzen. Es ist leicht verständlich, dass man auf derartigen Stadien bei mangelhafter Konservierung oder lückenhaften Schnittserien den Zusammenhang von Polypid und Ektoderm übersehen und mit JOLLET das Polypid vom Mesoderm ableiten kann.

Derartig geformte Polypide entsprechen etwa den Knospen, die man in Fig. 1 und 2 an der Spitze des Stockes bei schwächerer Vergrößerung gezeichnet findet. Bereits oben habe ich bei Besprechung derselben darauf hingewiesen, dass das Ektoderm, welches zunächst zwei Polypideinstülpungen gemeinsam umschließt, sich später zwischen denselben durch eine immer tiefer werdende Furche einschnürt, bis jedes Polypid von einer eigenen Leibeshöhle umgeben erscheint. Solche Furchen erstrecken sich nicht nur von den äußersten Spitzen nach unten, sondern sie können auch unterhalb des Polypids auftreten und schräg nach oben zu wachsen, um sich mit den ersteren zu verbinden.

In solchen Fällen habe ich ausnahmsweise noch junge Polypide, bei welchen die Sonderung in Atrialraum und Verdauungskanal noch nicht vollzogen war, fast vollständig mit einer eigenen Leibeswand umgeben angetroffen. Wenn aber die trennenden Furchen spät auftreten und nur langsam vorschreiten, findet man zuweilen zwischen den ungleich entwickelten Polypiden, die in der nämlichen Leibeshöhle liegen, einen verbindenden Mesenchymstrang ausgespannt. Durch die vorschreitende Furche wird er später durchschnitten.

In Fig. 11 ist ein Querschnitt durch eine Knospe abgebildet, die sich durch eine Furche von unten her frühzeitig abgeschnürt hat. Man kann auf dem Schnitte den Blastoporus noch deutlich erkennen, trotzdem das Polypid bereits eine bedeutende Größe erreicht hat. Es stellt einen durchaus einschichtigen, seitlich stark zusammengedrückten Sack dar; die Grenzen der Cylinderzellen sind nicht überall nachweisbar. Allseitig umgeben ist es von einem ebenfalls einschichtigen Mesodermepithel, das sich an der Basis der Polypideinstülpung zu einem die Leibeshöhle durchsetzenden Strange auszieht, welcher die Anlage des Funiculargewebes darstellt, und schon in jüngeren Stadien erkennbar ist. Geschlechtszellen konnte ich in ihm nicht auffinden. Auch an anderen Stellen der Leibeshöhle, namentlich im obersten Theile, wo später zwei neue Polypide sich bilden werden, liegen einzelne oder zu Gruppen vereinigte Mesenchymzellen.

Einem erheblich älteren Stadium entstammen die Fig. 12—15, welche den vierten, siebenten, neunten und elften Schnitt einer Serie darstellen. Fig. 12 ist durch das obere Ende des Polypids geführt und zeigt dessen Verbindungsstrang mit dem Ektoderm. Auf der Breitseite des Polypids sieht man wellenförmige Erhebungen, in welche Fortsätze der äußeren Mesenchymschicht hineinwachsen. Es sind das die Anlagen der Tentakel. Die Anordnung derselben und das weitere Wachstum ist von verschiedenen Seiten bereits zutreffend geschildert worden. Wie NITSCHKE bei *Flustra*, sah auch ich fast vollkommen gleichzeitig sämtliche Tentakel sich bilden. Bei geeigneter Orientirung sieht man in nur wenig älteren Knospen (Fig. 3) alle Tentakel gleich lang. Bei anderen Arten (vgl. die Angaben von SMITT, CLAPARÈDE, EHLERS) entstehen die Tentakel nach einander von einem Ende aus.

Fig. 13 zeigt den basalen Theil des Polypids von dem vorderen abgesetzt; es ist das die Andeutung der Zweitheilung in Atrium und Verdauungstractus. Im Atrialtheil findet man die wellenförmigen Erhebungen wieder, die die Tentakelanlagen darstellen. Der Verdauungskanal steht an dieser Stelle mit jenem in Verbindung und ist von einem

feinen Endothel umgeben, das sich in die mächtigere Mesodermscheide des Atriums fortsetzt.

In Fig. 44 findet man Atrium und Verdauungskanal ganz geschieden und eine Falte der Mesodermscheide im Begriffe, sich zwischen beide Theile hineinzuschieben. Im Atrium sieht man abermals Tentakelanlagen. Das Lumen des Darmes erscheint von dreikantiger Gestalt.

In Fig. 45 endlich sieht man eine zweite Verbindung zwischen Atrium und Verdauungskanal; sie entspricht dem späteren Ösophagus des Thieres.

Das eben beschriebene Stadium entspricht genau demjenigen, in welchem HADDON und JOLIET den Darmkanal ohne jegliche Verbindung mit dem Atrium darstellen und aus welchem sie auf einen gesonderten Ursprung des Darmes schließen. Vollständige Schnittserien haben uns aber von dem Gegentheile überzeugt, und auch auf späteren Stadien werden dieselben uns lehren, dass eine ösophageale Verbindung zwischen Atrium und Darm besteht.

Es geht aus dieser Darstellung hervor, dass die Sonderung in Atrium und Verdauungskanal in der Weise erfolgt, dass der ganze Basaltheil des Polypids sich in der Mittelpartie durch zwei immer tiefer werdende Furchen von dem vorderen abschnürt, während er an zwei Stellen, einer oberen und einer unteren, mit ihm in Verbindung bleibt. Die obere Verbindung entspricht dem Anus, die untere dem Mund. Ein ganz ähnliches Stadium beschreibt NIRSCHKE für *Flustra*, EHLERS für *Hypophorella*.

Danach bestünde bezüglich der Entstehung des Darmkanals ein nicht unwichtiger Gegensatz zu den Entoprokten. Bei diesen entwickelt sich zwar ebenfalls der Darm aus dem Basalabschnitt des Polypids, steht aber zunächst nur durch die spätere Mundöffnung mit dem Atrium in Verbindung, während die Analöffnung erst später durchbricht. Noch eigenartiger würden sich allerdings die *Phylactolaemen* verhalten, bei welchen auch nach den letzten Mittheilungen BRAEM'S (Zool. Anz. Nr. 324, 1889) der Darmkanal durch Ausstülpung des Polypids von der Stelle aus entstehen soll, welche dem Anus entspricht. Es scheint mir aber nicht ganz ausgeschlossen zu sein, dass vielleicht dennoch die Verhältnisse so liegen, wie ich sie für *Bugula* beschrieben habe, und dass die orale Verbindung, welche auch bei den *Gymnolaematen* vielfach übersehen worden ist, sich wird nachweisen lassen.

Ich möchte an dieser Stelle noch darauf hinweisen, dass die Vorgänge bei der Umbildung des einheitlichen Polypids in Darm und Atrium der Knosp die Frage nicht zur Entscheidung bringen können, wohin

wir die Grenzen zwischen Ektoderm und Entoderm verlegen sollen. Es ist bekannt, dass die einen den gesamten Atrialtheil mit den Tentakeln ohne Weiteres als entodermal in Anspruch nehmen, während die anderen, insbesondere nach dem Vorgange HATSCHEK's, alle diese Gebilde dem Ektoderm zurechnen und nur den mittleren Theil des Verdauungstractus als entodermal betrachten. In den Knospen sehen wir stets Atrium und Darm aus einer gemeinsamen einheitlichen Anlage sich entwickeln. Auch in histologischer Beziehung ist anfänglich ein Unterschied nicht nachweisbar; beide Abschnitte verhalten sich gleichartig und verschieden zu den Ektodermzellen der Leibeshaut der Knospe. Danach würden allerdings die Vorgänge bei der Knospung eher die erstere Auffassung stützen. Wie ich aber bereits erörtert habe, sind überall die ursprünglichen Erscheinungen in der ungeschlechtlichen Vermehrung so verwischt und cenogenetisch verändert, dass sie auf die phylogenetischen nur schwer einen Schluss ziehen lassen. Daher müssen denn die Vorgänge der embryonalen Entwicklung für die Entscheidung in dieser Frage maßgebend sein. Bei den Entoprokten können sie aber nur so gedeutet werden, dass man das gesammte Atrium als ektodermal betrachtet.

Das zuletzt beschriebene Stadium hat aber noch in anderer Beziehung Bedeutung, worauf bereits NIRSCHÉ hingewiesen hat. Es gleicht nämlich in den wesentlichen Zügen ganz einer ausgebildeten entoprokten Bryozoe. Der After mündet in der Medianebene der Knospe zwischen den beiden obersten Tentakelanlagen in den Atrialraum ein und rückt erst später, wenn sich die Tentakel verlängert haben, mit der sich ausbildenden Tentakelscheide weiter von der Tentakelbasis ab. Dieser Vorgang ist von NIRSCHÉ sehr gut beschrieben worden. Dazu kommt sehr bald, wie in Fig. 3 zu sehen ist, an der Basis des Atriums zwischen Mund und After ein Querwulst, den man wohl mit Recht dem ALLMAN'schen Epistom der Entoprokten wird vergleichen dürfen.

Einen Querschnitt durch ein älteres Stadium, das dem in Fig. 3 in seitlicher Ansicht gezeichneten sehr ähnlich ist, sieht man in Fig. 16 abgebildet. Atrium und Darmkanal erscheinen hier gänzlich getrennt, und die vorhin schon angedeutete Falte im Mesoderm hat sich jederseits stärker ausgebildet und zwischen die beiden Polypidtheile hineingeschoben. Verfolgt man aber die ganze Schnittserie, so trifft man stets die Einmündungsstelle des Darmes in das Atrium, die allerdings recht fein geworden ist. Ist die Schnittrichtung geeignet gewählt worden, dann erhält man den Zusammenhang sehr deutlich in der Weise zu sehen, wie er in Fig. 18 gezeichnet ist.

Wichtiger sind die Veränderungen im Atrialabschnitt, in welchem

namentlich die Tentakelbildung vorgeschritten ist. Zu einem weiteren Wachsthum der oben beschriebenen Tentakelanlagen in das Atriumlumen hinein ist bei dessen seitlich zusammengedrückter Gestalt kein Raum. Die Flächenvergrößerung dieser Region äußert sich denn in der Weise, dass sich der gesammte proximale Theil des Atriums, welcher der Leibeswand anliegt und früher die Verbindung mit derselben hergestellt hatte, kragenförmig nach rechts und links hin über die Tentakelanlagen und die Mesodermschicht hinweglegt. So rücken die Tentakelwurzeln weiter nach dem basalen Theil des Atriums zu, und die Tentakel selbst erscheinen verlängert. Eine nothwendige Folge dieses Wachsthums ist es auch, dass der mediane Verschluss des Atriums nunmehr durch ein immer feiner werdendes Epithel bewirkt wird, welches von NITSCHÉ übersehen wurde, da er die Polypide in der Medianebene offen beschreibt. Wenn das Epithel später ganz fein geworden ist, fand ich es auf einer großen Zahl von Schnitten eingerissen, trotzdem ich bei der Einbettung in Paraffin, der ich diese Defekte zuschreiben muss, mit großer Sorgfalt verfuhr.

Diese mediane äußere Wand des Atriums, welche von der rechten und linken Seite von den Tentakelbasen ausgeht und sich über die Tentakel hinzieht, stellt die Tentakelscheide dar (*ts* in Fig. 16 und 19). Sie inserirt sich durch den oben erwähnten Verbindungsstrang, der ja in direkter Fortsetzung ihren proximalen Theil darstellt, an der Leibeswand der Knospe. Auch in diesem sieht man später eine Höhlung auftreten, durch welche das Atriumlumen mit der Außenwelt in Verbindung gesetzt wird. Vermuthlich hatte das Schwinden des Lumens in dem Verbindungsstrang auf den Zwischenstadien nur in einer Verklebung der Wände seine Ursache.

Es kann danach keinem Zweifel unterliegen, dass die Tentakelscheide ektodermalen Ursprungs ist und aus den dem ursprünglichen Blastoporus benachbarten Polypidwänden hervorgeht. Nicht unmöglich ist es, dass auch auf späteren Stadien noch vom Ektoderm her eine nachträgliche Einstülpung erfolgt, welche dann die oberste Zone der Tentakelscheide bilden würde. Ich stimme also bezüglich der Herleitung der Scheide mit CLAPARÈDE überein und kann NITSCHÉ's Angaben nicht bestätigen, nach welchen sie aus der Außenschicht des zweiblätterigen Polypids, dem Mesoderm, entstehen soll. Das Mesoderm erscheint auf allen gelungenen Schnitten von der Tentakelscheide scharf abgesetzt; dagegen sieht man diese ganz deutlich in die Atrialwandungen sich fortsetzen.

EHLERS hat die Bildung der Tentakelscheide bei Hypophorella ausführlich beschrieben und giebt ganz richtig an, dass dieselbe aus dem

ektodermalen Verbindungsstrang zwischen der inneren Knospenschicht und der Leibeswand hervorgeht. Auch er sah in jungen Stadien diesen Strang solid. Dagegen kann ich seiner Auffassung nicht beipflichten, dass auch die in das Innere der Tentakelhöhlen wuchernden Zellen ektodermal seien und sich als eine Fortsetzung der Tentakelscheide darstellten. Die Tentakelscheide setzt sich vielmehr, wie sich aus ihrer von mir gegebenen Genese erklärt, auf das äußere Epithel der Tentakel fort, während die innere Tentakelschicht dem Mesoderm entstammt.

In Fig. 17 habe ich einen etwas schräg ausgefallenen Querschnitt durch das nach oben gekehrte Ende einer Fig. 3 entsprechenden Knospe gezeichnet. Die Tentakelscheide stellt fast durchwegs ein Plattenepithel dar. In der Medianebene sieht man auf der rechten Seite der Abbildung eine durch etwas dickere Zellen ausgezeichnete Stelle. Dicht unter dieser mündet der Hinterdarm. Die untere Seite der Figur zeigt die drei analen Tentakel der einen Seite im Querschnitte getroffen, und man erkennt, dass die eingewucherten Mesodermzellen in der Achse einen Spaltraum freilassen. Die drei Tentakel der anderen Seite sind schräg durchschnitten. Es zeigt sich, dass die in die Tentakel einwuchernden Mesodermzellen an der Basis von einem gemeinsamen Gewebe ausgehen. Dasselbe setzt sich, wie schon für jüngere Stadien beschrieben wurde, als ein feiner Überzug von Plattenzellen auf den Verdauungskanal fort. In Fig. 3 sieht man das Endothel an der Krümmungsstelle des Darmes, welche dem Ende des späteren Blindsackes entspricht, in das Funiculargewebe übergehen.

Einen Querschnitt endlich durch eine noch weiter entwickelte Knospe, mit deren Beschreibung ich die Darstellung schließen will, zeigt Fig. 19. Derselbe stammt aus der ösophagealen Region, dicht vor der Einmündung des Verdauungskanales in das Atrium. In der Zeichnung sieht man beide Theile verbunden durch das äußerste Ende des Verbindungsganges, in welchem noch nicht die Kerne liegen. Diese und die vollständige Verbindung trifft man erst auf dem folgenden Schnitt. Die Tentakel sind viel länger als auf dem vorhergehenden Stadium und zeigen den zweischichtigen Bau. Die Tentakelscheide, die in Folge der Behandlungsweise eingerissen ist, stellt ein feines Plattenepithel dar. Bemerkenswerth ist die Ausbildung eines mesodermalen Ringkanales, den ich auf diesem Stadium allerdings nicht vollständig geschlossen fand, an der Tentakelbasis. Von diesem geht das mesodermale Plattenepithel aus, welches als peritonealer Überzug den Verdauungskanal und den sich zum Schlundkopf umgestaltenden Basaltheil des ursprünglichen Atriums umspinnt.

Wie schon die früheren Autoren, namentlich HADDON deutlich aus einander gesetzt haben, beginnt auf noch früheren Stadien eine Drehung der ganzen Polypidanlage, die füglich 90° beträgt. In Taf. XXVI sind die Zeichnungen sämtlich in der Weise angeordnet, die der Lage der Knospen am Stocke entspricht. Bei Vergleichung der Fig. 3 mit Fig. 4 und 2 ersieht man, dass die Ebene, welche durch die Tentakelbasen der Knospe in Fig. 3 gelegt wird, in der Längsrichtung des gesammten Stockes liegt. Senkrecht zu dieser sind sämtliche Schnitte Fig. 5—49 geführt worden. Die ausgebildeten Polypide sieht man aber in Fig. 4 und 2 so gelagert, dass nunmehr ihre Tentakeln in der Längsrichtung ihrer Zoocien liegen, da sie sich um einen rechten Winkel gedreht haben. Während dieser Drehung ist auch die Anordnungsweise der Tentakel eine andere geworden: die bilaterale hufeisenförmige ist zu einer vollkommen geschlossenen, kreisförmigen geworden.

Während dieser letzten Entwicklungsperiode beginnt die Differenzirung der verschiedenen, das Polypid bewegenden Muskelzüge aus den Mesenchymzellen. Die Untersuchung dieser Frage sowie die Entstehung des Nervensystems und der Geschlechtsapparate lagen außer dem Bereiche meiner Aufgabe, und ich muss auf die diesbezüglichen Angaben der älteren Autoren, die allerdings zum Theil noch recht lückenhaft und widerspruchsvoll sind, verweisen.

Nach der eben gegebenen Beschreibung verläuft der Knospungsvorgang der Ektoprokten in einer sehr einfachen Weise. Zwei Keimblätter des Mutterthieres sind es, das Ektoderm und das Mesoderm, welche die Knospe aufbauen. Aus dem äußeren Blatt bildet sich die Leibeswand der Knospe, und durch eine gastrulaähnliche Einstülpung, wie in der Embryonalentwicklung aus der Blastula, das Polypid. Dieses verwandelt sich in Atrium resp. Tentakelscheide, in die äußeren Tentakelwandungen sowie den Verdauungstractus mit allen seinen Theilen. Der basale Abschnitt der Einstülpung schnürt sich nämlich von dem proximalen ab. Nur an zwei Stellen bleibt eine Verbindung bestehen. Diese beiden Stellen sind der spätere Mund und After. Während der Basaltheil sich in die einzelnen Abschnitte des Darmes gliedert, erheben sich im vorderen die Tentakel. Ihre Anordnung ist anfänglich eine bilaterale: sie stehen in Form eines Hufeisens angeordnet; erst weit später erlangen sie die geschlossene kreisförmige Stellung. Die Wandungen des vorderen, als Atrium bezeichneten Polypidabschnittes gehen nicht vollständig in die Bildung der Tentakelbekleidung auf, sondern es bilden sich aus ihnen noch die Tentakelscheide, und aus dem

Basaltheil der als Schlundkopf bezeichnete vorderste Theil des Darmabschnittes.

Das Mesoderm des Mutterthieres ordnet sich zum Theil um die Polypideinstülpung herum zu einem einschichtigen Epithel, während andere Mesenchymzellen zerstreut in der primären Leibeshöhle liegen bleiben. Aus dem mesodermalen Epithel entstehen das die Tentakelhöhlungen erfüllende Gewebe und das feine Plattenepithel, welches als peritonealer Überzug den Darmkanal bis zur Tentakelbasis umgiebt. Das Schicksal der freien Mesodermzellen habe ich nicht verfolgt. Aus ihnen dürften sich die verschiedenen, die Leibeshöhle durchsetzenden Muskelzüge und die Geschlechtsorgane bilden.

III. Allgemeine Bemerkungen.

Nach den vorstehenden Ausführungen wird man an der vollkommenen Gleichartigkeit der Knospungsvorgänge bei ektoprokten und entoprokten Bryozoen nicht zweifeln können. Der einzige wichtige Unterschied liegt in dem Verhalten des mittleren Blattes, das aber durch die Verschiedenheiten im fertigen Bau bedingt ist. Bei den Entoprokten sehen wir einzelne Mesenchymzellen in die primäre Leibeshöhle der Knospe übertreten, sich theilen und zeitlebens mehr oder minder in Form eines ausgeprägten Bindegewebes verharren, ohne sich jemals zu epithelialen Blättern anzuordnen, wenn man von dem etwa auftretenden endothelialen Überzug der Geschlechtsdrüsen absieht.

Bei den Gymnolaematen unter den Ektoprokten besitzt der Darmkanal im ausgebildeten Zustande einen mesodermalen Epithelüberzug, während eine ähnliche, wenigstens vollständig geschlossene Schicht an der Leibeswand wohl stets fehlt. Im Übrigen ist die Leibeshöhle wie bei den Entoprokten von Bindegewebe und anderen mesodermalen Organen durchsetzt. Nur beiläufig will ich bemerken, dass die großen Muskelzüge, welche dem Mesenchym entstammen, in histologischer Beziehung durchaus den Charakter tragen, den die Gebrüder HERTWIG in ihrer Coelomtheorie der Mesoblastmuskulatur zuschreiben. Jenen Endothelüberzug des Darmes sehen wir in den Knospen außerordentlich frühzeitig aus Mesenchymzellen sich bilden, so dass das noch einheitliche Polypid von einer epithelialen Außenschicht umgeben ist, die den Knospen der Entoprokten fehlt.

Bei den Phylactolaemen ist bekanntlich außer der den Darm umgebenden epithelialen Mesodermschicht noch eine dem Ektoderm anliegende vorhanden, so dass die Leibeshöhle von keinem der beiden primären Keimblätter (Ektoderm und Entoderm) mehr begrenzt und in rein anatomischer Beziehung einem Enterocoel ähnlich wird. Diese

einem Hautfaserblatt ähnliche Schicht findet sich naturgemäß auch von allem Anfange an unter dem Ektoderm der jungen Knospe. Die Polypideinstülpung des Ektoderms treibt dann einen mesodermalen Überzug vor sich her, der genau die gleiche Bedeutung hat wie die das Polypid der Gymnolaematen umgebende Mesodermschicht.

Bezüglich des Charakters des Mesoderms im fertigen Thiere zeigen die drei Gruppen der Bryozoen eine kontinuierliche Reihe: Bei den Entoprokten lagert in der primären Leibeshöhle ein bindegewebsartiges Mesenchym; bei den Gymnolaematen tritt dazu ein den Darm umgebender endothelialer Überzug; bei den Phylactolaemen endlich liegt auch dem Ektoderm ein Mesodermepithel an.

Bei der Beurtheilung der phylogenetischen Beziehungen innerhalb des Bryozoenstammes lässt sich natürlich von vorn herein ein doppelter Weg einschlagen. Man kann einmal die Reihe als eine aufsteigende auffassen und die Entoprokten an die Wurzel der Bryozoen stellen, sodann aber auch umgekehrt diese letzteren als die am meisten rückgebildeten Formen ansehen und den Bryozoenstamm von phylactolaemenähnlichen, aber mit echter enterocoeler Leibeshöhle ausgestatteten Formen ableiten. Diese letztere Auffassung wird bekanntlich von einer Anzahl namentlich englischer Forscher vertreten, welche die phylactolaemen Bryozoen an Phoronis, und durch diese an echte Enterocoelien anschließen.

Obwohl ich die Bedeutung der Thatsachen in der Knospenentwicklung für die Beurtheilung phylogenetischer Fragen nicht überschätze, meine ich doch, dass diese nicht ganz außer Acht gelassen werden dürfen. Da haben wir aber die jungen Knospen der Ektoprokten vollständig nach dem Typus der Entoprokten gebaut gefunden. Mund und After münden in einen durchaus einheitlichen gemeinsamen Raum ein, das Atrium. Erst später ändert sich das Verhältnis in der oben erwähnten Weise, wenn die Ausbildung der Tentakel vorschreitet und die Tentakelscheide aus dem vordersten Atrialtheil sich bildet. Die Anordnung der Tentakel ist zunächst ebenfalls in beiden Gruppen die nämliche bilaterale; sie sprossen an jeder Längswand des seitlich zusammengedrückten Atriums. Die Knospen der Gymnolaematen unterscheiden sich auf diesen frühen Stadien von den Entoprokten nur dadurch, dass ein Theil des Mesenchyms bereits zu einem darmfaserblattähnlichen Epithel um das Polypid angeordnet ist.

Die Beurtheilung der verwandtschaftlichen Fragen wird wesentlich erschwert durch den Umstand, dass die vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen vorläufig keinen sicheren Schluss in der einen oder anderen Richtung zulassen. Aus den widerspruchsvollen

Angaben über die Entwicklungsvorgänge der Ektoprokten lässt sich entnehmen, dass, wie ich oben schon erwähnt habe, die Eingeweide der Larve nach deren Festsetzung mit dem oralen Pole zu einem braunen Körper rückgebildet werden. Das Polypid des Primärzooeciums des Stockes bildet sich durch Regeneration vom Ektoderm aus, sowie dies später in den Thieren alter Stöcke stattfindet, deren erste Polypide sich rückgebildet haben. Der primäre Darmkanal erlangt in der Larve niemals die endgültige Ausbildung wie in den Knospen, sondern beginnt sich manchmal schon auf sehr früher Ausbildungsstufe zurückzubilden. Die Stelle, von welcher aus im ersten aus der Larve entstandenen Thiere die Neubildung des Polypids erfolgt, ist nicht die nämliche, an welcher in der Embryonalentwicklung die Gastrula sich einstülpte, sondern liegt dieser, wie es scheint, nahezu gegenüber. Somit ist die Lage der einzelnen Polypidabschnitte im ausgebildeten Primärzooecium eine ganz andere geworden als sie in der Larve war. Bemerkenswerth ist, dass wir auch bei der Knospung der Polypide eine Drehung allerdings nur um einen rechten Winkel erkennen konnten, welche ich aber durchaus nicht auf die eben erwähnten Verhältnisse zurückführen will.

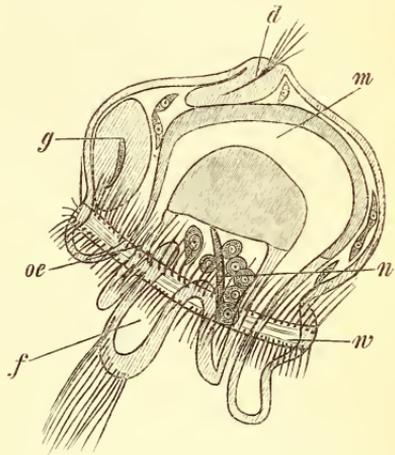
Daraus ergeben sich nothwendigerweise erhebliche Schwierigkeiten für die Versuche, die vergleichend anatomischen Befunde am ausgebildeten Bryozoen thier und die Larvenformen gleichzeitig in Übereinstimmung zu bringen mit den anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnissen in anderen Thierstämmen. Die ausgebildeten Thiere der ektoprokten Bryozoen sind sämmtlich durch Knospung entstanden, und im Primärzooecium ist das Polypid ein regenerirtes.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den Entoprokten. Die Larven derselben weisen denselben Bautypus auf wie die der Ektoprokten. Verschiedenheiten sind natürlich vorhanden, aber ich kann dieselben für nicht so weitgehend erachten, darauf hin etwa eine genetische einheitliche Beziehung zwischen den beiden Bryozoengruppen in Abrede zu stellen. Meiner Meinung nach sind die Unterschiede der Larven in anderen fraglos einheitlichen Thiertypen, so z. B. unter den Echinodermen, größer als bei den Bryozoen. Unter den Entoprokten kennen wir die Entwicklungsgeschichte der *Pedicellina* recht vollständig. Wo HATSCHEK's Untersuchungen abbrechen, setzen BARROIS' und HARMER's Beobachtungen über die Metamorphose der Larve ein. Daraus wissen wir, dass der Darmkanal der Larve nicht rückgebildet, sondern nach einer Drehung um 180° zum Verdauungsabschnitt des Primärzooeciums des Stockes wird. Somit sind auf anderem Wege im Primärthier dieselben Lagebeziehungen gewonnen wie bei den Ektoprokten.

Ich glaube, dass die oben geschilderten Vorgänge, welche bei diesen letzteren stattfinden, von den einfacheren der Entoprokten sich ungewollener ableiten lassen als in umgekehrter Weise.

Bezüglich der phyletischen Erklärung des Drehungsprocesses des Darmkanals in den festgesetzten Larven der Entoprokten glaube ich, dass HARMER's¹ Auffassung vollkommen zutreffend ist. Wenn man danach die einfacher organisirten Entoprokten, speciell Loxosoma-ähnliche Formen an die Wurzel des Bryozoenstammes setzt, so wird man die Metamorphose als eine selbständige Erwerbung in diesem letzteren auffassen und bei der Beurtheilung der Stammesverwandtschaft, wie schon vielfach geschehen, auf die Larvenform zurückgehen müssen. Eine eingehende Besprechung liegt mir hier fern. Ich möchte nur auf einen Gesichtspunkt hinweisen, in welchem ich durchaus mit HARMER übereinstimme, und welchen ich vertreten habe, bevor ich von HARMER's Arbeit Kenntniss genommen hatte.

Es handelt sich um die Beurtheilung des Larvenorgans (*g* in dem beigefügten Holzschnitt, der eine Pedicellinalarve halbschematisch darstellt), welches von HATSCHKE, BALFOUR und CLAUS als Knospe, von HARMER als Gehirn gedeutet wird. Ich habe die Entwicklung dieses Organs bei *Pedicellina echinata* verfolgt und kann HARMER's Angaben vollkommen bestätigen. Das Organ entsteht aus einer ektodermalen Zellplatte, welche sich in die Tiefe senkt und zu einem Gebilde umwandelt, dessen centraler Theil Punktsubstanz aufweist, dessen peripherer aus Ganglienzellen besteht. Das bei *Loxosoma* im Organ auftretende Pigmentauge fehlt bei *Pedicellina*. Auf den Schnitten macht das Organ durchaus denselben Eindruck wie das noch unvollkommen ausgebildete Ganglion in den Knospen. Ich habe versucht, die Elemente, welche das Gehirn der Pedicellinalarve zusammensetzen, zu isoliren. Da aber meine Konservierungsmethoden nicht darauf berechnet waren, später Macerationspräparate zu gewinnen, habe ich beim Zerzupfen und Zerklopfen der Gehirnschnitte die Ganglienzellen nur



d, Drüse (Schalendrüse?); *f*, fußförmiger Fortsatz, Epistom; *g*, Ganglion; *m*, Magen; *n*, Kopfniere; *oe*, Ösophagus; *w*, Wimperkranz.

¹ HARMER, »On the life-history of *Pedicellina*«. Quart. Journ. Microsc. Scienc. Tom. XXVII. 1887.

unvollständig lösen können. Der Kern der sehr kleinen Zellen war von wenig Plasma umgeben, welches sich spindelförmig nach zwei Enden, oder birnförmig nach einem auszog. Die feinsten Enden konnte ich nicht isoliren.

Hält man einmal die so gewonnene Auffassung dieses Organs als Gehirn fest, dann ergeben sich noch, wie mir scheint, einige andere wichtige Deutungen von provisorischen Larvenorganen, wenn man die Bryozoenlarve mit der der Mollusken und der Trochosphaera der Anneliden vergleicht. Entspricht also das Gehirn der Bryozoenlarve der Scheitelplatte der Trochosphaera der Anneliden, so fehlt dieser das Homologon für die Drüse (*d*) und den zwischen Mund und After gelegenen Fortsatz (*f*). Die Drüse tritt in der Embryonalentwicklung der Bryozoen sehr frühzeitig auf und stellt ein verhältnismäßig umfangreiches Organ dar; der Fortsatz entspricht der Lage nach dem Epistom mancher ausgebildeter Bryozoen. Die Molluskenlarve dagegen besitzt an den nämlichen Stellen zwei eigenthümliche Organe: die Schalendrüse entspricht der larvalen Drüse der Bryozoen, und die Anlage des Fußes dem bewimperten Fortsatz zwischen Mund und After. Bekanntlich sind schon vor langer Zeit von RAY LANKESTER als die Homologa des Fußes und der Schalendrüse der Mollusken das Epistom und die Kittdrüse der Bryozoen betrachtet worden, eine Auffassung, die später aber von ihm wieder aufgegeben wurde.

Betrachtet man die hier verglichenen Larvenorgane als homolog, so muss man annehmen, dass von der Stelle aus, an welcher Mollusken und Anneliden sich von einander trennten, der Stammbaum der Bryozoen mit dem der Mollusken noch eine Strecke gemeinsam weiter lief und Schalendrüse und Fuß eine gemeinsame Erwerbung beider darstellen. Erst nach dieser erfolgte die Festsetzung der Bryozoenverfahrenform und ihre selbständige, von den Mollusken verschiedene Ausbildung.

Eine Schwierigkeit, die bereits BALFOUR hervorgehoben hat, liegt in der verschiedenen Lage des präoralen Wimperkranzes bei der Larve der Bryozoen und Mollusken. Bei den Molluskenlarven zieht der Wimperkranz auf der Rückenseite zwischen Schalendrüse und Scheitelplatte hindurch; bei den Bryozoen aber umgibt er sowohl Gehirn wie Drüse. Er ist also auf der Dorsalseite über die Schalendrüse hinweg auf das hintere Körperende gerückt. Ich kann eine derartige Verschiebung der Lage des Wimperkranzes durchaus nicht für so unwahrscheinlich halten, dass ich desshalb die Beziehungen zwischen Mollusken- und Bryozoenlarven in Abrede stellen würde. Sehen wir doch bei den verschiedenen Larven der Ektoprokten die Lage des

Wimperkranzes durchaus nicht vollständig konstant. Dazu kommt, dass in der Ontogenie der *Pedicellina* gerade der Dorsaltheil des Embryo zwischen Drüse und After viel stärker wächst als der Abschnitt zwischen Drüse und Mund, und es ist, wenn ähnliche Vorgänge phylogenetisch stattgefunden haben, zu begreifen, dass sich der die Ortsveränderung vermittelnde Wimperkranz der Larve in einer anderen, der veränderten Schwerlinie entsprechenden Weise einstellt.

Stellt man die entoprokten Bryozoen an die Wurzel des ganzen Stammes, so ist es am wahrscheinlichsten, dass auch die Knospungsart, wie sie bei *Loxosoma* auftritt, die ursprünglichste ist. Die polymorph gestalteten Stöcke der Gymnolaematen wird man leicht verstehen können, nachdem einmal ungeschlechtliche Vermehrung eingetreten ist; und eben so wird man die eigenthümlich geformten, beweglichen Kolonien mancher Süßwasserbryozoen sekundär von einfacher organisirten ableiten.

Über das phyletische Auftreten der Knospung bei Bryozoen könnte man verschiedene Vorstellungen haben. Die Vorgänge, die wir gegenwärtig beobachten können, weisen wohl nicht darauf hin, dass die Regeneration der ursprünglichere Vorgang gewesen sei. Vielmehr scheint mir die letztere durch solche Eigenthümlichkeiten bedingt zu sein, welche bereits das Vorhandensein der Knospung voraussetzen. Der immer sich erneuernde Gastrulationsvorgang, der die Knospung bewirkt, weist darauf hin, dass zur Zeit der phyletischen Knospentstehung das Ektoderm noch vollkommen embryonalen Charakter getragen haben musste. Bei allen anderen Thierstämmen sehen wir normalerweise einen ähnlichen Vorgang nur einmal auf dem Blastulastadium oder einem diesem zu homologisirenden sich vollziehen. Nachher erscheint die äußere Schicht des Keimes bereits so bestimmt differenzirt, dass derselbe Vorgang sich nicht mehr wiederholen kann. Danach scheint es mir nahe zu liegen, auch das phyletische Auftreten der Knospen in solche Embryonalstadien zu verlegen, so dass wir dazu gelangen würden, diese Knospungserscheinungen von solchen Vorgängen abzuleiten, die man als embryonale Doppelbildungen¹ bezeichnen könnte. Wir kennen bekanntlich solche bi- und polygastrale Formen durch Fol's Beschreibung bei Echinodermen, wo sie anfänglich auf Befruchtung eines Eies durch zwei oder mehrere Spermatozoen

¹ Ich will die eigenthümlichen »Larven« der Süßwasserbryozoen nicht als solche Doppelbildungen betrachten, so lange die bisher noch unzulänglichen Mittheilungen über deren Embryonalentwicklung noch die Möglichkeit offen lassen, eine Rückbildung des ursprünglichen Darmes anzunehmen, und alle Polypide der »Larve« als regenerirte oder später geknospte anzusehen.

zurückgeführt wurden, eine Auffassung, die neuerdings in Zweifel gezogen wird. Ich werde an einem anderen Orte Gelegenheit finden, eine derartige abnorme Bildung auch für Crinoiden zu beschreiben.

Bei den Bryozoen hat sich nun das Vermögen, an verschiedenen Stellen Gastrulaeinstülpungen zu bilden, erhalten als dauernde Eigenthümlichkeit und auch auf spätere Stadien übertragen. Dass dies mit der gleichzeitig stattfindenden histologischen Sonderung des Ektoderms vereinbar ist, müssen wir als Thatsache hinnehmen, zu der die bis in ihre Extreme verfolgten Ansichten über polare Differenzirung der Eier, wie ich früher schon erwähnt habe, im Widerspruche stehen.

Ich stelle mir vor, dass der mit zwei Gastrulaeinstülpungen versehene Keim sich getheilt habe, und dass ein jedes mit drei Keimblättern versehenes Stück sich weiter entwickeln konnte. Es ist gar nicht nothwendig, dass Anfangs die beiden Gastrulaeinstülpungen an dem Keim vollkommen gleichzeitig auftraten. War dies der Fall, so müssen wir eine allmähliche Verschiebung der Ausbildungszeit der zweiten in spätere Stadien annehmen, womit die Ähnlichkeit zu den gegenwärtigen Vorgängen bei der Knospung der niedersten Bryozoen immer vollständiger wird. Es scheint mir, dass eine derartige Annahme, welche das phyletische Auftreten einer Neubildung nicht in die ausgebildete Form, sondern in deren Entwicklungszeit hinein verlegt, nichts Gezwungenes an sich hat.

Zum Schlusse möchte ich noch besonders darauf aufmerksam machen, dass die Vorgänge bei der Knospung der Bryozoen uns zeigen, wie histologisch sehr bestimmt differenzirte Gewebe einen ganz embryonalen Charakter wiedergewinnen können. Mehr noch als bei der normalen Knospung am freien Stockende ist dieses Vermögen bei der Regeneration der Polypide der Ektoprokten oder der Köpfehen der Pedicellinen ausgebildet. In diesen Fällen sehen wir ein plasmaarmes, äußerst feines Plattenepithel, das über sich eine mächtige Cuticula ausgeschieden hat, sich in kubische und cylindrische plasmareiche Zellen zurückverwandeln und durch eine Einstülpung ein neues Polypid bilden, in welchem schließlich die mannigfachsten Gewebsformen vertreten sind. Es ist zur Genüge bekannt, dass WEISMANN, um die in gewissem Sinne ähnlichen Vorgänge in der Embryonalentwicklung zu verstehen, die Nothwendigkeit der Entfernung des histogenen Plasmas, welches dem Ei einen bestimmten histologischen Charakter aufprägt, während der Reifungszeit des Eies voraussetzt. Von einem derartigen Vorgange sehen wir in der Knospung nichts.

Bei der Tunicatenknospung fällt die histologische Umbildungsfähigkeit des Entodermfortsatzes auf. Derselbe ist ein bestimmt diffe-

renzirtir Abschnitt, der früher oder später aus dem Kiemendarme ausschließlich der Knospung wegen hervorwächst. Später sehen wir ihn genau die gleichen Organe, und in manchen Fällen sogar mehr bilden, als in der Embryonalentwicklung aus dem Entoderm des drei-blätterigen Keimes hervorgehen. Er verwandelt sich also in ein embryonales Stadium zurück. Nach WEISMANN'S Auffassung müsste man nun annehmen, dass dies nur dann möglich sei, wenn das histogene Plasma, welches im Anfangsstadium die bestimmte histologische Beschaffenheit des Entodermfortsatzes bedingt hat, entfernt worden sei. In der Reifungszeit der Eier geschieht dies seiner Meinung nach durch die ungleichmäßigen Zelltheilungen oder Knospungen der Richtungskörperchen. Auch die Zellen des Entodermfortsatzes theilen und vermehren sich; aber alle Theilprodukte bleiben im epithelialen Verbande vereinigt, um den Entodermkanal der Knospe zu bilden. Wollte man also WEISMANN'S Ansichten über die Ausstoßung des ovogenen Plasmas hier festhalten, so müsste man zwischen den auf embryonale Stadien zurückgekehrten Zellen des Entodermfortsatzes solche annehmen, welche das histogene Plasma desselben enthalten. Die Beobachtungen rechtfertigen eine derartige Annahme durchaus nicht.

Ganz ähnlich liegen in der Bryozoenknospung die Verhältnisse bezüglich des Ektodermepithels, welches sogar auf noch frühere embryonale Stadien zurückkehrt, auf das Blastulastadium nämlich, um den Gastrulationsvorgang zu wiederholen. Ich habe in diesem und in einem früheren Aufsätze ausführlich beschrieben, wie die Polypideinstülpung aus der histologisch bestimmt differenzirten Leibeswand des Mutterthieres erfolgt. Ich habe bei der Untersuchung den eben erwähnten Gesichtspunkt wohl beachtet, aber nichts gefunden, was auf eine Entfernung von histogenem Plasma aus den Ektodermzellen schließen ließe, wodurch eben die Rückkehr auf embryonale Verhältnisse ermöglicht würde.

Berlin, Ende Mai 1890.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Abbildungen sind nach Präparaten mit der Camera lucida gezeichnet worden. Der Abstand des ABBE'schen Spiegels vom Zeichentisch betrug 20 cm, die Vergrößerung, in so fern nicht besonders das Gegentheil angegeben ist, 540, ZEISS, Obj. F, Ocular II. Die Thiere wurden in einem Gemisch von Sublimat und Essigsäure konservirt, wenn nicht ausdrücklich eine andere Behandlungsweise angegeben ist.

Buchstabenbezeichnung:

<i>a</i> , Atrium;	<i>md</i> , Mitteldarm;
<i>c</i> , Cuticula;	<i>ms</i> , Mesodermzellen;
<i>ec</i> , Ektoderm;	<i>oe</i> , Ösophagus;
<i>f</i> , Funikulargewebe;	<i>ov</i> , Geschlechtsorgane;
<i>fd</i> , Fußdrüse;	<i>p</i> , Polypid, gemeinsame Anlage für Atrium, Verdauungstractus und Ganglion;
<i>fr</i> , Muskelfibrillen;	<i>st</i> , die Stelle im Ektoderm, an welcher sich die Knospe hervorwölbt resp. das Polypid einstülpt;
<i>g</i> , Ganglion;	<i>t</i> , Tentakel;
<i>hd</i> , Hinterdarm, Rectum;	<i>ts</i> , Tentakelscheide.
<i>i</i> , Anlage des Verdauungskanales;	
<i>k</i> , mesodermaler Kanal an der Tentakelbasis;	
<i>lh</i> , primäre Leibeshöhle;	
<i>m</i> , Magen;	

Tafel XXV.

Sämmtliche Abbildungen beziehen sich auf *Loxosoma singulare*. Die Schnitte wurden, wenn nicht das Gegentheil angegeben, auf dem Objektträger mit Pikrokarmarin gefärbt.

Fig. 1. Ein ausgebildetes Thier von der linken Seite gesehen. Dasselbe trägt fünf Knospen, die auf sehr verschiedenen Ausbildungsstufen stehen. Boraxkarmin. Vergr. 95, ZEISS, B. II.

Fig. 2. Eine Knospe, die der ältesten in der vorhergehenden Abbildung ähnlich ist, bei stärkerer Vergrößerung. Sublimat-Essigsäure-Chromsäure, Alaunkarmin. Vergr. 145, ZEISS, C. II.

Fig. 3. Querschnitt durch eine kürzlich losgelöste Knospe, an welcher äußerlich noch keine Knospenerhebungen wahrzunehmen sind.

Fig. 4. Ein folgender Schnitt der Serie weiter nach dem vorderen Ende des Thieres zu. Nur die Knospungsregion der einen Seite ist durchschnitten.

Fig. 5. Querschnitt durch eine etwas weiter entwickelte Knospenanlage an einem älteren Thiere.

Fig. 6. Querschnitt durch das hinterste, mit dem Mutterthiere noch im Zusammenhang stehende Ende einer älteren Knospe.

Fig. 7. Ein folgender Schnitt derselben Serie.

Fig. 8. Querschnitt durch die Mitte einer entwickelteren Knospe. Bildung der Fußdrüse. Sublimat-Essigsäure-Chromsäure, Alaunkarmin.

Fig. 9. Querschnitt durch das Vorderende einer älteren Knospe. Sublimat-Essigsäure-Chromsäure, Alaunkarmin.

Fig. 10. Schnitt derselben Serie; vier Schnitte weiter nach dem hinteren Ende zu. Region der Fußdrüse.

Fig. 11. Querschnitt durch den oberen Theil eines ganz ausgebildeten Thieres, an welchem zur Ablösung reife Knospen hängen. Es ist auf der einen Seite das äußerste Ende der Knospungsregion durchschnitten, in welchem noch weiterhin ungeschlechtliche Vermehrung erfolgen wird. Vergr. 355, ZEISS, E. II.

Fig. 12. Schnitt derselben Serie; vier Schnitte weiter nach dem hinteren Ende zu. Zusammenhang einer jungen Knospe mit dem Mutterthiere.

Tafel XXVI.

Alle Abbildungen, mit Ausnahme von Fig. 4, beziehen sich auf *Bugula avicularia*. Fig. 1—4 sind Zeichnungen nach Totalpräparaten; alle anderen stellen

Querschnitte dar. Sämmtliche Zeichnungen der Schnitte sind in gleicher Weise so angeordnet, dass die Medianebene der Knospe, der sie entnommen sind, senkrecht zur Zeichenebene, parallel zum oberen oder unteren Rande der Tafel verlaufen würde. Die Thiere wurden in toto mit Boraxkarmin gefärbt; nachträglich fand auf dem Objekträger eine Färbung der Schnitte mit Hämatoxylin statt.

Fig. 1. Ein junger Stock von vier Individuen; die beiden jüngsten (nur eines derselben ist bei der 'gewählten Orientierung zu sehen) sind erst bläschenförmige Einstülpungen. Vergr. 95, ZEISS, B. II.

Fig. 2. Die Knospen bildende Spitze eines etwas älteren Stockes, welcher außer vier mit Tentakelapparaten versehenen Individuen vier Knospenanlagen besitzt. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 3. Seitenansicht einer jungen Knospe, deren Polypid in Darm und Atrium gesondert ist. In letzterem erheben sich 14 Tentakelstummeln. Vergr. 355, ZEISS, E. II.

Fig. 4. Eine junge Seitenknospe von *Eucratea Lafontii*.

Fig. 5. Querschnitt durch den Beginn der Polypideinstülpung am äußersten Ende eines alten, in lebhaftem Wachstum begriffenen Stockes.

Fig. 6. Ein folgender Schnitt derselben Serie.

Fig. 7. Ein weiter vorgeschrittenes Stadium der Einstülpung.

Fig. 8. Querschnitt durch ein von der Leibeswand fast ganz abgeschnürtes Polypid.

Fig. 9. Querschnitt durch die Einstülpungsstelle eines älteren Polypids als das in Fig. 7 abgebildete.

Fig. 10. Ein folgender Schnitt der Serie, welcher das Polypid ganz abgeschlossen zeigt.

Fig. 11. Querschnitt durch die Blastoporusstelle eines bedeutend tiefer eingestülpten Polypids.

Fig. 12. Querschnitt durch das obere, der Analregion des ausgebildeten Thieres entsprechende Ende einer weiter entwickelten Knospe, deren Polypid sich in Atrium und Darm sondert. Im Atrium beginnen sich die Tentakeln zu bilden.

Fig. 13. Drei Schnitte weiter nach dem ösophagealen Ende zu. Der Boden des Polypids zeigt den Beginn der Abschnürung zum Verdauungskanal.

Fig. 14. Zwei weitere Schnitte nach unten zu. Das Polypid ist in Atrium und Darm geschieden.

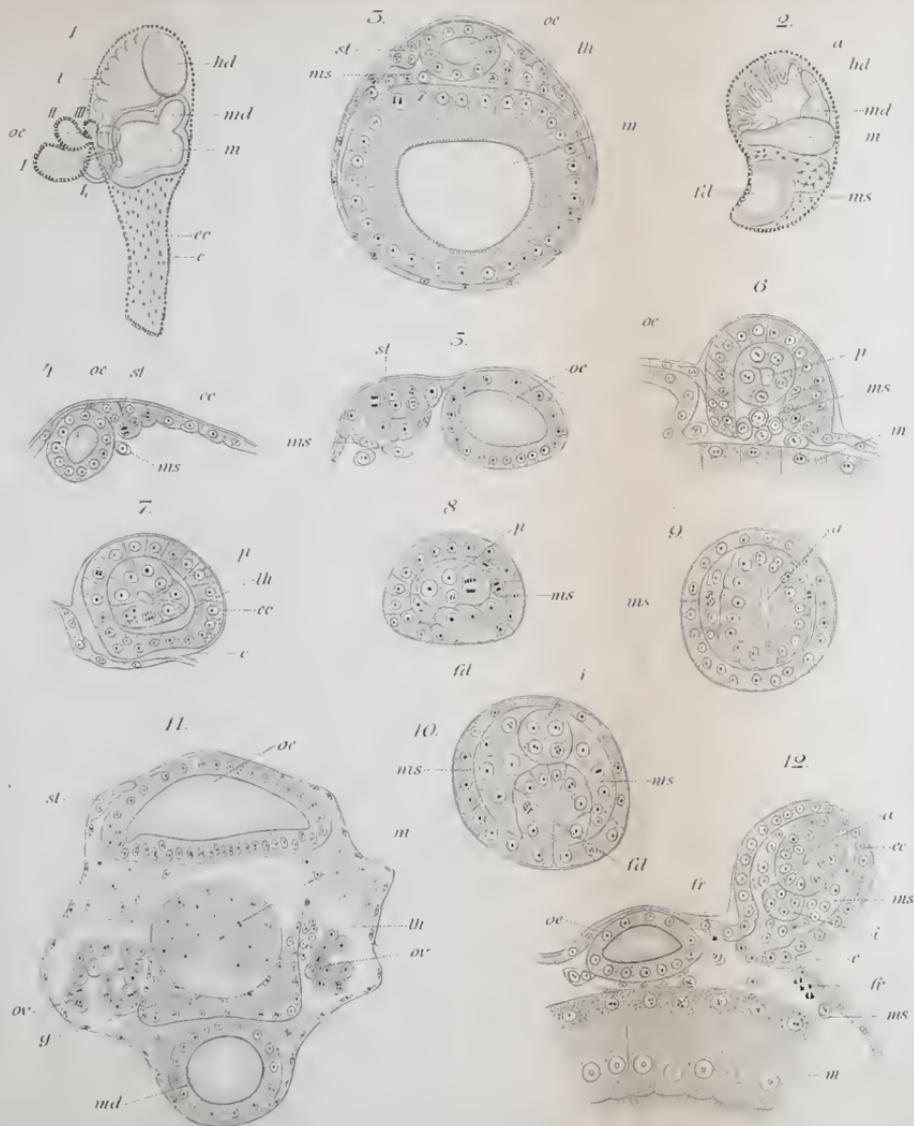
Fig. 15. Querschnitt durch die ösophageale Verbindung des Atriums und Darmes. Von der vorhergehenden Abbildung durch einen Zwischenschnitt getrennt.

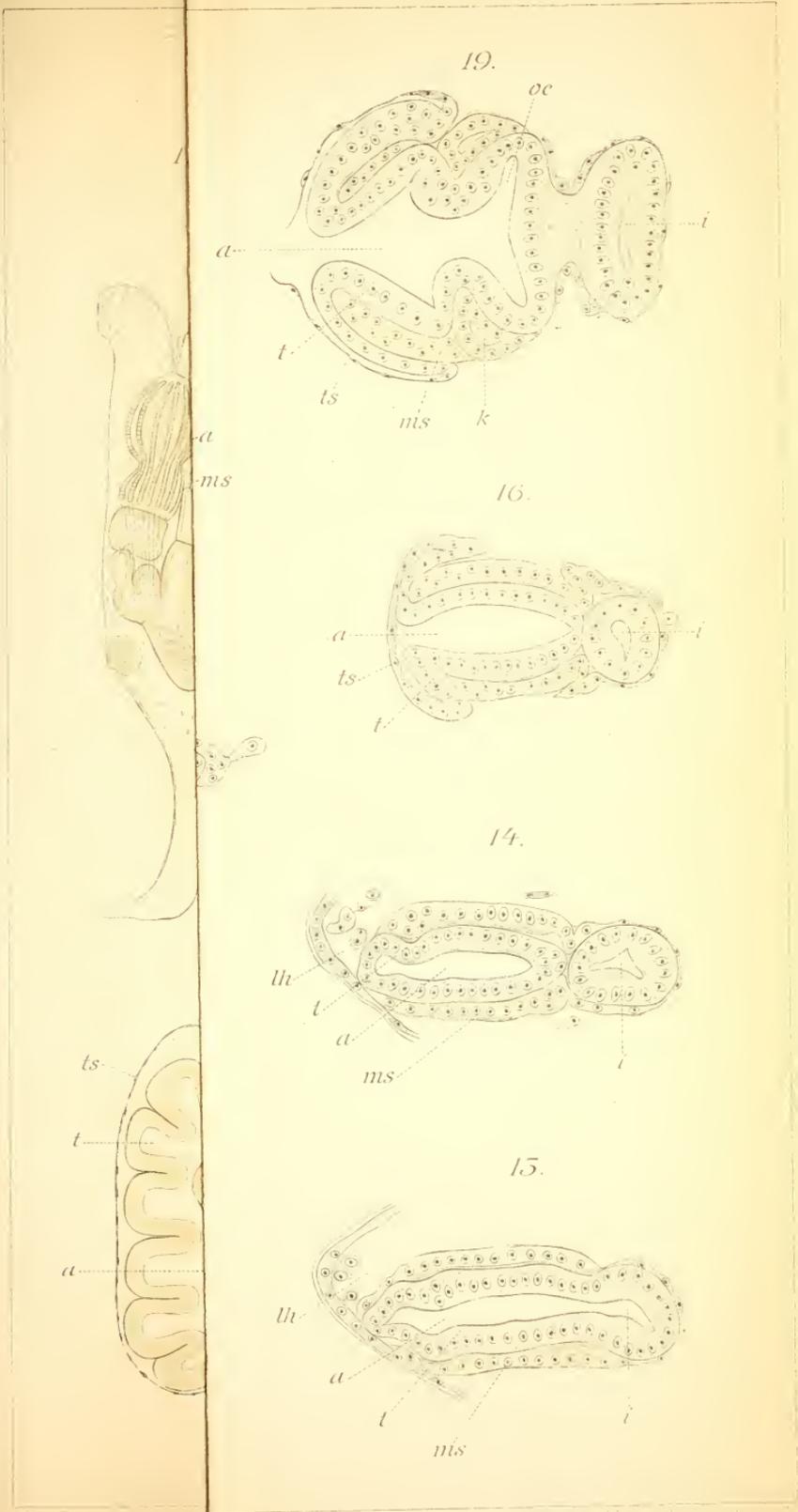
Fig. 16. Schnitt durch die Mitte einer nur wenig jüngeren Knospe als die in Fig. 3 abgebildete. Bildung der Tentakeln im Atrium und der Tentakelscheide. In dieser und in den nachfolgenden Abbildungen ist die ektodermale Leibeswand der Knospe nicht eingezeichnet.

Fig. 17. Schnitt durch das äußerste Ende der Analregion einer nur wenig älteren Knospe wie die in Fig. 3 abgebildete. Der Schnitt trifft die beiden Körperhälften nicht genau in gleicher Höhe. Auf der einen Seite sind die drei Analtentakel in ihrer Mitte, auf der anderen an ihrer Basis durchschnitten.

Fig. 18. Querschnitt durch die Verbindungsstelle von Atrium und Darmkanal aus derselben Schnittserie.

Fig. 19. Schnitt durch eine ältere Knospe.







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [50](#)

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

Artikel/Article: [Bemerkungen zur Knospentwicklung der Bryozoen. 560-599](#)