

Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen marinen ectoprocten Bryozoen.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Rostock)

Von

Otto Römer,

Kreistierarzt in Wolfenbüttel.

Mit Tafel XX und XXI.

Die ersten genaueren Untersuchungen über den feineren Bau und die Entwicklung der Bryozoen reichen nicht weit über drei Jahrzehnte zurück und wurden in erster Linie von NITSCHÉ (1) ausgeführt. Viele Angaben dieses Forschers konnten von späteren Autoren ganz oder teilweise bestätigt werden, andre freilich wurden als irrtümlich erkannt oder gelten bis auf den heutigen Tag noch nicht als vollkommen befriedigend aufgeklärt oder kontrovers. Zu diesen letzteren Fragen darf man noch immer die nach den Knospungsvorgängen der Bryozoen zählen. Zwar schien es, daß durch die Untersuchungen SEELIGERS (2) der Prozeß in einwandfreier Weise klargestellt sei, allein da die letzten Publikationen CALVETS (3) einen abweichenden Standpunkt vertreten, schien eine Nachprüfung wünschenswert zu sein.

Als ungenügend erforscht müssen die Vorgänge der Rückbildung der Polypide und deren oft periodisch eintretende Regeneration angesehen werden. Für die entoprocte *Pedicellina* hat zwar SEELIGER (4) eine eingehende Darstellung gegeben von der immer wieder erfolgenden Neubildung des Köpfchens aus dem oberen Stielabschnitt, aber für die Ectoprocten fehlt es bislang an einer zuverlässigen Schilderung der Regenerationsvorgänge. Ich habe daher auf Anregung von Herrn Prof. Dr. SEELIGER alle diese Fragen einer eingehenden Prüfung unterzogen, deren Ergebnisse ich hier mitteile.

Das reichliche und sehr gut konservierte Material wurde mir vom Herrn Prof. Dr. SEELIGER, der dasselbe teils selbst gesammelt und konserviert, teils aus der Zoologischen Station zu Neapel zugeschickt erhalten hatte, in der lebenswürdigsten Weise zur Verfügung gestellt. Ich benutze gleich an dieser Stelle die Gelegenheit,

meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. SEELIGER, den herzlichsten Dank auszusprechen für die gütige Überlassung des Materials und der Literatur, sowie für die lebenswürdige Anteilnahme an meiner Arbeit und für die freundliche Unterstützung, die er mir bei der Ausführung dieser meiner Arbeit hat zuteil werden lassen.

Auch Herrn Prof. Dr. WILL bin ich für das der Arbeit entgegengebrachte Interesse zu herzlichem Dank verpflichtet.

Meine Untersuchungen erstrecken sich, insoweit ich sie hier veröffentliche, auf *Aleyonidium Mytili* und *Bugula avicularia*.

Aleyonidium Mytili kommt in der Ostsee vor Warnemünde nicht gerade selten vor. Die Stücke dieser Species bilden halbdurchsichtige, weißlichgelbe, immer nur mäßig dicke, scheibenförmige Überzüge auf Laminarien, Fucaceen und Muscheln. Die Größe und Form der Zoöcien variiert häufig; meist ist die Form die eines hexagonalen Prismas. Speziell diese Art eignet sich meines Erachtens für die vorliegenden Untersuchungen ganz besonders, da sie wegen ihrer Größe sehr schöne und deutliche Bilder liefert. Insbesondere lag mir aber daran, die Beobachtungen wenigstens an einer Art in lückenloser Aufeinanderfolge der in Betracht kommenden Stadien genau durchzuführen. Das konservierte Material von *Aleyonidium*, das mir zur Verfügung stand, war reichlich genug, um alle Entwicklungsstadien zu enthalten. Die *Bugula*-Stücke stammten aus Neapel.

An Totalpräparaten, die in schwacher Alaunkarminlösung gefärbt und in Kanadabalsam eingeschlossen worden waren, läßt sich mancherlei Wichtiges feststellen. Zur genaueren Untersuchung ist aber die Anfertigung von Schnittserien unerlässlich. Sie wurden nach den bekannten Methoden hergestellt, und zwar in einer durchschnittlichen Dicke von 5μ . Vor der Einbettung in Paraffin verwendet man am besten das Cedernholzöl; bei vorsichtiger Behandlung lassen sich dann Schrumpfungszustände ziemlich sicher vermeiden.

Als Farbflüssigkeiten wurden außer Alaunkarminlösungen Doppelfärbungen von Hämatoxylin-Orange G. benutzt. Letztere Methode wurde jedoch wenig angewendet, da die Färbung mit Alaunkarmin zumeist schon ausreichende Präparate lieferte.

Sämtliche Zeichnungen sind bei gleicher Tubuslänge mit der Camera lucida auf ein und demselben Zeichentisch entworfen, so daß die bei gleichen Linsensystemen gezeichneten Figuren auch die gleiche Vergrößerung besitzen.

Meine im folgenden mitgeteilten Beobachtungen bespreche ich

in drei Abschnitten. Der erste behandelt die Knospung von *Alcyonidium Mytili*, der zweite die Rückbildung des Polypids und der dritte die Regeneration des Polypids nebst einigen Bemerkungen über die Bildung der Geschlechtszellen.

A. Knospung von *Alcyonidium Mytili*.

Wie ich schon oben kurz erwähnt habe, war es zuerst NITSCHÉ (1) und später CLAPARÈDE (5), die sich mit der Frage nach der Anteilnahme der mütterlichen Keimblätter bei der Knospung der Bryozoen eingehender beschäftigten. Nach CLAPARÈDE soll, wenn die erste Anlage des Zoöciums durch eine Wucherung der Endocyste nach außen zustande gekommen ist, das erste Rudiment des Polypids als eine Wucherung der Endocyste nach innen zu auftreten. Diese Ansicht vertritt auch EHLERS (22). Diese in die Zoöciumhöhle hineinragende solide Zellanhäufung sollte alsdann bald im Innern ein Lumen erhalten und zu einer Blase werden.

NITSCHÉ (1) ist ebenfalls der Ansicht, daß die Knospe aus der Endocyste des Muttertieres hervorgeht. Dieselbe besteht nach diesem Autor aus einem Cylinderepithel, das die Cuticula absondert, und aus Spindelzellen mit Körnchenhaufen.

Das junge Polypid soll zunächst als ein regelloser Haufen von Zellen sich darstellen, der durch eine Wucherung aus dem Ectoderm entstände. Erst nachträglich sollen sich diese Zellen zu zwei deutlich gesonderten Schichten anordnen. Es ist dann ein rundlicher Körper gebildet, der aus einer äußeren einschichtigen Zellschicht besteht, die sich gegen die das Innere erfüllenden Zellen scharf absetzt. Letztere ordnen sich später ebenfalls zu einem Epithel an, legen sich an die äußere Zellschicht und umschließen innen einen kleinen centralen Hohlraum.

Nach CLAPARÈDE wie nach NITSCHÉ verdankt die junge Knospe aber nur der Wucherung der ectodermalen Epithelschicht ihre Entstehung. Daß die Knospe höchstwahrscheinlich mit der Spindelzellenschicht im Zusammenhang steht, wurde von NITSCHÉ angenommen, wengleich sie ihre Entstehung offenbar einer Wucherung der ectodermalen Schicht verdanken sollte.

Eine zweite wesentlich abweichende Ansicht vertritt L. JOLIET (6). Nach diesem Autor bildet sich das gesamte Polypid aus dem sog. Endosark (nach der jetzigen modernen Nomenklatur »Mesoderm«). Diese gesamten Zellen des Endosarks sollen jedoch nach ihm von

dem Ectoderm aus in die Höhle des Zoöciums eingewandert sein. Nach diesem Forscher entsteht im Endosark ein Zellhaufen, der sich in zwei Schichten teile. Aus der äußeren Schicht bilde sich das Mesoderm und der Verdauungstractus; aus der inneren Schicht entwickle sich Atrium und Tentakelbekleidung.

Nach HADDON (7) beteiligen sich Derivate aller drei Keimblätter des Muttertieres am Aufbau der Knospen, und er bestätigt hiermit die von HATSCHKE (14) für die Entoprocten gefundenen Resultate.

Im Jahre 1890 wies nun SEELIGER (2) sowohl für die Ecto- als auch für die Entoprocten an mehreren Arten nach, daß es zwei Keimblätter des Muttertieres seien, die sich am Aufbau der Knospe beteiligen, nämlich Ecto- und Mesoderm. Aus dem ersteren bildet sich die Leibeswand der Knospe sowie durch Einstülpung das Polypid, das sich in die Tentakelscheide, Tentakelwandungen sowie in den Darmkanal differenziert. Das Gewebe im Innern der Tentakelhöhle sowie das Plattenepithel des Verdauungsapparates wird vom Mesoderm gebildet. Derselben Ansicht ist auch DAVENPORT (8).

Diese Ansichten schienen bislang von sämtlichen Autoren anerkannt zu sein, bis im Jahre 1898 L. CALVET (3) in einem kurzen Berichte diese Frage nochmals abhandelte. Nach diesem Autor bildet sich das Polypid aus rein mesenchymatösen Elementen, wie er durch Untersuchungen an verschiedenen Gattungen von Chilostomen und Ctenostomen nachgewiesen haben will. Diese mesenchymatösen Elemente, die im Innern des Zoöciums eingeschlossen liegen, sollen sämtlich aus dem Ectoderm hervorgehen. Nach seiner Ansicht runden sich diese mesenchymatösen Elemente ab und gruppieren sich derart, daß sie einen massiven Zellhaufen bilden. Entweder bleiben nun diese den massiven Haufen bildenden Zellen mit dem Ectoderm noch eine Zeit lang im Zusammenhang oder sie liegen in der Höhle des Zoöciums vollkommen isoliert.

In der centralen Region des Zellhaufens soll sich nun bald ein Auseinanderweichen der einzelnen Elemente bemerkbar machen, während hinzutretende Mesenchymzellen ihn noch immer vergrößern. Ist im Innern eine Höhle entstanden, so nennt CALVET dieses Stadium »das ausgehöhlte Stadium«, während das erste das »massive Stadium« genannt wird. Anfangs ist die Höhle schlecht begrenzt, späterhin nimmt sie eine ovoide Form an, die sich immer mehr in die Länge streckt und scharf begrenzt erscheint. Die Elemente, die sie umgeben, ordnen sich ebenfalls zu einem regelmäßigen Epithel an.

Im schroffen Gegensatz zu SEELIGER und DAVENPORT steht

CALVETS Ansicht insofern, als er behauptet, daß sich das Polypid nie in Form einer Einstülpung des Ectoderms bildet, um das sich allmählich mesenchymatöse Zellen in epithelialer Anordnung bilden. Mit aller Bestimmtheit behauptet er dagegen, daß die sog. massive Form oder der kompakte Zellhaufen das Primäre sei, und daß die diesen Zellhaufen zusammensetzenden Zellen mesenchymatöser Natur seien.

Die Bildung des sog. ausgehöhlten Stadiums sei sekundärer Natur. Bei eingehender Betrachtung dieser von CALVET behaupteten Ansicht sowie der von JOLIET, kommt man zu dem Resultat, daß beide Behauptungen im wesentlichen übereinstimmen.

Nach diesem kürzeren Berichte CALVETS hat LADEWIG (9) im Jahre 1899 im hiesigen Zoolog. Institut an mehreren ectoprocten Bryozoen, speciell aber bei *Bugula avicularia*, auf das deutlichste nachgewiesen, daß das Ectoderm infolge fortgesetzter Zellteilung sich verdickt und sich alsdann bald darauf eine Einstülpung bemerkbar macht; die junge Polypidanlage entsteht als eine solide Einwucherung des ectodermalen Epithels.

Auf diesem Stadium befinden sich, dem Ectoderm unmittelbar angelagert, eine Anzahl Mesenchymzellen, die ohne Verbindung sind. Nach LADEWIG gehen diese mesenchymatösen Elemente niemals aus dem Ectoderm hervor, sondern entstammen dem Mesoderm, das im Innern des Zoöciums liegt. Niemals hat er Zellen gesehen, die aus dem Epithelverbande der Einstülpungszone herauswandern. Auf späteren Stadien legen sich diese Mesodermzellen in epithelialer Lage direkt an das Ectoderm und helfen die junge Polypidknospe bilden.

Im Jahre 1900 erschien nun CALVETS (10) ausführliche Arbeit, in der er die gesamten Ansichten von HADDON, NITSCHKE, SEELIGER und DAVENPORT zu widerlegen sucht. Die Abhandlung von LADEWIG ist in seiner Arbeit nicht erwähnt. CALVET behauptet, daß er Stadien, wie sie SEELIGER auf Tafel XXVI in den Fig. 3 und 6 abgebildet hat, bei *Bugula avicularia*, die CALVET ebenfalls genau untersucht hat, auch sehr häufig gefunden habe, jedoch nie Stadien, wie sie in den Fig. 7—18 dargestellt sind. Aus diesen letzteren geht deutlich hervor, daß die junge Polypidknospe sich als ectodermale Einstülpung darstellt, der sich Mesodermzellen anlagern.

Eine nochmalige erneute Prüfung dieser Verhältnisse war daher bei den verschieden herrschenden Ansichten, wie sie speziell von CALVET behauptet sind, sehr wünschenswert.

Im folgenden möchte ich nun die Ergebnisse meiner stattgehabten Untersuchungen näher darlegen.

Als Untersuchungsobjekt diente mir, wie ich schon oben kurz erwähnte, *Alcyonidium Mytili*.

Ich habe in den Fig. 1 und 2 eine Flächenansicht aus einem Totalpräparat von *Alcyonidium* gegeben, die die ersten Polypid-Knospenanlagen näher veranschaulichen. Erst nachdem eine Knospe sich in der Weise gebildet hat, daß sich das zuerst stark in die Länge gewachsene Vorderende eines Mutterzoöciums durch Bildung einer Querwand abschnürt, entsteht in ihr das sog. Polypid.

Die Höhle des neugebildeten Tochterzoöciums wird an den Wänden ausgekleidet vom Ectoderm, über dem die Cuticula liegt. In der Höhle selbst befinden sich in großer Anzahl mesenchymatöse Elemente. Einige befinden sich zerstreut nahe am Ectoderm, andre wieder einzeln oder durch feine Stränge verbunden oder auch in Häufchen vereinigt mitten im Zoöcium liegend. Einen epithelialen Verband von Mesodermzellen habe ich nicht beobachten können. In einigen Fällen fanden sich jedoch Mesodermzellen in den Tochterzoöcien, in geringer Entfernung vom Ectoderm, und hier bildeten sie eine unvollständig geschlossene, keineswegs aber einen typischen epithelialen Charakter tragende Schicht.

Die Gestalt dieser Zellen ist eine sehr wechselnde. Neben spindelförmigen Elementen habe ich rundliche mit deutlichen Kernen nachweisen können. Umgeben sind sämtliche Zellkerne von einem kleinen Hofe protoplasmatischer Grundsubstanz, die unregelmäßige Ausläufer nach den verschiedensten Seiten hin ausschickt.

Die erste Polypidanlage findet man fast immer in der Mitte der Oberseite des Zoöciums in Form von stark angehäuften Zellmaterial.

Während diese Zellen, wie auf den folgenden Schnittpräparaten näher gezeigt wird, ein deutliches kubisches, bzw. cylinderförmiges Epithel besitzen, und hierdurch eine beträchtliche Verdickung des äußeren Keimblattes bedingen, bilden die diese Zellgruppe umgebenden Elemente des Ectoderms ein flaches Epithel. Deutlicher ist dies in der Fig. 3 auf Querschnitten zu sehen. Man beobachtet hier im Ectoderm deutlich cylinderförmige Zellen, die fein granuliert sind und auf dem Ruhestadium einen großen, bläschenförmigen Kern nebst dem so charakteristischen Kernkörperchen enthalten.

Über dem Ectoderm befindet sich die stark entwickelte Cuticula, an der ich nach außen zu eine doppelt konturierte Grenzschicht, sonst aber keine Struktur nachweisen konnte. An dem niedrigen ectodermalen Epithel wie auch an der Verdickungsstelle sieht man auf dem Querschnitt mehrere mesenchymatöse Zellen. Die Gestalt

und Größe dieser Zellen ist eine ganz verschiedene. Einige sind größer und deutlich mit amöboiden Fortsätzen versehen, andre sind wieder spindelförmig gestaltet oder erscheinen mehr oder weniger abgerundet. Bei *Alcyonidium Mytili* habe ich nun mit aller Bestimmtheit auf das deutlichste konstatieren können, daß einige dieser Mesenchymzellen dem ectodermalen Epithel entstammen und sich neben schon vorhandenen, vom Mutterzoöcium übergegangenen, Mesenchymzellen in der Höhle des jungen Zoöciums vorfinden. Man beobachtet bei einigen Zellen, wie ihre Körper zum Teil noch in dem Verbande des Ectoderms stecken, zum andern Teil bereits in die primäre Leibeshöhle übergetreten sind. An solchen Stellen, wo ein Austritt von ectodermalen Elementen nach dem Innern des Zoöciums zu stattfindet, ist die ectodermale Grenze natürlich keine scharfe, während im übrigen letztere stets deutlich und scharf ausgeprägt ist. Ich habe dies stets so gefunden, und in den Fig. 3—5 dargestellt. LADEWIG will bei *Bugula avicularia* dies nie beobachtet haben, während SEELIGER in seiner Arbeit über die Knospung bei den entoprocten Bryozoen erwähnt, daß er es nicht für unmöglich erachte, daß während des Knospungsprozesses aus dem Ectoderm einzelne Zellen in die Leibeshöhle auswandern, um die Mesenchymelemente zu vermehren. Von einem direkten Austreten dieser Zellen hat SEELIGER sich infolge der außerordentlichen Kleinheit der Elemente mit den ihm zu Gebote stehenden optischen Hilfsmitteln nicht direkt überzeugen können. Bei den Ectoprocten konnte SEELIGER dies nicht beobachten.

In den Fig. 4 und 5 sind die nächstfolgenden Stadien veranschaulicht. Die Verdickung des Ectoderms nimmt immer mehr zu, so daß die Zellen jetzt eine hochcylinderförmige Gestalt angenommen haben. In der Fig. 5 sehen wir bereits, wie die mesenchymatösen Elemente sich im epithelialen Verbande dem Ectoderm scharf angelegt haben. An der Mesenchymschicht sieht man eine abgerundete, mit amöboiden Fortsätzen versehene Zelle in die primäre Leibeshöhle frei hineinragen. In der folgenden Fig. 6 erkennt man deutlich zum ersten Male die beginnende Einstülpung. Diese Figur entstammt einer ganz jungen Knospenanlage und ist auf drei Schnitten sichtbar; sie bildet den zweiten Schnitt dieser Serie.

Es ist hier schon ganz deutlich ein Lumen, wenn auch nur ein schmales schlitzförmiges, zu erkennen. Die Einwucherung des Ectoderms ist jedenfalls ganz unverkennbar; auf dieser Abbildung sieht man schon, wie eine schmale protoplasmatische Brücke über das

Lumen hinwegzieht. Auf den Querschnitten, denen die Fig. 6—12 entstammen, konnte ich mehrere in Teilung begriffene Kerne neben ruhenden beobachten. Ferner findet man einige Zellen gewissermaßen eingekeilt zwischen den übrigen, die sämtlich mit deutlichen Kernen nebst Kernkörperchen und mit reichlichem Protoplasma versehen sind. Es dürfte dies auf ein lebhaftes Wachstum in dieser Region zurückzuführen sein.

Die Cuticula ist überall stark entwickelt und prägt sich deutlich aus. Das Lumen der Polypidanlage ist an der oberen Seite nicht direkt und ausschließlich von der Cuticula begrenzt, wie ich bereits bei Fig. 6 erwähnte. Denn während die Ectodermverdickung sich in die Tiefe einsenkte und zu einer Grube sich umgestaltete, schloß sich der obere Rand der Einsenkung dadurch, daß die Ectodermzellen von den Seiten her sich über die Einstülpungsstelle hinwegschoben. Dieser Verschluß der Polypidhöhle durch das Ectoderm erfolgt anfangs über weite Strecken lediglich durch eine protoplasmatische Brücke, die gleichmäßig fein gekörnt erscheint und zunächst noch keine Kern ϕ führt (Fig. 6—9). Es dehnen sich also zunächst die Zellkörper der ectodermalen Randzellen aus, um die eingesenkte Schicht zu überdecken, und erst später treten in die vorgeschobene Plasmabrücke die Zellkerne hinüber.

Auf allen diesen Stadien zeigt das Mesoderm im Bereiche der neuen Polypidanlage bereits einen vollkommen geschlossenen epithelialen Charakter.

Die Zellen an der oberen Randpartie der Polypidanlage werden bald höher, cylinderförmig, und sind stark granuliert. An manchen Stellen beobachtet man aber keine deutlichen Zellgrenzen zwischen den zahlreichen Kernen, ein Zeichen, daß hier eine lebhafte Zellproliferation vor sich geht.

Es kommt zu neuen Kernteilungen, bevor noch die zugehörigen Zelleiber gesondert sind.

Während auf den zuletzt beschriebenen Fig. 6—9 in dem protoplasmatischen Saume, der sich über die Polypidhöhle gebildet hatte, keine Kerne und deutliche Zellgrenzen bemerkbar sind, so sieht man auf dem in Fig. 10 dargestellten Stadium größere und kleinere Kerne in die über die Einstülpungsöffnung hinwegziehende Protoplasma-
brücke hinübertreten, während Zellgrenzen noch fehlen. Dies Auftreten von Kernen geschieht von einer Seite her, und zwar im gegebenen Falle von rechts. Die Zellproliferation in der Polypideinstülpung prägt sich auf diesem Stadium sehr deutlich aus, denn

viele Zellen enthalten mehrere Kerne, andre wieder deutliche Kern-
teilungsfingern. Auf diesem Stadium ist die Polypideinstülpung fast
vollkommen zu einer Blase geschlossen.

Die Mesodermzellen, die einen deutlichen epithelialen Verband
um das eingestülpte Polypid bilden, sind auch in lebhafter Teilung
begriffen. An einigen Stellen sieht man deutliche Kernteilung; an
andern beobachtet man auch, wie mesenchymatöse Elemente aus dem
epithelialen Verbands teils auszutreten im Begriff sind, teils bereits
ausgetreten sind.

Das in Fig. 11 wiedergegebene Stadium stellt ein etwas weiter
vorgeschrirtenes dar. Es sind hier deutliche Zellgrenzen im oberen
Bereich der Polypidanlage und in der ectodermalen Deckplatte zu
erkennen. Die Zellen sind allerdings hier noch flach, jedoch deut-
lich gegeneinander abgesetzt und mit deutlichen Kernen und Kern-
körperchen versehen. Die junge Knospe ist aber stets mit dem
Ectoderm verwachsen, und letzteres wird jetzt dargestellt von einem
über der ganzen Knospe hinwegziehenden, einschichtigen, proto-
plasmatischen Saum, in dessen Mitte ein großer Kern mit Nucleolus
zu erkennen ist. Die Polypidanlage selbst ist jetzt vollkommen zu
einer Blase geschlossen.

In Fig. 12 habe ich eine Knospe wiedergegeben, die auf ziem-
lich der gleichen Stufe steht, wie die eben erwähnte. Nur die Zellen
an der ursprünglichen Einstülpungsstelle sind nicht mehr flach, son-
dern haben eine hohe cylindrische Gestalt angenommen und gleichen
im wesentlichen schon fast vollkommen denen, die an der Basis der
Polypidanlage gelegen sind. Auch das Ectoderm hat insofern sich
weiter entwickelt, als jetzt überall deutliche Kerne und Zellgrenzen
in ihm sichtbar sind.

Unter den einen epithelialen Verband bildenden Mesenchymzellen
sieht man gelegentlich indirekte Teilungen. Einigen Zellen scheint
der Kern auf dem Durchschnitt zu fehlen; es sind dies spindel-
förmige Elemente, welche durch den feinen Querschnitt oberhalb
oder unterhalb des Kernes getroffen sind. Auf den beiden zuletzt
erwähnten Schnitten erscheint bereits das Polypid als vollkommen
geschlossene Blase, die aber stets dem Ectoderm vollkommen dicht
anliegt.

Bei den Entwicklungsvorgängen von *Alcyonidium Mytili* habe
ich im wesentlichen dieselben Erscheinungen konstatieren können,
wie sie von SEELIGER, DAVENPORT und LADEWIG bereits früher be-
schrieben wurden. Nur habe ich auf das deutlichste nachweisen

können, daß Ectodermzellen an der Bildung der Mesodermbildung sich beteiligen. Ferner ist die Einstülpung des jungen Polypids insofern bei *Aleyonidium* etwas anders gestaltet als bei *Bugula*, als die Öffnung bei letzterer Species einen feinen Kanal darstellt. Bei *Aleyonidium* haben wir dagegen eine verhältnismäßig große Höhle, die nach der Cuticula zu bald durch einen Plasmasaum, bzw. späterhin durch eine Zellplatte abgeschlossen wird. Auf keinem Stadium habe ich jedoch eine Bildung beobachten können, die ich als einen offenen Blastoporus bezeichnen könnte. Das junge Polypid stellt sich nun als eine solide Einstülpung oder Einwucherung des Ectoderms dar, um die sich mesenchymatöse Elemente anlagern. Letztere stammen nach meinen Beobachtungen teils von den Mesenchymzellen des Mutterzoöciums, teils von proliferierten Ectodermzellen des Tochterzoöciums.

SEELIGER will es nicht in Abrede stellen bei Entoprocten, daß auch von dem Ectoderm des Tochterzoöciums Mesenchymzellen gebildet werden, während er, wie auch LADEWIG, dies bei Ectoprocten nicht beobachten konnte. Bei *Aleyonidium Mytili* habe ich dies auf das deutlichste beobachten können, wie ich bereits oben geschildert habe. Eine Anteilnahme des aus dem Mutterzoöcium übergetretenen mesenchymatösen Gewebes ist bei der Bildung des jungen Polypids auf keinen Fall zu bestreiten, wie ja bereits von SEELIGER, DAVENPORT und LADEWIG auf das deutlichste bewiesen ist. Nach der von dem französischen Forscher L. CALVET gegebenen Darstellung soll sich dagegen das junge Polypid aus einem mesenchymatösen Zellhaufen im Innern des Zoöciums entwickeln, der hervorgeht aus der Proliferation von ectodermalen Epithelzellen. Aus diesem sog. massiven Zellhaufen soll sich nach ihm sehr schnell sekundär durch celluläres Auseinanderweichen in der centralen Region eine Höhle bilden (sog. ausgehöhltes Stadium). Die centrale Höhle soll alsdann eine ovoide Form annehmen, die sich allmählich verlängert und gut begrenzt ist. Die umgebenden Elemente sollen sich ebenfalls abgrenzen, so daß jetzt eine deutliche zweischichtige Blase vorhanden ist.

Was zunächst die Behauptung CALVETS anlangt, daß vom Ectoderm Mesenchymzellen gebildet werden, so stimmt dies mit meinen Beobachtungen vollkommen überein. Nach den Entwicklungsvorgängen, wie sie CALVET schildert, bildet sich das junge Polypid aber einzig und allein aus mesenchymatösen Elementen in Form eines massiven Haufens. Wie aus meinen Zeichnungen 3—5 deutlich zu

erschen ist, so tritt allerdings das Polypid als massiver Zellhaufen anfangs auf, der jedoch niemals im Innern des Zoöciums liegt, sondern stets das verdickte Ectoderm darstellt. Auch daß sich sekundär erst eine Höhle bemerkbar macht, dürfte zur Genüge aus meiner gegebenen Schilderung hervorgehen. Erst nachdem das ectodermale Epithel eine hochcylindrische Form angenommen hat, bildet sich eine solide Einwucherung aus, und erst nach und nach entsteht hieraus ein vollkommen zweischichtiges Stadium, das im Innern ein deutliches Lumen erkennen läßt. Die äußere Schicht, die sich epithelartig anlagert, besteht aus Mesodermzellen.

Die Auffassung, die CALVET vertritt, daß auch der sog. massive Zellhaufen nur von mesenchymatösen Zellen herrühren sollte, dürfte wohl auf schiefe Schnittrichtung, die durch das junge Polypid gelegt ist, zurückzuführen sein, denn eine andre Erklärung ist fast gar nicht denkbar.

Das fast kugelförmige junge Polypid steht mit dem Ectoderm nicht mit allen Teilen seiner nach außen zu gelegenen Wand in unmittelbarem Zusammenhange. Die ersten und letzten Schnitte geben in derartigen Fällen, speziell wenn der Schnitt etwas schief ausfällt, dieselben Bilder, wie sie CALVET auf Tafel V, Fig. 5, 7, 8 und 9 abgebildet hat, während die mittleren Schnitte den Zusammenhang mit dem Ectoderm zeigen.

Am deutlichsten ist die ectodermale Natur des jungen Polypids auf den jüngsten Stadien zu erkennen, von denen CALVET anscheinend nichts gesehen und auch nichts abgebildet hat, denn die Stadien, die CALVET als die jüngsten, als sog. massive Form bezeichnet, müssen entschieden älteren Stadien entstammen.

Im übrigen ist aber, rein theoretisch genommen, der Unterschied in CALVETS und SEELIGERS Befunden nicht so bedeutend, als es auf den ersten Anblick scheinen möchte. Denn da CALVET die dem Ectoderm anliegenden Mesenchymzellen einerseits vom äußeren Blatt entstehen läßt und andererseits sofort das Polypid bilden läßt, so baut sich dies doch auch aus solchen Zellen auf, die in letzter Instanz dem Ectoderm zugehörten. Würde CALVET, und dagegen ließe sich kaum viel einwenden, die subepithelialen, dem äußeren Leibeseithel entstammenden Zellen nicht »Mesoderm« nennen, sondern als tiefere Ectodermischieht bezeichnen, so würde fast der ganze Gegensatz in den Befunden darauf hinauslaufen, daß die innere Polypidschicht in dem einen Fall aus den oberen, im andern aus den tieferen Ectodermzellen entsteht. Sollte der von CALVET beschriebene Vorgang sich

in der Tat finden, so müßte man ihn als einen cenogenetisch veränderten bezeichnen.

Um das Resultat meiner bisherigen Untersuchung zusammenzufassen, so komme ich zu dem Schluß, ebenso wie SEELIGER, DAVENPORT und LADEWIG, daß bei der Bildung der Polypidknospe das Ectoderm und Mesoderm des Zoöciums sich beteiligen. Die mesodermalen Elemente des Tochterzoöciums stammen von den Mesenchymzellen des Mutterzoöciums sowie von proliferierten Zellen des Ectoderms des Tochterzoöciums.

B. Die Rückbildung des Polypids.

Schon von den älteren Beobachtern, die sich mit den marinen Bryozoen beschäftigten, wurde festgestellt, daß fast in allen Stöcken viele Zoöcien, und zwar sind dies in der Regel die ältesten, des Polypids entbehren. Meistens wurden diese Individuen als abgestorbene bezeichnet. Aber schon der schwedische Forscher SMITT (11), der sich als einer der ersten eingehender mit dem Bryozoenstamm beschäftigte, nahm an, daß trotz der sog. abgestorbenen Wohnzellen ein verborgenes Leben weiterbestehe, da diese Zoöcien durch Knospung ein neues Polypid in sich erzeugen könnten. Die wahren Einzeltiere sind nach diesem Forscher die Zoöcien selbst, die mit und ohne Polypid existieren können.

SMITT nimmt an, daß ein Zerfall des Nahrungsschlauches in eine unorganisierte leblose Masse stattfindet und diese im Innern des Zoöciums zunächst liegen bleibt. Er bezeichnet diese Massen, die aus runden oder ovalen braunen Körperchen zu bestehen scheinen und herühren sollten aus den früheren Leberzellen des Nahrungsschlauches, als »groddkapslar« oder »Keimkapseln«. Nach seiner Ansicht sollen nun aus diesen Keimkapseln die keimenden jungen Polypide des betreffenden Zoöciums neu entstehen. In welcher Weise dies geschehen soll, darüber läßt er sich nicht deutlich aus; er vermutet, daß eine Polypidknospe aus der Keimkapsel hervorgehe und sich neben letzterer anhefte. Aufgefallen ist ihm jedoch schon, daß in manchen Zoöcien sich Polypidknospen ohne Keimkapseln vorfinden und auch ferner, daß zuweilen mehrere Keimkapseln in nur einem Zoöcium vorhanden waren. Nach seiner Ansicht kann daher eine Neubildung von Polypiden in älteren Zoöcien sowohl mit wie auch ohne Keimkapseln auftreten. Eine weitere Funktion der Keimkapseln besteht nach SMITT noch darin, daß sie Eier in ihrem Innern erzeugen können.

Wesentlich anderer Ansicht ist CLAPARÈDE (5), der auf diese Vorgänge hin genau *Bugula avicularia*, *Scrupocellaria scruposa* untersucht hat. Nach seinem Dafürhalten sind die sog. neuerzeugten Polypide, wie sie SMITT beobachtet hat, keine neugebildeten, sondern im Gegenteil in der Rückbildung begriffene Nahrungsschläuche. Zoöcien mit zerfallenen Polypiden, wie sie SMITT angenommen hat, hat er sehr selten auffinden können, obgleich terminale Zoöcien mit Nahrungsschläuchen sich durch Endknospung immerfort erzeugen können. Nach CLAPARÈDES Ansicht haben sich die früheren Beobachter dadurch täuschen lassen, daß die sich rückbildenden Polypide dieselben Stadien durchlaufen wie die im Entstehen begriffenen Knospen. Nur geschieht dies in umgekehrter Reihenfolge und mit dem Unterschiede, daß die in Bildung begriffenen Polypide sich in einem unfertigen Zoöcium befinden, während die in Degeneration befindlichen in einem ausgebildeten vorhanden sind. Wenn sich ein Polypid zurückbilden will, so zieht sich dasselbe nach Angabe CLAPARÈDES zunächst in die Höhle des Zoöciums zurück und wird kleiner. Zuerst tritt eine Atrophie des Darmes ein, der stärker in Mitleidenschaft gezogen wird wie die Tentakel. Auf einem derartigen Stadium gleicht das rückgebildete sehr den entsprechenden Stadien der Knospe. Die Atrophie der Polypide geht unter dem Bilde einer langsamen graduellen Verkleinerung vor sich, und zwar in der Regel mit dem Auftreten des sog. braunen Körpers neben dem Darmkanal. Die ersten Anfänge des braunen Körpers hat CLAPARÈDE nicht feststellen können; an eine Abschnürung der sog. Leberzellen glaubt er nicht. Seines Erachtens sind es Ansammlungen eines Secrets, das sich mit einer Membran umgibt. Der Inhalt ist granulös, aber nicht zellig. Er hält sie für den Rückstand des atrophierten Polypids, niemals aber für den Bildungsherd neuer Polypide.

Einige Nahrungsschläuche verschwinden ohne dunkle Körper zu bilden. Da, wo sie auftreten, bleiben sie in den Zoöcien für immer oder für sehr lange Zeit liegen.

SMITTS Ansicht über die Erzeugung von Eiern in den Keimkapseln pflichtet CLAPARÈDE nicht bei. Außer dem Nahrungsschlauch und Tentakelkranz fallen auch die mit diesem Apparat zusammenhängenden Muskeln der Atrophie anheim. Da, wo die Zoöcien sehr weich sind, schließt sich die Zoöciumöffnung durch einfaches Zusammenklappen.

NITSCH (1) bestätigt die Art und Weise der Rückbildung der Polypide, wie sie von CLAPARÈDE beschrieben ist; nur bestreitet er,

daß die braunen Körper Ansammlungen eines Secrets sind. NITSCHKE hat auf das deutlichste nachweisen können, daß in den dunklen oder braunen Körpern Reste der zuletzt von den Polypiden aufgenommenen Nahrung enthalten waren. Er ist daher der Ansicht, daß die braunen Körper Zerfallsprodukte der Polypide sind. Der größere Teil der Zerfallsprodukte soll sich encystieren. Auch NITSCHKE hat bei *Flustra membranacea* konstatieren können, daß man nur sehr selten Polypide findet, die im Zerfall begriffen sind, während er sehr häufig junge Polypidknospen und braune Körper vorfand. Er zieht hieraus den Schluß, daß der Zerfall sehr schnell vor sich geht, nicht aber, daß er nicht stattfindet, wie CLAPARÈDE annimmt.

Sehr eingehend hat sich EHLERS (22) mit der Degeneration von *Hypophorella expansa* beschäftigt. Bei dieser Form sah er auch sehr viele Nährtiere an einem Stocke absterben und ihre Leiber zerfallen. Wiederholt sind EHLERS die Fälle vorgekommen, daß er verletzte Tiere, welche noch eine Zeitlang am Leben blieben und dann abstarben, beobachten konnte, Tiere, bei denen im ausgedehnten Zustande der Musculus retractor durchrissen war und die nun mit ausgestreckter, nicht mehr einziehbarer Tentakelkrone einige Tage am Leben blieben. Trat der Tod ein, der sich durch ein Aufhören der Muskel- und Flimmerbewegung kundgab, so zerfielen die einzelnen Organe an den Orten, an welchen sie lagen, und bildeten einen Detritus.

Fast immer erschienen sofort zahlreiche Infusorien, die im Innern der Leibeshöhle die zerfallenden Körperteile auffraßen und dadurch, daß sie die dem Zerfall am längsten widerstehenden braunen Secretkörner aus den Zellen der Darmwand in sich aufnahmen, ein sehr charakteristisches Aussehen erhielten. Binnen kurzem waren dann alle Reste der Eingeweide verschwunden und es blieb allein die cuticulare Schicht der Körperwand längere Zeit an dem Wohnsitze des Tieres liegen.

Nach KOHLWEY (23) ist der untätige Darm der ruhenden Einzeltiere bei *Halodactylus Diaphanus* (Farre) ein kugeliges, runder Körper, der von einer zelligen Haut umschlossen ist.

An der inneren Wand befinden sich braune, kugelförmige Massen, oft einzeln abgegrenzt, oft aber zu einer großen Kugel zusammengeballt, die den Gebilden gleichen, welche in dem Hintermagen der geschlechtsreifen Einzeltiere als Leberzellen gedeutet wurden.

Gerade wie VAN BENEDEN und HARTMANN, so hat auch KOHLWEY in den sog. braunen Körperchen weiße Kügelchen gefunden.

Zuweilen war ein sog. brauner Körper ganz mit weißen Kügelchen angefüllt, die braunen Kügelchen aber nicht vorhanden.

In andern Fällen waren Übergänge von den braunen Körpern mit braunen Kügelchen zu diesen mit ausschließlich weißen vorhanden. Waren neben den weißen Kügelchen auch braune vorhanden, so waren diese in den peripheren, die weißen in den centralen Teilen des braunen Körpers. Die weißen waren zuweilen in rotierender Bewegung.

Nach KOHLWEY lösen sich Oesophagus mit den Tentakeln einerseits und der Enddarm andererseits aus ihrem Zusammenhange mit dem Mitteldarm auf. Letzterer bleibt als brauner Körper erhalten, während die beiden andern genannten Teile in körnige Massen zerfallen.

Bei entoprocten Bryozoen, speciell bei *Pedicellina*, haben BARROIS (12), SALENSKY (13) und HARMER (15) die Degeneration der Köpfechen sowie die Regeneration beobachtet. Eingehende Untersuchungen hat SEELIGER (4) im Jahre 1889 hierüber ebenfalls bei *Pedicellina* angestellt. Er beobachtete bei *Pedicellina*-Stöcken, die in Kelleraquarien aufbewahrt waren, nach einigen Tagen, daß eine große Anzahl von Köpfechen einen in der Rückbildung begriffenen Tentakelapparat besaßen. Gleichzeitig konnte er konstatieren, daß sich eine neue Anlage zu einem Polypid bildet, die vollkommen unabhängig vom Köpfechen war.

Von den neueren Autoren ist es L. CALVET (10), der sich mit der Degeneration von marinen Bryozoen beschäftigt hat.

Meine eignen Untersuchungen erstrecken sich auf *Bugula avicularia* und auf *Alcyonidium Mytili*. Die Degeneration habe ich bei *Bugula* sowohl an Totalpräparaten wie an Schnitten untersucht; bei *Alcyonidium* nur an Schnitten.

Wie schon von den ältesten Autoren beobachtet wurde, so ist das Polypid kein dauerndes Organ des Zoöciums, von welchem es erzeugt wird. Seine Lebensdauer schließt daher in der Regel nicht erst mit der des Zoöciums ab.

Bei Betrachtung von *Bugula*-Stöcken konnte ich stets auf das deutlichste beobachten, daß nur die obersten, nahe der Spitze gelegenen, Zoöcien vollkommen ausgebildete Polypide besaßen. In der Regel konnte ich nie mehr wie 5—6 von diesen zählen; meistens waren deren nur 3—4 vorhanden. Die benachbart, aber etwas tiefer gelegenen Zoöcien enthalten nur wenige in Rückbildung begriffene Polypide nebst ziemlich zahlreichen regenerierten.

Die noch weiter nach unten zu gelegenen enthalten nur die sog. braunen Körper ohne jede Andeutung von regenerierten Polypiden.

Diese Anordnung findet sich allerdings nicht ausnahmslos in allen Stöcken in typischer Weise ausgeprägt, sondern zuweilen treten auch mehr oder minder weitgehende und auffallende Störungen auf.

Was die eigentliche Rückbildung oder Degeneration der Polypide selbst anbetrifft, so geht dieselbe in der Weise vor sich, daß die Tentakelscheide einreißt und sich in Falten legt. Das obere Ende der Tentakelscheide wird zu einem dünnen Strang; an dem unteren Ende sind die Strukturverhältnisse noch gut erkennbar. Das Polypid selbst wird vermittels des großen Retractors weit nach unten in die zoöciale Höhle zurückgezogen. Ferner kann man auf das deutlichste an mit Alaunkarmin gefärbten Präparaten konstatieren, daß speziell der Blindsack des Magens sowie letzterer auch selbst sich nicht mehr so intensiv gefärbt haben, wie die übrigen Organe des Polypids. Während letztere eine intensiv rote Färbung zeigen, so sind erstere mehr rotbraun bis gelbbraun gefärbt. Die Ursache dieses Verhaltens ist darin zu suchen, daß in den in die Rückbildung eingetretenen Geweben die protoplasmatische Substanz in gröbere und feinere Körnchen zerfällt, die die Farbstoffe nur sehr schwer annehmen. Desgleichen sieht man, wie ich dies in Fig. 13 zu veranschaulichen versucht habe, daß sich auch ein Zerfall der Wandungen des Blindsackes in die einzelnen ihn zusammensetzenden Zellen einleitet. Der äußere Kontur dieses Darmabschnittes wird immer undeutlicher, und eine große Anzahl von Zellen befindet sich schon im Innern des Blindsackes selbst. Erst etwas später greifen die Rückbildungsvorgänge auch auf die benachbarten Teile des Darmtractus hinüber, und daraus ergibt sich, daß die Degeneration den eigentlichen Verdauungsapparat stärker betrifft als die Tentakelkrone, so daß das frühere Polypid zu einem sackartigen Gebilde reduziert wird, in welchem am deutlichsten noch die Tentakel und die Muskeln des Polypids in Erscheinung treten. Auf dem in Fig. 14 wiedergegebenen Totalpräparate von *Bugula* ist die Rückbildung beträchtlich weiter vorgeschritten, denn hier sind außer den Tentakeln und eines kleinen Abschnittes vom Verdauungstractus keine Einzelheiten mehr zu erkennen. Eine deutliche Struktur des Verdauungsapparates ist nicht mehr zu konstatieren. Im unteren Teile des degenerierten Polypids erkennt man nur undeutlich noch schwache Zellgrenzen mit kleinsten, stark deformierten Kernen. Deutlich sichtbar ist jedoch auf diesem wie auf dem vorhergehenden Stadium die mesodermale

Bekleidung des Verdauungsapparates. Die spindelförmige Gestalt dieser Zellen, die dem Darm dicht angelagert sind, ist noch deutlich sichtbar.

In der Fig. 15 erkennt man die bedeutend weiter vorgeschrittene Degeneration auf das eklatanteste. Es ist dies ebenfalls ein Totalbild von einem degenerierten Polypid von *Bugula*, an dem ein Teil der alten Tentakelscheide noch deutlich erkennbar ist. Während auf dem vorigen Bilde die Tentakel zum größten Teil noch erhalten waren und noch eine verhältnismäßig intensive Färbung angenommen hatten, so bemerkt man auf dieser Figur nur noch eine gelbbraune, zerfallende Masse, die von mesodermalen Zellen umkleidet wird. Die einzelnen Entodermzellen zeigen zum großen Teil keine scharfen Konturen mehr; die noch vorhandenen Kerne haben ihre ursprüngliche Gestalt verloren und sich in einer Weise verändert, die weiter unten ausführlicher besprochen ist.

Die alte Tentakelscheide ist auf dieser Figur am braunen Körper noch deutlich erkennbar und hat der Degeneration noch widerstanden; derartige Präparate werden uns im dritten Abschnitt dieser Arbeit im Zusammenhang mit der Regeneration noch mehrfach begegnen. Im Innern der Höhle zeigen sich körnige Massen, in denen zum Teil noch Zellgrenzen nebst undeutlichen Kernen zu erkennen sind. An manchen Stellen sind nur kleinste kugelige Gebilde ohne jede Struktur wahrnehmbar. Während auf den bisher geschilderten Stadien die Muskelfasern zum größten Teil noch deutlich erhalten sind, machen sich späterhin bei noch weiter vorschreitender Degeneration des Polypids auch an den contractilen Elementen deutliche Anzeichen des Zerfalls bemerkbar. Verhältnismäßig sehr lange widersteht die Tentakelscheide und der große Retractor der Degeneration. Bei *Bugula avicularia* habe ich in allen Zoöcien, die eines Polypids entbehrten, einen braunen Körper erkennen können, der desto weniger gefärbt erschien, je älter er war. In Osmiumsäure färbte derselbe sich intensiv schwarz und ist daher mit Bestimmtheit anzunehmen, daß die einzelnen Bestandteile des braunen Körpers der fettigen Degeneration anheimgefallen sind. Begrenzt ist der braune Körper von einer homogenen, membranartigen Hülle, die aus der Stützlamelle des Magens entstanden sein muß. Um diese Schicht finden sich, wie ich vorhin schon erwähnte, mesodermale Zellen, die ihre spindelförmige Gestalt deutlich erkennen lassen. In seiner Lage festgehalten wird der braune Körper durch Mesenchymzellen und -Stränge, die sich an der zoöcien Wand befestigen.

Polypide, die die ersten Stadien der Rückbildung zeigen, findet man in den Bryozoenstöcken verhältnismäßig wenig zahlreich. Man muß daher annehmen, daß, wie schon NITSCHKE behauptete, die Rückbildung außerordentlich schnell vor sich geht, nicht aber, wie CLAPARÈDE meinte, daß diese selten oder gar nicht eintrete.

Einen genaueren Einblick in den Rückbildungsvorgang erhält man erst bei der Untersuchung von Schnitten. Der in Fig. 16 dargestellte Querschnitt von *Bugula* zeigt, daß das degenerierte Polypid eine kompliziertere Zusammensetzung besitzt, als die Totalpräparate erraten lassen. An der Peripherie des braunen Körpers findet sich eine einschichtige Lage Mesenchymzellen. Im Durchschnitt erscheinen diese als Spindelzellen mit deutlichem Kern und Kernkörperchen. Die Mesenchymlage ist nicht an allen Stellen straff und glatt ausgespannt, sondern mehrfach ein- und ausgebuchtet und gefaltet. Daher erscheint sie z. B. in der unteren Partie dieses Querschnittes als breiter homogener Saum, während sie sich sonst als dünne, doppelt konturierte Schicht zeigt. Unter der Mesenchymschicht liegt eine doppelt konturierte Membran, und diese umschließt einen Haufen von kugeligen oder polyedrischen Gebilden. Letztere bestehen aus kleinsten Körnchen, die zumeist eine kugelige Gestalt besitzen und nur schwer die Farbstoffe annehmen. Wie sich die kugelhähnlichen oder polyedrischen Körper zu den ursprünglichen Zellen des Polypids verhalten, habe ich nicht immer feststellen können, zumal sie sich nicht immer scharf umgrenzt zeigen. Die größeren Körper scheinen mir aus mehreren degenerierten Zellen hervorgegangen zu sein, die kleineren entsprechen wohl öfters nur einer Zelle. Auch die Zellkerne sind teilweise ganz degeneriert, und nur an einigen Stellen sieht man noch unregelmäßig gebildete Kerne mit Nucleolen, die sich durch intensivere Färbung deutlich kenntlich machen.

Die oben erwähnte Mesenchymhülle ist auf dem hier behandelten Stadium nicht mehr ganz vollständig. In der oberen Hälfte der Fig. 16 ist eine deutliche Lücke erkennbar, und es erscheinen hier große, mit deutlich amöboiden Fortsätzen und großen Kernen nebst Kernkörperchen versehene Zellen, die die Rolle von Phagocyten übernehmen. Letztere stammen, wie ich mich auf das deutlichste auf den Schnittpräparaten überzeugen konnte, von mesenchymatösen Elementen, die in der zoöcialen Höhle in reichlicher Anzahl vorhanden sind.

Eine ähnliche Beobachtung hat bereits L. CALVET gemacht.

In der Fig. 17 habe ich einen Teil eines braunen Körpers von *Bugula* dargestellt, der in der Rückbildung noch nicht so weit vor-

geschritten ist, wie der auf der vorigen Figur dargestellte. Man sieht auch hier wieder die deutlich spindelförmigen Zellen des Mesoderms, die den braunen Körper umkleiden. Unter dieser mesenchymatösen Hülle macht sich eine breite protoplasmatische Schicht, die scharf von den Mesodermzellen, wie auch von den nach innen zu gelegenen granulösen Elementen abgegrenzt ist, bemerkbar. Diese Schicht, in der man sechs große, mit Nucleolen versehene Kerne erkennt, ist aus dem Zerfall der früheren Entodermzellen hervorgegangen. Die Zellgrenzen sind verloren gegangen, während die bläschenförmigen Kerne sich noch erhalten haben. Nach innen zu finden sich wieder die schon vorhin erwähnten granulösen Massen, zwischen denen man drei Phagocyten bemerkt. Letztere umschließen mit ihren pseudopodienartigen Fortsätzen die kleinsten Granula und Granulauhäufchen und stehen im Begriff, sie zu verarbeiten und zu resorbieren. In den Fig. 18—20 habe ich andre Stadien der Rückbildung dargestellt, die schon erheblich weiter vorgeschritten sind wie die vorhin erwähnten. Fig. 18 zeigt den braunen Körper ganz beträchtlich verkleinert; der größte Teil des einstigen Polypids ist bereits verbraucht. Die doppelt konturierte Membran ist mit feinen Körnchen erfüllt; peripher von dieser erscheinen noch einige kleine spindelförmige Zellen, die die letzten Reste des früheren mesodermalen Epithels, das den Magen und das Rectum umhüllte, darstellen. Zwischen den sog. granulösen Elementen sind zwei phagocytäre Zellen mit vielen und schön ausgeprägten amöboiden Fortsätzen erkennbar.

In Fig. 19 sieht man ganz ähnliche Verhältnisse. Die Membran ist hier gesprengt; im Innern haben wir wieder eine phagocytäre Zelle, die die in ihrer Nachbarschaft vorhandenen Ballen von Granula umschließt.

Auf dem in Fig. 20 wiedergegebenen Stadium ist fast der höchste Grad der Rückbildung erreicht, denn hier ist nichts mehr von einer Membran erkennbar, sondern die aus dem Zerfall des Polypids entstandenen Granulmassen liegen frei in der Leibeshöhle und werden von den Phagocyten allmählich vollständig resorbiert.

Die Fig. 21—23 entstammen Querschnitten von braunen Körpern von *Alcyonidium Mytili*. Auch hier sind fast dieselben Erscheinungen zu konstatieren wie bei *Bugula*.

In der Fig. 21, die den oberen Abschnitt der Fig. 22 darstellt, bemerkt man nur zwei kleine reduzierte Mesodermzellen des ehemaligen den Darmtractus umhüllenden Epithels; die Membran ist ebenfalls hier doppelt konturiert. In der oberen linken Hälfte ist sie

gefaltet gewesen. In der Membran selbst erkennt man deutlich feinste Granula. Die deutlich hervortretende phagocytäre Zelle besitzt einen bläschenförmigen Kern mit deutlichem Kernkörperchen und drei amöboide Fortsätze, von denen sich der ventrale am schärfsten ausprägt. Zellgrenzen der ursprünglichen Entodermzellen sind an einzelnen Stellen noch eben erkennbar, während die Kerne und Kernkörperchen noch verhältnismäßig gut zu sehen sind. Die protoplasmatischen Zelleiber haben sich wieder zu feinen körnigen Produkten umgebildet.

In Fig. 23 sind zum größten Teil die Zellgrenzen noch erhalten; desgleichen erkennt man noch sehr gut die Kerne, in welchen zum Teil keine Kernkörperchen mehr vorhanden sind, sondern stark lichtbrechende Granula. Die Kerne haben die verschiedensten Formen angenommen; so sind kugel-, sichel-, halbmond- und tonnenförmig gestaltete Kerne vorhanden. Im Innern des braunen Körpers liegen kleinere und größere körnige Schollen, in denen zuweilen feinste dunkle Körnchen zu erkennen sind. Daß diese die letzten Reste untergegangener Zellkerne sind, läßt sich wohl mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen, obwohl ich es mit Bestimmtheit nicht nachweisen konnte. Umgeben ist das gesamte einstige Polypid von einer doppelt konturierten Membran, die an einigen Stellen nur schwer zu erkennen ist. Im oberen Abschnitt ist wieder eine phagocytäre Zelle mit deutlichen Fortsätzen zu sehen. Der stark gekörnte Kern erscheint auf dem Ruhestadium bläschenförmig und nimmt fast den ganzen Körper der Zelle ein.

In denjenigen Zoöcien, in denen sich, wie im letzten Abschnitt dieser Arbeit noch näher erörtert werden wird, ein neues Polypid bildet, verschwindet der braune Körper vollkommen. Es ist daher mit Recht zu vermuten, daß er zur Neubildung des regenerierten Polypids als Nährmaterial verwendet wird. Daß er von der Magenwand des Darmtractus in toto aufgenommen werden soll, wie verschiedene Autoren früher behaupteten, konnte ich weder für *Bugula* noch für *Aleyonidium* nachweisen. Niemals habe ich Bilder beobachten können, wie sie von DELAGE und HÉROUARD (19) abgebildet sind, und nach denen sich das neue Polypid gewissermaßen auf den braunen Körper legen und diesen verzehren soll.

In ganz alten Zoöcien, in denen keine Polypide sich wieder entwickelt hatten, habe ich stets einen braunen Körper konstatieren können, der desto mehr gelblich bis grünlich erschien, je älter er war. Diese eigenartigen Vorgänge der Degeneration und der Phago-

cytose, wie wir sie soeben bei Bryozoen kennen gelernt haben, sind den Rückbildungen bei Ascidien und bei Larven von Musciden zu vergleichen, wie sie zuerst in schöner Weise von METSCHNIKOFF (16) und KOWALEWSKY (17) beschrieben und beobachtet wurden.

METSCHNIKOFF (16) sah bei Ascidien, daß in der Embryonalentwicklung die aus dem Mesoderm stammenden Mantelzellen phagocytäre Eigenschaften annahmen und bei der Rückbildung des larvalen Ruderschwanzes sowie bei der des ersten Oozoids im Ascidienstock eine große und wichtige Rolle spielten. Die Phagocyten nehmen aber nach seiner Ansicht nicht alles auf, was ihnen geboten wird, denn lebende Gewebe werden nicht angegriffen, wohl aber absterbende und abgestorbene Zellen.

Sie beladen sich mit Zelltrümmern der in Auflösung begriffenen Gewebe, um sie langsam zu verdauen. Ähnliche Vorgänge hat METSCHNIKOFF auch an Echinodermlarven, bei Spongien und Hydrotypen konstatieren können.

Die Phagocyten oder, wie dieser Forscher sie auch nennt, amöboide Mesodermzellen haben die Aufgabe, die unnütz gewordenen Teile des eignen Körpers wie auch die von außen eingedrungenen Fremdkörper aufzufressen oder sie zu umgeben und festzuhalten. Eiweißkörper können leicht aufgelöst und verdaut werden.

Ähnliche Beobachtungen hat KOWALEWSKY bei der sich zur Verpuppung vorbereitenden Fliegenlarve machen können. Er konnte feststellen, daß dieselben ganz weiß wurden, zu fressen aufhörten, und daß der entleerte Darmtractus sich stark verkürzte und verkleinerte. Der Zerfall der Larvenorgane beginnt mit dem Auftreten von Körnchenkugeln, wie wir dies auch bei den rückgebildeten Polypiden von Bryozoen beobachten konnten. Gerade so wie die Phagocyten die doppelt konturierte Membran des braunen Körpers einfach durchdringen, denn man findet sie ja im Innern des braunen Körpers, so leistet nach KOWALEWSKY das Sarcolemma der Muskelfasern den Phagocyten kaum einen Widerstand.

C. Die Regeneration des Polypids nebst einigen Bemerkungen über die Bildung der Geschlechtszellen.

Im engen Zusammenhang mit der Rückbildung der Polypide stehen die Regenerationsvorgänge, die in diesem Abschnitt näher erörtert werden sollen. Auch hier ist es der schwedische Forscher SMITT, der als einer der ersten eine ausführliche Darstellung von

der Regeneration gibt. Er beobachtete, daß nur die in der unmittelbaren Nähe von den polypidführenden Individuen gelegenen Zoöcien neben der Keimkapsel eine junge Polypidknospe enthielten. Auf welche Weise letztere entstehen, darüber drückt er sich bei keiner der untersuchten Species klar aus. Wahrscheinlich nimmt er an, daß die regenerierte Knospe aus der Keimkapsel hervorkriecht. Nach seinen Angaben liegt zuweilen die angebliche Polypidknospe sehr weit von der sog. Keimkapsel, so daß er selbst zugibt, daß die Beziehungen von regenerierter Knospe und Keimkapsel sehr schwer zu erklären seien. In manchen Zoöcien hat er mehrere Keimkapseln, in andern wieder nur eine regenerierte Knospe ohne braunen Körper gefunden. Er gibt daher unumwunden zu, daß eine Neubildung von Polypiden in älteren Zoöcien mit und ohne Keimkapseln stattfinden könne. Nach CLAPARÈDES Ansicht sind die in der Nachbarschaft der polypidführenden Zoöcien gelegenen vermeintlichen Knospen, wie sie SMITT darstellt, keine neu erzeugten Polypide, sondern die der Degeneration anheimgefallenen Nahrungsschläuche. In welcher Weise die Regeneration in den Zoöcien vor sich geht, darüber äußert sich CLAPARÈDE nicht.

NITSCHKE erkennt CLAPARÈDES Ansicht nicht an, sondern hat bei *Alcyonidium hispidum* deutlich konstatieren können, daß einzelne Zoöcien ihre Polypide durch Zerfall verlieren und daß, bevor dies geschehen, schon die Endocyste der Oberseite der Zoöcien durch Knospung nach innen ein neues Polypid erzeugt. Nur bezüglich der Stelle des Auftretens der regenerierten Knospe hat NITSCHKE einen kleinen Unterschied zur Knospung des ersten Polypids gefunden. Während er diese letztere bei *Flustra membranacea* in dem Winkel auftreten sah, den die Hinterwand der Knospe mit ihrer Oberwand bildet, entsteht die regenerierte in der Mitte der Oberwand. Die in vielen Fällen nahe Berührung des braunen Körpers mit der regenerierten Knospe ist nach NITSCHKE durchaus zufällig, und es stehen beide Gebilde in keiner Beziehung zueinander. In sehr schöner und anschaulicher Weise stellt er auf Taf. XXXVI Fig. 2—5 die verschiedenen Stadien der Regeneration mit den verschiedenen Lagen des braunen Körpers dar.

Ganz entgegengesetzter Ansicht ist REPIACHOFF (18). Nach diesem Forscher hat eine enge Beziehung zwischen junger Polypidknospe und braunem Körper statt. Es soll dies keine zufällige Berührung sein, wie NITSCHKE behauptet, sondern eine innige Verwachsung beider Gebilde. Selbst ein ziemlich stark ausgeübter Druck sollte keine

Trennung hervorrufen. Auf späteren Stadien sollen die Wandungen des sich bildenden Mitteldarmes allmählich den braunen Körper umwachsen, so daß letzterer in das Innere des Darmabschnittes gelangt. Er vermutet, daß die Kontinuität der Darmwandungen in irgendeiner Weise gestört wird.

Ganz eigenartig beschreiben DELAGE und HÉROUARD (19) die Regeneration. Nach diesen Forschern geht letztere ähnlich vor sich, wie die Knospung an einem Punkte des Ectoderms in Form einer deutlichen Einstülpung, welche letzterer sich mesodermale Elemente anlegen. Anstatt aber wie bei der Knospung an der Entstehungsstelle verbunden zu bleiben, löst sich die regenerierte Knospe sehr bald los und wird in dem Hohlraum des Zoöciums frei. Sie wird alsdann von dem sich sehr schnell entwickelnden Funiculus festgehalten und tritt durch die neuentstandene Tentakelscheide mit der Öffnung des Zoöciums in Beziehung. Die Regeneration tritt schon in Erscheinung, wenn das alte Polypid noch vollkommen intakt ist. Der Magen des regenerierten soll sich alsdann mit seinem Blindsack auf das alte Polypid legen, sich dann öffnen und letzteres in seinen Hohlraum aufnehmen. Der braune Körper soll zum größten Teil verdaut und die unnützen Stoffe durch den After ausgestoßen werden.

Bei entoprocten Bryozoen, speziell für *Pedicellina*, hat SEELIGER (4) den Regenerationsvorgang eingehend dargestellt und erörtert. Nach seiner Ansicht geht derselbe genau in derselben Weise vor sich wie die Knospung, also durch Einstülpung des Ectoderms und unter gleichzeitiger Anteilnahme von mesodermalen Elementen, und zwar am obersten Stielende unmittelbar unter dem alten Köpfchen. Nur hat dieser Forscher bei der Regeneration an *Pedicellina* beobachtet, daß die Einstülpung gewöhnlich, wenn auch nicht für immer, auf einer längeren Strecke erfolgte wie bei der eigentlichen Knospung. Ferner wurde die Regeneration bei Entoprocten beobachtet von BARROIS (12), SALENSKY (13) und HARMER (15).

Bezüglich der Anteilnahme der mütterlichen Gewebe bei der Regeneration für Ectoprocte gehen die Ansichten der verschiedenen Autoren gerade so auseinander, wie wir dies bereits bei der Knospung kennen gelernt haben.

Nach JOLIET (6) und VIGELIUS (20) entsteht das regenerierte Polypid aus dem Endosark, das wir wieder nach der heutigen modernen Nomenklatur als Mesoderm bezeichnen müssen.

Nach HADDON (7) beteiligen sich Derivate aller drei Keimblätter des Muttertieres am Aufbau des regenerierten Nahrungsschlauches.

OSTROUMOFF (21) läßt das Polypid als eine solide Zellmasse entstehen, bei *Membranipora Rapiachowi* entstammt diese dem Ectoderm. Die Bildung des mesodermalen Blattes und die des ausgehöhlten Stadiums findet erst später statt.

DAVENPORT (8) läßt die Regenerationsvorgänge in einer ähnlichen Weise erfolgen wie die Knospung. Das regenerierte Polypid entsteht bei Chilostomen, die er speziell untersucht hat, in der Nähe des Deckels durch Einstülpung des Ectoderms.

Der französische Forscher L. CALVET (10) leitet das regenerierte Polypid sowie die normale Knospe vom Mesoderm ab. Nach seiner Ansicht tritt die Polypidanlage bei allen Chilostomen und Ctenostomen wieder in Form eines massiven Haufens in Erscheinung. Es soll nur das sog. ausgehöhlte Stadium sowie die Differenzierung der beiden Blätter etwas später erfolgen, wie dies bei der Knospung vor sich geht. In den Fig. 12, 16 und 17 seiner Taf. XIII sucht er auf das deutlichste zu beweisen, daß das regenerierte Polypid aus einer Anzahl mesenchymatöser Zellen seinen Ursprung nimmt. Die den Zellhaufen bildenden Zellen sollen nach seiner Ansicht aus der Proliferation des Mesoderms, teils in der unmittelbaren Nachbarschaft, teils selbst im Zusammenhang mit dem braunen Körper, ihren Ursprung nehmen. Immer entsteht die regenerierte Knospe im Bereich der oberen Partie des rückgebildeten Polypids. Gerade wie bei der Knospe haben wir nach CALVET auch hier ein ausgehöhltes Stadium und ein solches der doppelwandigen Blase. Besonders hebt er hervor, daß die regenerierte Knospe weit entfernt von dem ectodermalen Blatte des Zoöciums entsteht.

Bei diesen so widersprechenden Angaben der Autoren erschien auch hier eine erneute Durchsicht und Prüfung der Verhältnisse für die Ectoprocten wünschenswert.

Meine Untersuchungen über Regenerationsvorgänge habe ich an *Bugula avicularia* und an *Acyonidium Mytili* angestellt, und zwar habe ich bei ersterer Species besonders Total-, bei letzterer Schnittpräparate beobachtet. Ich habe in Fig. 24 ein Totalpräparat von *Bugula* wiedergegeben von einem braunen Körper nebst der noch vorhandenen alten Tentakelscheide und der Anlage des sich regenerierenden Polypids. Die Stelle, an der sich letzteres bildet, liegt stets, um es gleich vorweg zu bemerken, in der unmittelbaren Nachbarschaft der Insertion der alten Tentakelscheide am Hautepithel. Wie ich bereits bei der Rückbildung der Polypide näher erörterte, so reißt, nachdem die Rückbildung des Polypids ein bestimmtes Stadium

erreicht hat, die Tentakelscheide ein. Die am Polypid, bzw. am braunen Körper noch vorhandene Tentakelscheide rückt nun, da das Polypid durch den großen Retractor in das Zoöcium zurückgezogen wird, nach unten. Sie legt sich später, solange sie noch nicht ganz resorbiert ist, mit ihrem freien Ende, wie ich mich auf den verschiedensten Präparaten von *Bugula* überzeugen konnte, dem ectodermalen Epithel ziemlich dicht an. Die regenerierte Knospe stellt sich genau so dar wie die erste Knospe in Form einer beträchtlichen Verdickung des äußeren Keimepithels. Schon bei ganz schwacher Vergrößerung machten sich diese Stellen deutlich bemerkbar. Während das die zoöcialen Wandungen auskleidende Ectoderm ein flaches Epithel ist, nehmen an den Regenerationsstellen die Epithelzellen eine cylinderförmige Gestalt an. Noch deutlicher treten diese Verhältnisse in der Fig. 25 zutage. Hier ist das verdickte Ectoderm deutlich ausgeprägt und hat infolge fortgesetzter Zellteilung erheblich zugenommen. Auch hier beobachtet man wieder auf das deutlichste, daß die Regenerationsstelle sich in der unmittelbaren Nähe der alten Tentakelscheide findet.

Die eingezeichneten braunen Körper stellen einen ziemlich hohen Grad der Rückbildung der Polypide dar. Niemals habe ich bei *Bugula* beobachten können, daß sich bei fast intakten Polypiden Andeutungen von Regenerationsvorgängen bemerkbar machten. Stets waren die betreffenden Polypide verhältnismäßig weit degeneriert.

In Fig. 26 erweist sich das in Regeneration begriffene Polypid bereits zweischichtig. Mesodermale Elemente haben sich deutlich in epitheliale Verbinde dem Ectoderm angelegt, und auch dieses hat sich erheblich verdickt und nach der Höhle des Zoöciums zu schon ganz klar eingebuchtet. Die alte Tentakelscheide hat sich bereits so weit zurückgezogen, daß ihr oberes, dem Ectoderm naheliegendes Ende hinter die Regenerationsstelle zu liegen kommt. Aus diesen drei soeben wiedergegebenen jüngsten Stadien geht deutlich hervor, daß sich die Neuanlage der Knospe im alten Zoöcium stets oberhalb des braunen Körpers in verhältnismäßig weiter Entfernung von letzterem findet, und zwar immer in der Nähe der alten Tentakelscheide.

Das in Fig. 27 wiedergegebene Stadium hat insofern ein andres Aussehen, als wir hier die regenerierte Knospe in unmittelbarer Nähe des braunen Körpers finden. Diese dichte Aneinanderlagerung dieser beiden Gebilde ist aber eine rein zufällige, denn ich habe ähnliche Stadien gesehen, auf welchen regenerierte Knospe und brauner Körper weit voneinander entfernt lagen. Diese Beobachtung ist ja auch schon früher von NITSCHKE gemacht worden.

Ich führe diese Lagebeziehungen darauf zurück, daß bei der Rückbildung des ursprünglichen Polypids des betreffenden Zoöciums der sich bildende braune Körper durch die Retractoren nicht so weit nach hinten hin gezogen wurde, wie es normalerweise der Fall ist, sondern in der Nähe der alten Öffnung des Zoöciums liegen blieb.

Die in Fig. 27 dargestellte Knospe hat sich bereits nach Ausbildung der neuen Tentakelscheide vom Ectoderm entfernt und ist in die Tiefe gerückt. Die Insertionsstelle dieser neuen Scheide am Ectoderm rückt, wie späterhin noch gezeigt wird, nach oben und gelangt an die alte Zoöciumöffnung. Einen Teil der alten Tentakelscheide sieht man auch hier noch. Die neue Knospe hat einen deutlich zweischichtigen Charakter angenommen, zeigt im Innern ein Lumen und läßt einen äußeren und inneren Zellsack deutlich in Erscheinung treten. Letztere Figur stellt eine Flächenansicht dar. Die vom Ectoderm abstammenden Zellen haben eine hochcylindrische Gestalt angenommen und zeigen deutlich Kerne; die mesodermalen Zellen zeigen Spindelgestalt.

Die Fig. 28 stellt ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium dar. Im oberen Bereiche des zweischichtigen Zellsackes macht sich auf beiden Seiten eine Einschnürung bemerkbar und trennt hierdurch Atrialteil vom Verdauungsteil. Das Lumen ist auf diesem Präparate ein fein spaltförmiges. Der braune Körper liegt auch auf diesem Bilde in unmittelbarer Nähe der regenerierten Knospe.

Auch auf Fig. 29 ist der Atrialteil vom intestinalen deutlich abgegrenzt. Die Entwicklung ist hier schon noch weiter vorgeschritten, denn die neue Tentakelscheide tritt hier recht deutlich in Erscheinung. Von der alten Tentakelscheide habe ich nichts mehr konstatieren können. In Fig. 30 sind schon deutlich die Tentakel zur Ausbildung gelangt; gleichfalls sehen wir, daß die neue Scheide sich bedeutend weiter entwickelt hat und nach der Stelle sich hinerstreckt, wo früher die alte sich befestigt haben muß.

Wie aus diesen dargestellten Totalpräparaten hervorgeht, bildet sich das regenerierte Polypid genau in derselben Weise wie die erste Knospe. Nur bezüglich der Proliferationsstelle besteht der Unterschied, daß die Regeneration nicht genau dort erfolgt, wo die erste Polypidknospe sich eingesenkt hatte, sondern nur in der nächsten Nähe der alten Tentakelscheide, und zwar stets oberhalb des braunen Körpers.

Bezüglich der Anteilnahme der mütterlichen Gewebe am Aufbau des regenerierten Polypids können wir eine vollständige Überein-

stimmung bei Knospung und Regeneration feststellen. Bei sämtlichen Bryozoen, bei Ectoprocten und Entoprocten, verlaufen alle Entwicklungsvorgänge der ungeschlechtlichen Zeugung in durchaus derselben Weise.

Um die Beteiligung der mütterlichen Gewebe am Aufbau der regenerierten Knospe an Schnitten zu zeigen, habe ich in den Fig. 31—34 Querschnitte von *Aleyonidium Mytili* wiedergegeben.

Die Bildung des regenerierten Polypids findet bei dieser Species stets wie auch bei der Knospe ungefähr in der Mitte der Oberseite des Zoöciums statt. Die braunen Körper fand ich stets in den fraglichen Zoöcien an der Unterseite liegen, und zwar an den verschiedensten Stellen derselben. Ich habe von der Regeneration von *Aleyonidium* nur vier Figuren dargestellt, da sich der Vorgang genau in der Weise vollzieht, wie bei der Knospung.

Man sieht in Fig. 31 auch wieder cylinderförmige Zellen, die fein granuliert erscheinen und auf dem Ruhestadium einen großen bläschenförmigen Kern nebst Kernkörperchen enthalten. Ebenso deutlich tritt über dem ectodermalen Epithel die stark entwickelte Cuticula in Erscheinung. In verhältnismäßig großer Anzahl finden sich an dem Ectoderm mesenchymatöse Zellen, die zum großen Teil mit amöboiden Fortsätzen versehen sind. Auch bei der Regeneration konnte ich mich wieder deutlich davon überzeugen, daß ein Teil von diesen letzteren Zellen dem Ectoderm entstammte.

Die Fig. 32—34 stellen dieselben Stadien dar, wie wir sie bereits im ersten Abschnitt dieser Abhandlung kennen gelernt haben, und die Abbildungen, die ich an dieser und jener Stelle beschrieben und eingefügt habe, können gegenseitig zur Ergänzung dienen. Ich habe es wohl nicht nötig, an dieser Stelle noch einmal die einzelnen Vorgänge näher zu erörtern. Ich möchte nicht verfehlen, gleich hier zu bemerken, daß ich an der Regenerationsstelle bei *Aleyonidium*, die, wie ich schon oben erwähnte, stets in der Mitte der Oberseite des Zoöciums sich befindet, niemals irgendwelche Reste der alten Tentakelscheide gefunden habe, wie dies stets bei *Bugula* der Fall war.

Auch bei *Aleyonidium* konnte ich auf das deutlichste konstatieren, daß die Bildung der regenerierten Knospe mit einer soliden Einwucherung des Ectoderms anhebt, an deren Innenseite sich Mesenchymzellen anlegen. Letztere stammen teils von vorhandenen Mesenchymzellen des Zoöciums, teils von proliferierten Ectodermzellen. Die Anteilnahme der mütterlichen Gewebe bei der Regeneration von *Aleyonidium* ist nach meinen Untersuchungen dieselbe wie bei der Knospung.

Nach dieser gegebenen Darstellung erscheint es mir nicht mehr notwendig, die Ansichten der älteren Autoren wie SMITT, CLAPARÈDE und REPIACHOFF zu widerlegen, da dies bereits von NITSCHKE geschehen ist. Ich habe dieselben Vorgänge konstatieren können, wie dies bereits von NITSCHKE in so treffender und anschaulicher Weise beschrieben ist. Nur läßt NITSCHKE in irrtümlicher Weise die regenerierte Knospe allein aus dem Ectoderm hervorgehen.

Nach DELAGE und HÉROUARD soll sich das regenerierte Polypid aus Ecto- und Mesoderm entwickeln, und zwar in der Nähe des Blindsacks vom Magen des alten Polypids, das noch fast vollkommen intakt ist. Die regenerierte Knospe löst sich nach diesen Forschern bald vom Ectoderm los, und der schon gebildete Magen legt sich auf das alte Polypid, umwächst und verzehrt schließlich letzteres. Derartige Bilder habe ich nie an meinen Präparaten konstatieren können, sondern stets beobachtet, daß, wie schon NITSCHKE hervorhob, die Nachbarschaft des braunen Körpers eine rein zufällige und äußerliche ist.

Die Ansichten von OSTROUMOFF und DAVENPORT stimmen im wesentlichen mit meinen Untersuchungen überein, denn beide Autoren lassen das regenerierte Polypid aus dem Ectoderm unter gleichzeitiger Beteiligung des Mesoderms hervorgehen.

CALVETS Ansicht stimmt vollkommen mit den Auffassungen überein, die VIGELIUS und JOLIET bereits in früheren Abhandlungen dargelegt haben. Wie bei der Knospung soll auch bei der Regeneration der kompakte Zellhaufen das Primäre sein. Die diesen Haufen zusammensetzenden Zellen sollen aus mesenchymatösen Elementen entstehen, die ihrerseits nicht wie bei der Knospung aus proliferierten Ectodermzellen gebildet werden, sondern aus proliferiertem Mesoderm.

Das Polypid tritt auch bei der Regeneration, wie aus meinen Zeichnungen von *Bugula* und *Alcyonidium* deutlich herorgeht, anfangs als massiver Zellhaufen auf, der jedoch stets das verdickte Ectoderm darstellt.

Weder auf Total- noch auf Schnittpräparaten habe ich den massiven Haufen im Innern des Zoöciums gefunden und von mesodermalem Zellen gebildet gesehen. Auch die von dem französischen Forscher aufgestellte Behauptung, daß das sog. ausgehöhlte Stadium sowie die Differenzierung der beiden Blätter später erfolge wie bei der Knospung, habe ich bei den untersuchten Species nicht beobachten können. Zeichnungen vom regenerierten Polypid, wie sie CALVET in den Fig. 12, 16 und 17 seiner Taf. XIII darstellt, dürften ältere

Stadien sein und auf schiefer Schnittrichtung beruhen. Die allerjüngsten Stadien hat CALVET anscheinend bei der Regeneration ebenfalls wieder übersehen, wie dies auch bei der Knospung der Fal gewesen sein muß.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung über die Regeneration sind folgende:

Das sich regenerierende Polypid bildet sich genau wie die erste Polypidknospe durch Einstülpung des Ectoderms unter gleichzeitiger Beteiligung des Mesoderms, wie dies für die Entoprocten von SEELIGER bewiesen ist. Die Regenerationsstelle befindet sich für *Bugula* in der Nähe der alten Tentakelscheide und für *Acyonidium* in der Mitte der Oberseite des Zoöciums.

Diese für die ento- wie auch für die ectoprocten Bryozoen so charakteristischen Vorgänge der Regeneration beweisen, daß alte, äußerst feine und protoplasmaarme, ectodermale Epithelien eine vollkommen embryonale Eigenschaft wiedererlangen können. Diese platten, niedrigen Epithelien werden wieder sehr plasmareich, nehmen eine hohe cylindrische Gestalt an, kehren auf das Blastulastadium zurück, um alsdann eine Gastrulaeinstülpung zu bilden. Aus letzterer entsteht, wie bei der Knospung, ein neues Polypid, das die verschiedensten Gewebe enthält. _____

Zum Schluß meiner Arbeit sei es mir gestattet, noch einige Bemerkungen über die Bildung von Geschlechtsprodukten und den Zusammenhang mit der Degeneration bei *Acyonidium* hinzuzufügen. Ohne hier eine eingehende Darstellung von der Entwicklung der Geschlechtsprodukte geben zu wollen, möchte ich nur das, was mir bei meiner Untersuchung über Knospung, Degeneration und Regeneration besonders auffiel, erwähnen. Eine Hauptursache für die Degeneration der Polypide scheint häufig die Bildung und Reifung der Geschlechtsprodukte und die Entwicklung der Embryonen im Innern der Zoöcien zu sein. Bei vorgeschrittener Entwicklung füllen die Eier den Innenraum des Zoöciums so weit aus, daß das Polypid zusammengedrückt und zu regressiver Metamorphose veranlaßt werden muß. Ich habe in Fig. 35 ein Stadium dargestellt, das eine gewisse Ähnlichkeit mit einer Polypidknospe hat, die noch des mesodermalen inneren Überzuges entbehrt. Auch hier sehen wir, daß aus dem niedrigen ectodermalen Epithel eine deutliche Einstülpung entsteht, die nach dem Innern des Zoöciums zu von bedeutend größeren, cylinderförmigen Zellen begrenzt wird. Letztere sind fein granuliert

und enthalten auf dem Ruhestadium einen großen, bläschenförmigen Kern mit deutlichem Kernkörperchen.

In der Einstülpung selbst liegt ein großes Ei, das eine kugelige bis ovale Gestalt besitzt und mit großem Keimbläschen sowie mit Keimfleck versehen ist. Nach der Peripherie des Eies zu findet sich ringsum eine dunklere Zone, die auf eine Verdichtung des Protoplasmas zurückzuführen sein dürfte. Desgleichen ist der Keimfleck scharf vom Keimbläschen abgesetzt; im ersteren finden sich einige stark lichtbrechende feine Körnchen. Das Keimbläschen selbst enthält feine und zahlreiche Chromatinkörnchen. Ich fand dieses wieder-gegebene Stadium im hinteren Drittel der Oberseite eines Zoöciums, während in der Mitte eine regenerierte Polypidknospe vorhanden war, die schon eine deutlich blasenförmige Gestalt angenommen hatte. Auf der Unterseite des Zoöciums waren braune Körper sichtbar.

In diesem Falle ist wohl anzunehmen, daß, falls der Regenerationsprozeß seinen regulären Verlauf nimmt, auf einem gewissen Stadium der vorhandene Raum allein von dem regenerierten Polypid eingenommen werden müßte. Demnach würde bei weiterer Entwicklung der Geschlechtsprodukte bald Raummangel eintreten, und ich muß daher vermuten, daß in solchen Fällen die Weiterentwicklung der Eizellen sistiert wird. Wir werden daher nicht fehlgehen, dies als Abnormität zu bezeichnen.

Es war dies das einzige Präparat, woselbst sich Regeneration neben geschlechtlicher Entwicklung vorfand. In demselben Grade nun, wie die Geschlechtsprodukte an Größe zunehmen und sich schließlich zu Larven entwickeln, macht sich die vorhin erwähnte Einstülpung des Ectoderms bemerkbar, so daß wir schließlich, wie die Fig. 36 zeigt, ein sackartiges Gebilde haben, in das ein flaschenförmiger Kanal hineinführt. Fig. 36 stellt eine halbschematische Zeichnung dar, in der man neben dem kleinen braunen Körper auf das deutlichste die große Einstülpung des Ectoderms erkennen kann. Die Zellen hierselbst sind flach und niedrig geworden, enthalten einen kleinen Kern nebst Kernkörperchen und legen sich den im Innern des Sackes vorhandenen Larven verhältnismäßig dicht an. Der flaschenförmige Ausführungsgang besitzt ein Epithel mit etwas größeren, kubisch gestalteten Zellen. Sehr deutlich prägen sich die im Zoöcium vorhandenen Muskelzellen aus; eine große Anzahl von ihnen findet sich an dem flaschenförmigen Kanal.

Die Muskelfibrillen erscheinen teils im Längs-, teils im Quer-

schnitt getroffen, wie dies auf das deutlichste aus der wiedergegebenen Figur hervorgeht.

In der Regel fand ich im Innern des Sackes 2—3 Embryonen; die in Fig. 36 wiedergegebenen sind nach Schnitten, die mir vom Herrn Prof. Dr. SEELIGER gütigst zur Verfügung gestellt waren, ebenfalls halbschematisch eingetragen.

Auf eine nähere Beschreibung der Larven muß ich verzichten, da ich mich hiermit nicht näher beschäftigt habe.

Rostock, im Juli 1905.

Literaturverzeichnis.

1. H. NITSCHKE, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. III. Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Flustra membranacea*. Diese Zeitschrift. Bd. XXI. 1871 und Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. V. Über die Knospung der Bryozoen. Ibid. Bd. XXV. Suppl. 1875.
2. O. SEELIGER, Bemerkungen zur Knospentwicklung der Bryozoen. Diese Zeitschr. Bd. I. 1890.
3. L. CALVET, Sur l'origine du polypide des Bryozoaires ectoproctes marines. Travail de la station zool. de Cette 1898. Comptes rendus.
4. O. SEELIGER, Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprocten Bryozoen. IV. Die Regeneration der Pedicellinaköpfchen. Diese Zeitschrift. Bd. XLIX. 1889.
5. ED. CLAPARÈDE, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Seebryozoen. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871.
6. 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 marines. Ibid. Tom III 1885.
7. A. G. HADDON, On Budding in Polyzoa. Quart. Journal of Mic. Sc. Vol. XXIII. 1883.
8. C. B. DAVENPORT, Observations on Budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. Bullet. Mus. Comp. Zool. at Harvard College. Tom XXII. 1891.
9. F. LADEWIG, Über die Knospung der ectoprocten Bryozoen. Diese Zeitschr. Bd. LXVII. 1900.
10. L. CALVET, Les Bryozoaires. 1900.
11. F. A. SMITT, Kritisk förteckning öfver Skandinaviens Hafs Bryozoer. Stockholm 1865—1878 (1866).
12. BARROIS, Mémoire sur l'embryologie des Bryozoaires. 1877.
13. SALENSKY, Études sur les Bryozoaires entoproctes. Annal. d. Scienc. natur. 6. Sér. Zool. Vol. V. 1877.
14. B. HATSCHKE, Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.

15. HARMER, On the life-history of *Pedicellina*. Quart. Journ. Microsc. Scienc. Vol. XXVII. 1887.
16. E. METSCHNIKOFF, Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. Arbeiten aus dem Zool. Institut in Wien. 5. 1884.
17. A. KOWALEVSKY, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLV. 1887.
18. W. REPIACHOFF, Zur Naturgeschichte der chilostomen Seebryozoen. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876.
19. DELAGE et HÉROUARD, Traité de Zoologie concrète. V. Les Vermidiens. 1897.
20. J. W. VIGELIUS, Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. Mitth. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. VI u. VIII.
21. A. OSTROUMOFF, Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen. Mitth. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. VII.
22. E. EHLERS, Zur Kenntnis der Pedicellineen. Abhandlungen der Kgl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. 1889/1890.
22. — Hypophorella expansa. Ein Beitrag zur Kenntnis der minirenden Bryozoen. Ibid. 1876.
23. H. KOHLWEY, Über Bau und Leben von *Halodactylus Diaphanus* (Farre). Inaugural-Dissertation. Halle 1882.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

<p><i>a</i>, Atrialteil; <i>b.K.</i>, brauner Körper; <i>bm</i>, Blindsack des Magens; <i>cu</i>, Cuticula; <i>ek</i>, Ectoderm; <i>embr</i>, Embryonen; <i>en</i>, Entoderm; <i>i</i>, Intestinalteil; <i>k</i>, Kerne;</p>	<p><i>mb</i>, Membran; <i>ms</i>, Mesoderm; <i>mx</i>, Muskelzellen; <i>ov</i>, Ei; <i>pb</i>, Protoplasmabrücke; <i>ph</i>, Phagoocyten; <i>pk</i>, Polypidknospe; <i>t</i>, Tentakel; <i>ts</i>, Tentakelscheide.</p>
--	---

Tafel XX.

Fig. 1. Flächenansicht einer jungen Knospe von *Aleyonidium Mytili*. Vergr. 130.

Fig. 2. Flächenansicht einer weiter entwickelten jungen Knospe von *Aleyonidium Mytili*. Vergr. 130.

Fig. 3. Querschnitt durch die beginnende Verdickung des Ectoderms von *Aleyonidium*. Vergr. 520.

Fig. 4. Ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium. Vergr. 520.

Fig. 5. Querschnitt durch eine Knospe mit beginnender Einstülpung. Vergr. 520.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Knospe im Stadium der Einstülpung. Vergr. 520.

Fig. 7—9. Weiter vorgeschrittene Stadien der Einstülpung mit Protoplasmabrücken. Vergr. 520.

Fig. 10. Ähnliches Stadium wie die vorigen; Protoplasmabrücke mit Kernen, aber ohne Zellgrenzen. Vergr. 520.

Fig. 11. Polypidknospe ganz abgeschlossen; mit dem Ectoderm deutlich und innig verbunden. Vergr. 520.

Fig. 12. Weiter entwickeltes Stadium. Vergr. 520.

Fig. 13. Totalpräparat eines Polypids von *Bugula avicularia* im ersten Stadium der Rückbildung; beginnender Zerfall der Blindsackwandungen. Vergrößerung 200.

Fig. 14. Weiter rückgebildetes Polypid; nur Tentakel und ein Teil des Verdauungstractus noch deutlich erkennbar. Vergr. 225.

Fig. 15. Totalpräparat von einem braunen Körper. Vergr. 340.

Fig. 16. Querschnitt eines braunen Körpers von *Bugula*, in den Phagocyten einwandern. Vergr. 900.

Fig. 17. Querschnitt eines Abschnittes von einem braunen Körper; Mesoderm und Entoderm deutlich erkennbar, im Innern Phagocyten. Vergr. 900.

Fig. 18—20. Weiter rückgebildete Stadien. Vergr. 900.

Tafel XXI.

Fig. 21. Querschnitt eines Abschnittes von einem braunen Körper von *Aleyonidium*. Vergr. 1250.

Fig. 22. Querschnitt eines braunen Körpers von *Aleyonidium Mytili* mit Phagocyten. Vergr. 520.

Fig. 23. Desgl. Vergr. 900.

Fig. 24. Totalpräparat von einem braunen Körper von *Bugula avicularia* nebst alter Tentakelscheide und jüngster regenerierter Polypidknospe. Vergr. 225.

Fig. 25 u. 26. Weiter vorgeschrittene Stadien. Vergr. 225.

Fig. 27. Weiter entwickeltes Stadium; regenerierte Polypidknospe deutlich zweischichtig und in die Tiefe gerückt. Vergr. 340.

Fig. 28. Desgl.; Atrialteil vom Intestinalteil deutlich abgegrenzt. Vergr. 225.

Fig. 29. Etwas weiter vorgeschrittenes Stadium; neue Tentakelscheide im Entstehen begriffen. Vergr. 225.

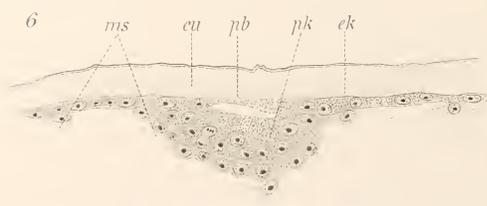
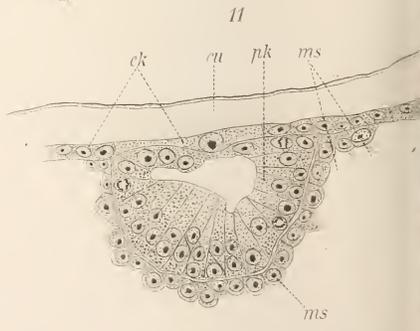
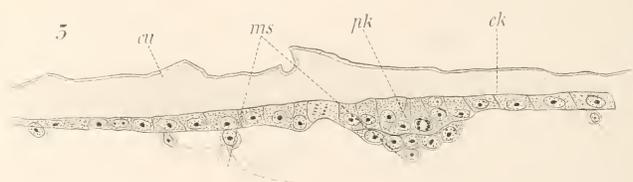
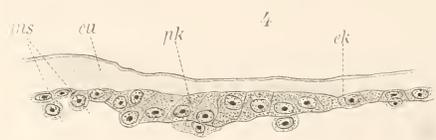
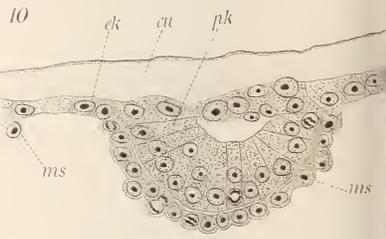
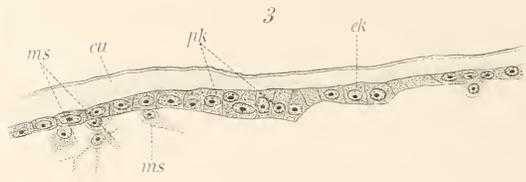
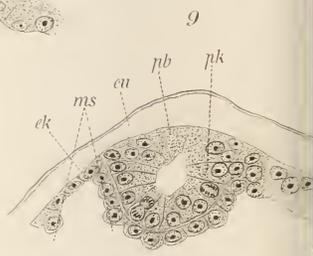
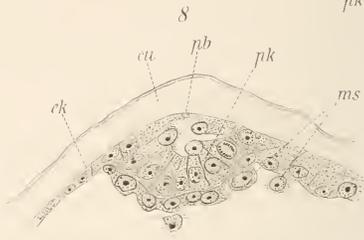
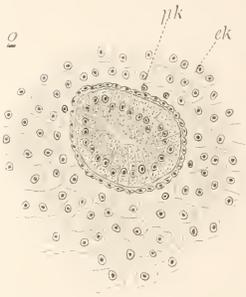
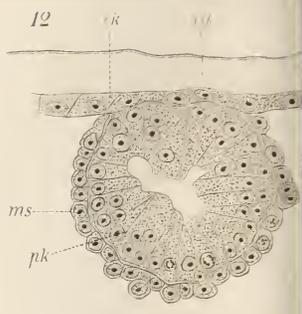
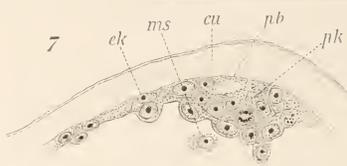
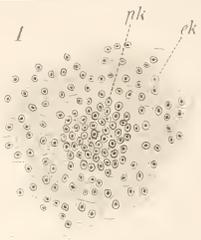
Fig. 30. Bedeutend weiter entwickeltes Stadium; Tentakel und Tentakelscheide deutlich ausgeprägt. Vergr. 225.

Fig. 31—34. Querschnitte durch regenerierte Polypidknospen von *Aleyonidium Mytili* in den verschiedensten Stadien. Vergr. 520.

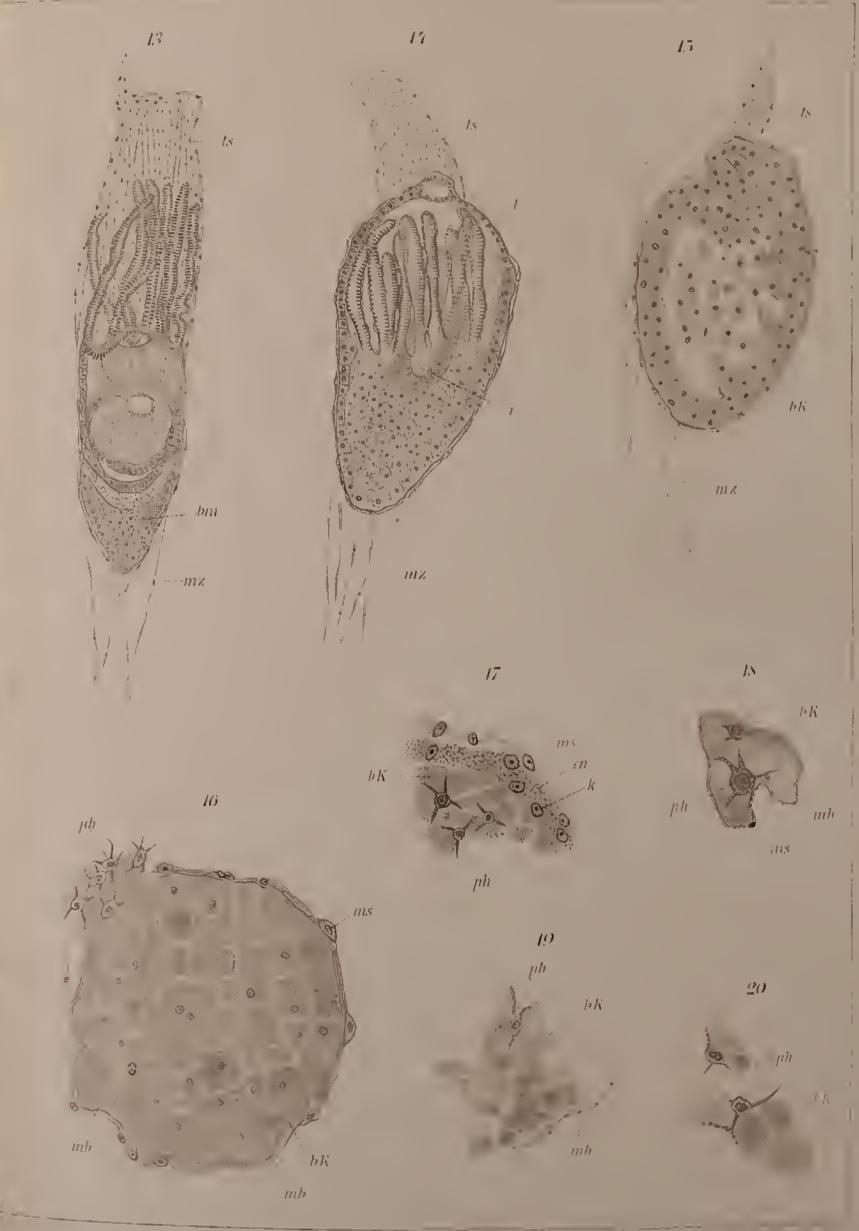
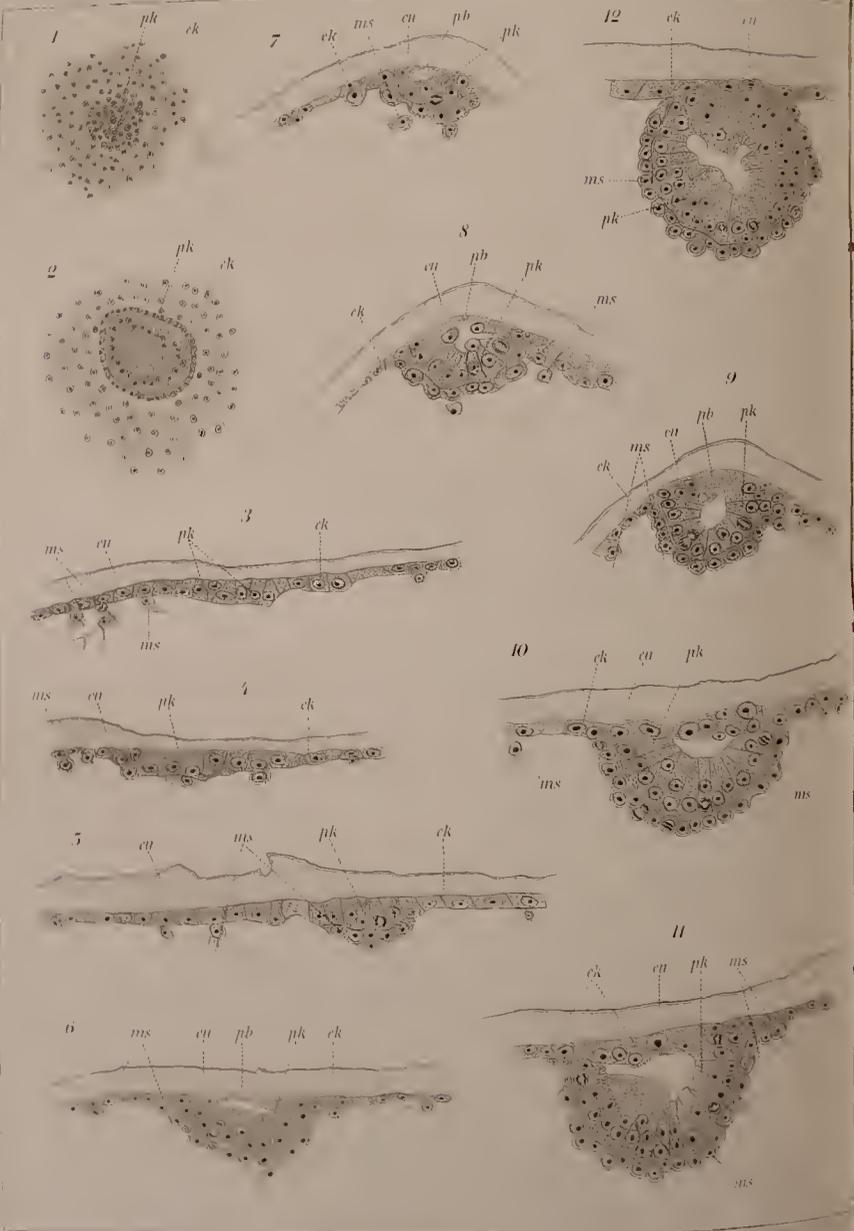
Fig. 35. Querschnitt durch die Anlage von Geschlechtszellen bei *Aleyonidium*. Vergr. 520.

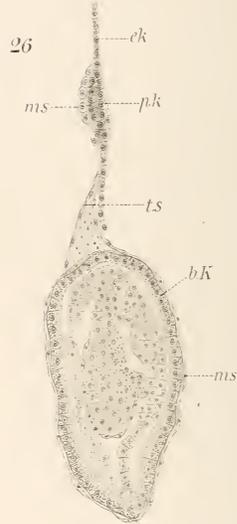
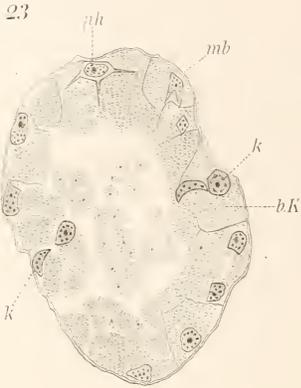
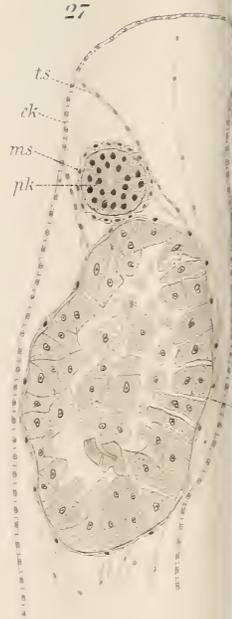
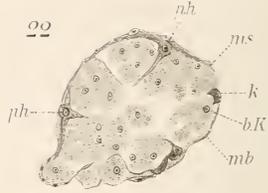
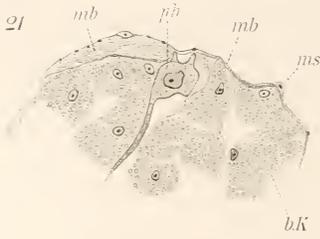
Fig. 36. Querschnitt durch Embryonen im Innern von einem Zoöcium (halbschematisch). Vergr. 130.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit dem ZEISSschen Zeichenapparat entworfen. Bei den Untersuchungen wurde ein ZEISSsches Mikroskop benutzt; Tubuslänge 170 mm.

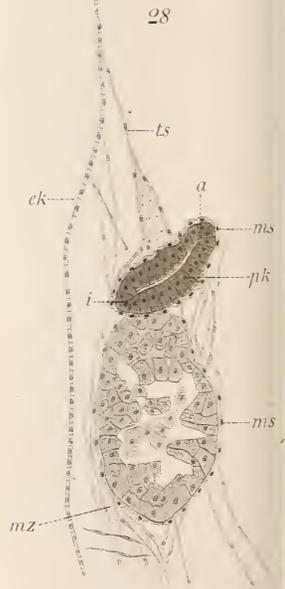
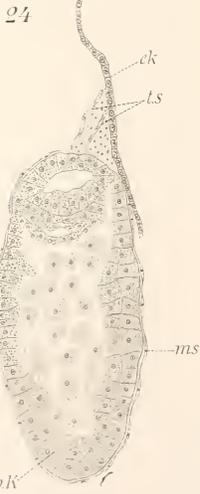
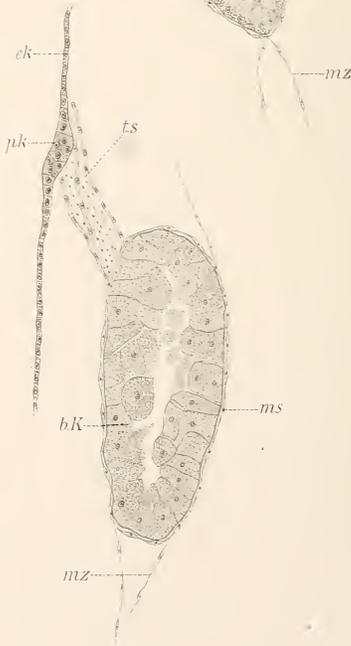


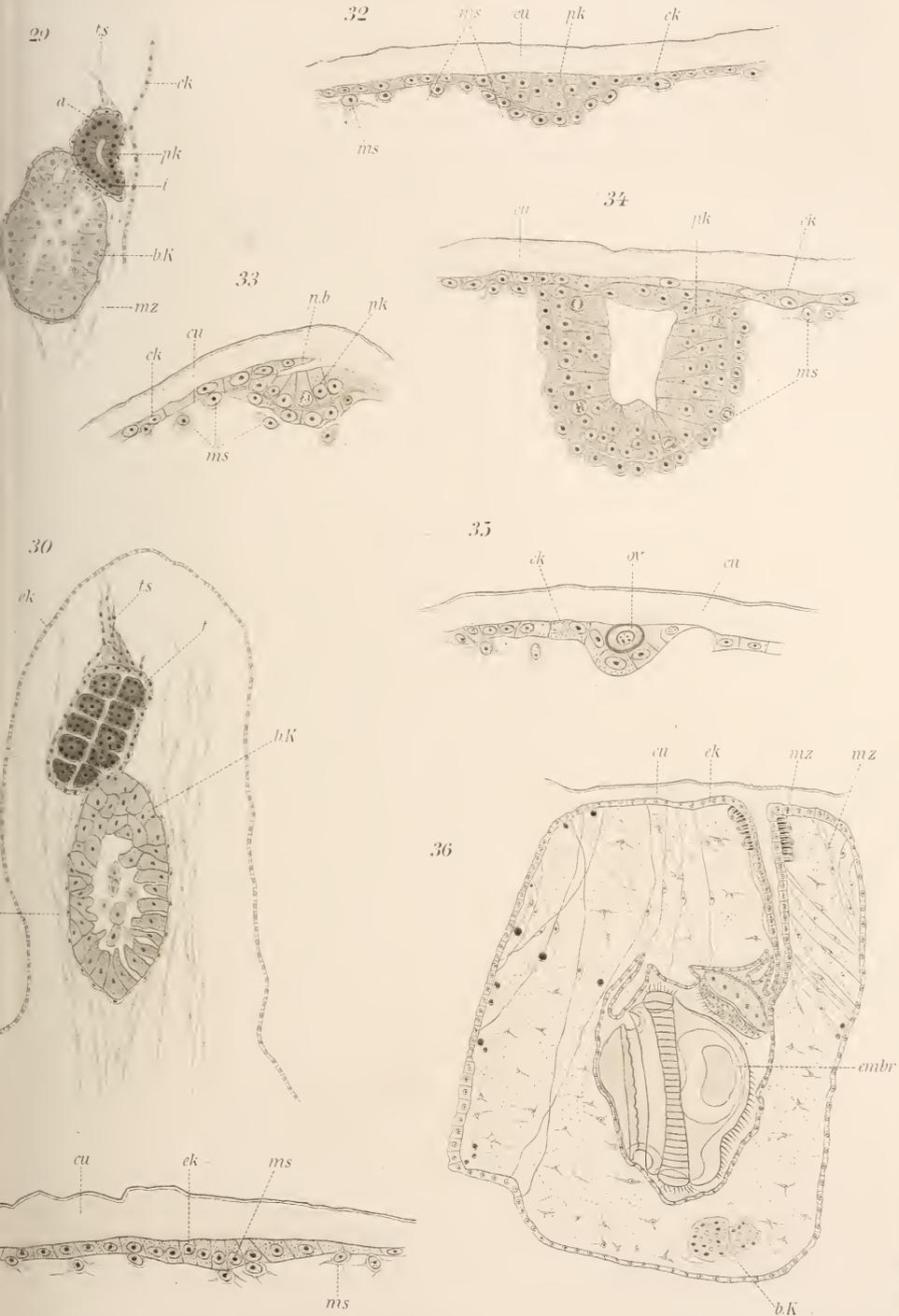


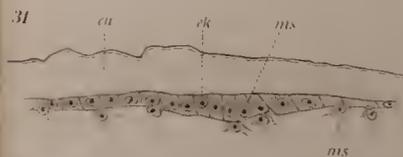
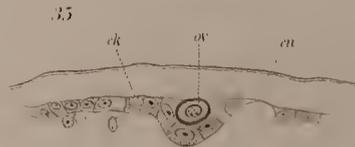
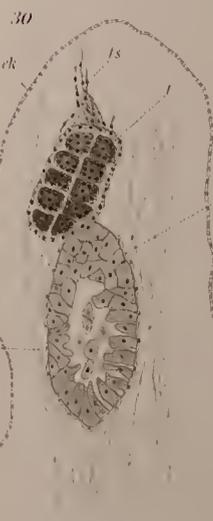
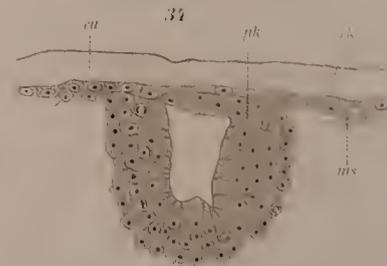
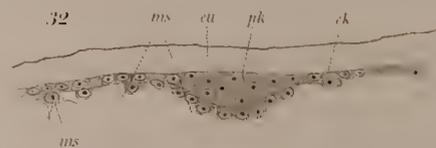
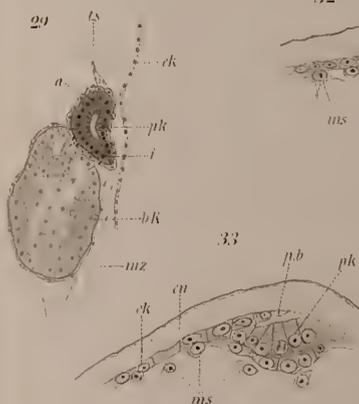
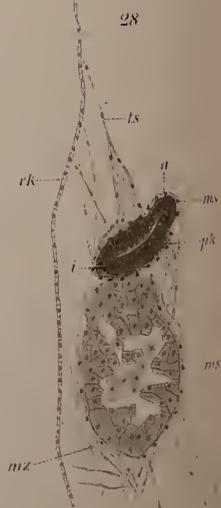
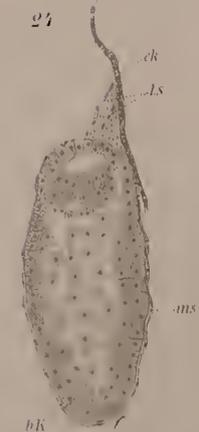
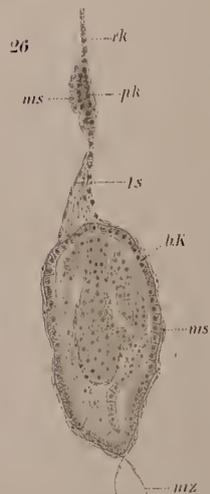
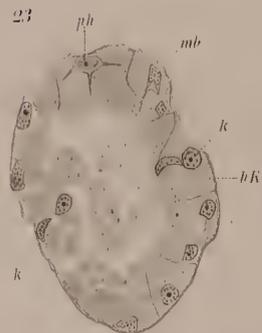
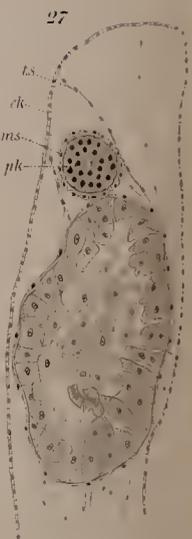
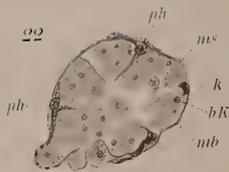
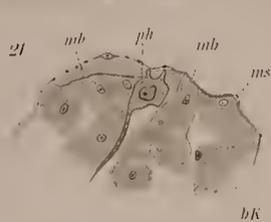




25







ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [84](#)

Autor(en)/Author(s): Römer Otto

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen marinen ectoprocten Bryozoen 446-478](#)