

Die Keimung der Statoblasten von *Pectinatella* und *Cristatella*.

Von **F. Braem**.

Mit 5 (III—VII) Tafeln und 8 Textfiguren.

Über die Keimung der Statoblasten habe ich 1890 im 6. Hefte der *Zoologica* die ersten ausführlichen Mitteilungen gemacht, sowohl über die äußeren Bedingungen, unter denen sie sich vollzieht, wie auch über die Vorgänge im Statoblasten selbst. Diese Angaben, die vornehmlich *Cristatella* betreffen, sind nicht unangefochten geblieben, sie sind teils auf Grund anderweitiger Befunde in Frage gestellt, teils ohne allen Grund bezweifelt worden. Und da mir auch selbst im Laufe der Zeit manches in meinen früheren Darlegungen bedenklich geworden war, so benutzte ich das Auftreten von *Pectinatella magnifica* bei Berlin, um an diesem neuen Objekt meine Ergebnisse nachzuprüfen. Ich habe dann auch *Cristatella* nochmals in den Bereich der Untersuchung gezogen, einzelne Stadien genauer verfolgt und namentlich die Punkte ins Auge gefaßt, in denen sich eine Abweichung gegenüber *Pectinatella* zu zeigen schien.

Die Arbeit gliedert sich naturgemäß in zwei Teile, von denen der über die äußeren Umstände, welche für den Eintritt und den Verlauf der Keimung maßgebend sind, voranstellen sollte. Dieses Thema beschäftigt mich seit einer Reihe von Jahren, ich habe es aber noch nicht zum Abschluß bringen können, und so muß ich den Teil über die inneren Vorgänge vorausschieken. Er erscheint nicht unpassend in dieser Festschrift, da er gerade die Frage betrifft, um deretwillen mir Herr Prof. *Chun* einst das Studium der Bryozoen empfohlen hat.

Die morphologischen Vorgänge im keimenden Statoblasten.

Bald nachdem ich meine Untersuchungen über *Cristatella* veröffentlicht hatte, erschien eine Arbeit von *A. Oka* über *Pectinatella gelatinosa*, eine neue, von ihm in Japan entdeckte Art. Er beschrieb darin auch die Entwicklung der jungen Kolonie im Statoblasten, und seine Angaben lauteten, wie er selbst hervorhob, wesentlich verschieden von den meinigen. Die letzteren kannte er noch nicht in ihrer ausführlichen Form, sondern nur aus der vorläufigen Mitteilung, die 1889 im *Zoologischen Anzeiger* erschienen war. Seine Arbeit ist bis heute die einzige geblieben, die als nennens-

werter Beitrag zu dem von mir behandelten Thema angesehen werden kann, und sie war in erster Linie die Veranlassung, daß ich die Gelegenheit, einen Vertreter der Gattung *Pectinatella* in bezug auf die Statoblasten untersuchen zu können, ergriff.

Was *Kraepelin* im zweiten Teil seiner Bryozoen-Monographie beigebracht hat, betrifft so späte Stadien, daß es für die Beurteilung der Entwicklung ohne Belang ist. Immerhin sei hier darauf hingewiesen. Meine eigenen Befunde werden von *Kraepelin* fast durchweg als trügerisch dargestellt.

Material und Methoden.

Über die Herkunft der Statoblasten und ihre technische Behandlung ist in den Figurenerklärungen das für den einzelnen Fall Gültige gesagt worden, so daß hier nur allgemeinere Angaben erforderlich sind.

Die Statoblasten, deren Keimfähigkeit zuvor durch eine Stichprobe festgestellt war, wurden in Gefäßen, die etwa 60 g Wasser enthielten, in den Wärmeschrank gebracht und bei einer Temperatur von durchschnittlich 30° C. sich selbst überlassen. Die Schwankung der Temperatur betrug etwa ½° aufwärts und abwärts der für den einzelnen Fall angegebenen Höhe.

Nach einer gewissen Zeit, je nachdem der Bedarf es erforderte, wurden einige der keimenden Statoblasten dem Gefäße entnommen und durch Einwerfen in heiße Sublimatlösung fixiert, und dies wurde in kürzeren oder längeren Pausen wiederholt, damit die gewünschten Stadien auch wirklich getroffen würden. In dem erkaltenden Sublimat blieben die Statoblasten eine Viertelstunde oder länger, jedenfalls bis zum Untersinken. Ohne Zweifel findet ein Eindringen der Lösung in das Innere der Statoblasten statt, denn das Chitin hat die Eigenschaft, für Wasser durchlässig zu sein, während es Alkohol abhält. Ob aber, wie ich früher gemeint habe, das Eindringen schon in wenigen Minuten erfolgt, ist mir fraglich geworden, und ich halte die Wärme in unserem Fall für das eigentlich wirksame Fixativ. Ein Probeversuch, der bloß mit heißem Wasser angestellt wurde, gab ebenfalls brauchbare Resultate.

Nach der Fixierung wurde der Statoblast mit dem Rasiermesser angeschnitten, um ihn für Alkohol und Farbstoffe zugänglich zu machen, und zwar geschah das durch Abtragung eines Teiles des Randes. Ich habe früher (Untersuch., S. 96) die beim Schwimmen nach oben gekehrte, flachere Schalenhälfte zur Anbringung des Schnittes empfohlen, weil man hier sicher ist, keine wichtigen Teile des Inhalts zu verletzen. Dies ist aber eine schwierige Operation, und ich zog es jetzt vor, lieber ein paar Statoblasten mehr zu opfern und bei der später vorgenommenen Kontrolle die geeigneten auszusuchen.

Nach dem Anschneiden wurde der Statoblast in der Regel nochmals in Sublimat gelegt und dann in Alkohol übergeführt. Zur Färbung stand mir bei meiner ersten Arbeit ein sehr schönes, aus Prof. *Chun's* Besitz stammendes Pikrokarmine zur Verfügung, welches die Kerne rot und den Dotter gelb färbte. Auch die Erhaltung der Gewebe wurde dadurch günstig beeinflusst (Pikrin). Was ich aber später von Pikrokarminen bekommen habe, war so minderwertig, daß ich auf dieses Gemisch ganz verzichtet habe. Ich habe jetzt mit alkoholischem Parakarmine nach *P. Mayer* gearbeitet, das ich aus der Berliner Filiale von *Leitz* bezog und das sich trefflich bewährte. Es gab nahezu reine Kernfärbung, ohne daß nachträgliche Differenzierung mit Salzsäure nötig war. Diese Bedingung muß von dem Farbstoff unter allen Umständen erfüllt werden, sonst färbt sich der Dotter so intensiv, daß weder eine sichere Orientierung des Statoblasten möglich ist, noch, selbst bei günstiger Schnitt-

richtung, deutliche Bilder erzielt werden. Ohnehin wurde der Dotter immer noch stärker gerötet als das gewöhnliche Zellplasma, aber die eingelagerten Kerne traten doch deutlich genug hervor. Der Erfolg scheint wesentlich davon abzuhängen, daß das Karmin eine gewisse Reife hat. Eine frisch gekaufte Lösung, die ich anfangs für unbrauchbar hielt, weil sie diffuse Färbungen gab, wurde nach einigen Wochen gut und mit den Jahren eher besser als schlechter.

Da der Dotter dem Eindringen von Flüssigkeit einen starken Widerstand bietet, so ist die Behandlung der Statoblasten ziemlich langwierig. Gefärbt habe ich in der Regel 24 Stunden.

Nach gründlichem Entwässern wurden die Statoblasten in Zedernholzöl übergeführt und bei möglichst intensiver Durchleuchtung gezeichnet. Nur die frühesten Stadien, die noch radiär gebaut sind, lassen vom Inhalt nichts erkennen, und hier ist eine genauere Orientierung auch nicht erforderlich. Sobald aber die bilateralen Differenzierungen eingetreten sind, ist eine Orientierung auf Grund vorher entworfener Skizzen, wie etwa der bestehenden Fig. I, unerlässlich. Der Umriß mit seinen Besonderheiten und die gewählte Schnitt- richtung müssen in der Skizze zum Ausdruck kommen, weil dadurch allein bei dem eingebetteten Statoblasten, von dessen Innerem nichts erkennbar bleibt, die Orientierung ermöglicht wird; auch diese ist natürlich nur mit Hilfe des Mikroskops auszuführen.

Selbst bei hinreichend differentieller Färbung ist es nicht immer leicht, die inneren Bildungen des Statoblasten in dem Aufhellungsmittel zu sehen. Ich möchte deshalb darauf hinweisen, daß die Mischung von 3 oder 4 Teilen Zedernholzöl und 1 Teil Alkohol ein viel größeres Aufhellungsvermögen besitzt als das reine Öl. So lästig es ist, mit diesem hygroskopischen Gemisch, das nur im verdeckten Schälchen verwendbar ist, zu arbeiten, so hat es mich doch in zahlreichen Fällen zum Ziele geführt. Man kann sich auch damit helfen, daß man den Statoblasten gleich nach der Übertragung aus dem Gemisch in das reine Öl, also vor dem völligen Entweichen des Alkohols, unter das Mikroskop bringt.

Im reinen, flüssigen Paraffin blieben die Statoblasten etwa 8—10 Stunden.

Das Schneiden ist wegen der Chitinschale und der Sprödigkeit des Dotters ziemlich schwierig, aber vielleicht nicht so sehr, als man voraussetzen könnte. Sehr hartes Paraffin ist nicht zu empfehlen, solches mit 50° Schmelzpunkt dürfte am tauglichsten sein. Dem Messer ist stets die Kante des Statoblasten entgegenzustellen.

Bau der Statoblasten.

Die äußere Hülle des Statoblasten besteht aus zwei uhrglasförmigen, mit den Rändern aufeinanderliegenden Schalen (Textfig. II, *S*), die an der Peripherie von dem aus lufthaltigen Chitin-

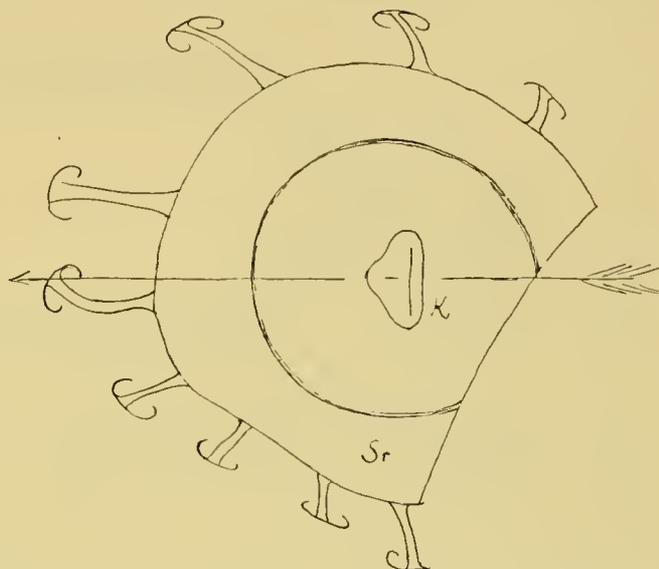


Fig. I. Ein zum Einbetten vorbereiteter Statoblast von Pectinatella, angeschnitten, gefärbt und aufgehellt. *K* Knospe (etwa wie Taf. VI, Fig. 28); *Sr* Schwimmring. Der *Pfeil* zeigt die gewählte Schnitt- richtung.

kammern gebildeten Schwimmring (*Sr*) umsäumt werden. Der Schwimmring, mittels dessen sich der Statoblast über Wasser hält, ist bei *Pectinatella* und *Cristatella* sehr verschiedenartig entwickelt, hat aber bei beiden das Gemeinsame, daß der der unteren Schale angehörige Teil stark reduziert ist. Bei *Cristatella* ist dieser Teil zu einem bloßen Verschlüßhäutchen geworden (Textfig. IV, *uSr*), und bei *Pectinatella* sind seine Luftkammern so klein und so wenig zahlreich (Textfig. II und Taf. VII,

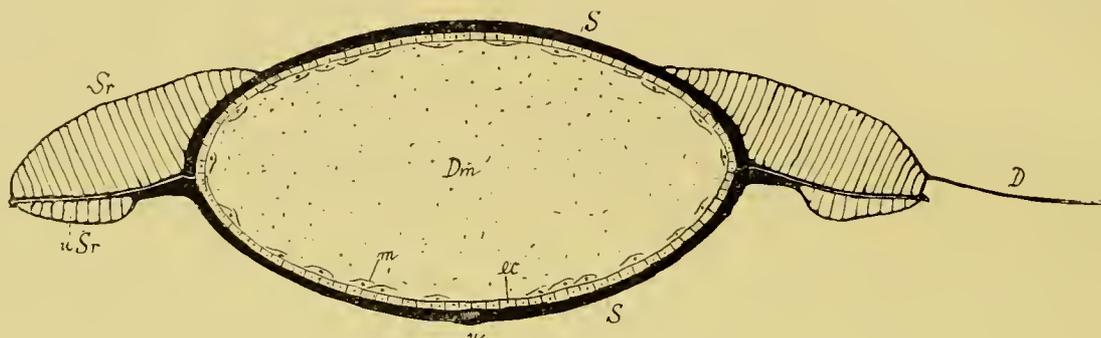


Fig. II. *Pectinatella magnifica*, mittlerer Querschnitt durch einen reifen Statoblasten. Vergr. etwa 120. Die Weichteile sind schematisch wiedergegeben. *D* Dorn im Längsschnitt; *Dm* Dottermasse (punktiert); *ec* äußeres, *m* inneres Epithel der Statoblastenwand; *S* uhrglasförmige Schale; *Sr* Schwimmring; *uSr* Schwimmring der unteren Schale; *u* Mitte der unteren Schale.

Fig. 36, 40: *uSr*), daß sie nicht einmal die zugehörige Schale zu tragen vermögen: diese sinkt nach dem Abfallen zu Boden. Es ist also nur der obere Teil des Schwimmrings, der das Schwimmvermögen des Statoblasten bedingt.

Ein weiterer Unterschied zwischen den beiden Schalen ist, daß die untere, besonders bei *Cristatella*,

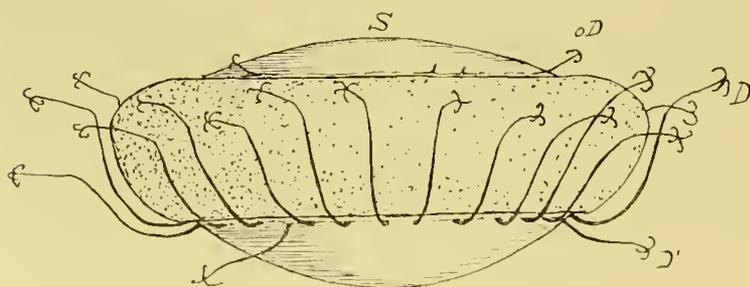


Fig. III. *Cristatella mucedo*, Statoblast aus der Havel, von der Seite gesehen. Vergr. etwa 90. Schwimmring punktiert. *D*, *D'* Dornen der unteren Schale; *oD* Dornen der oberen Schale (*S*).

stärker gewölbt ist. Der Schwerpunkt des Statoblasten liegt demnach mehr im Bereich der unteren Schale, und dieser Umstand im Verein mit dem, daß der eigentliche Schwimmgürtel der oberen Schale angehört, hat zur Folge, daß der Statoblast im Wasser möglichst die Stellung einnimmt, welche in den Figuren II und III des Textes anschaulich gemacht ist und welche die Bezeichnung „oben“ und „unten“ in dem bisher gebrauchten Sinne rechtfertigt. Es ist aber zu beachten, daß die Figuren der Tafeln, sofern sie Schnitte in der Richtung der Textfigur II darstellen, alle umgekehrt orientiert sind: die untere Schale ist nach oben, die obere nach unten gewendet.

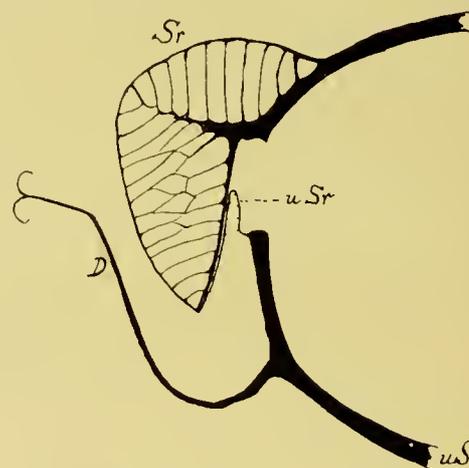


Fig. IV. Mittlerer Querschnitt durch einen halb geöffneten Statoblasten von *Cristatella*, Schalenrand. Stärker vergr. als Fig. III. *D* Dorn der unteren Schale (*uS*); *Sr* Schwimmring, der oberen Schale angehörig; *uSr* Verschlüßhäutchen, dem Schwimmring der unteren Schale entsprechend.

Der lebende Inhalt des Statoblasten besteht aus einer äußeren, der Schale anliegenden Schicht von kubischen bis zylindrischen Zellen (Textfig. II und Taf. III, Fig. 1: *ec*) und einer parallel laufenden inneren Schicht, die weniger regelmäßig und etwas flacher ist (*m*). Bei *Pectinatella* wird sie nur von vereinzelt Zellen gebildet, wie es auch bei den Plumatellen der Fall ist (Untersuch., Taf. XI, Fig. 138). Bei *Cristatella* dagegen ist sie ein wirkliches Epithel, aber auch da deckt sie die äußere Schicht nicht vollständig, hin und wieder zeigen sich Lücken, und stets erscheint eine solche im Zentrum der unteren Schale, an dem Punkte, wo der endliche Verschluss des Statoblasten erfolgte und den man als „Nabel“ bezeichnen kann (Fig. 1, *u*; vgl. Untersuch., Taf. XI, Fig. 140). Auch an der Schale selbst pflegt dieser Punkt kenntlich zu sein, in der Regel findet sich hier an der Außenseite ein kleiner Vorsprung (Textfig. II, *u*; Taf. III, Fig. 2, 7 u. ö.), seltener eine leichte Vertiefung (Fig. 6); außerdem zeigen sich im Chitin oft Blasen, die stets an der inneren Fläche der Schale liegen (Taf. IV, Fig. 12; V, 20). Da die Stelle entwicklungsgeschichtlich wichtig ist, so ist es in vielen Fällen erwünscht, dafür diese feste Marke zu haben. Der ganze übrige Raum des Statoblasten ist von der Dottermasse erfüllt, die also unmittelbar an das innere Epithel, oder, wo dieses Lücken läßt, an das äußere grenzt. Sie besteht aus großen und kleinen Körnchen und Kügelehen, und aus zahlreichen Kernen, die einzeln und gruppenweise dazwischen verteilt sind, und dies alles, Körnchen und Kerne, ist eingebettet in einem geringen Rest von plasmatischer Flüssigkeit, welche die Zwischenräume ausfüllt. Aus typischen Zellen entstanden, zeigt die Dottermasse von zellulärer Begrenzung jetzt keine Spur mehr, nur aus der Verteilung der Kerne kann auf die Zellterritorien geschlossen werden. Die Kerne des Dotters sind kleiner als die Kerne der umliegenden Epithelien und erheblich kleiner als die größten Dotterkörnchen.

Was die Bewertung dieser Schichten betrifft, so ist die äußere ihrer Lage nach als Ektoderm, der Funktion nach als Ekto-Entoderm zu bezeichnen. Sie entspricht dem inneren Blatte der polyptoiden Knospen des Stockes. Die innere Schicht und die Dottermasse sind nur verschiedene Differenzierungen einer und derselben Zellenart und entsprechen dem mesodermalen, äußeren Knospenblatt. Im übrigen muß ich bezüglich der Bildungsgeschichte der Statoblasten auf meine frühere Arbeit verweisen.

Keimfähigkeit.

Der fertige Statoblast ist mit ganz seltenen Ausnahmen, die bei *Pectinatella* im allgemeinen Durchschnitt noch nicht 1 pro Mille betragen werden und die ich bei *Cristatella* überhaupt nicht beobachtet habe, nicht gleich nach dem Verlassen der Kolonie keimfähig. Er bedarf dazu einer gewissen Zeit, die unter normalen Verhältnissen den Winter durch bis zum Frühjahr währt, die aber durch besondere Einwirkungen bedeutend abgekürzt werden kann. Es ist mir jedoch nicht gelungen, sie unter die Frist von etwa 8 Wochen herabzudrücken, abgesehen von jenen Ausnahmefällen, wo die Keimfähigkeit eben von vornherein zu bestehen schien. Ob diese Ruhezeit lediglich auf einem angeerbten Zwange beruht, oder ob sich dabei sichtbare Veränderungen im Statoblasten abspielen, welche die Keimfähigkeit zur Folge haben, weiß ich nicht; ich habe solche Veränderungen jedenfalls nicht nachweisen können.

Ist der Statoblast keimfähig, so weckt eine bestimmte Temperatur, die in weiten Grenzen schwanken kann, ihn zur Tätigkeit. Dabei zeigt sich, daß der Grad der Keimfähigkeit ein sehr verschiedener sein kann. Es gibt Statoblasten, die sich unter den günstigsten Umständen nur langsam

zur Entwicklung entschließen, während andere, namentlich solche, die eine überlange Ruhezeit hinter sich haben, kaum durch Gewaltmittel an der Keimung zu hindern sind.

Dotterschmelzung.

Was die Keimung zunächst und ganz allgemein charakterisiert, ist der Vorgang der Dotterschmelzung. Es findet während der Keimung eine allmähliche Verflüssigung des Dotters statt, der so von den umliegenden Epithelien, in erster Linie von der inneren, dann von der äußeren Zellschicht, aufgenommen wird, sie ernährt und ihre weitere Entwicklung ermöglicht. Man darf sich den Vorgang aber nicht etwa als bloß mechanische Folge der Keimtemperatur vorstellen, die ihn an und für sich, d. h. ohne den Willen der lebenden Zelle, keineswegs auszulösen imstande ist. Es ist ein Geschehen vitaler Art, das aller Wahrscheinlichkeit nach unter dem Einfluß der im Dotter verteilten Kerne von statten geht.

Es wird zweckmäßig sein, in der Darstellung des Keimungsverlaufes die beiden untersuchten Formen zu trennen, und zwar werde ich zuerst *Cristatella* und dann *Pectinatella* behandeln. Auf diese Weise wird die Anknüpfung an meine frühere Arbeit, die hier nicht ersetzt, sondern ergänzt werden soll, erleichtert, und ferner sind auch die Verhältnisse bei *Cristatella* charakteristischer ausgeprägt, so daß erst durch sie das rechte Verständnis für die Vorgänge bei *Pectinatella* erschlossen wird.

1. *Cristatella*.

Notiz über die Größe und Dornenzahl der Statoblasten.

Obwohl die Statoblasten von *Cristatella* durchschnittlich kleiner erscheinen als die von *Pectinatella*, so sind sie doch, wenn man die eigentliche Schale mit ihrem lebenden Inhalt als Maßstab nimmt, eher größer. Das beruht auf der eigentümlichen Gestaltung des Schwimmrings bei *Cristatella*, der senkrecht zur Fläche des Statoblasten gestellt ist, also nicht, wie der wagerechte von *Pectinatella*, mit seinem größten Durchmesser innerhalb dieser Fläche liegt. Ein Statoblast von *Pectinatella* mit einem Durchmesser von annähernd 1 mm (0,94 dürfte der häufigste Fall sein) hat ohne den Schwimmring einen Durchmesser von etwa 0,65 mm, und dieser Wert gilt auch für die Statoblasten von *Cristatella* bei einem Gesamtdurchmesser von etwa 0,8 mm. Da aber die Größe der *Cristatella*-Statoblasten bis zu mehr als 1 mm hinaufreicht, so ist klar, daß die von der Schale umkapselte lebende Masse bei *Cristatella* im allgemeinen etwas voluminöser sein wird als bei *Pectinatella* *magnifica*.

Die Größe der Statoblasten von *Cristatella* schwankt nach den von mir angestellten Messungen, denen nur heimisches Material zugrunde lag, zwischen 0,72 und 1,03 mm. Die Statoblasten aus der Havel bei Spandau stehen am unteren Ende dieser Skala, und zwar fand ich bei 53 von ihnen den Durchmesser zwischen 0,72 und 0,84 mm, der häufigste Fall war 0,75 mm (12 mal). Die Statoblasten aus dem Preiler Teich und dem Pregel bei Königsberg verhalten sich ähnlich. Weit größere gewann ich aus Kolonien, die am 12. Sept. 1887 in der Alle bei Wehlau gefunden wurden, die Maße reichen hier in 12 Fällen, die ich notiert habe, von 0,92—1,03 mm, in 8 Fällen betragen sie 1 mm und mehr.

Auch einige Statoblasten, die ich oberhalb Königsberg im Pregel fischte und die vielleicht eine weite Wanderung hinter sich hatten, lagen in diesen Grenzen. Es besteht also ein merklicher Unterschied zwischen den Statoblasten der rasch fließenden Alle und vermutlich auch des oberen Pregels und den übrigen, die in Teichen und langsam fließenden Gewässern vorkamen. Ich habe schon früher (Untersuch., S. 14) die Vermutung ausgesprochen, daß die mehr oder minder lebhaftere Strömung die Ursache dieser Differenz sein könne, und wenn meine Beobachtungen auch nicht hinreichen, um eine bestimmtere Ansicht zu begründen, so bieten sie doch einen Fingerzeig in der Richtung, daß nach der durchschnittlichen Größe der Statoblasten eine Flußform und eine Seenform unterschieden werden könnte. Daß zwischen den beiden Extremen Übergänge aller Art vorkommen müssen, versteht sich von selbst.

Die Zahl der Dornen hat K r a e p e l i n (l. c., I, S. 151 ff.) für die obere Schale auf 10—22, für die untere auf 20—37 angesetzt, während die amerikanische *Cristatella Idae* durch höhere Werte charakterisiert sein soll. Ich habe dagegen bereits geltend gemacht (Untersuch., S. 14), daß die Grenzen für unsere Form zu enge gefaßt sind, da ich bei den Statoblasten der Alle die Zahl der unteren Dornen bis zu 44 hinaufgehen sah, obwohl nur eine Probe von 12 Statoblasten kontrolliert wurde. Andererseits war in der Hälfte der Fälle die Zahl der o b e r e n Dornen kleiner als 10, und dies finde ich in sehr auffälliger Weise auch bei den Statoblasten der Havel bestätigt. Ich habe im ganzen bei 35 derselben die Dornen gezählt, und zwar bei Statoblasten vom 5. Nov. 1908 und vom 12. Aug. und 13. Okt. 1911, die alle den gleichen Typus zur Schau trugen, so daß es nicht nötig ist, sie gesondert aufzuführen. Bei nicht weniger als 13 von diesen Statoblasten fehlten die oberen Dornen ganz, so daß nicht einmal Rudimente vorhanden waren, während in 2 anderen Fällen zwar kein hakentragender Dorn, aber doch einzelne kurze Stümpfe vorlagen. Wenn wir von den letzteren absehen und nur die vollständigen Dornen berücksichtigen, so gestaltet sich das Weitere so: 1 Dorn war in 10 Fällen vorhanden, 2 Dornen in 5, 3 Dornen in 3 Fällen, 4 und 7 Dornen in je einem Falle. 7 ist also die höchste Zahl, und daß dies keine abnormen Verhältnisse sind, beweisen nicht nur die früheren Zählungen an den Statoblasten der Alle, sondern auch einige, die ich nachträglich an Statoblasten des Pregels vornehmen konnte. Die wenigen vorhandenen Dornen waren so kurz, daß sie nicht über den Schwimmring hinausreichten und praktisch von keiner Bedeutung sein konnten (Textfig. III, *oD*).

Vermutlich liegt hier ein Rudimentärwerden eines ehemals vollständigeren Dornenkranzes vor, und es scheint, daß dieser Vorgang noch gegenwärtig in vollem Flusse ist. Da sich subfossile Statoblasten von *Cristatella* in europäischen Torflagern erhalten haben, so wäre es interessant, über deren Bedornung etwas Näheres zu erfahren.

Die Zahl der u n t e r e n Dornen schwankt bei den 35 Statoblasten der Havel zwischen 18 und 35. Die 18 steht etwas abseits, sie fand sich nur einmal, und die nächst höhere Zahl ist 21. Neben den aufwärts gebogenen Dornen (Textfig. III, IV, *D*) fanden sich immer einige, in der Regel 4—6, welche abwärts gerichtet und kürzer waren (Fig. III, *D'*).

Nach dieser Abschweifung kehre ich zum Hauptthema zurück.

Bildung der Keimscheibe.

Taf. III, Fig. 2—7.

Die ersten Veränderungen im keimenden Statoblasten zeigen sich im Gebiete der unteren Schale, und zwar in der Mitte derselben, da, wo ehemals der Verschuß des Statoblasten erfolgt war.

Die äußere Zellschicht erscheint hier innerhalb eines scheibenförmigen Bezirkes von kreisrunden Umriß als ein typisches Zylinderepithel (Fig. 2), das in der Mitte am höchsten ist, nach den Seiten zu flacher wird und dann in einer ganz flachen Randzone endigt. Diese, aus Plattenepithelzellen bestehend, grenzt den verdickten Bezirk ziemlich deutlich von den übrigen, fast unverändert gebliebenen Teilen der äußeren Schicht ab, um so deutlicher, als die im allgemeinen kubischen Zellen derselben gerade am Rande des Statoblasten, in der Schwimmringregion, etwas stärker gehäuft sind, so daß also die Begrenzungszone hüben und drüben von einer Verdickung der Wandschicht eingedämmt wird. Die innere Schicht (Fig. 2, *m*) hebt sich jetzt scharf und glatt von der äußeren ab, sie bildet ein Plattenepithel, das nur am Rande der scheibenförmigen Verdickung streckenweise kompakter, etwa kubisch, erscheint. Die Lücke, die früher im Zentrum der unteren Schale bestand, ist ausgefüllt.

Die scheibenförmige Verdickung ist die Anlage des ersten Polypides der künftigen Kolonie. Ich habe sie früher als „Keimscheibe“ bezeichnet und werde den Ausdruck auch weiterhin brauchen, da er mir ungefährlich zu sein scheint. Wer an dem Doppelsinn Anstoß nimmt, könnte etwa auch „Knospenscheibe“ oder „Polypidplatte“ sagen.

Die Scheibe tritt nun immer deutlicher als ein selbständiges Gebilde hervor, die Verdickung nimmt zu, und der Rand hebt sich schärfer von der Umgebung ab (Fig. 3, 4).

Sodann beginnt von der Außenseite des Statoblasten her eine ringförmige Furche in das äußere Blatt der Keimscheibe einzuschneiden, in der Weise, wie es in Fig. 5 sichtbar ist. Die Furche liegt nahe dem Rande der Keimscheibe, und schon in Fig. 4 deutet die Lage der Kerne auf ihr Erscheinen hin. Sie vertieft sich dann immer mehr, und zugleich rücken die Außenränder der Furche gegen einander vor, wobei sie den mittleren Teil der Keimscheibe von der Statoblastenschale verdrängen und sich selber an seine Stelle setzen. Sie vereinigen sich also schließlich über dem mittleren Teil, der nun als flach gewölbter Kegel ganz in das Innere des Statoblasten verlegt ist (Fig. 6, 7). Die Keimscheibe hat sich zu einer Art Sack umgeformt, und dieser Sack ist die Polypidknospe. Was außen war, liegt nun innen und das Innere außen. Die äußere Schicht der Keimscheibe ist das innere Knospenblatt, die innere Schicht das äußere Knospenblatt; der zusammengezogene Rand der Scheibe bildet den Knospenhals, die Ringfurche ist zum Knospenlumen geworden.

Alle diese Veränderungen beruhen im Grunde auf einem einheitlichen Vorgang, auf der Zusammenziehung der Keimscheibe. Schon die Vergleichung der frühesten Stadien lehrt, daß mit dem schärferen Hervortreten der Scheibe ein Zusammenrücken der Zellen und eine Verkleinerung des radialen Durchmessers der Scheibe verbunden ist, der sich von 0,4 mm in Fig. 2 auf etwas über 0,3 mm in Fig. 3 verkürzt hat. Sehr wahrscheinlich hängt damit auch das Auftreten der dünnen Grenzzone in der unmittelbaren Umgebung der Keimscheibe zusammen, indem diese Zone für die fortrückenden Zellen der Scheibe Ersatz leisten muß. Wenn dann ein weiteres Zusammenrücken der Zellen nicht mehr möglich ist, so führt die Zusammenziehung zur Bildung der Ringfurche, deren endlicher Verschluß nicht sowohl auf ein selbständiges Fortwachsen des äußeren Randes, als vielmehr auf eine allmähliche Umrollung der Scheibe auf Kosten ihres mittleren Teiles zurückzuführen sein wird.

Kernteilungen habe ich während dieser Vorgänge nur in dem inneren, mesodermalen Blatte der Knospenscheibe beobachtet, doch leugne ich sie auch für das äußere nicht. Ich glaube aber, daß die Zellvermehrung anfangs keine erhebliche Rolle spielt, und daß die Knospe sich im wesentlichen direkt aus den Zellen aufbaut, die schon im ungekeimten Statoblasten vorhanden waren. Mit Beginn der Entwicklung wachsen die Zellen des äußeren Blattes der Keimscheibe zu bedeutender Größe heran, indem sie von dem schmelzenden Dotter ernährt werden, aber eine Vermehrung ihrer Zahl

läßt sich bis zum Stadium Fig. 4 kaum nachweisen. In Fig. 5 ist sie ohne Zweifel vorhanden, in Fig. 6 aber wieder nur in geringem Maße, falls überhaupt. Die Zusammenziehung des Keimscheibenrandes nach dem Auftreten der Ringfurche muß tiefgreifende Umlagerungen der Zellen zur Folge haben, Ansprüche an die Vermehrung der Zellen stellt sie indessen nicht. Dazu stimmt auch der rasche Verlauf dieses Vorgangs, der nach ungefährender Schätzung in kaum zwei Stunden vollendet ist. Später, wo es sich um die Ausmodellierung der Knospe handelt und an bestimmten Stellen Bruchsäcke und Einstülpungen gebildet werden, sind auch die Teilungen häufiger zu beobachten.

Offenbar ist das eigentlich aktive Gewebe bei der Ausgestaltung der Keimscheibe die äußere Schicht resp. das innere Knospenblatt, wie es auch bei der Knospung im Stocke der Fall ist. Die innere Schicht oder das äußere Knospenblatt beteiligt sich an den morphologischen Vorgängen mehr passiv, hat aber die wichtige Aufgabe, die Knospe durch Zuführung der Dotterflüssigkeit zu ernähren. Sie ist die Grenzschicht sowohl der Knospe selbst als des Dotters, und nur durch ihre Vermittlung kann der Dotter den inneren Geweben der Knospe zufließen. Merkwürdig ist, daß diese Schicht bei den jungen Knospen fast nur flüssige Substanz aufnimmt, während sie später, wenn die Zellen ihren embryonalen Charakter verloren haben, etwa von der Zeit an, wo sich die Muskeln zu bilden beginnen, so mit geformten Dotterkörnern beladen ist, daß ihre Begrenzung nach außen dadurch undeutlich wird.

Im Dotter sind überall noch die Kerne bemerkbar, die auch, solange sich Reste der Dottermasse erhalten, d. h. bis lange nach dem Ausschlüpfen des jungen Stöckchens, in diesen Resten zu finden sind. Niemals aber habe ich Teilungen bei den Dotterkernen beobachtet, und wenn solche stattfinden, worauf die gruppenweise Anordnung der Kerne allerdings hindeutet, so muß es vor der Fertigstellung des Statoblasten, im letzten Stadium seiner Ausbildung, der Fall sein. *Kraepelin* (l. c., II, S. 57) spricht von einer „lebhaften Teilung“ dieser Kerne im Anfang der Keimung, aber er sagt darüber nichts Näheres, bildet auch keine Teilungen ab; ich nehme an, daß es sich nicht um Beobachtung, sondern um eine Vermutung handelt.

Ohne Zweifel sind die Dotterkerne für die Dotterschmelzung notwendig. Ich stelle sie mir als die Organe vor, von denen aus die Verflüssigung der Körnchen unmittelbar reguliert wird. Außerdem aber sieht man, daß diese Kerne sich überall eng an die mesodermale Grenzschicht, der Knospe sowohl als der Statoblastenwand, anlehnen, und zahlreiche Bilder sprechen dafür, daß sie sich zu Zellen vervollständigen und so dem Verbande des Mesoderms einfügen. Dadurch erkläre ich mir das rasche Verschwinden der Lücken, die sich ursprünglich in der Mesodermschicht befanden, namentlich das jener größeren im Zentrum der unteren Schale, wo dann die Keimscheibe auftrat. Ich habe für diese Art der Zellbildung auf S. 98/99 meiner „Untersuchungen“ Belege angeführt und verweise auf das dort Gesagte. Auch *Kraepelin* (l. c., II, S. 58) vertritt eine ähnliche Auffassung, wenn er mir aber nachsagt, ich glaubte „daneben noch eine direkte Kernbildung aus den Elementen des Dotters selbst beobachtet zu haben“, so ist er im Irrtum. Ich habe derartiges nie behauptet.

Bilateraler Bau der Knospe.

Taf. III, Fig. 7 — Taf. IV, Fig. 10.

Beim ersten Auftreten der Ringfurche ist diese selbst und die Keimscheibe noch nahezu kreisrund. Aber schon bevor die Furche sich ganz geschlossen hat, ändert sich das, indem die Außenränder der Furche von einer Seite her etwas rascher vordringen als von der entgegengesetzten. Die Ränder

treffen daher nicht genau in der Mitte der Keimscheibe zusammen, sondern der Vereinigungspunkt rückt ein wenig zur Seite. Gleichzeitig neigt sich die Scheibe, die nun die Form einer flachen Glocke hat, nach dieser Seite etwas tiefer herab und die kreisrunde Form wird in die oblonge übergeführt, indem sich der Durchmesser des Kreises in der Richtung der seitlichen Verschiebung verkürzt. Diese Verhältnisse werden durch die beiden Schnitte in Fig. 8 illustriert, die einer Serie von Horizontalschnitten durch den Statoblasten entnommen sind. Die Ringfurche hat sich noch nicht ganz geschlossen. Schnitt I geht durch den oberen Teil der Knospenglocke (vgl. Fig. 7); man sieht die oblonge Ringfurche rf , die an der linken Seite der Figur deutlicher ist als an der rechten und die den nur in seinem ektodermalen Teile getroffenen mittleren Kegel der Keimscheibe umschließt. Schnitt II liegt erheblich tiefer; links ist noch die Furche sichtbar, da sich die Knospenglocke nach dieser Seite tiefer herabneigt, rechts erscheint nur noch die mesodermale Schicht des Glockenrandes, in der Mitte bereits die Dottermasse, welche die Höhlung der Glocke resp. des Zentralkegels ausfüllt.

Der bilaterale Bau der Knospe ist also jetzt bereits durchgeführt. Wir können ein Rechts und Links, ein Vorn und Hinten unterscheiden, und zwar bezeichnen wir im Hinblick auf den weiteren Verlauf der Entwicklung die tiefer herabhängende, in Fig. 8 nach links gerichtete Seite als die vordere oder orale, die entgegengesetzte als die hintere oder anale. Ein in der Richtung des kürzesten Durchmessers der Knospenscheibe, also oral-anal geführter Schnitt würde als Medianschnitt in der Symmetrie-Ebene der Knospe verlaufen und zugleich ihren stärksten Neigungswinkel zur Anschauung bringen.

Ein solcher Medianschnitt durch ein Stadium, das nur wenig älter ist als das von Fig. 8, liegt in Fig. 7 vor. Die ungefähre Richtung der beiden Schnitte von Fig. 8 ist durch die geraden Linien angedeutet.

Die Bilateralität beschränkt sich nun aber nicht auf die Gestaltung der Keimscheibe selbst, sondern sie kommt auch darin zum Ausdruck, daß eine bestimmte Stelle des äußersten Statoblastenrandes sich durch eine Verdickung der beiden Keimschichten als Bildungsstätte der jüngeren Knospen kundgibt. Die Stelle liegt in der Symmetrie-Ebene und oral vor der Hauptknospe (Taf. IV, Fig. 10, *KZ*). Sie ist schon auf sehr frühen Stadien erkennbar, jedenfalls bald nachdem der bilaterale Bau der Keimscheibe zu Tage getreten ist.

Die Frage, woher es kommt, daß in dem radiär gebauten Statoblasten ein bestimmter Radius im Sinne der Bilateralität bevorzugt wird, muß ich jetzt noch entschiedener als früher (Untersuch., S. 100) dahin beantworten, daß es sich um eine ursprüngliche Veranlagung handelt. In den entwicklungsgeschichtlichen Fähigkeiten der Zellen der Wandschicht ist die Bilateralität von vornherein vorgezeichnet. Auch der ungekeimte Statoblast ist also nur scheinbar, bei rein morphologischer Betrachtung, radiär gebaut, in Wirklichkeit, d. h. nach der Qualität und dem Bildungsvermögen seiner Zellbezirke, ist er bilateral. Ich nehme an, daß dieses Verhältnis schon bei der Anlage des Statoblasten, durch seine Orientierung am Funiculus bzw. am Keimstock, fixiert wird.

Weitere Ausgestaltung der Knospe.

Taf. III, Fig. 7 — Taf. V, Fig. 15.

Wenn sich die Außenränder der Ringfurche zum Knospenhalse zusammengezogen haben, so hat die Knospe ungefähr das Aussehen einer schief gestellten, flachen und seitlich verbreiterten Glocke (vgl. Fig. 7 und 8). Diese wird durch die Knospenhöhle gewissermaßen in zwei Glocken

gespalten, von denen die größere über die kleinere gestülpt ist. Die größere wird von der äußeren Wand der ehemaligen Ringfurche gebildet und entspricht der Tentakelscheide des Polypides. Die kleinere, innere Glocke umfaßt den mittleren Teil der Keimscheibe, die jetzt in Gestalt eines flachen Kegels in die Knospenhöhle hineinragt und in der Hauptsache den Lophophor darstellt, aber auch das Material für das Nervensystem und den Darm enthält.

Die nächste Veränderung, die an der Knospe auftritt, ist die Gastrulation, die Anlage der resorbierenden Darmteile. Sie besteht in einer blindsackartigen Ausstülpung der Knospenwand am hinteren Ende der Knospe, an der Stelle, die in Fig. 7 und 8¹ mit *a* bezeichnet ist. Hier dringt das Knospenlumen nach unten vor, und es bildet sich ein kurzer, medianer Sack, der „Analschlauch“, der frei in den Statoblasten hineinragt (Fig. 9, 11: *an*). Er repräsentiert den Enddarm und den Magen, und da, wo sein Hohlraum aus dem Knospenlumen entspringt, liegt der After (*a*). Der letztere markiert sich auf Medianschnitten der Knospe deutlicher als auf Querschnitten (d. i. Flächenschnitten des Statoblasten), wo das spaltförmige Lumen der Knospe sich ganz allmählich in das Lumen des Enddarms verengt (Fig. 11¹, *a*, 11^{II, III}, *an*).

Bald nachdem der Analschlauch zu Tage getreten ist, beginnt auch der mittlere Kegel, die Lophophorregion, sich zu verändern. Bisher hatte diese die Form eines einfachen Hügels bewahrt, dessen größte Ausdehnung in die Breitendimension der Knospe fiel. Jetzt beginnt sich der Hügel zu teilen, indem eine in der Medianebene der Knospe verlaufende Furche vom After her in seinen Gipfel einschneidet. Sie zerlegt ihn in einen linken und einen rechten Teil und grenzt so die Gebiete der beiden Lophophorarme voneinander ab.

Ein sehr frühes Stadium dieses Vorgangs ist in Fig. 11 auf Grund einer Serie von Querschnitten durch die Knospe dargestellt. Fig. 11 ist der konstruierte Medianschnitt, an dem die Reihenfolge der wirklichen Schnitte markiert ist. Nach dem zehnten derselben ist Fig. 11¹ entworfen, so jedoch, daß der mittlere Hügel körperlich dargestellt ist, d. h. mit seinem ganzen, oberhalb von Schnitt 10 gelegenen Aufbau (Schnitt 6—9). Man erkennt die vom After her in oraler Richtung (links in der Figur) sich erstreckende Furche, welche den Hügel teilt und welche in Fig. 11 dadurch sichtbar gemacht ist, daß die beiden seitlichen Wölbungen auf die Medianebene projiziert sind (Linie *l*).

Die Furche vertieft sich nun immer mehr, wobei sie das Gewebe des Hügels zu einer Falte einbiegt und vor sich herdrängt. Am stärksten wird die Vertiefung ungefähr in der Mitte der Strecke zwischen dem After und dem vordersten Ende des Knospenlumens (Fig. 10 bei *or*), hier bohrt sich die Falte gleichsam in das innere Knospenblatt ein und schiebt es dem geschlossenen Ende des Analschlauchs entgegen. Diese orale Vertiefung ist in Fig. 10 eben erst angedeutet, in Fig. 12 ist sie bereits zu einer umfangreichen Einbuchtung geworden, und ähnlich tritt sie uns auch in den Figuren Taf. V, 14 und 15, entgegen. Sie ist die Anlage des vorderen Abschnittes des Darmes, der erst auf späteren Stadien zu einem einheitlichen Rohr wird, indem dann an der Spitze der beiden gegeneinander gerichteten Einsenkungen, der oralen und der analen, ein Durchbruch erfolgt, wie es auch bei der Knospung im Stocke der Fall ist.

Nach meiner früheren Darstellung (1890) konnte es scheinen, und ich habe es auch geglaubt, daß der Oralschlauch als eine von beiden Blättern der Knospe gebildete Ausstülpung dem Analschlauch entgegenwüchse. Das ist, wie die genauere Verfolgung der Vorgänge lehrt, nicht zutreffend. Der Oralschlauch schiebt sich unterhalb des äußeren Knospenblattes dem Analschlauch entgegen, verdrängt also das Blatt gewissermaßen aus dem einspringenden Winkel, den es zuvor zwischen dem oralen und analen Teil der Knospe behauptete (vgl. Fig. 9 gegen 10 und 12).

Obwohl die Vorderdarmanlage auf den Medianbildern als geräumige Bucht erscheint, ist sie doch in Wirklichkeit nur ein schmaler Spalt (Fig. 13^{IV}, *or*), der auch in dieser Beziehung seine Zugehörigkeit zu der Medianfurche nicht verleugnet. Sie steht damit in einem Gegensatz zum Analschlauch, dessen Lumen anfangs in der Breitenrichtung der Knospe am ausgedehntesten ist (Fig. 11^{II, III}, *an*).

Wir sahen, daß die orale Vertiefung sich in beträchtlicher Entfernung von dem vordersten Ende des Knospelumens zu bilden begann, und sie dringt auch nie ganz bis dahin vor. Sie endigt kurz vor dem äußersten Rande des Zentralkegels, der hier unversehrt bleibt und sich der Furche als ein querer Wulst vorlagert (Fig. 12, 13^{IV}, 14, 15: *ot*). Der Wulst ist die Bildungsstätte der oralen Tentakeln, welche die ältesten unter ihresgleichen sind. Von hier aus schreitet die Tentakelbildung am Rande des Lophophors in analer Richtung fort, bis oberhalb des Afters die jüngsten Tentakeln den Ring schließen (vgl. Textfig. V, *t*). Die Medianfurche mitsamt dem Oralschlauch liegt innerhalb dieses Ringes, aber der After liegt außerhalb, so daß vor dem After eine Einbiegung entsteht, in der die erste Andeutung der Hufeisenform der Tentakelkrone zu finden ist (vgl. Fig. 11^I).

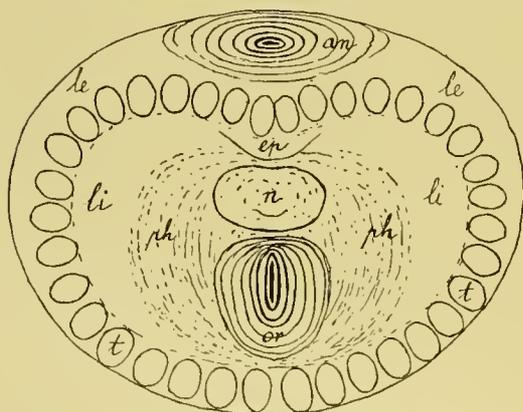


Fig. V. Grundriß des mittleren Hügels (etwa im Stadium von Fig. 8, Taf. III), mit schematischer Bezeichnung der organbildenden Zellbezirke. *an* Analschlauch; *ep* Epistom; *le* außerhalb, *li* innerhalb der Tentakeln gelegene Wand des Lophophors; *n* Nervensystem; *or* Oralschlauch; *ph* Pharynx, Mundregion; *t* Tentakeln.

Furche beinahe in ihrer ganzen ursprünglichen Ausdehnung bis zum After, und ein großer Teil des Zentralkegels wird sekundär in den Darm verlegt. Dieser sekundäre Munddarm entspricht dem Pharynx, der primäre Oralschlauch anscheinend dem Oesophagus. Zu allerletzt, lange nachdem die ersten Tentakeln sichtbar geworden sind, entsteht oberhalb des Mundes der Munddeckel, von dem die Phylactolämengruppe ihren Namen hat. Er erhebt sich als eine breite, zungenförmige Ausstülpung des ehemaligen Furchenbodens zwischen der Stelle, wo das Ganglion abgeschnürt wurde, und den Anlagen der analen Tentakeln (Textfig. V, *ep*).

Wir haben nun die Vorgänge, die sich im Bereich der Medianfurche abspielen, ziemlich vollständig behandelt, haben aber die Veränderungen der Gesamtform der Knospe etwas aus dem Auge verloren. Sie stehen in engem Zusammenhang mit der Furchenbildung. Von dieser wurde bereits gesagt, daß sie zustande kommt, indem das Gewebe des mittleren Hügels nach Art einer Falte sich einbiegt. Sie beruht also in der Hauptsache nicht auf lokaler Wucherung und Neubildung von Zellen, sondern auf der Verlagerung schon vorhandener Schichten, wobei freilich auch Zellteilungen mit-

Das Stück der Medianfurche, welches zwischen der oralen Vertiefung und dem After gelegen ist (Fig. 10, 12, 14, 15: *n*), liefert das Nervensystem, also das Hauptganglion mit seinen Ausläufern. Dasselbe ist schon in Fig. 12 als eine leichte Einbuchtung kenntlich, und auch auf dem letzten hier abgebildeten Stadium, Fig. 15, erscheint es noch so. In Wirklichkeit liegt aber doch ein bedeutender Fortschritt vor, der nur im Medianschnitt nicht sichtbar ist, weil er vornehmlich die Seitenteile betrifft. Diese, welche die Lophophornerven bilden, machen sich schon auf den Stadien Fig. 14 und 15 als tiefe seitliche Buchten bemerkbar. Jedenfalls verläuft die Entwicklung so, daß der eingebuchtete Teil sich in Form einer Blase vom Boden der Furche abschnürt, worauf dann diese ganze Region der Furche mit dem angelagerten Nervenknoten in den Bereich des Munddarms einbezogen wird und die anale Wand des Pharynx bildet. Der definitive Mund umfaßt also die

spielen. Infolgedessen vertieft sich die Furche auf Kosten der Ausdehnung des Hügels, speziell seines Breitendurchmessers. Die ganze Knospe wird schmaler, wie die Vergleichung der Querschnitte Fig. 11^I und 13^I (entsprechend den Stadien Fig. 11 und 12) sehr deutlich zeigt. Dasselbe lehrt der Frontalschnitt Fig. 13, der durch Kombination der Querschnittserie entworfen ist, der die Figuren 13^{I-IV} entnommen sind (seine Richtung ist in Fig. 12 durch die senkrechte Linie angedeutet). Die Furche ist hier in ihrer tiefsten Einsenkung getroffen, sie umfaßt in ihrem untersten Abschnitt auch den Oraldarm. Die Seitenteile des Hügels sind gegenüber den früheren Stadien näher zusammengerückt, und durch die Faltenbildung hat sich die Mitte gesenkt. Die untere, ehemals einheitliche Höhlung der Knospenglocke (vgl. Fig. 6, 8^{II}) ist durch die Falte in zwei seitliche Buchten geteilt (Fig. 13, *lh*), welche die Höhlen der beiden Lophophorarme darstellen und sich im Verlauf der Entwicklung noch weiter vertiefen. In den Medianschnitten von Fig. 11 ab ist die ungefähre Begrenzung der Lophophorhöhle, wie sie auf seitlichen Schnitten erscheint, durch die punktierte Bogenlinie bezeichnet; der äußere Umriß der Lophophorarme, der gleich neben der Mediane zu Tage tritt, ist durch die voll ausgezogene Linie *l* angedeutet. —

Wir haben das Polypid jetzt bis zur Anlage aller wesentlichen Organe und bis zu einem Stadium verfolgt, wo es sich von einer normalen Knospe kaum noch unterscheidet. Bezüglich der weiteren Entwicklung verweise ich auf meine frühere Arbeit, die sich mit Fig. 148 an das Stadium Fig. 15 der vorliegenden Untersuchung anschließt. Zu berichtigen habe ich nur, daß in Fig. 149 auf Taf. XIII der mit *oe* bezeichnete Darmteil aller Wahrscheinlichkeit nach nicht dem Oesophagus entspricht, sondern bereits dem Magen angehört.

Auch die Ausbildung der j ü n g e r e n K n o s p e n ist dort (S. 104 f.) ausführlich behandelt worden, und ich habe jenen Angaben nichts hinzuzufügen. Nur sei in Bestätigung derselben hier nochmals betont, daß der Zellkomplex, aus dem die Sekundärknospen hervorgehen, von vornherein selbständig neben dem der Primärknospe dasteht (Fig. 10, 15 a: *KZ*), daß also ein Zusammenhang beider Anlagen nur durch das embryonale Gewebe des Statoblasten vermittelt wird. Nur in diesem Sinne und nicht der Form nach kann von einer Doppelknospe die Rede sein. Der Punkt ist von Wichtigkeit, weil wir bei *Pectinatella* ein abweichendes Verhalten kennen lernen werden.

2. *Pectinatella*.

Bildung der Keimscheibe und der bilateralen Knospe.

Taf. V, Fig. 16—23.

Wie bei *Cristatella*, so treten auch bei *Pectinatella magnifica* die Anfänge der Polypidbildung im Zentrum der unteren Schalenhälfte zu Tage. Hier entsteht durch Verdickung der beiden Wandschichten, von denen die innere sich zu einem geschlossenen Epithel vervollständigt, eine Keimscheibe, die in allem Wesentlichen der von *Cristatella* gleicht, aber beträchtlich kleiner ist. Dies ist aus den Figuren, die fast alle bei gleicher Vergrößerung hergestellt sind, unmittelbar ersichtlich (vgl. Fig. 17, 18 mit 3—5).

Ein sehr frühes Stadium liegt in Fig. 16 vor. Die Verdickung der Wandschicht ist schon vorhanden, aber das innere Epithel zeigt noch Lücken, die scheinbar durch Anlagerung neuer, im Dotter gebildeter Zellen ausgefüllt werden. Im Dotter liegen zahlreiche Vacuolen (*v*), die besonders in der

Umgebung der Kernchen auftreten und als Plasmaansammlungen vermutlich die Zellbildung einleiten. Solche Flüssigkeitsräume scheinen für die Zeit bis zum Sichtbarwerden der Keimscheibe geradezu charakteristisch zu sein. Typische Zellen findet man im Dotter auf späteren Stadien vielfach, abgebildet sind sie z. B. in Fig. 17, 22 und 26.

In Fig. 17 bilden beide Blätter geschlossene Epithelien. Die Zellen des inneren, mesodermalen Blattes sind auf den beiden Seiten der Figur merkwürdig verschieden, links zylindrisch, rechts plattenförmig. Ich sehe darin eine frühzeitige Andeutung der Bilateralität der Keimscheibe, die ich auch in anderen Fällen bestätigt fand, die aber hier infolge der Schnittrichtung besonders deutlich hervortritt. Im Hinblick auf spätere Zustände (Fig. 21, 22) nehme ich an, daß es sich um einen ziemlich genauen Medianschnitt handelt und daß die linke Seite mit der dickeren Mesodermschicht der Analseite der Knospe entspricht.

Um das Verhältnis der Keimscheibe zur ganzen Ausdehnung des Schnittes zu zeigen, ist in Fig. 17^a ein Übersichtsbild bei schwächerer Vergrößerung gegeben.

In Fig. 18 ist die Ringfurche sichtbar geworden. Die Keimscheibe hat sich deutlicher abgegrenzt und auf einen engeren Raum zusammengezogen, und eben dadurch ist auch die Furche zustande gekommen. Der radiäre Durchmesser der Scheibe beträgt 0,2 mm gegenüber 0,3 mm im entsprechenden Stadium von *Cristatella* (Taf. III, Fig. 5). An der Außenfläche ist ein hyaliner Saum, eine Art Cuticula (*c*) aufgetreten, die aller Wahrscheinlichkeit nach das Gleiten der Zellen auf der Statoblastenschale erleichtern soll. Das mesodermale Blatt zeigt links und rechts eine ähnliche Differenzierung, wie sie schon bei Besprechung von Fig. 17 erwähnt wurde. Rechts, wo das Blatt stärker verdickt ist, schneidet die Furche etwas weniger tief ein als auf der anderen Seite. Der Unterschied würde noch größer sein, wenn der Schnitt ein reiner Medianschnitt wäre.

In Fig. 19 ist ein Flächenschnitt durch ein nahezu gleiches Stadium bei schwacher Vergrößerung wiedergegeben. Die Ringfurche ist auch hier auf der einen Seite breiter und tiefer als auf der anderen.

Es folgt die Zusammenziehung des äußeren Randes der Keimscheibe, der den mittleren Teil derselben von der Statoblastenschale verdrängt und sich über ihm schließt (Fig. 20, 21). Dabei kommt die ungleichmäßige Vertiefung der Ringfurche zu immer schärferem Ausdruck, derart, daß der mittlere Teil sich schräg und endlich beinahe senkrecht zur Statoblastenwand einstellt (Fig. 21, 22). Auf diese Weise wird der radiäre Bau der ursprünglichen Anlage völlig verwischt und durch den bilateralen ersetzt. In der frühzeitigen und entschiedenen Durchführung des letzteren liegt der wesentlichste Unterschied der geschilderten Vorgänge von den sonst übereinstimmenden bei *Cristatella*.

Die am tiefsten herabhängende Seite der Knospe ist die orale, die gegenüberliegende, an der das mesodermale Blatt auffällig verdickt ist, die anale. Die anale Wand des inneren Knospenblattes repräsentiert den mittleren Teil der Keimscheibe. Derselbe hat sich in der Längsrichtung erheblich verkürzt, so daß sein größter Durchmesser jetzt in den Querschnitt der Knospe fällt. Ein Querschnitt durch die Mitte einer Knospe vom Stadium Fig. 22 ist in Fig. 23 wiedergegeben. Ich möchte glauben, daß die Verkürzung dadurch zustande kommt, daß bei der Vertiefung der Ringfurche an der oralen Seite ein Übergang von Zellen des mittleren Teiles der Keimscheibe in den äußeren Furchenrand, also eine Art Umrollung stattfindet, vermöge deren die orale Wand der Knospe sich auf Kosten der analen vergrößert. Die einseitige Vertiefung der Furche und die Schrägstellung der Scheibe vollziehen sich so rasch, daß sie nicht ausschließlich durch Zellvermehrung zu erklären sein dürften. Schon für *Cristatella* wurde diese Umrollung erwähnt (S. 42, unten), sie muß aber an der Oralseite der Knospe von *Pectinatella* noch bedeutender sein.

Weiterer Ausbau der Knospe.

Taf. V, Fig. 22 — Taf. VII, Fig. 40.

In Fig. 22 hat die Knospe bereits eine Form angenommen, die sich von der einer gewöhnlichen Knospe des Stockes nur wenig unterscheidet, und auch die weitere Entwicklung hält sich fast ganz im normalen Geleise.

Die Darmbildung beginnt, wie stets, mit der Bildung des Analschlauchs, wobei anfangs gewisse Variationen zu beobachten sind, die aber alle zu einem gleichen Ergebnis führen.

In Fig. 25 ist der Analschlauch sehr frühzeitig aufgetreten, da sich der Hals der Knospe noch nicht vollständig zusammengezogen hat. Die anale Vertiefung ist hier auffällig breit, sie bildet einen durch mehrere Schnitte verfolgbaren, senkrecht zur Fläche der Zeichnung sich erstreckenden Spalt, der unmittelbar aus dem analen Teil der Ringfurche entstanden zu sein scheint. In der Regel entsteht die Vertiefung als ein schmaler, median verlaufender Schlitz im inneren Blatte der hinteren Knospenwand, der sich nach unten dütenartig in das Gewebe einbohrt und dann zum Schlauche verlängert. Man sieht das zunächst in Fig. 26 im Medianbilde, dann in den beiden Querschnitten Fig. 27^I und ^{II}, die ein ähnliches, noch etwas jüngeres Stadium betreffen; 27^I geht durch den obersten Teil der Knospe und zeigt den Schlitz dicht über der dütenförmigen Einsenkung, 27^{II} liegt etwas tiefer und geht durch den Boden der letzteren.

Was die Knospen auf dieser Stufe immer noch von den gleich alten Knospen des Stockes trennt, ist, daß die Ursprungsstelle des Analschlauchs bis weit an die Knospenbasis herangerückt ist. Nur in einem, allerdings isoliert stehenden Falle, der in Fig. 24 auf Taf. V abgebildet ist, fand ich es anders, hier liegt die den Analschlauch andeutende Einkerbung (*a*) fast genau in der Mitte der Knospe, und ich vermag in der Form der letzteren einen Unterschied gegenüber den Knospen des Stockes überhaupt nicht mehr zu erkennen.

Fig. 28—34 geben weitere Stadien der Entwicklung des Analschlauchs, die völlig mit der normalen übereinstimmt, aber von der im *Cristatella*-Statoblasten dadurch abweicht, daß sie nicht zu einer nach außen gerichteten, bruchsackartigen Ausstülpung beider Blätter der Knospenwand führt, sondern eine der analen Wand und dem Lumen der Knospe parallel laufende Röhrenbildung des inneren Blattes darstellt. Nur die bei Fig. 25 beobachtete Bildung erinnert insofern an *Cristatella*, als auch dort der Analschlauch mit breitem Lumen aus der Ringfurche entspringt (vgl. Taf. IV, Fig. 11^{I–III}).

Der Schlitz, mit dem wir bei *Pectinatella* den Analschlauch in der Regel beginnen sehen, ist nichts anderes als der Anfang jener medianen Falte, welche bei *Cristatella* den Zentralkegel in die beiden den Lophophorarmen entsprechenden Wölbungen teilt und mit der Vertiefung des Vorderdarms endigt. Wir finden den Zentralkegel bei *Pectinatella* in Form der analen Knospenwand wieder, und auch hier zieht eine mediane Furche vom After her über die Knospenwand hin. Diese Furche, die seitlich von den Lophophorwölbungen begrenzt wird, läßt sich am besten auf Querschnitten verfolgen, da in Medianschnitten natürlich nur der Boden der Furche erscheint. Zwei ungefähr zu den Stadien Fig. 29 und 32 passende Querschnitte, die in mittlerer Höhe der Knospen geführt sind, liegen in Fig. 30^I und 33 vor und werden einer näheren Erläuterung nicht mehr bedürfen. Sie zeigen die Furche ungefähr an ihrer tiefsten Stelle, Fig. 30^I auf früherem, 33 auf späterem Stadium. Man sieht übrigens, daß die früher so auffällige Verdickung des äußeren Knospenblattes an der Analseite jetzt allmählich verschwindet, da das Blatt bei den hier stattfindenden Aus- und Einstülpungen stark

in Anspruch genommen wird, zunächst durch den Analschlauch, dann durch die Lophophorarme. Die Verdickung stellte gewissermaßen eine Vorbereitung für diese Aufgaben dar.

Eine leichte, allmählich tiefer werdende Einsenkung des Furchenbodens unterhalb des Afters repräsentiert die Anlage des Nervensystems (Fig. 29, 31 u. f.: *n*), dessen Weiterbildung sich ganz wie bei *Cristatella* und bei der gewöhnlichen Knospung vollzieht.

Während sich nun jenseits der Nervenbucht die Furche bei *Cristatella* als tiefer Spalt abermals in die Knospwand einsenkt und so den oralen Teil des Darmes begründet (vgl. Taf. IV, Fig. 10, 12: *or*), ist das Verhältnis bei *Pectinatella* ein wesentlich anderes. Je weiter man hier die Furche nach abwärts verfolgt, desto flacher wird sie, und gegen das Ende des Knospolumens ist sie von diesem selbst kaum noch zu sondern (Fig. 30^{II}, *or*). Es fehlt also eine vom Knospolumen abgesetzte Einstülpung für den Oesophagus, und auch weiterhin ändert sich daran nichts. Der Hohlraum des Vorderdarms entsteht vielmehr direkt aus dem unteren Abschnitt des primären Knospolumens, das nach dem Analschlauch zu durchbricht und ganz allmählich dem Bereiche des Darms einverleibt wird.

Die verschiedene Entstehung des oralen Darmrohrs bei *Pectinatella* und *Cristatella* dokumentiert sich noch auf verhältnismäßig späten Stadien dadurch, daß das Rohr bei *Pectinatella* als ein breites, mit seinem größten Durchmesser in die Querriechung der Knospe eingestelltes Organ erscheint, während es bei *Cristatella* ganz schmal ist und folglich fast nur im Medianschnitt scharf umschrieben, hier aber dafür um so ausgedehnter ist.

Der Unterschied in der Entwicklung ist ja im Grunde nicht sehr von Belang. Denn auch bei *Cristatella* wird beinahe die ganze hintere Wand des ursprünglichen Knospolumens in den Bereich des Darmes gezogen, und auch bei *Pectinatella* ist durch das Vordringen des Lumens gegen den Analschlauch etwas wie eine selbständige Divertikelbildung gegeben. Eine Schwierigkeit besteht aber hinsichtlich der oralen Tentakeln, die bei *Cristatella* augenscheinlich noch aus der analen Wand des primären Knospolumens, wenn auch dicht an der Umbiegungsstelle, hervorgehen, bei *Pectinatella* dagegen aus der oralen Wand entspringen. An der Innenseite dieser Wand sieht man schon in Fig. 28 oberhalb der mit *ot* bezeichneten Region eine leichte Einkerbung, die auf allen folgenden Stadien so konstant wiederkehrt, daß ich sie nicht für zufällig halten kann, und die ich nur als die frühzeitig auftretende Grenze zwischen der Tentakelscheide und dem Gebiet der oralen Tentakeln zu deuten weiß. Diese Grenze würde also organologisch der Stelle entsprechen, wo bei *Cristatella* der vordere Abhang des mittleren Hügels nach aufwärts umbiegt und in die orale Knospwand übergeht (vgl. Taf. IV, Fig. 12, *ot*). Die tiefsten Punkte des Knospolumens nach Zusammenziehung der Keimscheibe wären demnach bei *Cristatella* und *Pectinatella* organologisch nicht gleichwertig, nicht analog. Ich glaube dies darauf zurückführen zu können, daß bei der stärkeren Schrägstellung der *Pectinatella*-Knospe, die durch die stärkere Vertiefung des oralen Teiles der Ringfalte herbeigeführt wird, eine stärkere Umrollung der beiden Blätter stattfindet, wie das schon früher (S. 48, Schluß) aus anderen Gründen angenommen wurde. So würde ein Teil des mittleren Hügels, eben die Region der oralen Tentakeln, die bei *Cristatella* dem Hügel verblieb, bei *Pectinatella* in die vordere Knospwand verlegt worden sein, und damit würde das spätere ungleiche Verhalten der Knospen seine Erklärung finden.

Wie sich in diesem Punkte die Knospen des Stockes verhalten, habe ich nicht besonders untersucht. Für *Pectinatella* halte ich bei der sonstigen großen Übereinstimmung im Bau der Knospe des Statoblasten und der Knospen des Stockes eine Abweichung für ausgeschlossen. Für *Cristatella* möchte ich annehmen, daß auf frühen Stadien der Knospbildung eine ähnliche Umrollung stattfindet

wie im Statoblasten von *Pectinatella* und daß dadurch der Gegensatz zu den Vorgängen bei *Pectinatella* einerseits und im Statoblasten von *Cristatella* selbst andererseits überbrückt wird.

In Fig. 34 ist die Verbindung zwischen den beiden Abschnitten des Darms bereits hergestellt, aber erst ganz kürzlich, so daß die Grenze noch sicher erkennbar ist. Das ist später nicht mehr der Fall, und wenn ich von allen theoretischen Erwägungen absehen wollte, so würde ich nicht bestimmt sagen können, welcher Stelle des ausgebildeten Darms diese Grenze entspricht. Ich selbst und alle neueren Untersucher, die sich darüber geäußert haben, haben die Einschnürung zwischen dem Oesophagus und dem Cardialteil des Magens als die Grenze zwischen den genetisch verschiedenen Teilen angesehen, so daß der verschiedenen Entstehung zugleich eine verschiedene Funktion entsprechen würde: die resorbierenden Schichten würden danach ausschließlich dem analen, die zuleitenden dem oralen Abschnitt angehören. Ich gestehe, daß mir der endgültige Beweis, daß es sich so verhält, für die *Phylactolämen* noch nicht erbracht erscheint, wenigstens habe ich ihn für den Statoblasten nicht zu erbringen vermocht. Die Stelle, wo sich das Diaphragma zwischen Oesophagus und Cardialteil des Magens bildet (Taf. VII, Fig. 40, 38, 36: *g*), glaube ich mit Sicherheit bis zu dem Stadium Taf. VI, Fig. 35 zurückverfolgen zu können, ob da aber diese Stelle oder die dahintergelegene Verengung bei *x* der Grenze zwischen Oral- und Analschlauch entspricht, das wage ich nicht zu entscheiden. Bei rein morphologischer Betrachtung scheinen mir meine Bilder mehr für das Zweite zu sprechen. Träfe das wirklich zu, so würde die Grenze mitten in den Magendarm fallen, und ein morphologisch und physiologisch einheitliches Organ würde aus zwei getrennten Teilen seine Entstehung nehmen.

Dieser, sowohl für die Theorie der Keimblätter wie für die Systematik der Bryozoengruppe außerordentlich wichtige Punkt wird nur durch eine besonders darauf gerichtete Untersuchung, welche die Stadien von Fig. 34 bis 36 Schritt für Schritt verfolgt, außer Zweifel zu stellen sein, und zwar werden dafür die Knospen des Stockes geeigneter sein als die schwerer zugänglichen des Statoblasten. Mir selbst hat es zu dieser Arbeit bisher leider an Zeit gefehlt.

Der blindsackförmige Magen (Fig. 36, 38, 40: *ma*) ist unter den drei Hauptabschnitten des Darms derjenige, der am spätesten seiner definitiven Gestalt entgegengeführt wird, also gewissermaßen der jüngste. Erst nach dem Aufbrechen des Statoblasten gewinnt er seine charakteristische Form, indem er sich rasch in die Länge streckt. Um Raum zu finden, legt er sich, wie bei *Cristatella* und abweichend von dem Verhalten im Stock (für *Crist.* vgl. Untersuch., Taf. XIV, Fig. 158, und Taf. III, Fig. 46), rückwärts über den Enddarm und zugleich krümmt er sich zu einer nach unten offenen, U-förmigen Schlinge zusammen (Fig. 40). Die inneren Längsfalten, an Zahl 8—9, sind schon im Stadium Fig. 38 (vgl. den Querschnitt Fig. 39¹) deutlich ausgebildet.

Der Funiculus und die Retractormuskeln bilden sich, wie ich schon 1891 (l. c., S. 103) für *Cristatella* vermutete, aber nicht sicher belegen konnte, in der Weise, daß das Polypid mit dem unteren Ende an die Leibeswand stößt, und daß dann, bei allmählicher Entfernung, die Zellen seines äußeren Blattes an der Leibeswand haften und sich teils zum Funicularstrang, teils zu Muskelfäden ausziehen. Diese Entstehungsweise unterscheidet sich wesentlich von der im Stocke, wo die Organe zwar ebenfalls vom äußeren Knospenblatt, aber durch Abspaltung vom Halsteil der Knospe gebildet werden, um von da zugleich mit der fortwachsenden Leibeswand an ihre definitiven Plätze zu wandern.

In Fig. 34 ist der Funiculus bereits angelegt. Infolge der starken Kontraktion der Knospe ist er an der Leibeswand gerissen, und eine der Muskelfasern, die er enthält, ist zu Tage getreten. Die Stelle, wo er sich an der Knospe inseriert, entspricht ziemlich genau der Grenze zwischen dem oralen und analen Teil des Darms. In Fig. 35 ist der Strang unversehrt, sonst aber nicht verändert. Er

bildet auf diesem Stadium und weiterhin einen mesodermalen Schlauch, in dessen Innerem Längsmuskelfasern als Fortsetzung der Faserschicht der Tunica muscularis der Leibeswand auftreten.

Auch die Tunica muscularis beginnt sich um diese Zeit zu entwickeln, sowohl in der Leibeswand wie auch am Darm, wo sie die Ringfaserschicht bildet (Fig. 38, 39: *tm*).

Die freien Muskeln, d. h. die Retractorfasern, zeigen sich etwas später als der Funiculus, nämlich erst dann, wenn das Polypid auch mit seinen vorderen Teilen in die Nähe der Leibeswand kommt (Fig. 36). Sie treten in dem oral vor dem Funiculus gelegenen Gebiet zu beiden Seiten der Medianlinie auf und inserieren sich vorwiegend an der Oralfäche des Darms bis hinauf zur Tentakelbasis (Fig. 38, *r*). Bemerkenswert ist bei der ausgebildeten Pectinatella, daß sich zwei starke Bündel des Retractors am äußersten Ende des Magens, unmittelbar neben dem Funiculus ansetzen. Bei keiner der verwandten Formen fand ich sie so weit nach hinten gerückt. Hyatt (l. c., S. 34 und Taf. X) hat sie bereits erwähnt und richtig abgebildet.

Aus Fig. 35—38 ist ersichtlich, wie das Polypid bei zunehmendem Wachstum in oraler Richtung allmählich vorrückt, bis seine Mündung von der Mitte bis an den Rand der unteren (in den Figuren oberen) Schale gelangt ist, und wie gleichzeitig der Funiculus und die Muskeln in entgegengesetzter Richtung fortwandern. In Fig. 38 haben bei nahezu horizontaler Einstellung des Polypides die beiden Pole desselben ihre definitiven Plätze erreicht, die sie auch ferner nicht mehr verlassen (vgl. Fig. 40). Über die Art und Weise, wie diese Verlagerung vor sich geht, habe ich durch direkte Beobachtung nichts ermitteln können, aber ich bin überzeugt, daß sie auf dem Wachstum der Wandschichten beruht, die sich in der Richtung der Wanderung verschieben und dabei das Polypid mit sich führen. Ich nehme also ein Gleiten des Ektoderms an der Innenfläche der Schalen an, welches durch ein hier sowohl wie bei *Cristatella* nachweisbares Sekret vermittelt wird, und denke, daß die räumlichen Schwierigkeiten, die dabei entstehen, teils durch eine Stauung der Zellen am Schalenrande (Schwimmringregion), teils durch die Tätigkeit der epithelialen Muskulatur der Leibeswand überwunden werden.

Das Vorrücken der Polypidmündung einerseits und das Zurückweichen des Funiculus und der freien Muskeln andererseits ist aber nicht etwas dem Statoblasten Eigentümliches, sondern findet sich ganz ähnlich auch bei der Knospung im Stocke. Hier hat Davenport (l. c., S. 142 f.) im Gegensatz zu meinen Ansichten vom Wachstum der Leibeswand behauptet, daß der Funiculus und die Muskeln durch amöboide Wanderzellen von ihren Ursprungsorten entführt würden, daß sie also nicht zugleich mit der Leibeswand vorrückten, sondern an andere Stellen derselben verpflanzt würden. Das würde denn auch für ihren Ortswechsel im Statoblasten anzunehmen sein. Obwohl ich nun zwar für die Beteiligung amöboider Zellen des mesodermalen Blattes bei der Bildung der genannten Organe im Stocke vielfache, von mir früher nicht voll gewürdigte Anzeichen gefunden habe, so kann ich doch daraus nicht die nämlichen Schlüsse ziehen wie Davenport, und gerade der Statoblast scheint mir sehr deutlich gegen dieselben zu sprechen. Zunächst kommt für das Vorrücken der Polypidmündung eine Verpflanzung durch Wanderzellen sicherlich nicht in Frage, und doch wird man annehmen dürfen, daß diese Verlagerung auf den gleichen Ursachen beruht wie die damit Hand in Hand gehende des Funiculus und der Muskeln. Sodann heißt es wohl dem Verständnis oder der Zielstrebigkeit der Wanderzellen zuviel zutrauen, wenn man glaubt, daß die letzteren alle jene zahlreichen Einzelgebilde in den richtigen Bahnen und den richtigen gegenseitigen Entfernungen an der Leibeswand hinführen könnten. Und endlich muß es auch ihr physisches Leistungsvermögen übersteigen. Denn der Dotter bildet noch immer eine kompakte Masse von Körnern, die einem durch sie hindurchgeführten Körper einen beträchtlichen Widerstand bieten muß, wobei außerdem zu berücksichtigen wäre, ob nicht auf diesem

Stadium die Muskeln unter einer gewissen Spannung stehen, so daß sie an ihren Endpunkten einen Zug ausüben, den die Wanderzellen bei der Loslösung der Fasern ebenfalls zu überwinden hätten. Das sind die Gründe, die mir die Ansicht von Davenport als nicht haltbar erscheinen lassen.

Schließlich sei noch der medianen Verbindung der Lophophorarme gedacht, auf die Davenport zuerst aufmerksam gemacht hat (l. c., S. 130 f. und 134). Er beschreibt sie ausführlich bei *Cristatella* und gibt sie auch für *Pectinatella* an. Im Statoblasten ist sie gleichfalls vorhanden. Sie ist schon im Stadium Fig. 36 bei *l'* sichtbar (vgl. Fig. 37) und erstreckt sich von der Afterregion in der Richtung auf die Spitze der Arme, um so weiter, je länger dieselben werden (Fig. 38). Bevor das Polypid ausstreckbar wird, hört die Verbindung auf, und zwar besteht sie nach Davenport am längsten in ihrem distalen Teil, an der Spitze der Arme. Sie ist also nur eine zeitweilige, und ich nehme an, daß sie dadurch zustande kommt, daß die Lophophorarme verbunden aufwachsen, woraus zugleich folgen würde, daß deren Wachstum sich nicht an der Spitze, sondern vornehmlich an der Basis vollzieht. Daß es kein überwiegendes Spitzenwachstum ist, hat Davenport ausdrücklich betont. So entgeht man der Annahme einer sekundären Verschmelzung der Arme, ein Vorgang, der völlig rätselhaft wäre und der auch durch nichts bewiesen ist. Beim ausgebildeten Tiere würde die Verwachsungslinie an der inneren Biegung der hufeisenförmigen Tentakelkrone und weit unterhalb der Tentakelbasis zu suchen sein.

Die Bildung der Tochterknospen.

Taf. VI und VII.

Der auffälligste Unterschied, der die Entwicklung in unseren beiden Fällen, bei *Cristatella* und *Pectinatella*, kennzeichnet, liegt in der Bildung der zweiten Knospe, also der ersten Tochterknospe. Während diese bei *Cristatella* in weiter Entfernung von der Hauptknospe ihren Ursprung nimmt, steht sie bei *Pectinatella* von vornherein in enger Verbindung mit ihr, derart, daß auf gewissen Stadien bereits die typischen Formen der Doppelknospe zu Tage treten.

Die erste Andeutung der jüngeren Knospe finden wir in Fig. 26, Taf. VI, auf einem Stadium, wo der Analschlauch sich eben zu bilden beginnt. Die Statoblastenwand ist an der Oralseite der Hauptknospe und in unmittelbarem Zusammenhang mit ihr stark verdickt (bei *B*). Diese Verdickung hat in Fig. 29 und 31 erheblich zugenommen, in Fig. 31 wölbt sie sich schon in Gestalt einer Beule nach innen vor. In Fig. 32 ist in der Tochterknospe ein Lumen zu Tage getreten, das, wenn auch nicht durchweg als offener Spalt, bis zu dem Lumen der Hauptknospe verfolgt werden kann. Es ist dadurch entstanden, daß die beiden Blätter der Verdickung sich sackartig einbogen. Von den Rändern des Sackes her haben sich Zellen des inneren Knospenblattes über die Öffnung herüberschoben, so daß nun oberhalb beider Knospen eine neue, übrigens nur provisorische Zellschicht eingeschaltet ist. Auf diesem Stadium liegt uns das typische Bild einer Doppelknospe vor Augen.

Die weitere Entwicklung verhält sich genau so, wie es bei den Doppelknospen der *Phylactolämen* im allgemeinen der Fall ist (vgl. Untersuch., S. 19 ff.), nur mit den für *Pectinatella* charakteristischen Modifikationen in der Zahl und Zeitfolge der Knospen.

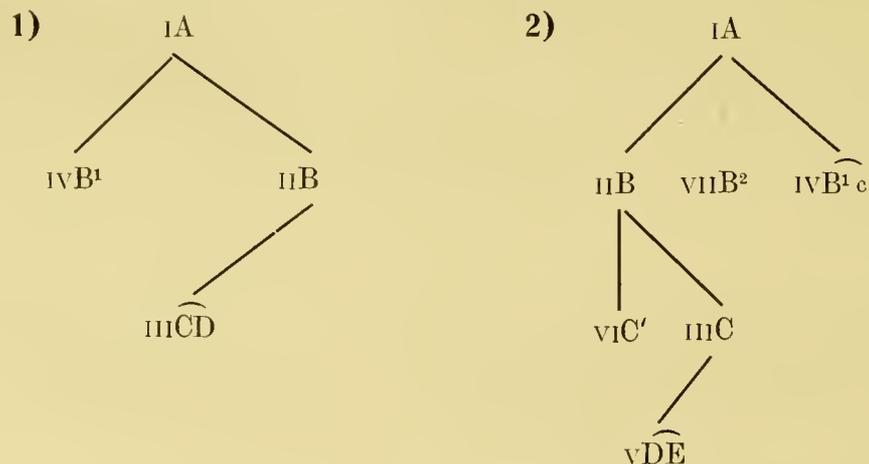
Vom Stadium Fig. 32 ab rücken die beiden Knospen mehr und mehr auseinander, indem die verbindende Zellbrücke in die Leibeswand übergeht (Fig. 34—40), der aus dem embryonalen Material der Knospen fortgesetzt neue Baustoffe zufließen. In Fig. 38, Taf. VII, ist eine dritte Knospe, *C*, aufgetreten, die aus der Halsregion der zweiten, *B*, von vornherein als typische Doppelknospe entspringt und selbst wieder eine vierte (Fig. 40, *D*) auf gleiche Weise hervorbringt. Diese vier Knospen ent-

stehen also in unmittelbarer Folge eine aus der anderen und bilden die Reihe der Hauptknospen. Sie folgen einander aber nicht in gerader Linie, sondern im Zickzack: weicht die zweite Knospe nach links ab, so stellt sich die dritte nach rechts, die vierte wieder nach links und so fort, eine Regel, die wir sowohl bei *Pectinatella* als bei *Cristatella* aus Gründen der Raumersparnis überall auch in älteren Stöcken befolgt sehen, die aber Ausnahmen zuläßt, sobald solche bei der Häufung der Knospen erforderlich werden.

Ungefähr gleichzeitig mit der dritten dieser Knospen erscheint in dem Gebiete der Kolonialwand, welches zwischen der ersten und zweiten Knospe liegt, eine neue, die nicht im unmittelbaren Anschluß an eine der früheren, also nicht unter der Form der Doppelknospe, sondern scheinbar selbständig auftritt (Fig. 40, 42, 43: B'). Sie entsteht aus embryonalem Restmaterial, welches der ersten Knospe (A) zugehört, und ist als jüngere Tochter derselben und als Schwester von B zu deuten. Ihre Stelle ist etwas oberhalb und zugleich seitwärts der Schwesterknospe, und zwar, wenn diese nach rechts von der Hauptknospe abwich, links von beiden (vgl. Fig. 43), wenn sie nach links abwich, rechts. Auf diese Weise kommt eine gewisse Unsymmetrie in den Bauplan des jungen Stockes, den man, je nach der Richtung der Axe AB , links- oder rechtsläufig nennen könnte. Beide Fälle sind ungefähr gleich häufig: unter 35 eben ausgeschlüpfen Stöckchen fand ich 19mal den einen (Axe AB nach links, Schema 1), 16mal den anderen Fall (Schema 2, Fig. 43).

Zwischen B und B' kann dann noch eine dritte Schwesterknospe, B^2 , sich einschalten (Fig. 42, 43), und ebenso kann auf B eine zweite Tochter, C' , als Schwesterknospe von C folgen (Fig. 43). Diese Knospen kommen jedoch in der Regel erst einige Zeit nach dem Ausschlüpfen des Stockes zum Vorschein, die Knospe B^2 bleibt mitunter auch ganz aus.

Die Zahl und das gegenseitige Verhältnis der Knospen einer jungen Kolonie, welche die Schalen soeben verlassen hat, kann demnach durch die folgenden beiden Schemata anschaulich gemacht werden, in denen die Knospen durch die entsprechenden Buchstaben bezeichnet sind. Die Stellung der Knospen ist so wiedergegeben, wie sie bei Ansicht des Stockes von vorn (Fig. 43) erscheint.



Schema 1 stellt eine linksläufige, 2 eine rechtsläufige Kolonie dar, und zugleich ist im ersten Falle die kleinste, im zweiten die größte Knospenzahl angenommen, die bei normal entwickelten Tieren zur Zeit des Ausschlüpfen vorkommt. Die vor den Buchstaben stehenden Zahlen bezeichnen die Altersfolge der Knospen, unter denen nur die beiden ältesten, A und B , bereits ausstreckbar sind. Die durch Bögen verbundenen Knospen stehen im Stadium der Doppelknospe. —

Vergleichen wir nun diese Knospungsweise mit der in älteren Pectinatella-Stöcken, so zeigt sich nur bei der ersten Tochterknospe *B* eine Verschiedenheit. Während nämlich später die erste Tochterknospe direkt aus dem Halsteil der Mutterknospe hervorgeht, wie es auch im Statoblasten schon bei der Enkelknospe *C* der Fall ist (Fig. 38), so entsteht die Knospe *B* im Statoblasten aus einem Zellkomplex, der sich zwar an die Hauptknospe *A* unmittelbar anschließt, aber doch nicht aus ihr selbst hervorkommt. Es ist aber leicht zu zeigen, daß es sich hier lediglich um eine *f o r m a l e* Abweichung handelt, die durch die eigenartige Entstehung der Hauptknospe bedingt ist. Diese erscheint nicht sogleich als polypoide Bildung, sondern tritt in Form der flächenhaft ausgebreiteten Keimscheibe auf, die sich erst allmählich zur polypoiden Knospe zusammenzieht. Da wir nun das Prinzip der Doppelknospe, vermöge dessen eine Knospe aus der anderen entspringt, im Grunde auf einen Teilungsvorgang der Knospenanlage zurückzuführen haben, so versteht es sich von selbst, daß von der Form dieser Anlage zunächst auch die Form ihrer Teilungsprodukte abhängt, daß also die flächenhafte Anlage der Knospe *A* auch eine flächenhafte Anlage der Knospe *B* nach sich zieht. So finden wir es beim Statoblasten in der Tat. Der flächenhaften Keimscheibe entspricht eine flächenhafte Anlage der Knospe *B*, und da beide unmittelbar miteinander zusammenhängen, so liegt nichts näher, als die Knospe *B* als ein später zur Differenzierung gelangtes Stück der Keimscheibe selbst aufzufassen, das zur Hauptknospe *A* in ganz demselben Verhältnis steht, wie der jüngere Teil einer typischen Doppelknospe zum älteren. Die beste Bestätigung dieser Auffassung bietet uns die weitere Entwicklung im Statoblasten selbst, wo sich die Knospen *AB* bald in einem solchen Stellungsverhältnis zeigen, daß sie von einer auf gewöhnliche Weise entstandenen Doppelknospe nicht mehr zu unterscheiden sind (Taf. VI, Fig. 32, 34).

Bei *Cristatella* liegen die Dinge insofern ähnlich, als auch hier nur die Bildung der ersten Tochterknospe von der normalen abweicht. Es kommt aber hinzu, daß diese Knospe nicht in unmittelbarer Nähe der Hauptknospe auftritt, sondern in so großer Entfernung, daß eine Zugehörigkeit zur Keimscheibe nicht mehr nachweisbar ist (Taf. IV, Fig. 10). Gleichwohl muß zwischen beiden Anlagen eine Verbindung bestehen, da die jüngere Knospe stets in bestimmter Weise zur älteren orientiert ist, nämlich genau so, wie es bei der Tochterknospe im Verhältnis zur Mutter allgemein der Fall ist. Dieser Zusammenhang kann nur durch die embryonale Wandschicht des Statoblasten vermittelt sein und muß auf ursprünglicher Veranlagung der Zellbezirke beruhen. Eine solche Veranlagung müssen wir aber auch bei Pectinatella für das die Knospen *A* und *B* umfassende Gebiet der Statoblastenwand annehmen, wo sich ganz dieselben organbildenden Vorgänge abspielen, freilich auf engerem Raum. So daß denn zwischen *Cristatella* und Pectinatella wiederum nur ein rein formaler Unterschied vorliegt, indem bei *Cristatella* die knospenbildenden Zellen weiter auseinandergezogen und auf eine größere Fläche der Wandschicht verteilt sind, wie das ja auch bei der Entwicklung der Hauptknospe sich sehr deutlich ausspricht. Die Anlagen *A* und *B* sind daher bei *Cristatella* nur noch vermöge ihrer Zugehörigkeit zu der embryonalen Wandschicht des Statoblasten als morphologische Einheit zu erfassen, aber sie treten nicht wie bei Pectinatella in Form einer zusammenhängenden Verdickung zu Tage.

Offenbar ist die Entwicklung bei *Cristatella* auf ein früheres Stadium zurückverlegt, auf eine Stufe, wo sie einen weiteren Weg zu durchlaufen hat, um zu dem normalen Zustande der Knospung zu gelangen. Pectinatella hat schon einen kürzeren Weg, sie bildet gleichsam das Mittelglied zwischen jenem Verhalten von *Cristatella* und der Knospung im Stock, wie sie bei allen Phylactolämen im Schwange ist. Bei Pectinatella haben wir noch die typische, flächenhafte Keimscheibe und zwei besondere, aber schon unmittelbar benachbarte Gebiete für die erste und zweite Knospe. Dagegen

besteht von der dritten Knospengeneration an zwischen der jüngeren und älteren Knospe nicht nur ein Nebeneinander, sondern ein Ineinander, jede jüngere Knospe entwickelt sich aus dem embryonalen Material, das in die polypoide Anlage der älteren Knospe Eingang gefunden hatte.

Der alleinige Grund dieses Wechsels liegt in der zunehmenden Differenzierung der wandständigen Zellen. Solange dieselben ihren embryonalen Charakter bewahren, kann sich die Knospe aus einer breiten Fläche zusammenziehen, kann sich die jüngere neben der älteren, sogar in einiger Entfernung von ihr, entwickeln. Je mehr jene Zellen ihren embryonalen Charakter verlieren und die besonderen Funktionen der Leibeswand übernehmen, um so mehr heben sich die embryonalen Zellen der jungen Knospen wie fruchtbare Inseln inmitten eines steril gewordenen Landes von der Umgebung ab. Alle Neubildungen müssen nun aus dem Fonds dieser embryonalen Inseln bestritten werden, und so werden die Knospen zu Entwicklungszentren des ganzen Stockes. Sämtliche Individuen, die ferner angelegt werden, gehen auf das Zellmaterial zurück, das in den ersten Knospen des Statoblasten lokalisiert wurde (Kontinuität des Knospungsmaterials).

Orientierung der ersten Knospe im Statoblasten.

Da die Tochterknospe stets an der Oralseite der Mutterknospe entspringt, so ist schon durch dieses feste Verhältnis die Symmetrie-Ebene für die Hauptknospe des Statoblasten vorgezeichnet. Bei *Pectinatella* könnte man freilich glauben, daß erst durch die Einstellung der Hauptknospe die Lage der zweiten Knospe, die sich in engem Anschluß an jene entwickelt, bestimmt werde. Bei *Cristatella* dagegen, wo beide Knospen in beträchtlicher Entfernung voneinander auftreten, ist das nicht möglich, und so werden wir allgemein annehmen dürfen, daß das gegenseitige Stellungsverhältnis der Knospen nicht sekundär aus der Entwicklung der einen von ihnen resultiert, sondern daß es von vorn herein durch die organbildende Kraft der verschiedenen Zellbezirke des Statoblasten festgelegt ist. Daraus ergibt sich zugleich, daß auch die Symmetrie-Ebene der Hauptknospe eine ursprünglich bestimmte, schon in der Keimscheibe fixierte Lage hat.

Bei *Cristatella*, wo der Statoblast äußerlich vollkommen radiär gebaut ist, wäre es vergeblich, nach einer Beziehung zwischen der Symmetrie-Ebene der ersten Knospe und der Form des Statoblasten zu suchen. Anders liegen die Dinge bei *Pectinatella*, wo der Statoblast in der Regel eine, wenn auch nur schwach ausgeprägte Längsaxe erkennen läßt (das Verhältnis von Länge zu Breite ist etwa = 10:9). Hier könnte man also einen Zusammenhang zwischen der Orientierung der Knospen und der Form des Statoblasten für wahrscheinlich halten, obwohl diese Annahme dadurch geschwächt wird, daß das Hervortreten einer Längsrichtung fast allein durch den Schwimmring bedingt ist, während es sich bei den uhrglasförmigen Schalen selbst, wenigstens bei *Pectinatella magnifica*, nicht merklich ausprägt.

Schon O k a (l. c., S. 133) hat diese Frage für *Pectinatella gelatinosa* aufgeworfen und hat gefunden, daß eine Beziehung der angegebenen Art anscheinend nicht vorliegt, wenn auch in der Mehrzahl der Fälle die Längsaxe des Polypides der kürzeren Axe des Statoblasten entsprach.

Ich habe für *Pectinatella magnifica* die Angabe O k a's in der Hauptsache zu bestätigen, mit der Einschränkung, daß ich überhaupt keinen Zusammenhang zwischen den beiden Dingen wahrnehmen konnte, auch nicht eine überwiegende Neigung in der einen oder anderen Richtung. Ich fand die Orientierung der Hauptknospe gänzlich unabhängig von der äußeren Längsaxe des Statoblasten und muß daher annehmen, daß andere Umstände, jedenfalls aber solche, die in der Entstehungsgeschichte des Statoblasten selbst liegen, für die Richtung der Knospen maßgebend sind.

Das Ausschlüpfen der Kolonie.

Taf. VII.

Bis zu dem Stadium Fig. 36 vollzieht sich die Entwicklung bei vollkommen geschlossenen Schalen. Kurz bevor das Stadium Fig. 38 erreicht ist, erfolgt die Öffnung der Schalen durch einen Riß an der Stelle, wo die beiden Hälften von vornherein geschieden und nur miteinander verleimt waren. Von zwei einander gegenüberliegenden Zellschichten wurden hier bei der Bildung des Statoblasten zwei Chitinschichten gleichzeitig abgesondert, so daß sie unmittelbar aufeinandertrafen und miteinander verklebten, ohne jedoch ganz in einander überzugehen, da die Grenze vermöge ihrer besonderen Lichtbrechung auf Schnitten deutlich erkennbar bleibt (Fig. 36). Durch diese Stelle, die einem von innen her wirkenden Druck den geringsten Widerstand bietet, ist dem jungen Tiere, schon ehe seine Entwicklung beginnt, der Weg ins Freie gebahnt.

Mit dem Nachweis, daß die Öffnung der Schalen an ein bestimmtes Entwicklungsstadium des eingeschlossenen Tieres gebunden ist, schwindet jeder Zweifel, daß andere Ursachen als die inneren Druckverhältnisse sie bewirken könnten (Oka, l. c., S. 132, schreibt sie äußeren Einflüssen zu). Ich vermute, daß während der Keimung eine Wasseraufnahme durch die Schale hindurch erfolgt, doch wäre auch denkbar, daß durch die Schmelzung des Dotters eine Vergrößerung des Volumens bedingt ist.

Die Schalen werden dann mehr und mehr auseinandergetrieben, und zwischen ihnen streckt das älteste Polypid seine Tentakelkrone hervor. Das Ektoderm der Leibeswand, bestehend aus langen Zylinderzellen und rundlichen Blaszellen (Fig. 38, 41), scheidet nach außen eine halb flüssige Chitinschicht ab, deren Anfänge in die Zeit vor dem Aufbrechen zurückreichen und die eine Lockerung des Zusammenhangs zwischen Schale und Leibeswand zur Folge hat. Die obere Schale dient dem Tiere als Floß, bis es an einen festen Körper gelangt, diesen mit dem vorgestreckten Teile der Sohle berührt und unter fortgesetzter Abscheidung des Gallertsekrets, welches als Gleitfläche dient, auf ihn übergeht. Findet die Kolonie keinen Anheftungspunkt an der Oberfläche, so löst sie sich nach einiger Zeit von der Schale los und sinkt langsam in die Tiefe.

Bei *Cristatella* liegen die Dinge im allgemeinen ähnlich. Der wichtigste Unterschied ist, daß auch nach dem Platzen der uhrglasförmigen Schalen, das ungefähr auf dem gleichen Stadium erfolgt wie bei *Pectinatella*, die Kolonie durch die sinnreiche Mechanik des Schwimmrings vor jeder Berührung mit der Außenwelt geschützt ist. Erst wenn die Kolonie zum Ausschlüpfen reif ist, wird auch die letzte, durch den Schwimmschwamm vermittelte Verbindung der weit auseinandergetriebenen Schalen gelöst und der Weg ins Freie geöffnet (vgl. Textfig. IV, S. 38).

Oka's Befunde bei *Pectinatella gelatinosa*.

Die von Oka untersuchte Form ist eine gut charakterisierte Art, aber ein typischer Vertreter der Gattung. Sie ist, namentlich was die Einzeltiere betrifft, größer als *Pectinatella magnifica*, sonst aber ähnlich in Bau und Lebensweise. Auch die Statoblasten sind ähnlich, allerdings um die Hälfte größer (größter Durchmesser 1,5 mm gegen 1 mm bei *P. magnifica*), doch scheint dieser Unterschied vornehmlich durch den Schwimmschwamm hervorgerufen zu sein. Die beiden Hälften des Schwimmrings sind nur wenig verschieden, also die untere Hälfte nicht wie bei *P. magnifica* stark reduziert. Die Dornen sind mikroskopisch klein.

Trotz der nahen Verwandtschaft der Arten sind die Angaben Oka's über die Entwicklung von den meinigen ganz verschieden, und ich habe es daher vorgezogen, sie in einem besonderen Abschnitt zu behandeln, statt sie in die Darlegung meiner Befunde einzuflechten.

Nach Oka (l. c., S. 132 f.) öffnet sich der Statoblast bereits auf einem Stadium, wo noch keinerlei Veränderungen des Inhalts stattgefunden haben, und der Autor nimmt an, daß das Aufspringen der Schalen eher äußeren Einflüssen als dem inneren Druck zuzuschreiben sei. Am Rande, wo das Wasser den Inhalt des geöffneten Statoblasten umspült, verdickt sich nach Oka das Epithel, und von hier schreitet die Verdickung weiter, so daß sie in der Mitte der Schalenfläche am spätesten auftritt. An einer Stelle des verdickten Randes erscheint nun die erste Knospe, die sich von vorn herein genau so entwickelt wie die Knospen des Stockes.

In allen diesen Punkten stehen Oka's Befunde in einem unbedingten Gegensatz zu meinen Feststellungen, sowohl bei *Cristatella* als auch bei *Pectinatella magnifica*.

Oka selbst, dem nach Abschluß seines Manuskriptes meine auf *Cristatella* bezügliche Mitteilung vom Jahre 1889 zu Gesicht kam, betont in einer Anmerkung, daß meine Angaben „in many fundamental points“ von den seinigen abweichen, und er schließt daraus, „that very considerable variation of development obtains among different species of Polyzoa“.

Das mochte gelten, solange es sich um die Vertreter zweier verschiedener Gattungen handelte, die in der Regel sogar in verschiedenen Familien untergebracht werden. Nachdem aber die Untersuchung von *Pectinatella magnifica* eine weitgehende Übereinstimmung mit den Befunden bei *Cristatella* ergeben hat, fällt es mir schwer, an einen schroffen Kontrast innerhalb einer und derselben Gattung, bei *Pectinatella magnifica* und *gelatinosa*, zu glauben. Ich muß annehmen, daß entweder meine oder Oka's Ermittlungen größtenteils unrichtig sind.

3. Verhältnis zwischen *Cristatella* und *Pectinatella*.

Über die einzelnen Differenzen in der Entwicklung ist schon bei der Beschreibung der betreffenden Vorgänge bei *Pectinatella* gesprochen worden. Es bleibt also nur noch übrig, das Einzelne in ein Gesamturteil zusammenzufassen.

In allem Wesentlichen, allem, was die Bildung des ersten Polypides des Statoblasten besonders auffällig kennzeichnet und von der Polypidbildung im Stock unterscheidet, namentlich also in der Existenz einer flächenhaft ausgebreiteten und allmählich nach innen verlegten Keimscheibe, verhalten sich *Cristatella* und *Pectinatella* gleich.

Auch die Entstehung der ersten Tochterknospe stimmt insofern bei beiden überein, als diese Knospe sich *n e b e n* der polypoiden älteren, statt wie später *a n* und *a u s* ihr, entwickelt.

Bei alledem ist aber nicht zu verkennen, daß die Entwicklung bei *Pectinatella* der normalen Knospung näher steht als bei *Cristatella*: nach der Zusammenziehung der Keimscheibe lenkt die Polypidbildung bei *Pectinatella* rascher in die normalen Bahnen ein, und die zweite Knospe entwickelt sich in so engem Anschluß an die erste, daß auf gewissen Stufen schon die Form einer gewöhnlichen Doppelknospe zum Ausdruck kommt.

Welcher von beiden Fällen, der bei *Cristatella* oder bei *Pectinatella*, wird nun als der ursprünglichere zu betrachten sein?

Eine sichere Antwort darauf kann ich nicht geben. Ich kann nur eine Meinung äußern und das Material dazu vorlegen.

Es fragt sich zunächst, ob die Knospung im Statoblasten allgemein als eine Weiterbildung der Knospung im Stock, wie sie gegenwärtig bei den Phylactolämen besteht, aufzufassen ist, oder ob sie auf ältere Knospungsformen zurückgeht. Theoretisch ist das zweite ebenso möglich wie das erste. Denn da die Knospungsweise der Phylactolämen selbst nichts Ursprüngliches ist, sondern, wenn auch nur indirekt und durch fehlende Zwischenglieder, aus der Knospung der Gymnolämen sich herleitet, so kann der Statoblast sehr wohl ältere Zustände der Knospung bewahrt haben, während die Knospung im Stock weitere Modifikationen erfuhr.

Im ersten Falle würde die Entwicklung bei *Pectinatella* die ursprünglichere sein, da sie der gewöhnlichen Knospung am nächsten steht, und die stärker abweichenden Vorgänge bei *Cristatella* würden die jüngere Form der Entwicklung darstellen. Diese Ansicht hat aber für mich wenig Wahrscheinlichkeit, weil, wenn einmal der bei *Pectinatella* herrschende Zustand erreicht war, keine Gründe zu finden sind, die das bei *Cristatella* bestehende Verhältnis notwendig oder auch nur wünschenswert machen konnten. Vielleicht könnte man sagen, daß die weite Entfernung der beiden ersten Knospen bei *Cristatella* von Vorteil war, weil sie der definitiven Stellung der Polypide nahe kommt. Aber dieser Vorteil ist weder groß genug, um die Abänderung zu erklären, noch überhaupt einleuchtend. Als das Ziel der Entwicklung wird ja doch der im Stock herrschende Knospungsmodus zu betrachten sein, und der Weg dahin wäre beim Übergang von *Pectinatella* zu *Cristatella* nicht verkürzt und vereinfacht, sondern im Gegenteil kompliziert und verlängert, denn der Abstand zwischen der Knospung im *Cristatella*-Statoblasten und der Knospung im Stock ist der allergrößte.

Anders liegen die Dinge, wenn wir den zweiten Fall annehmen und die Knospung im Statoblasten der Form nach für älter halten als die Knospung im Stock. Dann würde die Entwicklung im Statoblasten von *Cristatella* die ursprüngliche sein, und bei *Pectinatella* würde sich schon eine Annäherung an die gewöhnliche Knospungsweise vollzogen haben.

Für diese Auffassung sprechen die tatsächlichen Übereinstimmungen, die zwischen der Knospung im Statoblasten und der Knospung der Gymnolämen zu finden sind. Beide repräsentieren die „Knospung mit voraneilem Cystid“ (N i t s c h e), d. h. das Polypid tritt in einem zum voraus fertiggestellten Cystid auf, während bei den Phylactolämen im allgemeinen zuerst das Polypid und dann das zugehörige Cystid angelegt wird. Ferner stimmt die Funicularbildung überein: sie vollzieht sich im Statoblasten durch Anlehnung des Knospenbodens an die gegenüberliegende Leibeswand, d. i. genau so, wie bei der Süßwasser-Ctenostome *Paludicella*.

Sodann ist auch der Entwicklungsverlauf leichter verständlich, wenn man von *Cristatella* ausgeht und von da über *Pectinatella* zur gewöhnlichen Knospung fortschreitet, als wenn man den umgekehrten Weg einschlägt. Bei *Cristatella* sind alle Teile des Knospenkomplexes *AB* weit auseinandergezogen und über den größten Teil der Statoblastenwand ausgebreitet. Es bedarf starker Veränderungen innerhalb dieses Bezirkes, um auf den gewöhnlichen Weg der Knospung zu gelangen. Weniger schwierig ist das bei *Pectinatella* geworden. Hier liegen prinzipiell gleiche, aber zu Gunsten einer abgekürzten Entwicklung modifizierte Verhältnisse vor, die Teile der Knospen sind näher zusammengedrückt und fügen sich leichter und schneller in die Form der normalen Ausbildung des Stockes.

Dieser Auffassung scheint nur ein Umstand entgegenzustehen, nämlich der Bau der Chitinschale. Was die Einrichtung der Schale betrifft, so ist der Statoblast von *Cristatella* bei weitem das künstlichere, stärker modifizierte Gebilde, er ist der künstlichste unter allen Statoblasten überhaupt. Aber es wäre doch wohl verfehlt, nach dem Bau der schützenden Hüllen die Entwicklungsvorgänge zu beurteilen, die sich im Innern vollziehen. Aus der hochgradigen Umformung der Schale ist nur

zu schließen, daß der Cristatella-Statoblast zu den ältesten Körpern seiner Art gehört, daß er sich lange Zeiten hindurch behauptet und in vollkommener Weise den äußeren Lebensbedingungen angepaßt hat. Gerade deshalb kann seine innere Entwicklung eine ursprüngliche geblieben sein. Wie das höher organisierte Tier, das in gewissem Sinne auch nur der schützende Mechanismus der Fortpflanzungszellen ist, in seiner frühen Entwicklung die primitivere Art bewahrt haben kann, ebenso kann das beim Statoblasten der Fall sein. Ich sehe daher in der komplizierteren Schalenbildung bei

Cristatella keinen Grund, an der Ursprünglichkeit der inneren Entwicklung zu zweifeln. —

Wir haben unser Augenmerk bisher ganz auf die äußere Erscheinung der Knospen und ihrer Entwicklungszustände gerichtet und da allerdings eine bedeutende Verschiedenheit zwischen der Knospung im Statoblasten und der im Stock anerkennen müssen.

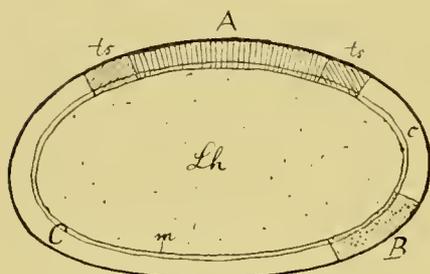


Fig. VI. Cristatella.

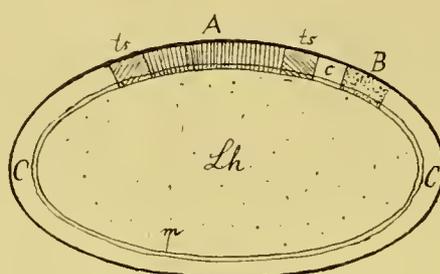


Fig. VII. Pectinatella.

Schematische Medianschnitte durch die Statoblasten mit Bezeichnung der organbildenden Zellbezirke.

A Hauptknospe (Keimscheibe); B Tochterknospe; C Leibeswand (Cystid); c das zwischen den beiden ersten Knospen gelegene Stück der Leibeswand; Lh Leibeshöhle (Dotterraum); m mesodermales Epithel (äußeres Knospenblatt); ts Tentakelscheide von A.

Anders stellt sich das Verhältnis, wenn wir die organbildenden Zellgruppen der Knospe lediglich als solche erfassen und sie nun einerseits in der polypoiden Knospe des Stockes, andererseits in der

Statoblastenwand aufsuchen. Wir finden dann, daß alle Zellbezirke der polypoiden Knospe auch im Statoblasten vertreten sind, und daß sie hier wie dort innerhalb ihrer Keimschicht die gleichen gegenseitigen Lagebeziehungen haben, soweit es die veränderte Lage der Keimschicht selbst zuläßt. Was in der Knospe konkav ist, ist im Statoblasten konvex, was dort innen liegt, liegt hier außen. Die Knospe entspricht ihrer Form nach einem Polypid, der Statoblast einem Cystid. Darum entsteht im Statoblasten das Polypid durch Zusammenziehung und Einwärtsverlagerung eines Teiles der Wandfläche, aus der Knospe das Cystid durch Ausbreitung und Vorstülpung eines Teiles der Halsregion. Bei alledem sind aber im Statoblasten genau dieselben Zellbezirke vertreten wie in der polypoiden Knospe, nur daß sie auf eine in entgegengesetzter Richtung gekrümmte Fläche projiziert sind.

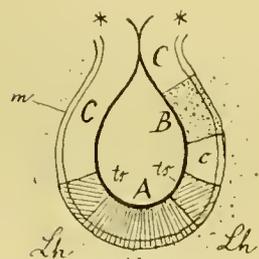


Fig. VIII. Schematischer Medianschnitt einer polypoiden Knospe des Stockes. A Region des Hauptpolypides; B Region der Tochterknospe, mit A zur Doppelknospe verbunden; C, c Knospenanteile, die in die Cystidwand übergehen. Im übrigen wie Fig. VI. u. VII.

Auf S. 109—112 meiner „Untersuchungen“ habe ich auf die Identität der organbildenden Zellbezirke des Statoblasten und der polypoiden Knospe schon hingewiesen. Ich habe dort ausgeführt, daß der keimende Statoblast einer einzelnen Knospe des Stockes oder einem einzelnen Cystid mit dem dazugehörigen Polypid gleichwertig ist, daß er also ein vollständiges Individuum repräsentiert.

In diesem Individuum haben aber die Keimschichten der Knospe eine totale Umkehrung erfahren, so daß die Innenseite der Knospe der Außenseite des Statoblasten entspricht. Die Knospe ist ihrer Lage nach Darm, der Statoblast, infolge seiner Bestimmung als junger Stock zu fungieren, ist Leibeswand. Die Knospe ist ein Individuum „mit voraneilem Polypid“ und mit sekundärer

Cystidbildung, der Statoblast ist ein Individuum „mit voraneilem Cystid“ und mit sekundärer Polypidbildung.

Durch was für Vorgänge diese Gegensätze vermittelt werden und wie die Umkehrung der Keimschichten im Statoblasten der Knospe gegenüber zustande kommt, habe ich an der zitierten Stelle ebenfalls klarzulegen versucht. Ich verweise hier auf das dort Gesagte und gebe nur noch im Anschluß an damals veröffentlichte Figuren drei schematische Bilder, in denen die Hauptregionen des Individuums, einerseits in der polypoiden Knospe des Stockes (Fig. VIII), andererseits im Statoblasten von *Cristatella* und *Pectinatella* (Fig. VI, VII), ihrer ursprünglichen Lage nach angedeutet sind. Allen drei Bildern ist der Medianschnitt zu Grunde gelegt. Würde man die Knospe in Fig. VIII vollständig umstülpen und dann die Ränder bei * unterhalb des Bodens der Knospe vereinigen, so würde man den Situationsplan des Statoblasten erhalten.

4. Die Zeitverhältnisse der Entwicklung.

Selbst bei vollkommener Gleichartigkeit in Bezug auf Abstammung und Aufbewahrung bestehen unter den Statoblasten Verschiedenheiten der individuellen Variation und der Entstehungszeit, denn sobald zahlreiche Statoblasten in einer Kolonie gereift sind, sind auch ihre Altersunterschiede bedeutend. Die Keimung vollzieht sich daher nie ganz gleichmäßig, und man findet neben weit entwickelten Knospen in den Statoblasten oft noch die jüngsten Keimscheiben. Mitunter versagt auch der eine oder andere Statoblast gänzlich, oder er entwickelt sich um Wochen und Monate später als die übrigen. Solche Fälle lassen sich zwar leicht ausschalten, aber die geringeren Unterschiede machen die Beurteilung der Zeitverhältnisse schwierig, und es kann sich bei den folgenden Angaben nur um annäherungsweise gültige Bestimmungen handeln. Alle beziehen sich auf hochgradig keimfähiges Material und die günstigsten Temperaturlagen, geben also die annäherungsweise kleinsten Zeitmaße.

Das sicherste Mittel, die Statoblasten keimfähig zu machen und zugleich gegen vorzeitige Keimung zu schützen, ist, sie in einem möglichst kleinen Gefäß unter Ausschluß von Luft fest verkorkt zu halten. Man hat dann in einigen Monaten ein Material, das in Bezug auf den Grad der Keimfähigkeit und die Gleichmäßigkeit der Entwicklung dem Optimum nahe kommt und das Jahre lang tauglich bleibt. Man kann die Statoblasten auch den Winter hindurch offen in einem ungeheizten Zimmer aufbewahren und etwa vom Februar ab zu Versuchen benutzen; aber die Keimung verläuft dann weit langsamer, und im März kann schon die beginnende spontane Entwicklung das Bild trüben.

I. Völlig keimfähige Statoblasten von *Pectinatella* sind bei einer Temperatur von 29—30° C. in 2½—3 Tagen in der Regel so weit entwickelt, daß die Schalen sich öffnen. In 3 Tagen kann das Primärpolypid schon ausgestreckt sein. In 4 Tagen sind die Kolonien größtenteils ausgeschlüpft, die meisten hängen noch an den Schalen, einzelne haben sich an der Wand des Gefäßes angeheftet.

1. Von dieser Zeit kommt ein verhältnismäßig großer Teil auf die vorbereitenden Vorgänge, die sich im Dotter vollziehen und die sich noch nicht in deutlichen Veränderungen der Wandschicht ausprägen. Man kann diese Periode als die der latenten Keimung bezeichnen.

Die ersten deutlichen, aber noch nicht scharf begrenzten Keimscheiben nach Art von Fig. 17 (Taf. V) fand ich nach 16 Stunden Keimzeit. In einem anderen Fall, wo es sich um jüngere, aber

ebenfalls hochgradig keimfähige Statoblasten handelte (Material von Fig. 35—38), waren erst nach 23 Stunden die Anfänge der Wandverdickung erkennbar (etwa wie in Fig. 16). Bei geringerer Keimfähigkeit wird sich diese erste Periode ohne Zweifel noch sehr viel länger ausdehnen können.

2. Die folgenden 8—10 Stunden rechne ich als die Periode der eigentlichen Knospenbildung, d. h. die Periode der Zusammenziehung der Keimscheibe bis zur Anlage der wichtigsten Organe des Hauptpolypides, etwa wie in Fig. 29 und 31. Nach der größeren oder geringeren Häufigkeit der Stadien nehme ich an, daß die Verdickung der Keimscheibe bis zum Auftreten der Ringfurche sich ziemlich langsam vollzieht, die Zusammenziehung der Furchenränder bis zum Verschluß der Knospe (Fig. 21) sehr schnell, die weiteren Vorgänge, die Anlage des Darms und der Lophophorarme wieder langsamer.

3. In den nächsten 16 Stunden schreitet die Ausgestaltung der Hauptknospe bis etwa zum Stadium Taf. VII, Fig. 36 fort (Abschnürung der Ganglienblase), und in weiteren 8—12 Stunden brechen die meisten Statoblasten auf (Fig. 38). Diese letzte Periode vor dem Aufbrechen ist durch ein rasches Wachstum des Hauptpolypides ausgezeichnet, das die dafür günstigste, horizontale Stellung im Statoblasten einnimmt.

4. Auch nach dem Aufbrechen währt das lebhafte Wachstum fort. Das Polypid gewinnt seine definitive Gestalt und bald streckt es die Tentakelkrone hervor. Die jüngeren Knospen entwickeln sich ebenfalls weiter. Die Kolonie findet dann nicht mehr im Statoblasten Raum, sie verläßt die Schalen und siedelt sich an dem nächsten tauglichen Gegenstand in der Umgebung an. Durch den Dottervorrat der Leibeshöhle ist sie befähigt, sich noch lange Zeit ohne Nahrung zu behelfen, aber die Entwicklung schreitet dabei natürlich nur langsam fort und stockt schließlich ganz. Erst bei genügendem Nahrungszufluß von außen nimmt sie ihren normalen Fortgang.

Im Falle der Fig. 38 betrug die Gesamtdauer der Entwicklung vom Sichtbarwerden der Keimscheibe bis zu dem abgebildeten Stadium nicht mehr als 38 Stunden (bei 60stündiger Keimzeit).

II. 1. Bei *Cristatella* fand ich bei einer wirksamen Temperatur von durchschnittlich 28° C. die ersten deutlichen Keimscheiben (Typus Fig. 2) nach 16 Stunden, also ebenso wie bei *Pectinatella*.

2. 9—10 Stunden später fand ich bereits geschlossene Knospen, vorwiegend solche nach Art von Fig. 12, aber auch das weit entwickelte Stadium Fig. 15 gehört hierher. Jedenfalls fällt, wie bei *Pectinatella*, in diese Periode die Knospenbildung bis zur Anlage der Hauptorgane des ersten Polypides, und auch hier schien mir die Zusammenziehung und Einwärtsverlegung der Keimscheibe von auffällig kurzer Dauer zu sein.

3. Nach 45 Stunden Keimzeit, also nach weiteren 20 Stunden, waren die Statoblasten zum Teil nur wenig über das Stadium Fig. 15 hinausgelangt, bei einzelnen aber waren bereits die Schalen gesprengt. Dieses Stadium entsprach dem von *Pectinatella* in Fig. 38. Die ganze Entwicklung vom Sichtbarwerden der Keimscheibe an hatte also in diesem Fall nicht länger als 30 Stunden gewährt, und auch sonst schien mir, als ob die Polypidbildung bei *Cristatella* sich noch etwas rascher vollzöge als bei *Pectinatella*. Das könnte darauf beruhen, daß die Keimscheibe bei *Cristatella* bedeutend größer ist, so daß ihre Umbildung zum Polypid, das im erwachsenen Zustande eher kleiner ist als bei *Pectinatella*, geringere Ansprüche an Wachstum und Zellvermehrung stellt.

4. Nach dem Platzen der Schalen ist die Kolonie noch für mehr als 24 Stunden in den Raum des Statoblasten gebannt, der sich nur durch die allmähliche Umrollung und Anspannung des zum Chitinhäutchen entarteten unteren Teiles des Schwimmrings erweitert (vgl. Textfig. IV, S. 38). Diese

Phase der Entwicklung, bei der die Ausgestaltung und das Wachstum der Kolonie ungehemmt und doch unter vollständigem Abschluß von der Außenwelt vor sich geht, währt bis zu einem der Fig. 40 von *Pectinatella* entsprechenden Stadium (vgl. Untersuch., Taf. XIV, Fig. 158). Der wichtigste Unterschied liegt in der größeren Zahl der Tochterknospen bei *Cristatella*.

Ist die Schutzmembran vollkommen ausgespannt, so reißt sie vom Schwimmring der oberen Schale ab und das Polypid streckt seine Tentakeln hervor. Dies geschah in meinen Kulturen frühestens nach 3 Tagen Keimzeit.

12 Stunden später kann die Kolonie bereits ausgeschlüpft und angesiedelt sein. —

Die beigegebenen Figuren sind natürlich nicht zahlreich genug, um eine Kontrolle dieser Angaben zu ermöglichen. Immerhin können sie als Material dienen, und deshalb sei hier erwähnt, welche von ihnen in Bezug auf die Zeit unmittelbar miteinander vergleichbar sind. Es sind das für *Cristatella* die Figuren 2, 3, 6, 9, 11, 12; 7, 8, 13; 10, 14; für *Pectinatella* die Figuren 16, 24; 18, 20, 25, 28; 19, 22, 23, 26, 27, 31; 29, 30, 32, 33; 35—39. Jeder durch das Semikolon abgegrenzten Figurengruppe liegen Statoblasten gleicher Herkunft zu Grunde, die gleichzeitig und in demselben Gefäß den Keimungsbedingungen unterworfen wurden. Soweit also nicht verschiedene Keimzeiten angegeben sind, sind die Verschiedenheiten innerhalb jeder Gruppe als Verschiedenheiten der individuellen Veranlagung und keinesfalls der Behandlung aufzufassen.

==== Verzeichnis der citierten Schriften umstehend. ====

Citierte Schriften.

- Braem, F. Die Entwicklung der Bryozoenkolonie im keimenden Statoblasten. (Vorläufige Mitteilung.) Zool. Anzeiger, Bd. 12, 1889, S. 675 ff.
- — Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. Bibliotheca Zoologica, hrsg. v. Leuckart u. Chun, Heft 6, 1890.
- Davenport, C. B. Cristatella: the Origin and Development of the Individual in the Colony. Bulletin of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, Vol. 20, 1890, p. 101 ff.
- Hyatt, A. Observations on Polyzoa. Salem, Proceedings of the Essex Inst., Vol. 4—5, 1866—68.
- Kraepelin, K. Die deutschen Süßwasserbryozoen. I: Anat.-syst. Teil. Abhandl. des naturwiss. Vereins Hamburg, Bd. 10, 1887. II: Entwicklungsgeschichtl. Teil. Ebenda, Bd. 12, 1892.
- Nitsche, H. Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. III: Über die Knospung der Br. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 25, Suppl., 1876, S. 343 ff.
- Oka, A. Observations on Freshwater Polyzoa. (Pectinatella gelatinosa, nov. sp.) Journ. of the College of Science, Tokyo, Vol. 4, 1891, p. 89 ff.
-

Tafel III.

F. Braem, Die Keimung der Statoblasten von *Pectinatella* und *Cristatella*.

Tafelerklärung.

Tafel III.

Statoblasten von *Cristatella mucedo*.

Vergr. 300.

Buchstabenerklärung. *a* Stelle des Afters, wo der Analschlauch zur Bildung gelangt; *D* Dottermasse; *d* Dotterkörner; *dk* Kerne im Dotter; *ec* äußere, ectodermale Schicht des Statoblasten; *kh* Knospenhöhle, aus der Ringfalte (*rf*) entstanden; *m* innere, mesodermale Schicht der Statoblastenwand; *rf* Ringfureche oder Knospenhöhle; *S* untere Schale des Statoblasten; *u* Mitte der unteren Schale.

- Fig. 1. Reifer, ungekeimter Statoblast, am 14. Nov. 1889 frei im Pregel (Königsberg i. Pr.) gefischt. Teil eines Querschnittes, Mitte der unteren Schalenhälfte. Heißes Sublimat; Pikrokarmmin 60 Stunden.
- Fig. 2. Statoblast nach 22 Stunden Keimzeit bei 27,5 ° C. Querschnitt, Mitte der unteren Schale. Keimscheibe. Kolonie gefunden in der Havel bei Spandau, 5. Nov. 1908. Keimung 12/13. Nov. 09. Hss. Subl.; alkoh. Karmin 23 Stunden.
- Fig. 3. Wie Fig. 2.
- Fig. 4. Gekeimter Statoblast, mittlerer Querschnitt, Keimscheibe. Kolonie aus dem Preiler Teiche bei Königsberg i. Pr., 28. Okt. 1888. Keimung Jan. 89. Hss. Subl.; Pikrokarmmin 40 Stunden. (Vgl. Untersuch., Taf. XII, Fig. 142).
- Fig. 5. Desgl. (Vgl. Untersuch., Taf. XII, Fig. 143.)
- Fig. 6. Statoblast nach 25 Stunden Keimzeit bei 27,5 ° C. Mittlerer Querschnitt, die Keimscheibe hat sich zur Knospe geschlossen. Sonst wie Fig. 2.
- Fig. 7. Statoblast nach 25 Stunden Keimzeit bei 28,5 ° C. Querschnitt, Mediansehnitt der Knospe. Die Oralseite der Knospe liegt links. Die Linien 8 I und 8 II geben die Lage der beiden folgenden Figuren im Verhältnis zu dieser an. Kolonie aus der Havel, 7. Okt. 1908. Keimung 27/28. Jan. 09. Hss. Subl.; alkoh. Karmin 36 Stunden.
- Fig. 8 I und 8 II. Keimung und Material wie Fig. 7. Flächenschnitte des Statoblasten, Querschnitte der Knospe. Die Richtung der Schnitte ist in Fig. 7 angegeben. Die Linie 7 bezeichnet die Medianebene und die Richtung des Schnittes von Fig. 7.

CRISTATELLA.



Tafel IV.

F. Braem, Die Keimung der Statoblasten von *Pectinatella* und *Cristatella*.

Tafelerklärung.

Tafel IV.

Statoblasten von *Cristatella mucedo*.

Kolonien aus der Havel bei Spandau.

Vergr. 300.

Buchstabenklärung. *a* After (Grenze zwischen Analschlauch und primärem Knospelumen); *an* analer Abschnitt des Darms, Analschlauch; *ec* äußere, ectodermale Schicht der Statoblastenwand, innere Knospenschicht; *f* Medianfurchung, die Lophophorarme trennend; *kh* Knospenhöhle; *KZ* Stelle, wo die jüngeren Knospen, zunächst die Knospe *B*, zur Anlage gelangen; *l* Lophophorarmwölbung; *lh* Lophophorarmhöhle; *m* innere, mesodermale Schicht der Statoblastenwand, äußere Knospenschicht; *n* Nervensystem (Hauptganglion); *oD* Ansatzleiste der oberen Dornen; *or* oraler Teil des Darms, Oralschlauch; *oS* obere Statoblastenschale; *ot* Region der oralen Tentakeln; *S* untere Statoblastenschale; *Sr* Schwimmring.

Fig. 9. 25 Stunden Keimzeit bei 27,5° C. Medianschnitt der Knospe. Sonst wie Fig. 2.

Fig. 10. 25 Stunden Keimzeit bei 29° C. Medianschnitt. Kolonie vom 5. Nov. 1908. Keimung 22/23. Nov. 09. Hss. Subl.; alkoh. Karmin 24 Stunden.

Fig. 11—11 III. 22 Stunden Keimzeit bei 27,5° C. Kolonie vom 5. Nov. 1908. Keimung 12, 13. Nov. 09. Hss. Subl.; alkoh. Karmin 23 Stunden.

11. Aus Flächenschnitten (Querschnitten der Knospe) zu 5 μ Dicke konstruierter Medianschnitt. Die Schnitte sind abgegrenzt und die den Figuren 11 I—III entsprechenden besonders bezeichnet.

11 I. Aus 5 Flächenschnitten (6—10 in Fig. 11) konstruiertes Gesamtbild der Lophophorregion in der Ansicht von oben (Schnitt 6). Der Zeichnung zu Grunde gelegt ist Schnitt 10.

11 II. Schnitt 13 der Reihe. Der Schnitt hat die beiden Seiten der Knospe nicht in gleicher Höhe getroffen, rechts (in der Figur oben) geht er tiefer als links (unten), wo die mesodermale Auskleidung der Lophophorhöhle statt der Lophophorhöhle selbst (*lh*) sichtbar ist.

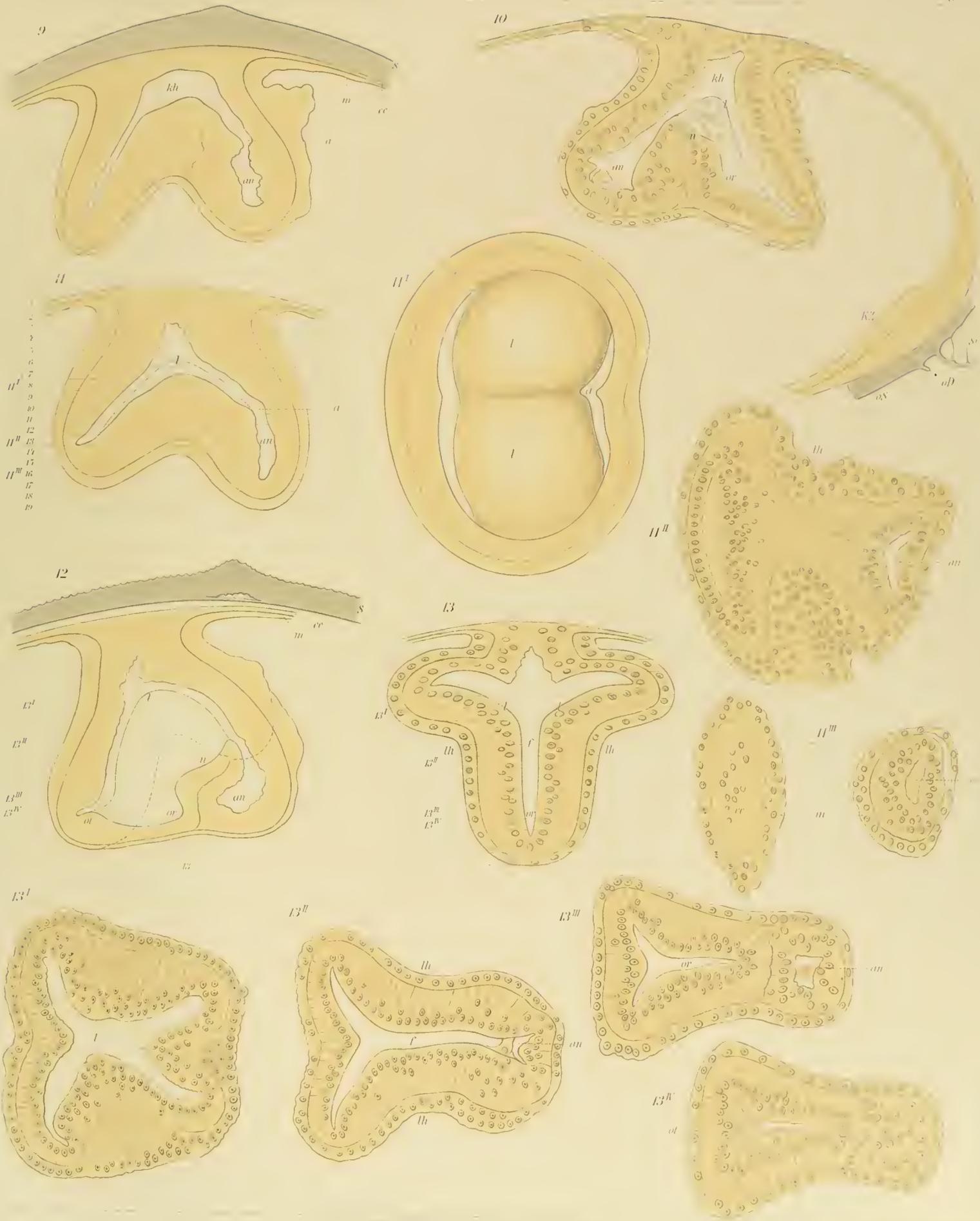
11 III. Schnitt 16 der Reihe. (Der Hohlraum *an* sollte größtenteils weiß bleiben.)

Fig. 12. 25 Stunden Keimzeit bei 27,5° C. Medianschnitt der Knospe. Sonst wie Fig. 2. Die Richtung der Schnitte von Fig. 13 ist durch Linien angedeutet.

Fig. 13—13 IV. 25 Stunden Keimzeit bei 28,5° C. Stadium wie in Fig. 12. Kolonie vom 7. Okt. 1908. Keimung 27/28. Jan. 09. Hss. Subl.; alkoh. Karmin 36 Stunden.

13. Nach Flächenschnitten zu 6 μ konstruierter Frontalschnitt, dessen Richtung in Fig. 12 angegeben ist. Die einzelnen Flächenschnitte, von denen vier in Fig. 13 I—IV vorliegen, sind in der Figur angedeutet.

13 I—IV. Vier Schnitte der Serie, aus der Fig. 13 zusammengesetzt ist. Die Lage der Schnitte ist in Fig. 12 und 13 angegeben. In Schnitt I ist die linke Seite der Knospe (in der Figur unten) so getroffen, daß die beiden Blätter im Gebiete des Lophophorarms nahezu in die Schnittebene fallen, daher die Grenze nicht erkennbar ist.



Tafel V.

F. Braem, Die Keimung der Statoblasten von *Pectinatella* und *Cristatella*.

Tafelerklärung.

Tafel V.

Buchstabenerklärung. *a* Stelle des Afters, Beginn der Analschlauchbildung; *an* Analschlauch; *c* Cuticula, Gleitschicht; *D* Dottermasse; *d* Dotterkörner; *dk* Kerne des Dotters; *ec* äußeres, ectodermales Blatt der Statoblastenwand; *KZ* Knospungszone, Ursprungsstelle der Tochterknospen; *l* Lophophorarm; *Lh* Leibeshöhle, von Dotter erfüllt; *m* inneres, mesodermales Blatt der Statoblastenwand; *n* Nervenbucht; *or* Oralschlauch; *ot* Region der oralen Tentakeln; *rf* Ringfurche; *S* untere Statoblastenschale; *v* Vacuolen im Dotter.

Fig. 14–15 a. Statoblasten von *Cristatella mucedo*. Kolonien aus der Havel bei Spandau, 5. Nov. 1908.

Fig. 14. 25 Stunden Keimzeit bei 29° C. Medianschnitt. Keimung 22/23. Nov. 09. Hss. Subl.; alkoh. Karmin 24 Stunden. Vergr. 300.

Fig. 15. 26 Stunden Keimzeit bei 28,5° C. Medianschnitt. Keimung 19/20. Febr. 09. Hss. Subl.; alkoh. Karmin 32 Stunden. Vergr. 300.

15 a. Gesamtbild des Schnittes von Fig. 15, ohne die Schalen. Der Statoblast ist auffällig klein. Vergr. 120.

Fig. 16–25. Statoblasten von *Pectinatella magnifica*. Keimtemperatur 30° C. Kolonien aus der Havel bei Spandau, 5. Okt. 1906. Keimung Jan.—März 08. Färbung: alkoh. Karmin 24 Stunden.

Fig. 16. 18 Stunden Keimzeit. Querschnitt des Statoblasten, Mitte der unteren Schale, Beginn der Keimscheibenbildung. Hss. Subl. Vergr. 400.

Fig. 17. 16 Stunden Keimzeit. Querschnitt, die Keimscheibe ist annähernd median getroffen. Hss. Subl. Vergr. 300.

17 a. Gesamtbild des Schnittes von Fig. 17, ohne die Schalen. Vergr. 120.

Fig. 18. 23 Stunden Keimzeit. Querschnitt, Mitte der Keimscheibe. Kochendes Subl. Vergr. 300.

Fig. 19. 22 1/2 Stunden Keimzeit. Flächenschnitt durch ein Stadium, das zwischen Fig. 18 und 20 liegt. Hss. Subl. Vergr. 120.

Fig. 20. 23 Stunden Keimzeit. Querschnitt, die Keimscheibe ist annähernd median getroffen. Die Oralseite liegt rechts. Kochendes Wasser (statt Subl.); durch das kochende Wasser scheinen die wandständigen Zellen gelitten zu haben. Vergr. 300.

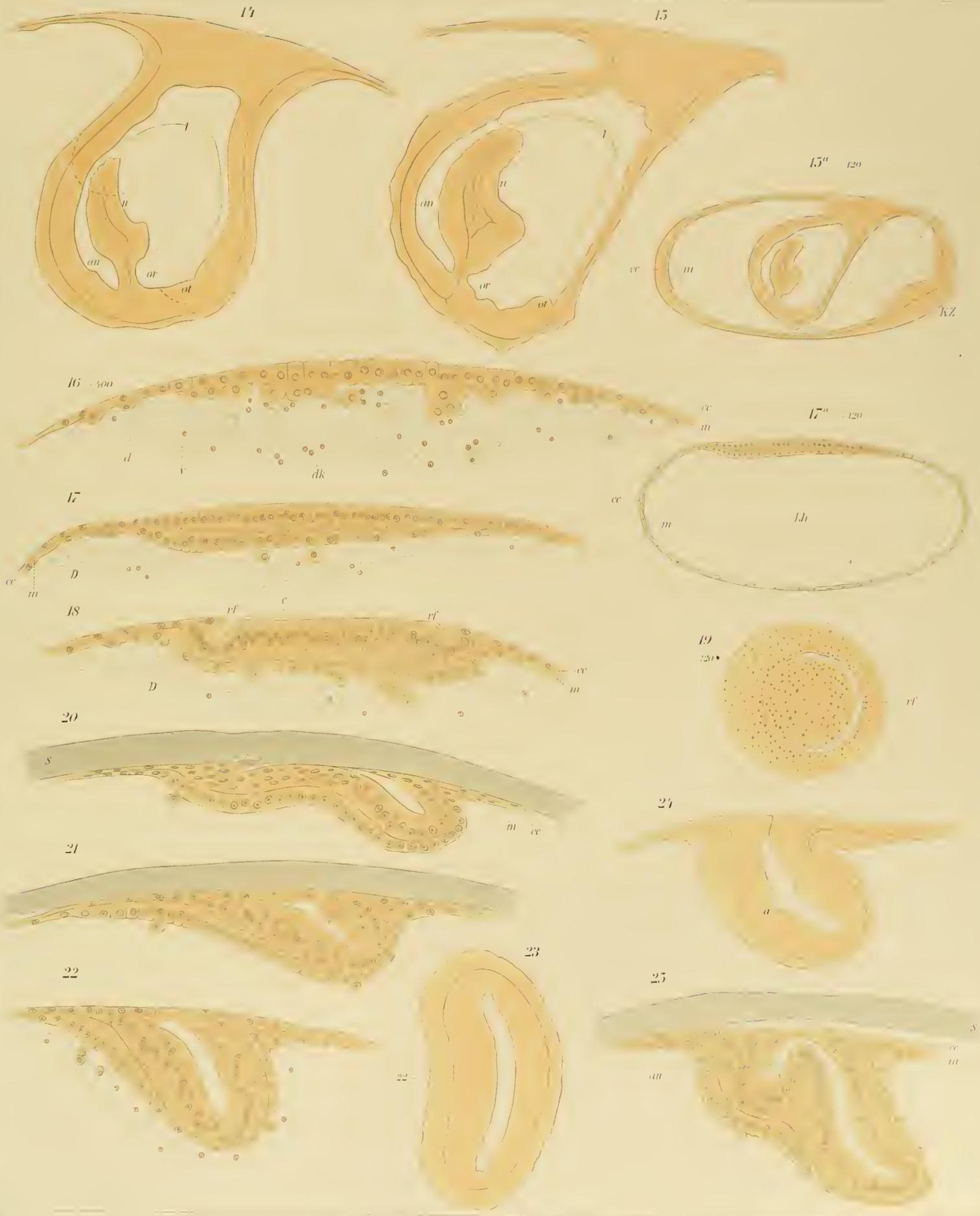
Fig. 21. 22 Stunden Keimzeit. Querschnitt, Keimscheibe zur Knospe zusammengezogen, annähernd median getroffen. Oralseite rechts. Hss. Subl. Vergr. 300.

Fig. 22. 22 1/2 Stunden Keimzeit. Medianschnitt der Knospe. Oralseite rechts. Hss. Subl. Vergr. 300.

Fig. 23. Keimzeit und Material wie Fig. 22. Querschnitt in mittlerer Höhe einer Knospe vom Stadium Fig. 22, Flächenschnitt des Statoblasten. Die Richtung des Medianschnittes ist angedeutet. Oralseite rechts. Vergr. 300.

Fig. 24. 18 Stunden Keimzeit. Medianschnitt der Knospe, Oralseite rechts. Vgl. Text S. 49. Hss. Subl. Vergr. 300.

Fig. 25. 23 Stunden Keimzeit. Medianschnitt der Knospe, Oralseite rechts. Kochendes Subl. Vergr. 300.



Tafel VI.

F. Braem, Die Keimung der Statoblasten von *Pectinatella* und *Cristatella*.

Tafelerklärung.

Tafel VI.

Statoblasten von *Pectinatella magnifica*.

Kolonien aus der Havel bei Spandau, mit Ausnahme der letzten Figur alle vom 5. Okt. 1906.

Keimung: Febr.—März 1908, außer bei der letzten Figur. Keimtemperatur 30° C.

Konservierung: heißes Subl., außer bei Fig. 28.

Färbung: alkoh. Karmin, durchschnittlich 24 Stunden.

Vergr. 300.

Buchstabenklärung. *A* Hauptknospe, erste Knospe des Statoblasten; *an* Analschlauch; *an*¹ unterstes Ende der Wand des Analschlauches; *B* erste Tochterknospe, zweite Knospe des Stockes; *d* Dotterkörnchen; *dk* Kerne im Dotter; *ec* äußere, ectodermale Schicht des Statoblasten, inneres Knospenblatt; *f* Funiculus; *g* Grenze zwischen Cardialteil des Magens und Oesophagus, Cardialklappe; *l* Lophophorarmwölbung; *lh* Lophophorarmhöhle; *Lh* Leibeshöhle, der mit Dotter angefüllte Raum des Statoblasten; *m* innere, mesodermale Schicht der Statoblastenwand, äußeres Knospenblatt; *m*¹ äußeres Knospenblatt zwischen Nervensystem und Darm; *n* Anlage des Nervensystems, Ganglienbucht; *or* Oralschlauch, unteres Ende des primären Knospenlumens; *ot* Region der oralen Tentakeln; *S* untere Statoblastenschale; *x* problematische Grenze zwischen Anal- und Oralschlauch.

Fig. 26. 25 Stunden Keimzeit. Medianschnitt der Knospe. Oralseite links; ebenso in den folgenden Figuren bis 30 einschließlich.

Fig. 27 *I* und 27 *II*. Keimzeit und Material wie Fig. 26. Zwei in geringem Abstand auf einander folgende Querschnitte durch eine Knospe im ersten Beginn der Analschlauchbildung, jünger als Fig. 26. Schnitt *I* zeigt die offene Analfurche und wäre in Fig. 26 oberhalb der Buchstaben *an* zu denken. Schnitt *II* zeigt bei *an*¹ die Zellen, welche die trichterförmige Einsenkung der Analfurche nach unten eben erst andeuten.

Fig. 28. 23 Stunden Keimzeit. Medianschnitt. Kochendes Wasser (statt Subl.); die Zellen der Statoblastenwand zeigen dieselben, durch die Konservierung herbeigeführten Veränderungen wie Fig. 20 auf Taf. III.

Fig. 29. 24 Stunden Keimzeit. Medianschnitt.

Fig. 30 *I* und 30 *II*. Keimzeit und Material wie Fig. 29. Zwei Querschnitte durch ein weiter entwickeltes Stadium als das von Fig. 29, wo die ungefähre Lage dieser Schnitte angedeutet ist.

Fig. 31. 25 Stunden Keimzeit. Medianschnitt. Oralseite rechts.

Fig. 32. 24 Stunden Keimzeit. Medianschnitt. Oralseite links.

Fig. 33. Keimzeit und Material wie Fig. 32. Querschnitt durch ein der Fig. 32 ähnliches Stadium in der dort angegebenen Richtung.

Fig. 34. 32 Stunden Keimzeit. Medianschnitt. Oralseite rechts.

Fig. 35. 46 Stunden Keimzeit. Medianschnitt. Kolonie vom 12. Aug. 1909. Keimung 7.—9. Dez. 09.



Tafel VII.

F. Braem, Die Keimung der Statoblasten von *Pectinatella* und *Cristatella*.

Tafelerklärung.

Tafel VII.

Pectinatella magnifica.

Buchstabenerklärung. *A* Hauptpolypid, erste Knospe des Statoblasten; *a* After; *al* äußere Lophophorgrenze, dem äußeren Bogen des Hufeisens entsprechend; *an* Analschlauch; *B* erste Tochterknospe, zweite Knospe des Statoblasten; *B¹* zweite Tochterknospe von *A*, Schwesterknospe von *B*; *B²* dritte Tochterknospe von *A*, Schwesterknospe von *B* und *B¹*; *C* erste Tochterknospe von *B*, dritte Knospe des Statoblasten; *c* erste Tochterknospe von *B¹*; *ca* Cardialteil des Magens; *D* erste Tochterknospe von *C*, vierte Knospengeneration des Statoblasten; *d* Dotterkörnehen, die in Fig. 37 und 39 massenhaft im äußeren Knospenblatt liegen; *db* Duplicaturbänder; *E* erste Tochterknospe von *D*, eben als Wulst sichtbar, fünfte Knospengeneration des Statoblasten; *ec* Ectoderm der Leibeswand; *ed* Enddarm; *ep* Epistom, Munddeckel; *f* Funiculus; *g* Grenze zwischen Oesophagus und Cardialteil des Magens, Cardialklappe; *il* innere Lophophorarmgrenze, der inneren Biegung des Hufeisens entsprechend; *l* Lophophorarm; *l¹* mediane Verbindung zwischen den beiden Lophophorarmen; *lh* Lophophorarmhöhle; *Lh* mit Dotter gefüllte Leibeshöhle; *m* Leibeshöhlenepithel; *m¹* mesodermales Blatt zwischen Darm und Ganglienblase; *ma* Magen; *n* Hauptganglion; *o* Mund; *oe* Oesophagus; *or* oraler Abschnitt des Darms; *oS* obere Statoblastenschale; *ot* orale Tentakeln; *ph* Pharynx, Mundregion; *py* Einmündung des Enddarms in den Magen; *r* Retractormuskeln; *rk* Ringkanal, Basalkanal der oralen Tentakeln; *Sr* zur oberen Schale gehöriger Teil des Schwimmrings; *tm* Tunica muscularis; *ts* Tentakelscheide; *uS* untere Schale des Statoblasten; *uSr* zur unteren Schale gehöriger Teil des Schwimmrings.

- Fig. 36. 46 Stunden Keimzeit bei 30° C. Medianschnitt. Kolonie aus der Havel, 12. Aug. 1909. Keimung 7.—9. Dez. 09. Hss. Subl.; alkoh. Karmin 24 Stunden. Vergr. 300.
- Fig. 37. 60 Stunden Keimzeit bei 30° C. Frontalschnitt in der bei Fig. 36 angegebenen Richtung. Das Stadium ist etwas jünger als das von Fig. 36. Oralseite unten. Material wie Fig. 36. Vergr. 300.
- Fig. 38. Keimzeit und Material wie Fig. 37. Medianschnitt. Der Medianschnitt der Doppelknospe *B C* fällt in Wirklichkeit nicht genau in den Medianschnitt der Hauptknospe, sondern liegt etwas seitwärts, er ist aber hier auf die gleiche Ebene übertragen. Im Hohlraum des Magens (*ma*) sind Teile der Längsfalten sichtbar, vgl. Fig. 39 *I*. Vergr. 300.
- Fig. 39 *I*—39 *III*. Keimzeit und Material wie Fig. 37 und 38. Drei Querschnitte durch ein Stadium wie Fig. 38, wo die Lage der Schnitte angegeben ist. Vergr. 300.
- Fig. 40. Weit geöffneter Statoblast. Unter Zugrundelegung des Medianschnittes sind das Hauptpolypid und die Knospen durch Kombination der übrigen Schnitte vervollständigt. Die Knospe *B¹* liegt an der dem Beschauer abgekehrten Wand des Statoblasten. Vergr. 90.
- Fig. 41. Querschnitt der Leibeswand in der Mitte der oberen Schale, von einem ähnlichen Stadium wie Fig. 40. Zylinderzellen und Blaszellen im Ectoderm. Vergr. 300.
- Fig. 42. Junge Kolonie, die den Statoblasten soeben verlassen hat, von der Seite gesehen. Chloralhydrat, Sublimat, Karminfärbung, Aufhellung in Zedernholzöl. Schwache Vergr.
- Fig. 43. Wie Fig. 42, aber von vorn gesehen und noch schwächer vergrößert.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologica \(bis Bd 8 unter dem Namen Bibliotheca Zoologica\)](#)

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: [26_67](#)

Autor(en)/Author(s): Braem Fritz

Artikel/Article: [Die Keimung der Statoblasten von Pectinatella und Cristatella 35-63](#)