Über die Knospung der ektoprokten Bryozoen.

Von

Dr. **Franz Ladewig.**

Mit Tafel XVIII.

Die erste eingehendere Bearbeitung des Bryozoenstammes ist noch nicht sehr alten Datums: sie stammt her von ALLMAN, der 1856 in seinem »Monograph of the fresh water-Polyzoa« ein für die damalige Zeit epochemachendes Werk schuf und in vollendeter Darstellung den Stand der Kenntnisse über die Organisation der Bryozoen darlegte. Diese Arbeit bezog sich freilich nur auf die rein morphologische und systematische Untersuchung, eine Richtung, wie sie zu jener Zeit bei Weitem vorherrschte. Die feineren anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der Bryozoen klarzulegen, blieb NITSCHE in seinen bahnbrechenden Monographien über diese Klasse vorbehalten. Dass hierin manche hochwichtige Frage noch nicht ihre Erledigung fand, kann bei dem damaligen Stande der Technik keineswegs verwundern. NITSCHE[1] selbst sagt in seiner Abhandlung: »über die Knospung der Polypide der phylaktolaemen Süßwasserbryozoen«: »dagegen blieb die Frage unentschieden, in welcher Weise die verschiedenen Schichten des Mutterthieres an dem Aufbau der verschiedenen Schichten, in die man das Polypid histogenetisch und morphogenetisch zerlegen kann, Theil nehmen. Die Schuld hieran trägt der Umstand, dass die verschiedenen Schichten der Endocyste bei den erwachsenen Chilostomen so schwer von einander zu trennen sind, dass man dieselben auf das allerleichteste übersieht«.

Gerade die im Vorstehenden berührte Frage erfuhr erst 15 Jahre

[1] H. NITSCHE, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. V. Über die Knospung der Bryozoen. Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl. 1875.

später ihre Lösung im Jahre 1890 durch die Arbeit von SEELIGER »Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen[1]«.

Der Verfasser wies darin nach, dass, wie schon NITSCHE[2] und auch CLAPARÈDE[3] vermuthet hatten, zwei Keimblätter des Mutterthieres es sind, die sich an dem Aufbau der Knospe betheiligen, das Ektoderm und das Mesoderm; das erstere bildet die Leibeswand der Knospe, sowie durch eine Gastrula-ähnliche Einstülpung das Polypid, welches sich in die Tentakelscheide, Tentakelwandungen, sowie den Darmkanal differenzirt. Das Mesoderm des Mutterthieres liefert das Gewebe im Innern der Tentakelhöhle, sowie das den Verdauungstractus umgebende Plattenepithel.

Diese Darstellung erfuhr im Jahre darauf eine weitere Bestätigung durch DAVENPORT[4], der in einer umfassenden Arbeit über die Knospung wesentlich dieselben Anschauungen darlegte. Die mannigfachen Kontroversen, die sich an die Frage der Betheiligung der Keimblätter bei der Entwicklung der Bryozoen geknüpft hatten, schienen durch die SEELIGER'SCHE Monographie ihre Erledigung gefunden zu haben, bis im vorigen Jahre CALVET diese Frage noch einmal zum Gegenstand einer kurzen Abhandlung machte: sur l'origine du polypide des Bryozoaires ectoproctes marines[5].

Verfasser theilt die in den obigen Arbeiten ausgesprochenen Anschauungen über die Entstehung des Polypids keineswegs. Nach seiner Meinung, die er durch Untersuchungen an verschiedenen Gattungen der Chilostomen und Ctenostomen gewonnen haben will, baut sich das Polypid immer auf Kosten der mesenchymatösen Elemente auf, die in dem Inneren des Zooeciums eingeschlossen sind und hervorgehen sollen zum einen Theil aus der Wucherung des Ektoderm, zum anderen aus Derivaten des mittleren Blattes des Embryo. Diese Elemente rundeten sich ab und gruppirten sich in der Weise,

---

[1] O. SEELIGER, Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. Diese Zeitschr. Bd. L. 1890.

[2] H. NITSCHE, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. III. Über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Flustra membranacea. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871.

[3] ED. CLAPARÈDE, Beiträge zur Anatomie und Entwicklung der Seebryozoen. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871.

[4] C. B. DAVENPORT, Observations on Budding in Paludicella and some other Bryozoa. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College. XXII. 1891.

[5] L. CALVET, Sur l'origine du polypide des Bryozoaires ectoproctes marines. Travail de la stat on zool. de Cette. 1898. Comptes rendus.

dass sie einen kleinen kompakten Zellhaufen bildeten, in welchem sich frühzeitig ein Lumen bemerkbar mache. Die Gruppirung setze sich fort, und allmählich sehe man die zwei klassischen Zellschichten sich differenziren, aus denen sich das Polypid vollständig bilde. Im Gegensatz zu den Beobachtungen SEELIGER's und DAVENPORT's bildet sich nach ihm das Polypid niemals in der Form einer Einstülpung des Ektoderms, um das sich dann mesenchymatöse Elemente in epithelialer Anordnung gruppirten. Er fasst zum Schluss seine diesbezüglichen Bemerkungen dahin zusammen, dass das Polypid bei diesem Knospungsprocess in einer »massiven Form« auftritt, und dass die Höhlung, sowie die beiden Zellschichten der Knospe erst sekundäre Bildungen seien, die dem »stade massif« folgen.

Wenn auch CALVET in der Schilderung des Knospungsprocesses mancherlei neue Details vorbringt, so stimmt doch seine Auffassung im Wesentlichen mit einer Ansicht überein, die JOLIET[1] bereits zwanzig Jahre früher vertreten hat.

Bei so einander entgegengesetzten Anschauungen aber, wie sie sich in den angeführten Arbeiten geltend machen, musste es wünschenswert erscheinen, eine erneute Durchsicht der betreffenden Verhältnisse vorzunehmen. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen möchte ich im Folgenden näher darlegen.

Dieselben erstrecken sich auf verschiedene Gattungen; insbesondere lag mir aber daran, die Beobachtungen wenigstens an einer Art in lückenloser Aufeinanderfolge der in Betracht kommenden Stadien durchzuführen. Ich habe zu diesem Zweck die Gattung Bugula avicularia gewählt, schon aus dem Grunde, weil es mir dadurch zugleich ermöglicht wurde, die Entstehung der Avicularien, die ich im zweiten Theil meiner Arbeit behandle, an den knospenden Spitzen der Stöcke studiren zu können. Konservirt war das Material mit Sublimat-Essigsäure, die sich gerade für die fein-histologischen Verhältnisse der Bryozoen weit besser zu eignen scheint, als die Konservirung mit Alkohol, bei der ich eigentlich nie recht befriedigende Resultate erzielte.

Ich habe in Fig. 1 eine Gesammtskizze des oberen Stockendes von Bugula avicularia gegeben, die zugleich das Auftreten und die Lagebeziehungen der Knospen am Stock näher veranschaulicht. Die

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

erste Knospenanlage findet man ein wenig über der Ausmündung der Tentakelscheide und zwar in Form einer starken Verdickung des Ektoderms. Die flachcylindrischen Epithelzellen desselben nehmen hier fast ohne jeden, oder doch nur in ganz kurzem Übergang eine hochcylindrische Gestalt an und bedingen dadurch eine ansehnliche Erhebung des äußeren Keimblattes. In Fig. 2 ist ein solches Stadium wiedergegeben, man sieht jederseits von der Verdickungsstelle eine Gruppe von zwei bis drei Mesenchymzellen auf dem Querschnitte liegen, welche aber weder ihrer Lage noch ihrer Gestalt nach den Gedanken nahelegen, als entstammten sie dem ektodermalen Epithel.

Die beiden nächsten Stadien sind in den Fig. 3 und 4 anschaulich gemacht. Die Verdickung des Ektoderms hat in Folge fortgesetzter Zelltheilung erheblich zugenommen und liefert damit das Zellmaterial, aus dem sich die folgenden Stadien aufbauen und entwickeln (Fig. 3). Aus der folgenden, in Fig. 4 wiedergegebenen Entwicklungsstufe sehen wir zum ersten Mal die beginnende Einstülpung. Ein Lumen lässt sich allerdings in ihm zunächst noch nicht nachweisen und die junge Polypidanlage erweist sich als eine solide Einwucherung des ektodermalen Epithels. In der Mitte der Einstülpungszone zeigt aber eine feine Einkerbung bereits die Stelle an, an welcher auf dem folgenden Stadium der Durchbruch der Polypidhöhle nach außen erfolgen soll. Auf beiden Stadien sehen wir dem Ektoderm wieder eine Anzahl Mesenchymzellen anliegen, die sich aber noch nicht epithelial angeordnet haben, überhaupt noch ohne Verbindung unter einander sind und bezüglich ihrer äußeren Form, wie das auch schon aus dem früheren Stadium ersichtlich war, recht wenig Einheitlichkeit erkennen lassen.

Vergleicht man diese Entwicklungsvorgänge mit der von CALVET gegebenen Darstellung, so dürfte es schwer fallen, auch nur ein Moment anzuführen, welches für die Deutung des französischen Forschers spräche. Wenn man auf den erwähnten Stadien bemerken würde, dass einzelne Zellen aus dem Epithelverband der Einstülpungszone in die Tiefe zu rücken beginnen und nur noch zum Theil mit der Mutterzellenschicht zusammenhängen, dann könnte man wohl an eine derartige Möglichkeit denken. Davon ist aber auf allen diesen Stufen nichts zu sehen, sondern wir haben stets einen scharfen Kontour, der die ektodermale Einstülpung von den Mesenchymelementen trennt und auf den ersten Blick einen Zusammenhang der beiden Lagen als unmöglich erscheinen lässt.

Der Verfasser der citirten Arbeit spricht ferner also von einem

»petit massif cellulaire, dans lequel se creuse de très bonne heure une cavité« und betont weiter unten nochmals, indem er seine Beobachtungen zusammenfasst: »le polypide débute sous une forme massive et la cavité, ainsi que les deux couches cellulaires du bourgeon ne sont que des formations secondaires, succédant au stade massif«.

Abgesehen von den Worten »ainsi que les deux couches cellulaires du bourgeon« findet sich in dieser Darstellung nichts, was nicht mit der Auffassung einer ektodermalen Einstülpung in Einklang gebracht werden könnte. Denn dass das Polypid Anfangs in einer »massiven Form« auftritt, zeigt auch meine Fig. 4 in hinreichender Weise, und dass erst sekundär sich darin ein Lumen ausbildet, möchte ich im Folgenden an der Hand der Zeichnungen weiter darlegen.

Die beiden Fig. 5 und 6 gehören derselben Knospenanlage an und zwar bilden sie den zweiten und vierten Schnitt durch dieselbe. Auf dem letzteren ist bereits ein Lumen erkennbar, dessen Anlage aber erst im Entstehen begriffen ist; denn auf dem anderen Schnitt gewahrt man schon nichts mehr davon. Die Einstülpung des Ektoderms ist jedenfalls auch bei diesem Stadium ganz unverkennbar, man sieht recht deutlich sowohl die Stelle des Blastoporus[1] als auch den Übergang des äußeren Keimblattes in die Knospe, der hier in ganz typischer Form in die Erscheinung tritt. Dass auf diesen beiden Stadien die Mesenchymzellen noch einzeln verstreut liegen, das dürfte kaum als regelmäßig zu betrachten sein. In Fig. 7 habe ich eine Knospe wiedergegeben, die auf ziemlich der gleichen Stufe steht, wie die eben erwähnten, bei der man aber, wenigstens auf der einen Seite, diese Zellen schon zu einem epithelialen Strang gruppirt dem Polypid anliegen sieht. Um letzteres im Verhältnis zur ektodermalen Schicht, aus der es hervorgegangen, zu zeigen, habe ich hier das Ektoderm in seinem weiteren Verlauf an der Wandung des Zooeciums wiedergegeben. Die Stelle des Blastoporus, die auch auf dieser Figur noch deutlich zu erkennen ist, ist schon auf dem nächsten Stadium, Fig. 8, nicht mehr sichtbar; die Knospe hat hier bereits sich vollkommen abgeschlossen, ohne aber die Verbindung mit dem Ektoderm aufzugeben; hier liegt auch schon eine fast kontinuirliche Mesenchymschicht dem Polypid an.

Die Auffassung, welche CALVET vertritt, mag wohl nicht zum

[1] Als Blastoporus bezeichne ich die Mündungsstelle des embryonalen Polypids nach außen.

wenigsten der Beobachtung dieses Stadiums ihren Ursprung verdanken. Ich habe in Fig. 9 einen Schnitt abgebildet, der eine derartige Knospe in schiefer Richtung getroffen hat. Es ist dies bei Bugula avicularia um so leichter möglich, als die Zweige derselben in spitzem Winkel nach oben divergiren. So kommt es, dass, wenn man die eine Hälfte der Zooecien in gerader Richtung erhält, die andere schief zu der Führung des Messers eingestellt ist. Um möglichst genau kontrolliren zu können, ob die Knospenspitzen vollkommen im rechten Winkel getroffen wurden, habe ich stets das nächstälteste ausgebildete Polypid mit in meine Schnittserien einbezogen, da sich hier, besonders in der Höhe der Spitze, sowie der Basis der Tentakel, jeder schiefe Schnitt mit Sicherheit nachweisen ließ. Und einem solchen Serientheil entstammt auch der Schnitt in Fig. 9. Die Knospe, die also einen fast kugelig angeschwollenen Anhang des Ektoderms darstellt, steht mit letzterem durch einen verhältnismäßig schmalen Strang in Verbindung. Geht nun der Schnitt in etwas schräger Richtung über oder unter, rechts oder links von jenem Strang vorbei, so erhält man zwischen dem Polypid und dem Ektoderm einen Spalt, der beide von einander trennt, also ein Bild, wie es die genannte Figur darstellt. Die Linie *a b*, die durch die Fig. 8 hindurchgelegt ist, mag zur Erläuterung dafür dienen, wie Schnittrichtungen, die nur wenig von der geraden Führung abweichen, zu einer falschen Deutung Veranlassung geben können.

Die Untersuchung der übrigen Arten, von der ich im Anfang gesprochen, haben nur das bestätigen können, was ich bei Bugula avicularia beobachtet und im Vorhergehenden beschrieben habe: dass wir es bei der Anlage des Polypids mit einer Einstülpung des Ektoderms zu thun haben. Von Nordseeformen nenne ich außer Bugula noch Aëtea, von Bryozoen der Ostsee Valkeria (Vesicularia) cuscuta und Gemellaria loricata, die mir zu meinen weiteren Untersuchungen dienten. Die letztere Art eignet sich durch ihre Größe und Form besonders zum Studium der Knospungserscheinungen, sie zeigt aber auch andererseits, dass es einer äußerst vorsichtigen Behandlung bedarf, um zu einem befriedigenden Resultat zu gelangen. Ich habe bei Untersuchung dieser Form wiederholt die Erfahrung machen müssen, dass schon wenige Stunden, während deren sich ein solcher Stock unter ungünstigen Verhältnissen befunden haben musste, genügten, um eine geradezu erstaunlich schnelle Rückbildung und Degeneration des Zellmaterials nach sich zu ziehen. Den Stock aber andererseits im Aquarium regeneriren und von Neuem Knospen treiben

zu lassen, das ist bei so empfindlichen Arten, wie die erwähnte, durchaus nicht unbedingt aussichtsvoll und so erfolgreich, wie es zunächst scheinen möchte. Dazu kommt der Umstand, dass nicht nur an ein- und demselben Stock, — was ja noch nicht so auffällig wäre — sondern auch an einem Zweig die einzelnen Knospenspitzen sehr beträchtliche Unterschiede bezüglich ihrer Erhaltung und ihrer Lebensfähigkeit zeigen.

Ich hatte mich auch desshalb der Vorsicht bedient, die einzelnen Spitzen der Zweige nicht nur bei Lupenvergrößerung, sondern unter dem Mikroskop lebend zu prüfen und die für die Beobachtung günstigsten auszuwählen. Dann bemerkte ich leicht, dass einzelne Individuen, wenn sie auch noch nicht den für die Rückbildung typischen »gelben Körper« zeigten, doch sehr wenig für die weitere histologische Untersuchung geeignet erschienen.

Lässt man derartige Vorsichtsmaßregel bei der Auswahl der Objekte außer Acht, so erhält man nur zu häufig trotz der subtilsten Behandlung Schnitte, die eben zu verkehrten Auffassungen veranlassen können. Gerade an der Übergangsstelle des Ektoderms in die sich einstülpende Polypidknospe treten bei der Konservirung, beim Einbetten und Schneiden von nicht ganz frischem und lebensfähigem Untersuchungsmaterial regelmäßig sehr beträchtliche Schrumpfungen und Verzerrungen ein. Überdies erscheinen dann oft die epithelialen Gefüge der Blätter mehr oder minder stark gelockert, die Zellen zuweilen vollständig dissociirt. Nur die in durchaus frischem kräftigen Zustand konservirten Objekte erweisen sich, — auch wenn sie in Schnitte von 5 μ Dicke zerlegt werden, als resistent genug, um klare Bilder der histologischen Struktur zu liefern. Hauptsächlich aber diese Stellen im knospenden Stock, die durch eine nicht ganz zweckentsprechende Behandlung am stärksten in Mitleidenschaft gezogen werden, sind für die Entscheidung der uns hier beschäftigenden Fragen von grundsätzlicher Bedeutung. Die unmittelbare Folge einer solchen Gewebstrennung ist die, dass der ektodermale Wandbeleg ganz getrennt von der Knospenanlage erscheint, und dass dies zu Deutungen, die mit den oben geschilderten Befunden in direktem Widerspruch stehen, führen muss.

Ich habe diese Thatsachen aus dem Grunde angeführt, um zu zeigen, worauf eine derartige Verschiedenheit der Anschauungen in erster Linie zurückzuführen sein möchte. Den sichersten Beweis jedenfalls, dass die Thiere noch in keiner Weise gelitten haben, liefern sie selbstverständlich dadurch, dass sie sich auszustrecken

beginnen. Ich habe bei Gemellaria loricata die Individuen in diesem Zustand zu fixiren gesucht. Mit Chloralhydrat, das man zuweilen als dafür geeignet empfohlen hat, gelang dies nicht; bessere Resultate erzielte ich mit einer 1 %igen Cocainlösung in Seewasser, das tropfenweise und sehr behutsam dem umgebenden Wasser zugesetzt werden muss, da die Individuen bei der leisesten Erschütterung des Gefäßes sämmtlich und fast genau gleichzeitig in die Zooecien zurückschnellen. Tritt dann wieder eine Beruhigung ein, so treten die Polypide in ganz kurzen Intervallen fast alle wieder hervor, so dass man bei eintretender Narkose eine verhältnismäßig große Anzahl in ausgestrektem Zustand erhält. In Fig. 10 habe ich ein solches Individuum wiedergegeben.

Den Abbildungen, welche die erste Anlage des Polypids darstellen, habe ich noch einige von Schnitten der übrigen Formen (Fig. 11—15) hinzugefügt. Wenn dieselben auch im Wesentlichen die gleichen Bilder ergaben, wie sie die Untersuchung von Bugula erbracht hat, so lag mir doch daran, die besonders typischen Stadien, durch die Zeichnung festzuhalten. Die Modifikationen, denen dieselben unterliegen, beruhen natürlich in erster Linie auf morphologischen Unterschieden, namentlich in Bezug auf die Größenverhältnisse. So zeigen sowohl Gemellaria wie Aëtea besonders umfangreiche Knospenanlagen, bei ersterer kommt sogar auf einem ziemlich frühen Stadium, wie aus Fig. 14 hervorgeht, der Umfang der Polypidanlage dem des Zooeciums sehr nahe, so dass dasselbe auf dem Querschnitt fast ganz von der Knospe eingenommen erscheint. Gewissen Schwankungen unterliegt ferner die Höhe der Ektoderm-Elemente, die den Wandbeleg bilden, besonders derjenigen Zellen, die der Einstülpung unmittelbar benachbart sind; nicht weniger variirt auch der Zeitpunkt des Zusammenschlusses der Mesenchymzellen zu einem zusammenhängenden Epithel, der bei Gemellaria bereits sehr früh in die Erscheinung tritt. Ein weiterer Unterschied lässt sich bezüglich der Mündungsstelle der Polypidanlage nach außen konstatiren. Während dieselbe bei den einen in einem deutlichen Kontour auftritt, erscheint sie z. B. bei Valkeria nur als ein äußerst feiner Kanal, der dann freilich wohl sehr leicht übersehen werden und somit Veranlassung geben kann zu der irrthümlichen Auffassung, dass es sich auf diesem Stadium um einen kompakten ganz in sich abgeschlossenen Zellkomplex handle. Diesen Modifikationen gegenüber tritt gerade um so deutlicher die konstant wiederkehrende Erscheinung der ektodermalen Einstülpung bei der Anlage des Polypids zu Tage.

Der Entstehung des Polypids, wie wir sie im Vorhergehenden betrachtet haben, kann man den Entwicklungsgang eines anderen Organs an die Seite stellen, der Avicularien.

Meine Beobachtungen darüber habe ich, wie ich schon im ersten Theil gelegentlich erwähnte, speciell bei der Gattung Bugula avicularia ausgeführt. Vorweg möchte ich bemerken, dass sich zur Untersuchung — außer Totalpräparaten — besonders die Längsschnitte eignen. Und zwar sind die Verhältnisse am besten zu studiren, wenn die Schnittrichtung eine derartige ist, dass die Avicularien sagittal getroffen werden. Die richtige Orientirung ist dadurch wesentlich erleichtert, dass beim Einbetten in Paraffin sich die Avicularien in Folge ihrer Schwere so zur Seite neigen, dass sie von oben gesehen über den sie tragenden Ast hinüberragen und somit im Profil erscheinen. Man hat nachher die Schnitte nur parallel der Bodenfläche des Paraffins zu führen.

Bevor ich auf den Entwicklungsprocess dieser Organe näher eingehe, dürfte es wohl zweckmäßig erscheinen, über den Bau und die Struktur derselben einige Worte vorauszuschicken.

Die Avicularien verdanken ihren Namen ihrer Ähnlichkeit mit einem Vogelkopf und stellen Anhänge einiger Arten unter den Chilostomen dar, die das Princip der Arbeitstheilung in der vollkommensten Weise verwirklichen. Solche Anhänge sind ferner die Ovicellen, die zur Aufnahme der befruchteten Eier dienen, sowie der Vibracularien, die als Tastorgane des Stockes funktioniren.

Die Avicularien sind als Fangapparate für den Stock von großer Bedeutung, und in wie zweckmäßiger Weise ihr Bau dieser Funktion angepasst ist, mag die folgende kurze Beschreibung ihrer Organisation darlegen. Das ganze Gebilde besteht aus 2 Theilen, aus Hals und Kopf (Fig. 16). Als Hals können wir einen kurzen Auswuchs des Zooeciums betrachten, auf dessen Spitze der eigentliche Kopf gelenkig eingelassen ist. Letzterer ist nach vorn in einen hakenartig gekrümmten Oberkiefer ausgezogen, dem ein beweglicher Unterkiefer entgegenwirkt, so dass sofort die Ähnlichkeit mit einem Schnabel gegeben ist. Die Thätigkeit dieses Unterkiefers wird durch zwei Muskel bewirkt, die fast die ganze Region des Kopfes einnehmen; sie nehmen beide ihren Ursprung vom Inneren des Schädeldaches und inseriren am Unterkiefer an zwei Punkten, deren Lagebeziehung der Funktion der Muskel entspricht: Der Öffnungsmuskel setzt sich an der hinteren unteren Ecke an, so dass bei seiner Kontraktion der Kiefer nach hinten und unten abgezogen wird,

der Schließmuskel inserirt am oberen Rande desselben, zieht ihn also nach oben gegen den Oberkiefer zu herauf.

Die gesammte Höhlung des Kopfes ist vor dem Kieferapparat nach außen hin durch eine Membran abgeschlossen. Ungefähr in der Mitte derselben liegt ein weit in die Kopfhöhle hineinragendes Organ, das das Nervensystem der Avicularien darstellt und wohl zugleich als deren Sinnesorgan angesehen werden kann. Es besteht aus einem napfförmigen Körper, der am Grunde seiner Aushöhlung einen Komplex von Sinneshaaren trägt, die mit ihren Spitzen die Membran zu durchbohren scheinen. In Wirklichkeit geht aber die Wandung dieses Organs in die Membran über, so dass dasselbe durch seine vordere Öffnung mit der Außenwelt in Kommunikation tritt, und daher seine Wandungen sich an der hauptsächlich durch die Membran gebildeten vorderen Begrenzung der Kopfhöhle betheiligen. Nach innen zu ist das Organ noch von einem zelligen Kopf überdeckt.

In den Fig. 16 und 17 habe ich zwei Avicularien in verschiedener Stellung wiedergegeben; die eine mit geschlossenem, die andere mit geöffnetem Kiefer. Die Verschiedenheit der Kieferstellung bedingt aber, wie aus den Figuren ersichtlich ist, auch eine ganz veränderte Haltung des Kopfes. In letzterem Falle ist die Stellung desselben jedenfalls wesentlich verschieden von dem ersteren, denn während dort dieselbe etwa der natürlichen Haltung eines Vogelkopfes entsprechen würde, erscheint er hier in einer Drehung von fast 90° zurückgelegt. In allen Fällen, wo ich eine Avicularie mit offenem Kieferapparat fixirt sah, fand ich diese Stellung wieder und somit möchte ich es keineswegs als eine zufällige Erscheinung betrachten, die ohne alle Bedeutung wäre. Denn hierdurch wird ein viel weiteres Klaffen der Kiefer ermöglicht, und die Avicularie ist so besser dazu geeignet, vorbeischwimmende Körper zu ergreifen.

Über den Verlauf der Sehne des Schließmuskels machen sich in der Litteratur zwei widersprechende Ansichten geltend. Nach einigen Autoren soll dieselbe, um sich am Unterkiefer zu inseriren, die Membran durchbohren, während andere sie hinter dem unteren Rande derselben, also an der Übergangsstelle der Membran in das Hautepithel des Unterkiefers verlaufen sahen. Ich habe die letztere Ansicht in allen Fällen bestätigt gefunden. Die Membran verläuft nämlich an ihrem unteren Rande nicht in gerader Linie, sondern zeigt hier eine Einbuchtung, und durch die so entstandene rinnenförmige Vertiefung zieht die Sehne des Schließmuskels nach vorn

hindurch, um sich an der Innenseite des Hautepithels des Unterkiefers zu inseriren.

In ihrem histologischen Bau zeigt die Muskulatur der Avicularien eine typische Querstreifung, die stärker lichtbrechenden Streifen zeigen sich scharf abgesetzt gegen die helleren. Erwähnung verdienen ferner die Kerne. Jeder einzelnen Fibrille gehören zwei ansehnliche Kerne an. Dieselben sind in ihrer gegenseitigen Lage ziemlich konstant: da sie eben so weit von einander wie jederseits vom Ursprungs- und Insertionspunkt entfernt sind, so zerlegen sie die Fibrille gewissermaßen in drei annähernd gleiche Theile. Die Kerne sind umgeben von einer Schicht körnigen Protoplasmas, das sich beträchtlich über die Fibrille erhebt. Jedoch setzt sich diese Protoplasmaschicht nicht kontinuirlich über die ganze Fibrillenoberfläche fort; vielmehr konnte ich mich durch die Untersuchung von Querschnitten überzeugen, dass jene Protoplasmamasse sich nur um die Kerne herum gelagert findet, während die kontraktile Faser in ihrem weiteren Verlauf nackt erscheint.

Das nervöse Organ nimmt vor Allem hinsichtlich seiner Entwicklung ein besonderes Interesse für sich in Anspruch; ich werde daher im Folgenden des Nähern noch auf diese Verhältnisse einzugehen haben.

Die erste Anlage der jungen Avicularienknospe sieht man in Form einer buckelartigen Ausstülpung der Cuticula und des Ektoderms vor sich gehen. Die Zellen des letzteren, die auch hier ihren einschichtigen Charakter bewahren, erscheinen protoplasmareich und hochcylindrisch, eine Gestalt, welche die Zellen der Leibeswand an dieser Stelle schon vor dem Beginn der Ausstülpung angenommen haben.

Die erste Anlage der Avicularienknospe und ihr Verhalten zu den in ihrer Nachbarschaft sich entwickelnden Organen sieht man in Fig. 18, während die in Fig. 19 gegebene Skizze die Lagebeziehung des fertig ausgebildeten Organs zum Stock selbst darstellt. Es lässt sich aus den Abbildungen entnehmen, dass ein Zooecium ungefähr zu der Zeit mit der Knospung der Avicularie beginnt, wenn in seinem Polypid die Tentakelbildung vor sich geht.

In das Lumen der Avicularienausstülpung sind eine Anzahl von Mesenchymzellen von der Leibeshöhle eingewandert; dieselben zeigen auch hier wieder, worauf schon im ersten Theil bei der Polypidanlage hingewiesen wurde, eine sehr verschiedene Gestalt, bald spindelförmig, bald cylindrisch oder auch kugelig. Bei weiterem

Wachsthum tritt eine Sonderung in zwei Abschnitte ein. Beide Theile verhalten sich weiterhin ganz entgegengesetzt. Schon frühzeitig sieht man, wie der distale Theil sich nach und nach kugelig zu erweitern beginnt auf Kosten der nach dem Zooecium zu gelegenen Partie, deren Lumen in Folge dessen an Umfang einbüßt. In Fig. 20 sieht man die erste Andeutung dieser Sonderung in die beiden Abschnitte. Am proximalen Theil ist die Verengerung bereits erfolgt, jedoch besteht immer noch ein Kanal, in welchem einzelne verstreute Mesenchymzellen angetroffen werden. Der distale Abschnitt ist nur mäßig kolbenförmig erweitert und führt zahlreiche Mesoderm-Elemente.

In Fig. 21 beginnt sich die Ausstülpung schon vom Mutterzooecium abzuschnüren. Das frei emporragende blinde Ende schwillt stärker kolbenförmig an, während das entgegengesetzte zu einem stielartigen Gebilde sich verjüngt hat, das den Zusammenhang mit dem Zooecium herstellt. Die Verjüngung dieses proximalen Theiles ist bereits so weit vorgeschritten, dass das Lumen vollständig geschwunden und die Kommunikation zwischen der Leibeshöhle des Mutterstockes und der Avicularienknospe aufgehoben erscheinen. Die anfänglich im hohlen Stieltheil gelegenen Mesenchymzellen sind nunmehr in das Lumen der kolbigen Anschwellung übergetreten.

Fast gleichzeitig spielt sich an dem distalen Ende der Ausstülpung ein ähnlicher Vorgang ab, wie wir ihn bei der Entstehung des Polypids beobachten konnten. Unter allmählich fortschreitender Theilung der Zellen beginnt sich das Ektoderm an jener Stelle einzustülpen (Fig. 22). Die gesammte Knospenanlage ist zugleich etwas in die Länge gewachsen, so dass zunächst durch die polypide Einstülpung das Lumen derselben nicht wesentlich gegen das vorhergehende Stadium eingeengt erscheint. In ihm liegen die mesodermalen Elemente nicht mehr ganz regellos verstreut, sondern haben sich mehr dem Ektoderm angelagert, freilich noch ohne gegenseitige Verbindung unter einander.

In Fig. 23 liegt ein Stadium vor, auf dem das Wachsthum der Einstülpung der äußeren Entfaltung der gesammten Avicularienknospe etwas vorausgeeilt ist, denn das Lumen der letzteren erscheint bis auf einen schmalen Spalt ausgefüllt zum größten Theil eben durch die Einstülpung und nur zum kleineren durch eine Anzahl Mesenchymzellen. Dies Stadium ist in mannigfacher Beziehung bemerkenswerth. Zunächst machen sich am Verbindungsstiel, der noch die Verbindung der Knospe mit dem äußeren Keimblatt des Zooeciums

unterhält, die ersten Zeichen der beginnenden Abschnürung bemerkbar, und zwar unmittelbar unter dem kolbigen freien Ende. Es ist dies die Stelle, wo später die Grenze zwischen Avicularienkopf und -hals und die gelenkige Verbindung zwischen beiden gelegen ist. Im unteren Theil des Kopfabschnittes finden sich auch zum ersten Mal die Mesenchymzellen zu einer epithelialen Platte vereinigt. Dieselbe liegt der Einstülpung an der dem Blastoporus gegenüberliegenden Seite an, und wird, im Querschnitt betrachtet, erst von sechs Zellen gebildet, während zwei andere noch einzeln daneben liegen.

Die weitere Entwicklung der Knospe zeigt die Fig. 24: mit dem beträchtlichen Wachsthum derselben hat auch die Einstülpung wesentlich an Umfang zugenommen und umschließt jetzt ein ansehnliches Lumen. Gleichfalls einen erheblichen Fortschritt lassen die Mesenchymzellen erkennen, denn ein fast geschlossenes mesodermales Epithel findet sich sowohl der Einstülpung wie der übrigen ektodermalen Wandung angelagert. Einzelne gesonderte zellige Elemente habe ich auf diesem Stadium überall nicht mehr angetroffen.

Unter fortgesetzter Theilung und Vermehrung der Zellen, sowohl der ekto- wie der mesodermalen rückt die polypide Einstülpung immer mehr in die Tiefe, und es bildet sich füglich ein Strang aus, der als eine Fortsetzung des Ektoderms die Verbindung zwischen der späteren Endocyste und der Einstülpung herstellt, andererseits aber auch ein gewisses Reservematerial für die letzte Phase des Knospenwachsthums darstellt (Fig. 25).

Dies Material gelangt dann auch alsbald zur Benutzung, wie aus dem im Fig. 26 dargestellten Stadium hervorgeht. Gegen das zuletzt beschriebene zeigt dasselbe eigentlich nur einen Fortschritt darin, dass gleichzeitig mit einer beträchtlichen Längsstreckung histologische Differenzirungen erfolgt sind. Die Ektodermzellen zunächst haben sich beträchtlich gestreckt, sie haben von ihrer hochcylindrischen Gestalt erheblich eingebüßt und erscheinen nunmehr weit flacher geworden. Und eben diese Streckung und die damit verbundene Inanspruchnahme des zelligen Wandbelegs hat auch das Verschwinden des Verbindungsstranges hervorgerufen. Ein weiterer Fortschritt, den dies im Gefolge hat, ist der, dass zunächst die Polypideinstülpung nunmehr weiter nach vorn verschoben ist, und dass dann unter dem Einfluss der durch das Wachsthum bedingten Gewebespannung die Stelle des alten Blastoporus eine mehr und mehr zunehmende Erweiterung erfährt.

Die Muskulatur erscheint auf dieser Entwicklungsstufe fertig

ausgebildet, in der betreffenden Figur ist die Lage derselben in so fern etwas schematisirt, als man eine so große Anzahl Fibrillen schwerlich in ihrer ganzen Längsausdehnung auf einem Schnitt treffen würde. Da die Muskelfibrillen, wie oben erwähnt, zweikernig erscheinen, so dürften wohl je zwei Mesodermzellen sich zusammenschließen und an ihrer Basis die beiden Zellen gemeinsame kontraktile Substanz ausscheiden. Dadurch gewinnt auch der Umstand an Bedeutung, dass, wie in Fig. 25 ersichtlich, das mesodermale Epithel sich mehr und mehr vom Ektoderm zurückzieht, um sich nach der Mitte hin zusammenzuschließen. Da auf diese Weise die Zellen der äußeren, dem Ektoderm anliegenden und die der inneren, die polypide Einstülpung umgebenden Mesodermschicht dichter an einander rücken, so ist für die Bildung der mesodermalen Muskulatur die Vorbedingung gegeben: ich glaube annehmen zu dürfen, dass jede Muskelfaser aus je einer äußeren und inneren Mesodermzelle sich zusammensetzt.

Damit ist die definitive Ausbildungsstufe der Avicularie erreicht. Die zuletzt besprochene Fig. 26 stellt die Knospe gewissermaßen von der »ventralen Seite« d. h. vom Unterkiefer her betrachtet dar: in der Einstülpung selbst haben wir eben das nervöse Organ des fertig ausgebildeten Thieres vor uns, und der die distale Wand der Knospe bekleidende Abschnitt des äußeren Keimblattes, aus dem eben die polypide Einstülpung hervorgegangen ist, stellt die spätere Membran dar.

Die hier beschriebene Entwicklung der Avicularien ist noch nach einer anderen Seite hin von Bedeutung. Wie schon NITSCHE in seiner Betrachtung über die »Morphologie der Bryozoen«[1] vermuthete, haben wir es bei der Entstehung derselben mit einem Vorgang zu thun, der ein Analogon zur Entwicklung des Polypids bietet. Man kann demnach die Avicularie an sich mit einem Zooecium, das nervöse Organ mit dem Polypid in Vergleich stellen, und man darf wohl auf Grund der entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse die Avicularie als ein aberrant gestelltes Individuum betrachten, das nur noch zu einer ganz speciellen Arbeitsleistung befähigt ist. Wenn also die im ersten Theil erwähnte CALVET'sche Ansicht sich bestätigte, dann müsste man auch im Knospungsprocess der Avicularien einen Anhalt für diese Behauptung erwarten dürfen. Ich glaube

[1] H. NITSCHE, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. IV. Über die Morphologie der Bryozoen. Diese Zeitschr. Bd. XXI. 1871.

aber nach dem Vorstehenden gezeigt zu haben, dass auch bei der Entwicklung dieses Organs nicht der geringste Grund für jene Annahme spricht. Im Gegentheil wird auch der Vorgang bei der Avicularienknospung ein Beweis dafür sein, dass wir es bei der Entstehung eines Polypids einzig und allein mit einer Einstülpung aus dem Ektoderm zu thun haben.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen möchte ich im Folgenden kurz zusammenfassen:

1) Bei der Anlage des Polypids haben wir es stets mit einer Einstülpung des äußeren Keimblattes zu thun.

2) Von der Ausbildung eines »stade massif« kann nur in so fern die Rede sein, als die Verdickungszone des Ektoderms durch Theilung und Vermehrung der Zellen beträchtlich nach der Tiefe an Umfang zunehmen kann, bevor sich die Einstülpung geltend macht, ohne dass aber die verdickte Schicht dabei ihren einschichtigen Charakter verliert.

3) Die Einstülpung erscheint zunächst als eine Einkerbung, die bei weiterem Wachsthum der Knospe tiefer ins Innere vorrückt und bald als ein feiner Kanal, bald als schärferer breiter Kontour hervortritt. Die Bildung eines Lumens braucht nicht gleich Anfangs zu erfolgen, wenn die Einkerbung aufzutreten beginnt.

4) Die Avicularienanlage geht als eine Ausstülpung des Ektoderms vor sich, die sich ziemlich gleichzeitig mit der ersten Ausbildung der Tentakeln im zugehörigen Polypid hervorwölbt.

5) Die Ausstülpung differenzirt sich zu einem distalen kolbigen Theil, durch dessen Lumen Mesenchymzellen aus der Leibeshöhle des Mutterzooeciums hinüberwandern. Später aber schließt es sich ab, um auf einem dann folgenden Stadium sich vollends vom Kopf der Avicularie abzuschnüren.

6) An der distalen Seite der Ausstülpung entsteht in gleicher Weise, wie dies bei der Polypidknospenanlage gezeigt ist, eine Einstülpung des äußeren Keimblattes.

7) Aus dem Mesoderm, das sich durch Vermehrung der Mesenchymzellen zu einem zusammenhängenden Endothel ausgebildet, entsteht die Muskulatur der Avicularie.

8) Die Einstülpung selbst wird zum nervösen Organ, der vordere Abschnitt des Ektoderms zur Membran der ausgebildeten Avicularie.

Vorliegende Arbeit habe ich auf Anregung des Herrn Professor Dr. SEELIGER im zoologischen Institut der Universität Rostock unternommen.

Ich erfülle eine sehr angenehme Pflicht, wenn ich meinem hochverehrten Lehrer an dieser Stelle meinen ergebensten Dank ausspreche sowohl für diese Anregung als auch für die Liebenswürdigkeit, mit der er mich durch seinen Rath nach jeder Richtung zu unterstützen die Güte hatte. Auch Herrn Professor WILL danke ich für das freundliche Interesse seinerseits.

Rostock, im November 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen wurden durchweg mit der Camera lucida ausgeführt. Fig. 2—9 und 11—15 sind Zeichnungen nach Quer-, Fig. 18 und 20—26 nach Längsschnitten, sämmtlich von 5 μ Dicke, alle übrigen stellen Totalpräparate dar. Die Schnittzeichnungen sind, wo nicht anders angegeben, unter Vergr. 810 (WINKEL, Oc. V, Obj. 9) hergestellt. Die Färbung erfolgte in toto mit Alaunkarmin, bezw. in einigen Fällen mit Boraxkarmin (nach GRENACHER). Mit Ausnahme von Fig. 10—15 nehmen die Abbildungen auf Bugula avicularia Bezug.

Buchstabenbezeichnung:

ah, Hals der Avicularien;
apk, Polypidanlage innerhalb der Avicularienknospe;
av, Avicularie;
avk, Avicularienknospe;
bl, Mündungsstelle der Polypidanlage nach außen;
cu, Cuticula;
ek, Ektoderm;
m, Muskulatur der Avicularien;
m^1, Schließmuskel des Unterkiefers;
m^2, Öffnungsmukel des Unterkiefers;
mb, Membran;
mpv, Musc. parieto-vaginalis;
mr, Musc. retractor;
ms, Mesodermzellen;
nv, nervöses Organ;
op, Operculum;
pk, Polypidknospe;
tz, Abschnürungsstelle zwischen Kopf und Hals der Avicularie;
uk, Unterkiefer;
vs, Verbindungszellstrang.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Spitze des Stockes mit Anlage mehrerer Knospen. Vergr. 120.

Fig. 2. Querschnitt durch die beginnende Verdickung des Ektoderms.

Fig. 3. Ein weiter fortgeschrittenes Stadium der Knospungszone.

Fig. 4. Querschnitt durch eine Knospe mit der ersten Andeutung einer Einstülpung.

Fig. 5 u. 6. Zwei Schnitte derselben Serie, auf dem letzteren die beginnende Ausbildung eines Lumen in der Knospe.

Fig. 7. Stadium von ziemlich der gleichen Entwicklungsstufe wie Fig. 5 u. 6.

Fig. 8. Querschnitt durch eine ältere Polypidanlage; die Linie *ab* zur Kennzeichnung einer schiefen Schnittführung.

Fig. 9. Schiefer Querschnitt durch eine Knospe.

Fig. 10. Polypid von Gemellaria loricata in ausgestrecktem Zustand. Vergrößerung 120.

Fig. 11. Valkeria cuscuta, Anfangsstadium der Knospung.

Fig. 12. Gemellaria, erste Andeutung der Einstülpung und des Blastoporus.

Fig. 13. Valkeria, fortgeschrittenere Ausbildung der Knospe.

Fig. 14. Gemellaria, Knospenanlage mit ganz zusammenhängendem Mesodermepithel.

Fig. 15. Aëtea truncata, Querschnitt durch ein älteres Stadium.

Fig. 16. Avicularie mit geschlossenem Kiefer. Vergr. 370.

Fig. 17. Dasselbe mit geöffnetem Kiefer. Vergr. 370.

Fig. 18. Längsschnitt durch eine Zweigspitze mit einer Polypid- und Avicularienknospe. Vergr. 370.

Fig. 19. Zooecium mit ausgebildeter Avicularie. Vergr. 120.

Fig. 20. Erste Ausstülpung der Avicularienanlage.

Fig. 21. Kolbige Anschwellung des distalen Theils der Knospe.

Fig. 22. Beginn der Verdickung des Ektoderms am distalen Ende.

Fig. 23. Einstülpung der polypiden Anlage und Abschnürung am Stiel unterhalb der Gesammtknospe.

Fig. 24. Weiter vorgerücktes Stadium der Knospung.

Fig. 25. Ausbildung des Verbindungsstranges und Tieferrücken der polypiden Anlage.

Fig. 26. Schnitt durch das fast ausgebildete Organ. Vergr. 745.

Fig. 1.

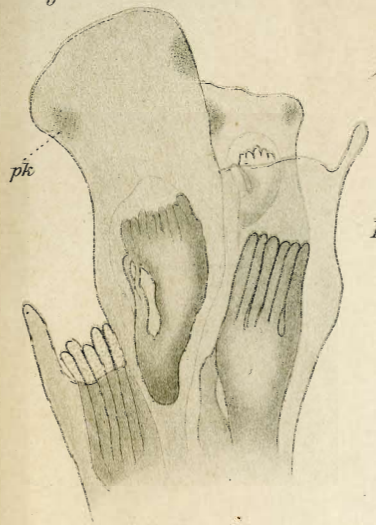

Fig. 2.

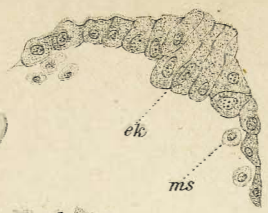

Fig. 3.

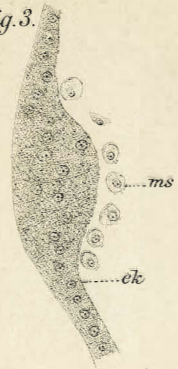

Fig. 4.

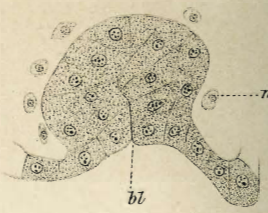

Fig. 5.

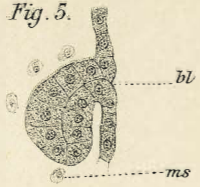

Fig. 6.

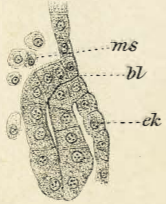

Fig. 7.

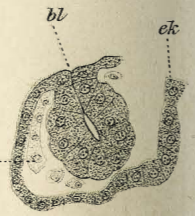

Fig. 8.

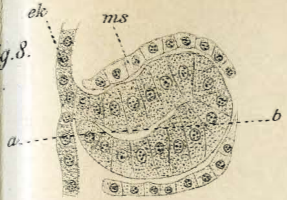

Fig. 9.

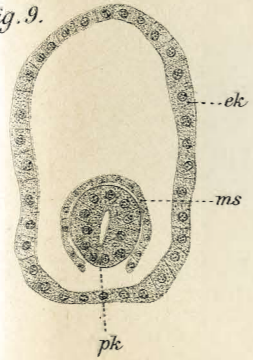

Fig. 10.

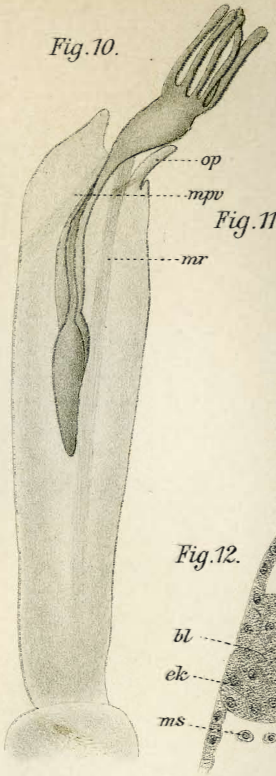

Fig. 11.

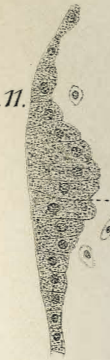

Fig. 12.

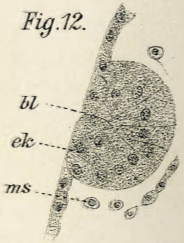

Fig. 13.

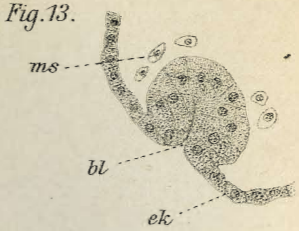

Fig. 14.

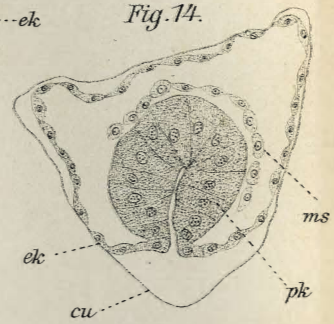

Fig. 15.

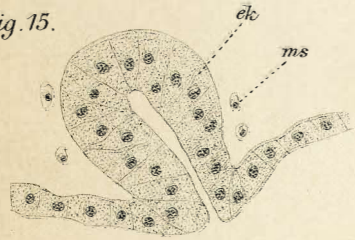

Fig. 17.

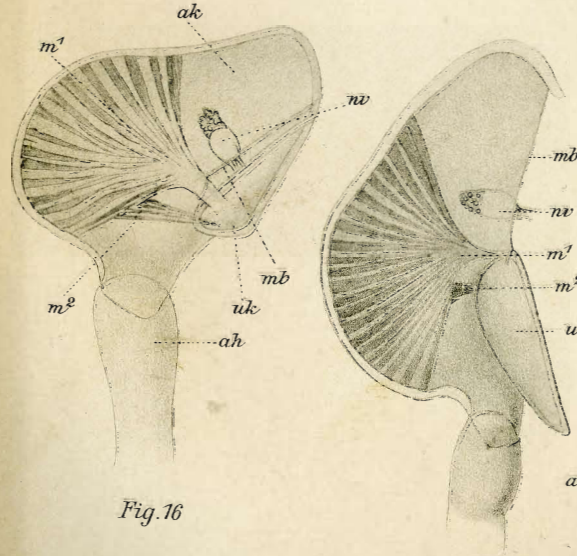

Fig. 16

Fig. 18.

Fig. 19.

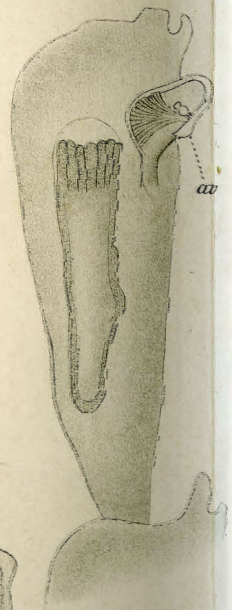

Fig. 20.

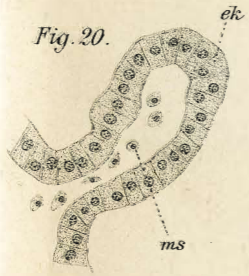

Fig. 21.

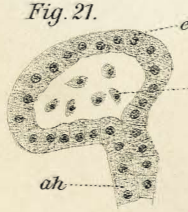

Fig. 22.

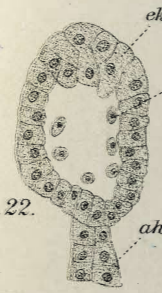

Fig. 23.

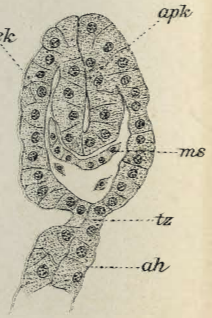

Fig. 24.

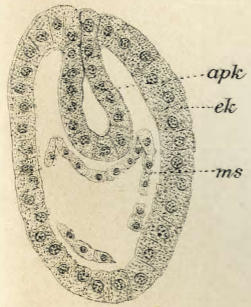

Fig. 25.

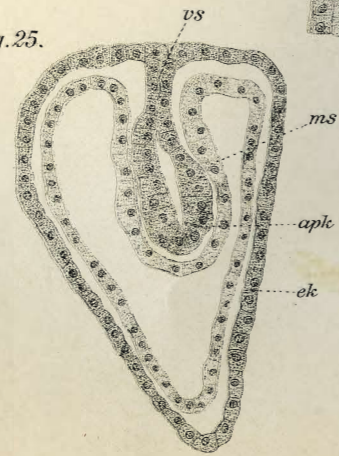
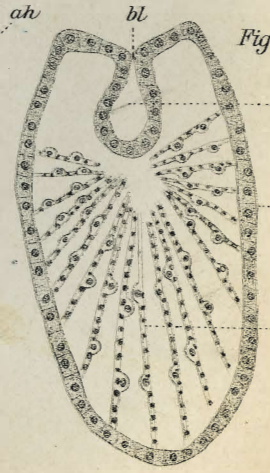
Fig. 26.