universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Knospung und Regeneration bei den Bryozoen

Agatz, Joseph

Bamberg, 1912

Knospung und Regeneration bei den Bryozoen

urn:nbn:at:at-ubi:2-1202

Knospung und Regeneration bei den Bryozoen.

I. Knospung.

Unter Knospung versteht man im allgemeinen eine Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. So bezeichnet man auch bei den Bryozoen die von ganz bestimmten Stellen des Muttertieres ausgehenden Neubildungen von Individuen als Knospung; das noch in der Entwicklung begriffene Einzeltier selbst wird die Knospe genannt. Bei flächenhaften Kolonien ist es stets der vorderste Rand der Kolonie, der diese Neubildungen hervorbringt; dieser wird daher Knospenrand oder Knospungszone geheissen. Smitt nennt diesen Rand Gesamtknospe und Nitsche Grossknospe; beide Ausdrücke dürften ungünstig gewählt sein. Einzelne Autoren sprechen weiterhin von Zoöziumknospen, Zystidknospen und Polypidknospen und verstehen darunter die Bildung des Zoöziums bezw. des Polypids. Das junge Polypid wird auch schlechtweg als Knospe bezeichnet. Da man aber unter Knospung auch die ungeschlechtliche Entstehung von Zoözium und Polypid, also des ganzen Individuums versteht, so ist die Bezeichnung „Knospe" für einen in Entwicklung begriffenen Teil wenig passend, weil dadurch Unklarheit über diesen Begriff erzeugt wird.

In der folgenden kurzen historischen Übersicht der bisherigen Forschungen über die Knospung der Bryozoen habe ich daher die Bezeichnung „Knospe" schlechtweg für ein sich ungeschlechtlich entwickelndes ganzes Individuum und daneben „Polypidknospe" für die Entwicklung des Polypids allein vorläufig beibehalten.

Die ersten ausführlichen Untersuchungen über die Knospung der Bryozoen machte Nitsche an Flustra membranacea. Nach ihm geht die Knospe aus der Endozyste des Muttertieres hervor, die aus Zylinderepithel, Spindelzellen und Körnchenhaufen besteht. Die darin entstehende Polypidknospe stellt zunächst einen regellosen Haufen von Zellen dar, der durch eine Wucherung aus dem Ektoderm des Zoöziums entstanden ist. Später ordnen sich diese Zellen zu zwei voneinander gesonderten Schichten an, die einen kleinen zentralen Hohlraum umschliessen. Einen Zusammenhang dieser Bildung mit der Spindelzellenschicht nahm Nitsche als wahrscheinlich an.

Claparède lässt die Polypidknospe ebenfalls aus einer Wucherung der ektodermalen Epithelschicht entstehen; die Wucherung ragt in die Zoöziumhöhle als eine solide Zellenanhäufung hinein, erhält nachträglich ein Lumen und wird dann zu einer Blase.

Hatschek findet bei seinen Untersuchungen über Pedicellina echinata die Entstehung der Knospe aus den drei Keimblättern des Muttertieres und Haddon konnte dies bestätigen.

Der französische Forscher Joliet untersuchte mehrere Ektoprokten; er fand, dass sich das ganze Polypid bildet aus dem Mesoderm, dessen Zellen aus dem Ektoderm in die Zoöziumhöhle eingewandert sind. Auch er beobachtete einen Zellhaufen, der sich nachträglich in zwei Schichten teilt; aus der inneren Schicht entsteht das Atrium und die Bekleidung der Tentakeln, aus der äusseren das Mesoderm und der Verdauungstraktus. Seeligers Untersuchungen über die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprokten Bryozoen beweisen, dass es zwei Keimblätter des Muttertieres sind, die sich am Aufbau der Knospe beteiligen. Aus dem Ektoderm bildet sich die Leibeswand der Knospe, die Tentakelscheide, Tentakelwandung und der Darmkanal des

Polypids, während das Mesoderm das Epithel des Verdauungsapparates und das Gewebe im Innern der Tentakelhöhle liefert. Das Polypid entsteht, im Gegensatz zu den Angaben von Nitsche, Claparède und Joliet, durch eine Einstülpung des Ektoderms, nicht aus einem kompakten Zellhaufen.

Davenport kam bei seinen Untersuchungen über Paludicella zu demselben Resultat.

Nach Calvets Darstellung wird das Polypid aus einem mesenchymatösen Zellhaufen im Innern des Zoöziums gebildet; die mesenchymatösen Elemente sollen sämtlich aus dem Ektoderm proliferiert werden. Auf dem sogenannten „massiven Stadium" bildet sich sekundär in der zentralen Region ein Lumen, das sogenannte „ausgehöhlte Stadium", das eine ovoide Form annimmt und zu einer zweischichtigen Blase wird. Nach Calvet, der im wesentlichen mit der Anschauung Joliets übereinstimmt, bildet sich also das Polypid nie in Form einer Einstülpung, sondern aus einem kompakten Zellhaufen.

Ladewig dagegen konnte bei seinen Beobachtungen an Bugula avicularia deutlich nachweisen, dass das Ektoderm sich durch fortgesetzte Zellteilung verdickt und dann durch eine Einstülpung des ektodermalen Epithels die junge Polypidanlage entsteht. Eine Auswanderung von Zellen aus dem Epithelverbande der Einstülpungszone konnte er nicht beobachten.

Die Untersuchungen, die Römer 1905 an Alcyonidium Mytili anstellte, ergaben das gleiche Resultat in Bezug auf die Entwicklung des Polypids wie die Beobachtungen von Seeliger, Davenport und Ladewig. Die Polypidknospe wird aus dem Ektoderm und Mesoderm des Zoöziums gebildet.

Ganz deutlich konnte er die Einstülpung des Ektoderms nachweisen; die mesodermalen Elemente des Tochterzoöziums stammen teils von den Mesenchym-

zellen des Mutterzoöziums, teils von proliferierten Zellen des Ektoderms des Tochterzoöziums.

Da seit Calvets Veröffentlichungen im Jahre 1900, in denen er die Ansichten von Nitsche, Haddon, Seeliger und Davenport zu widerlegen suchte — die Arbeit Ladewigs liess er ganz unberücksichtigt, — nur die Publikation von Römer 1905 erschien, so dürfte bei den noch immer herrschenden Kontroversen eine erneute Prüfung der Knospungsverhältnisse bei den Bryozoen als wünschenswert erscheinen.

Als Untersuchungsobjekt diente mir Membranipora membranacea. Das gut konservierte Material, das mir reichlich zur Verfügung stand, entstammte der Nordsee bei Helgoland und enthielt alle Entwicklungsstadien, besonders aber äusserst reich entwickelte schöne Randknospen, im frischen, lebhaften Wachstum begriffen. Die Kolonien von Membranipora membranacea bilden fächerartig ausgebreitete, gelblich-weisse etwas durchsichtige Überzüge auf Laminaria. Die Zoözien sind fast stets von der gleichen Grösse und bilden die Form eines tetragonalen Prismas, an dem die nach oben gekehrte Fläche sanft gewölbt ist. Totalpräparate waren zur Beobachtung ungeeignet, weil die Zoözien stets erfüllt waren mit einer reichlichen Menge mesenchymatöser Elemente. Es wurden Schnittserien in einer Dicke von 5 μ hergestellt, zumeist Längsschnitte, die am geeignetsten erscheinen. Vor dem Einbetten in Paraffin wurde Xylol ganz ausgeschaltet, da das Material darin sofort schrumpfte, und nur Zedernholzöl angewendet, das, besonders wenn das Material längere Zeit darin liegen blieb, Schrumpfungen sicher vermeiden liess. Die Färbung mit Boraxkarmin lieferte so weit brauchbare Präparate, so dass andere Färbungen nur selten angewendet wurden.

Ich habe in Figur 1 zunächst ein Totalpräparat wiedergegeben. Der Rand der Kolonie wird eingenom-

men von einer im lebhaften Wachstum begriffenen Knospungszone. Das Vorderende des Mutterzoöziums wächst stark in die Länge und schnürt sich, wenn eine bestimmte Grösse erreicht ist, durch eine Querwand ab; ist dies geschehen, so sieht man an der Hinterwand des abgeschnürten Stückes die erste Anlage zur Bildung des Polypids. Wie die folgenden Längsschnitte in Fig. 2 und 3 jedoch zeigen, braucht die Abschnürung des Zystids durchaus noch nicht vollendet zu sein, wenn die ersten Anlagen des Polypids erscheinen. In Fig. 2 beginnt eben eine kaum merkliche Einschnürung von der Oberseite her; ganz deutlich lässt sich aber schon in der Verdickung der Ektodermzellen die künftige Polypidanlage feststellen. Fig. 3 zeigt ein weiteres Stadium, die Abtrennung setzt von der Ober- und Unterseite zugleich ein und in Fig. 4 sehen wir die neue Zystidwand vollendet. Neben diesen Querteilungen des Zoöziums sind in Fig. 1 auch verschiedene Längsteilungen des Knospenrandes zu sehen. Diese setzen schon vor der Querteilung ein und beginnen entweder vom äussersten Rand aus als eine einfache Spaltung durch Auseinanderweichen der Zellen, oder von der Oberseite aus durch eine Faltenbildung nach innen. Ich konnte Knospen beobachten, in denen drei und vier Längsteilungen zugleich nebeneinander verliefen; offenbar befanden sich die Tiere zur Zeit ihrer Fixierung gerade im besten Wachstum. Davon zeugt auch die vielfach vorkommende, dachziegelartige Übereinanderlagerung der aufeinander folgenden Zystide, von denen jedes nach der Trennung von einem vorausgehenden Zystid am Vorderende ein wenig über dieses vorwächst. Die abgeschnürten Tochterzoözien werden an den Wänden vom Ektoderm ausgekleidet, darüber liegt eine stark entwickelte Cuticula, die keine besondere Struktur erkennen lässt. Das Innere der Zystidhöhle wird erfüllt von reicher mesenchymatöser Masse, teils zusammengeballt, teils zu Strängen verbunden, teils lose zerstreut. Stets fand ich die vordere

Hälfte des Zystids ganz mit Mesodermzellen angefüllt, dicht angelagert dem Ektoderm, gleichsam eine zusammenhängende Markschicht bildend. Die Gestalt der Mesodermzellen ist sehr verschieden; längliche, spindelförmige fanden sich neben runden und eckigen Zellen mit deutlichen Kernen. Das Ektoderm zeigt hohe Zellen, fein granuliert und in der Gegend der späteren Polypidanlage stark im Wachstum begriffen. Fig. 5 zeigt einen Längsschnitt mit dem stark verdickten Ektoderm; diese Zellen sind hochzylindrisch und lassen sich sofort von den übrigen ektodermalen Zellen unterscheiden; einzelne Mesodermzellen sind dem Ektoderm angelagert; die Kerne sind in lebhafter Teilung begriffen. Ein weiteres Stadium zeigt Fig. 6. Die Einstülpung des Ektoderms ist hier unzweifelhaft zu erkennen; der Schlitz der Einstülpung erscheint deshalb etwas undeutlich, weil die Ränder der Einstülpung fest zusammengepresst sind Die folgenden Figuren 7—9 lassen deutlich ein schlitzförmiges Lumen erkennen; darüber hinweg zieht sich ein feiner protoplasmatischer Saum ohne Kerne und Zellgrenzen. Indem nun von der Seite her Ektodermzellen in die Plasmabrücke vorgeschoben werden, erscheint die Einstülpungsstelle vollkommen geschlossen. Das Ganze bildet eine einschichtige Blase, um die sich als weitere Schicht Mesodermzellen dicht angelagert haben. Die in Fig. 9 eingekeilt erscheinenden Zellen lassen auf ein lebhaftes Wachstum schliessen. War die junge Polypidanlage bisher noch vollständig mit dem Ektoderm verwachsen, so sieht man dieselbe in Fig. 10 schon vollkommen losgelöst, zugleich hat sich die ganze Lage des jungen Polypids etwas verschoben. Während vorher das Lumen, entsprechend der Einstülpungsrichtung, sich von der Hinterwand des Zystids mehr nach der Oberseite hin erstreckte, liegt es jetzt fast parallel an der Hinterwand. Es ist eine Drehung des Polypids vor sich gegangen. Schon Seeliger erwähnte bei seinen Untersuchungen über Bugula eine Drehung der Polypidknospe um fast 90°.

Wie die Figuren 11—14 zeigen, liess sich diese Drehung bei Membranipora gut verfolgen. Wodurch allerdings die Drehung um fast 180° bewirkt wird, ob durch eine Verwachsung des jungen Polypids mit dem stark wuchernden Mesoderm, das ja gerade in dessen Umgebung und in der Gegend der künftigen Mündung der Tentakelscheide besonders gut entwickelt ist, oder durch irgend eine andere Ursache konnte ich nicht feststellen. Sobald die Polypidanlage vom Ektoderm losgelöst ist und mit der Drehung begonnen hat, setzen auch alsbald die weiteren Entwicklungsvorgänge ein, die Bildung des Verdauungstraktus, der Tentakelscheide und der Tentakeln.

Über die Ausbildung des Darmkanals bei den ektoprokten Bryozoen bestehen zwei verschiedene Ansichten. So beschreibt Braem die Bildung des Darmes bei Paludicella wie folgt: „Die der Resorption dienenden Teile des Darmes werden gemeinsam angelegt, indem eine Längsfalte auf jeder Seite der Knospe die Wandungen nach innen und gegeneinander zu einbiegt, worauf die benachbarten Teile des inneren Blattes verschmelzen und so durch eine Art Abschnürung das primäre Knospenlumen (Knospe ist hier gleich Polypidknospe, Polypidanlage zu verstehen!) in den vorderen Atrialraum und die hintere Darmhöhle getrennt wird.“ Ähnliche Verhältnisse fand auch Davenport bei Paludicella und bei einigen marinen gymnolämen Ektoprokten, weiterhin Prouho bei Flustrella hispida und Braem und Kraeplin bei mehreren Phylaktolämen. Nach diesen Autoren kommuniziert also der zuerst angelegte Darm nur durch den anus mit dem übrigen Abschnitt; die Verbindung zwischen Darm und Oesophagus wird erst später hergestellt.

Nitsche konnte dagegen bei den Untersuchungen über die Knospung von Flustra membranacea konstatieren, „dass bei der Entwicklung des Darmes Mund-

und Afteröffnung zu gleicher Zeit angelegt werden. Am inneren Zellsack der Polypidknospe tritt von beiden Seiten her eine Falte auf, die in der Mitte der Längsausdehnung der Polypidknospe in querer Richtung gegeneinanderwachsen, schliesslich aufeinanderstossen und verschmelzen. Dadurch wird vom inneren Zellsack eine längs seiner Unterfläche verlaufende Röhre abgegliedert, welche aber durch zwei Öffnungen mit seiner Höhle in Verbindung stehen, der Mund- und Afteröffnung." Ähnliche Resultate erzielte Barrois für Alcyonidium Mytili, Ehlers für Hypophorella expansa und Seeliger für Bugula. Freilich kam Barrois für die Entwicklung des Darmes bei Lepralia unicornis später ganz auf die Anschauung von Braem und Davenport, dass nämlich die Verbindung zwischen Darm und Oesophagus erst sekundärer Natur sei.

Calvet lässt bei Bugula ebenfalls die erste gemeinsame Anlage des Lumens durch eine laterale Einfaltung sich in zwei Teile zerlegen, die beide an einer Stelle, dem späteren anus miteinander verbunden bleiben. Aus dem einen Teil „partie frontale" geht zunächst die Tentakelscheide hervor, dann Pharynx und Oesophagus; aus dem anderen Teil „partie dorsale" gehen Magen und Rektum hervor. Erst später erfolgt die Kommunikation zwischen Oesophagus und Darm. Calvet stimmt also hinsichtlich der Entwicklung des Darmes im Grunde mit Braem, Davenport und Barrois überein. Auch die neuesten Untersuchungen auf diesem Gebiete von Zschiesche schliessen sich den eben genannten Autoren eng an. In seiner Arbeit über die Metamorphose von Alcyonidium Mytili macht er auch einige Angaben über die Darmentwicklung der Polypidknospe von Alcyonidium. Nach seinen Befunden verläuft sie ganz ähnlich der Entwicklung des Darmes bei den Primärpolypiden, die er folgendermassen schildert. „An der primären Polypidanlage springt das innere Blatt des

Polypidsäckchens jederseits in der Längsrichtung nach innen faltenartig vor; die beiden Falten berühren sich schliesslich und vereinigen sich in der Mittellinie. Da diese zur Anlage des Darmes führende Faltenbildung am Vorderende beginnend nach hinten und oben fortschreitet, muss an letzter Stelle eine sich immer mehr verengernde Kommunikation zwischen atriooesophagealen Abschnitt und Darm vorhanden sein, die später zum After wird " Durch Aussackungen und Einschnürungen werden dann die übrigen Teile des Darmtraktus gebildet und schliesslich erfolgt der Durchbruch des Darmes in dem oesophagealen Abschnitt. Nach Zschiesche ist also die Verbindung des Darmes mit dem Oesophagus auch in den Primärpolypiden keine ursprüngliche, sondern erfolgt erst durch einen sekundären Durchbruch des Darmes.

An der Entwicklung der Tentakelscheide beteiligen sich nach Prouho, Davenport, Calvet und Silbermann Ektoderm und Mesoderm. Während Seeliger nur das Ektoderm für beteiligt hält, konnte Zschiesche die Angaben der oben genannten Autoren vollauf bestätigen.

Die Anlage der Tentakeln entstammt nach Zschiesche dem Ektoderm; sie sind schon frühzeitig als kleine Höcker bemerkbar; später schieben sich dann Mesodermzellen in die Tentakelhöhlungen ein. Über die Zahl der so entstehenden Tentakeln gehen die Angaben für die einzelnen Bryozoen weit auseinander. Während Nitsche und Seeliger hervorheben, dass sämtliche Tentakeln gleichzeitig angelegt werden, fand Ehlers bei Hypophorella, dass auf jeder Hälfte der Tentakelscheide nur erst ein warzenförmiger Tentakel angelegt wird. Damit bestätigte er die Befunde Claparèdes von der nach und nach erfolgten Anlage der Tentakeln. Ähnliche Beobachtungen machte Barrois bei Alcyonidium, indem er feststellte, dass die Zahl der Tentakeln in regel-

mässiger Folge von 8 auf 10, 14 u. 18 steigt. Zschiesche konnte die sukzessive Steigerung der Zahl der Tentakeln bei Alcyonidium bestätigen. Im Gegensatz zu Ehlers fand er aber, dass gleich zuerst mehrere Tentakeln angelegt werden, die reihenförmig zu beiden Seiten des Polypidlumens angeordnet sind und alle denselben Entwicklungsgrad zeigen. Die Zahl vervollständigt sich dann rasch, bis der ringförmige Tentakelkranz durch die zuletzt auftretenden analen Tentakeln vollständig geschlossen wird.

Im Folgenden gebe ich meine Beobachtungen über die Entwicklung des Darms bei den Polypidknospen von Membranipora.

Das Lumen der Polypideinstülpung war bisher einheitlich; Figur 15 zeigt die Anlage seitlich etwas zusammengedrückt, das ganze hat ein bisquitförmiges Aussehen erhalten. Figur 16 lässt erkennen, wie das Ektoderm von beiden Seiten her in einer Falte nach innen vorspringt; diese beiden seitlichen Falten berühren sich schliesslich und verwachsen in der Mittellinie miteinander. Die Figuren 17—23 entstammen einer Reihe von aufeinanderfolgenden Flächenschnitten; die Vereinigung der beiden Seitenfalten ist bereits erfolgt. Ganz deutlich zeigen diese Schnitte, dass an der Rücken- und Bauchseite eine schmale Verbindung des abgeschnürten Darmes mit dem Atrialteil zurückgeblieben ist, die Anlagen des Afters und des Oesophagus. Das Mesoderm ist an diesen Vorgängen in keiner Weise beteiligt. Dadurch, dass die ersten Anlagen der Tentakelscheide schon frühzeitig auftreten, erscheint der vorderste Teil des Atriums etwas länglich zugespitzt, sodass das Atrium von dem meist kleineren rundlichen Darmlumen leicht zu unterscheiden ist. Die Figuren 24—31 gehören einem etwas weiter entwickelten Stadium an. 31 stellt den ersten bezw. letzten Schnitt der Serie dar. 24 und 25 zeigen eine Verbindung des Darmes mit dem Oesophagus;

diese ist in den Figuren 26, 27 und 28 verschwunden, indem eine ziemlich breite Zellenplatte an ihre Stelle getreten ist; 29 und 30 zeigen eine erneute Verbindung zwischen Darm und Atrium. Bei Membranipora erfolgt also die Anlage des Oesophagus primär, wie dies Nitsche bei Flustra, Ehlers bei Hypophorella und Seeliger bei Bugula festgestellt hat. Wenn Barrois, Braem, Davenport, Prouho und Zschiesche bei ihren Untersuchungen eine sekundäre Anlage des Oesophagus feststellen konnten, so darf man in den beiden vorhandenen Tatsachen keinen fundamentalen Gegensatz erblicken. In beiden Fällen vollzieht sich ja die Sonderung des Darmkanals vom Atrium durch eine von beiden Seiten vordringende Einschnürung; es muss als nebensächlich bezeichnet und als eine Eigentümlichkeit der Spezies betrachtet werden, ob die Einschnürung an der oesophagealen Seite unterbleibt oder auch dort zu einer vorübergehenden Durchschnürung führt.

Was die Entwicklung der Tentakelscheide anbelangt, so konnte ich die ersten Anlagen hierzu schon auf ganz früheren Stadien feststellen. Schon bald nach der Loslösung der Polypidanlage von der Zoöziumwand beginnen die vordersten Zellen des Ektoderms, dort wo vorher die Einstülpung erfolgt war, sich lebhaft zu teilen und vorwärts zu schieben; dabei sind diese Zellen mit den sie umgebenden mesodermalen Elementen stets aufs innigste verwachsen. Bevor also noch eine Sonderung in Atrium und Darm eingetreten ist, bevor man eine Anlage der Tentakeln wahrnehmen kann, beginnt die Ausbildung der Tentakelscheide. Hat die Polypidanlage ungefähr $^1/_4$ der Drehung ausgeführt, so beginnen die Zellen am vordersten Ende der künftigen Atrialseite auseinanderzuweichen und eine Röhre zu bilden, die rasch vorwärts wächst; diese dünnwandige Röhre schliesst sich an ihrer Spitze und mit der Beendigung der Drehung ist auch die Ausbildung der Tentakelscheide ziemlich vollendet. Die eben beschriebenen Vorgänge

werden durch die Figuren 23—35 erläutert. Wie aus Figur 36 zu ersehen ist, ist die erste Anlage der Tentakelscheide unzweifelhaft ektodermaler Natur; erst später lagern sich dann Mesodermzellen an, sodass sie schliesslich aus den beiden Blättern gebildet erscheint.

Zschiesche fand die ersten Anlagen der Tentakelscheide bei Alcyonidium auf viel späteren Stadien, nachdem schon eine Sonderung in Atrium und Darm eingetreten war. Während Nitsche die Tentakelscheide aus dem Mesoderm entstehen lässt, Seeliger und Schulz dagegen aus dem Ektoderm, stimmen meine Beobachtungen mit den Befunden Zschiesches überein; Ektoderm und Mesoderm beteiligen sich am Aufbau der Tentakelscheide.

Gleichzeitig mit der Entwicklung des Darmes und der Tentakelscheide verläuft auch die Ausbildung der Tentakeln. Auf Figur 37 ist der Atrialteil becherförmig erweitert, rechts und links machen sich zwei rundliche vorspringende Höcker, die Tentakelanlagen bemerkbar. Ursprünglich nur vom Ektoderm gebildet, schieben sich, wie Figur 36 zeigt, später Mesodermzellen als ein feiner Zellstrang in sie ein zur mesodermalen Auskleidung der Tentakelhöhlen. Die Zahl der zuerst angelegten Tentakeln beträgt bei Membranipora stets 6; diese Zahl steigert sich rasch auf 8, 12 und 14. Die grösste Tentakelzahl, die ich beobachten konnte, betrug 18. Es bestätigen sich also die Angaben von Prouho und Zschiesche von einer sukzessiven Steigerung der Tentakelzahl. Die Anzahl der Tentakeln bei ausgebildeten Polypiden von Membranipora scheint ebenso wenig konstant zu sein wie bei den übrigen Bryozoen.

II. Regeneration.

Unter Regeneration bei den Bryozoen versteht man die Neubildung des Polypids in den älteren Zoözien, in denen das ursprüngliche Polypid durch Degeneration

verloren gegangen ist. Die auffallende Ähnlichkeit der Entwicklung des sich regenerierenden Polypids mit der Entwicklung des Polypids in den Randknospen der Bryozoen veranlasste verschiedene Autoren das sich regenerierende Polypid ebenfalls als „Knospe", „Polypidknospe", „regenerierte Knospe" zu bezeichnen. Ich werde weiter unten nochmals ausführlicher darauf zurückkommen.

Die Tatsache, dass die Polypide der marinen Bryozoen keine dauernden Bestandteile der Zoözien sind, sondern dass sie in verhältnismässig kurzer Zeit zu einem sog. braunen Körper zurückgebildet werden, ist schon lange bekannt.

Der bekannte schwedische Forscher Smitt war der erste, der darauf aufmerksam machte und diese Vorgänge genau beobachtete. Nach seiner Ansicht sollen aus dem braunen Körper — Smitt nennt ihn Keimkapsel — die keimenden jungen Polypide hervorgehen. Da er jedoch auch regenerierte Polypide ohne Keimkapsel fand, oder diese doch manchmal weit weg von den braunen Körpern waren, so gibt er selbst zu, dass die Beziehungen zwischen Keimkapsel und „regenerierter Knospe" sehr schwer zu erklären sei, und glaubt, dass in den älteren Zoözien die Polypide sowohl mit als ohne Keimkapsel neu gebildet werden können.

Nitsche konnte bei Alcyonidium beobachten, dass einzelne Zoözien ihre Polypide durch Zerfall verlieren; bevor dies aber ganz geschehen ist, erzeuge die Endozyste der Oberseite der Zoözien durch „Knospung nach innen" ein Polypid. Brauner Körper und „Knospe" stehen in keiner Beziehung zu einander. Die oft nahe Berührung der beiden Gebilde ist rein zufällig.

Repiachoff konstatiert eine innige Verwachsung von braunem Körper und „Polypidknospe", selbst ein ziemlich stark ausgeübter Druck soll keine Trennung hervorbringen. Dadurch, dass der Mitteldarm der „Po-

lypidknospe“ auf späteren Stadien den braunen Körper völlig umwächst, gelangt dieser in das Innere des Darmes.

Nach Joliet und Vigelius entsteht das regenerierte Polypid aus dem Mesoderm, nach Ostroumoff aus dem Ektoderm und Haddon lässt drei Keimblätter am Aufbau des neuen Polypids mitwirken.

Seeliger untersuchte besonders eingehend die Regenerationsvorgänge bei Pedicellina. Die Regeneration der Pedicellina-Köpfchen geschieht genau in der gleichen Weise wie bei der normalen Knospung durch Einstülpung des Ektoderms unter Anteilnahme des Mesoderms.

Delage und Hérouard fanden, dass die Regeneration des Polypids schon in Erscheinung tritt, wenn das alte Polypid noch völlig intakt ist. Der Magen des durch eine Ektodermeinstülpung entstandenen Polypids soll sich auf das alte Polypid legen, dieses in sich aufnehmen und verdauen.

Calvet sucht nachzuweisen, dass das regenerierte Polypid in Form eines massiven Zellhaufens aus dem Mesoderm entsteht, ganz ähnlich also, wie wir oben nach seiner Ansicht die Entstehung des Polypids bei der Knospung gesehen haben; dabei stammen die den Zellhaufen bildenden Zellen teils aus dem Mesoderm, teils aus dem braunen Körper selbst.

Römer, dessen Untersuchungen sich auf Alcyonidium und Bugula erstrecken, fand die Polypide stets schon weit degeneriert, wenn sich die ersten Anlagen der Regeneration zeigten. Die dichte Anlagerung der „Polypidknospe“ an den braunen Körper ist nach ihm rein zufällig; das sich regenerierende Polypid bildet sich durch Einstülpung des Ektoderms unter gleichzeitiger Beteiligung des Mesoderms ganz analog der normalen Knospung.

Meine Untersuchungen über Regeneration machte ich ebenfalls an Membranipora membranacea.

In Figur 38 habe ich ein Totalpräparat wiedergegeben von einem braunen Körper und der Anlage des sich regenerierenden Polypids. Der braune Körper ist begrenzt von einer membranartigen Hülle; um diese herum lagern spindelförmige mesodermale Zellen. Das Innere des braunen Körpers ist ausgefüllt von einer körnigen Masse, in der nur selten noch schwache Zellgrenzen und einzelne Kerne zu erkennen sind. Das Ganze hat die rote Färbung des Karmins nicht angenommen, es erscheint vielmehr rot- bis gelbbraun, eine Folge der fettigen Degeneration, der nach Römer die einzelnen Teile des braunen Körpers anheimgefallen sind. Die Regeneration des Polypids erfolgt von der Oberseite der Zystidwand her und zwar an ganz verschiedenen Stellen. Obwohl die meisten Anlagen in der Mitte der Oberseite zu treffen sind, fanden sich doch auch viele, die mehr nach der Seite oder auch ziemlich nahe der Hinterwand lagen. Stets war aber das alte Polypid vollständig zurückgebildet zu einer gelbbraunen Masse, niemals habe ich auch beobachten können, dass sich bei fast intakten alten Polypiden Regenerationserscheinungen bemerkbar machten. Die Rückbildung scheint ausserordentlich schnell vor sich zu gehen, da die ersten Stadien derselben nur selten zu sehen sind. Auffallend ist die wechselnde Lage des braunen Körpers zur Regenerationsanlage. Oft fanden sich beide dicht beisammen, oft wieder weit voneinander entfernt. Ich möchte diese verschiedene Lagebeziehung aus dem Wechsel der Stelle der Regeneration erklären. Römer, der dagegen stets eine feste Stelle der Regeneration feststellte, erklärt die verschiedenen Lagen der beiden Gebilde dadurch, dass das Polypid bei der beginnenden Degeneration nicht soweit zurückgezogen wird, als es normalerweise geschehen müsste. Aus beiden Anschauungen folgt aber, dass brauner Körper und Regenerationsstelle durchaus in keinem Zusammenhang miteinander stehen. Spätere Stadien des regenerierten Polypids

fand ich jedoch stets dem braunen Körper eng anliegend, wie die Figuren 39 und 40 zeigen. Je mehr das Polypid sich entwickelte, desto kleiner und undeutlicher erschien der braune Körper.

Delage und Hérouard konnten beobachten, dass das neue Polypid sich ganz auf den braunen Körper legt und diesen in sich aufnimmt; solche Stadien konnte ich nie finden.

Römer hat weder bei Bugula noch bei Alcyonidium ähnliche Stadien konstatieren können, vermutet jedoch, dass der braune Körper bei der Neubildung des Polypids als Nährmaterial verwendet wird.

Da ich fand, dass trotz der verschiedenen Regenerationsstellen und trotz der wechselnden Lage des braunen Körpers das neue Polypid auf späteren Stadien stets dem braunen Körper anliegt, dieser aber mit der weiteren Entwicklung des Polypids mehr und mehr schwindet, so schliesse ich daraus, dass der braune Körper von dem Darm des Polypids direkt als Nährstoff aufgebraucht wird. Sobald das Polypid völlig entwickelt ist, ist auch der braune Körper verschwunden.

Bezüglich der Entstehung des regenerierten Polypids beobachtete ich folgendes:

Figur 41 zeigt in einem Längsschnitt die beträchtliche Verdickung der Ektodermschicht der Oberseite des Zoöziums; die Zellen besitzen dort eine hohe zylinderförmige Gestalt, die übrigen Zellen sind flacher. In Fig. 42 ist die Einwucherung schon weiter fortgeschritten, im Innern ist ein feines spaltförmiges Lumen zu erkennen, mesodermale Elemente sind vereinzelt angelagert Ein weiteres Stadium stellt Fig. 43 dar; die Einstülpung ist noch mit der Zoözienwand fest verwachsen, die Mesodermzellen haben sich zu einem Epithel geschlossen, das Bläschen erscheint daher jetzt zweischichtig.

Ich habe hier nur drei Stadien der Entwicklung angeführt, es ergeben sich weiterhin dieselben Bilder,

wie oben bei der Knospung, die Entwicklung verläuft in derselben Weise, nur die Stelle der Einstülpung ist verschieden.

Fig. 44 gibt ein Polypid wieder, das bereits vom Ektoderm losgelöst und in die Tiefe gerückt ist. Hier ist die Tentakelscheide schon ziemlich gut entwickelt, deutlich kann man ihre Entstehung aus dem Ektoderm und Mesoderm ersehen. Das Polypid besitzt ein grosses Lumen, einen inneren und äusseren Zellsack, die beide scharf voneinander abgegrenzt sind. In Fig. 45 macht sich in der Mitte von beiden Seiten her eine Einschnürung bemerkbar, es ist dieselbe bisquitartige Form, die wir schon bei der Knospung gesehen haben und womit die Trennung vom Atrialteil und Darm eingeleitet wird.

Die Figuren 46 und 47 zeigen diese Trennung schon vollzogen; der Darm liegt dem braunen Körper fest an, ja umwächst ihn sogar teilweise; die Tentakelscheide ist schon weit entwickelt, die Tentakelanlagen zeigen sich als kleine Höcker. Um die Entwicklung des Darmes bei den regenerierten Polypiden zu verfolgen, habe ich eine Reihe von Längsschnittserien hergestellt, von denen ich in den Fig. 48–52 einige wiedergebe. Diese Schnitte beweisen deutlich, dass After und Oesophagus durch die Einschnürung gleichzeitig und auf dieselbe Weise angelegt werden wie bei der Polypidentwicklung in der Knospe.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Knospung und Regeneration sind folgende: Das Polypid in der „Knospe“ und das sich regenerierende Polypid bilden sich in ganz derselben Weise durch Einstülpung des Ektoderms unter gleichzeitiger Beteiligung des Mesoderms. Die Entwicklung des Darmes, der Tentakelscheide und der Tentakeln erfolgt ganz gleich in der „Knospe“ wie auch bei der Regeneration des Polypids. Die Anlage des Oesophagus ist eine ursprüngliche. Eine feste Regenerationsstelle für Membranipora ist nicht vor-

handen, die Regeneration kann von verschiedenen Stellen der Oberseite des Zoöziums erfolgen.

III. Schlussbemerkungen.

Vergleicht man die Entwicklung des Polypids von Membranipora bei der Knospung und bei der Regeneration, so findet man, abgesehen von der verschiedenen Stelle der Einstülpung, was übrigens als nebensächlich bezeichnet werden muss, eine vollkommene Übereinstimmung. In beiden Fällen wird das Polypid gebildet durch eine Einstülpung vom Ektoderm aus unter gleichzeitiger Beteiligung des Mesoderms. Darmtraktus, Tentakelscheide und Tentakeln entwickeln sich ganz gleich bei der Knospung sowohl wie bei der Regeneration. Aus dieser auffallenden Übereinstimmung kann man schliessen, dass es sich in den beiden Fällen nur um einen und denselben Vorgang handeln kann.

Die ausgesprochene Ähnlichkeit der Entwicklung des Polypids in den Randknospen mit der Regeneration derselben in den älteren Zoözien erkannte schon Smitt, und das veranlasste ihn und auch andere Autoren der älteren und neueren Zeit, das regenerierte Polypid als „Polypidknospe", „regenerierte Knospe", ja selbst einfach als „Knospe" zu bezeichnen; Claparède hält das regenerierte Polypid überhaupt für keine Neubildung, sondern für einen degenerierenden Nahrungsschlauch und redet geradezu von einer regressiven Metamorphose des ursprünglichen Polypids.

Auch Nitsche erklärt das sich regenerierende Polypid als „wirkliche neue kleine Polypidknospe", die durch „Knospung" der Zoözienendozyste nach innen auf dieselbe Weise entstanden ist, wie das ursprünglich in diesem Zoözium vorhanden gewesene Polypid; sie unterscheidet sich durch nichts von den „Polypidknospen" in den „Zoöziumsknospen" am Rande des Stockes.

Seeliger zeigt bei seinen Untersuchungen über Pedicellina, dass der Vorgang, der sich bei der Regeneration abspielt, im wesentlichen gleich ist mit dem der Knospung und nannte auch die Regeneration der Pedicellinaköpfchen direkt eine Knospung. Dasselbe tat vor ihm schon Salensky. Nitsche und Seeliger halten also die Regeneration für identisch mit Knospung und gebrauchen für beide Vorgänge auch die gleiche Bezeichnung. Damit wurde aber zugleich eine Unklarheit und Unsicherheit in der Bezeichnung der Knospungs- und Regenerationsverhältnisse eingeführt, die auch bei den neuesten Autoren auf diesem Gebiete zu steten Verwechslungen Anlass geben können und die deshalb einer Klärung dringend bedürfen.

Man spricht von Terminal-, Lateral-, Teilungs- und Septalknospung, von Knospungszonen, Randknospen, Grossknospen und Gesamtknospen, von Zoözien-, Zystid- und Polypidknospen, von sekundärer Knospung, junger Knospe und regenerierter Knospe; mit dem Wort Knospe bezeichnet man bald nur einen Teil, bald den ganzen Vorgang bei der Knospung.

Wie definieren nun die neueren Forscher die Knospung?

Nach v. Wagner ist Knospung „ein ausschliesslich auf einem vom normalen verschiedenen, differentiellen Wachstum beruhender Neubildungsprozess ganzer Individuen, wobei die knospende Lebenseinheit in der Regel unverändert erhalten bleibt."

Wie weit die obengenannten Bezeichnungen für diese Definition der Knospung zutreffen, will ich hier unberücksichtigt lassen und mich nur auf die Ähnlichkeit der Knospung und Regeneration bei den Bryozoen beschränken. Wagner hebt bei seiner Definition der Knospung das differentielle Wachstum ganz besonders hervor zum Unterschied von der Teilung, bei der nach seiner Angabe nur ein normales Wachstum stattfindet.

Er will Knospung und Teilung scharf voneinander getrennt wissen und definiert daher die Teilung „als einen Trennungsprozess ursprünglich zu einem einheitlichen Ganzen gehöriger durch normales Wachstum entstandener oder im Entstehen begriffener Teile, bei welchem ergänzende Neubildungen unter Beseitigung der ursprünglichen Einheit neue Individuen bilden".

Goette definiert Teilung als „eine Trennung von zusammenhängenden, also bereits fertig vorliegenden Teilen." Knospung dagegen „als eine Neubildung von mehr oder weniger selbständig werdenden Teilen auf dem Wege eines lokalen Wachstums".

Kennel erblickt in der Teilung einen einfachen Zertrennungsvorgang, zu dem in der Knospung noch ein Wachstum hinzukommt.

Ich musste die Definitionen von Teilung hier mit anführen, da man bisher eine scharfe Trennung zwischen Teilung und Knospung machte.

Morgan sagt jedoch, „es sei schwer, eine scharfe Grenze zwischen Knospung und Teilung zu ziehen; nur in ganz typischen Fällen könne man von einer Teilung, wie bei Lumbriculus oder Planaria, und von einer Knospung (Hydra) reden; beide Prozesse enthalten eine Reihe gemeinsamer Faktoren".

Diese gemeinsamen Faktoren bilden die Erklärung für den Zusammenhang von Teilung und Knospung. Wachstum, Ablösung und Regenerationen finden sich bei Teilung und Knospung der Metazoen allgemein.

Beide Vorgänge sind Neubildungen zum Zwecke der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Ob hierbei das Wachstum ein normales oder differentielles oder lokales erscheint, ob die Ablösungen völlig oder nur teilweise geschehen, ob früher oder später, das mag bei den einzelnen Tieren ganz verschieden sein. Für die Bezeichnung, ob eine Teilung oder Knospung vorliegt, dürfte vielleicht das Mass der Regeneration entscheiden.

Bei niederen Wesen erscheint die Teilung gegenüber den nur geringen Regenerationen als die Hauptsache. Je höher aber die Organisation des proliferierenden Tieres ist, desto mehr müssen bei Teilungen die Regenerationen in den Vordergrund treten; diese erscheinen dann als die Hauptsache, während man die Teilung als einen geringfügigen Faktor ersieht.

Betrachten wir nun daraufhin das, was man bei den Bryozoen Knospung nennt, etwas näher.

Das Bryozoentier besteht aus zwei Teilen, dem Zoözium, oder der Leibeswand, und dem Polypid, nach der Auffassung verschiedener Forscher das Verdauungs- und Respirationsorgan des Tieres. Durch die oben beschriebene Querteilung, die nur die Leibeswand betrifft, entstehen zwei ungleiche Teilstücke. Das eine besteht aus einem Teil der Leibeswand mit dem Respirations- und Verdauungsorgan, dem Polypid, während das andere nur aus einem Teil der Leibeswand besteht. Im ersten Teilstück ist nun keine merkliche Regeneration notwendig, im zweiten muss aber das fehlende Verdauungs- und Respirationsorgan neugebildet werden.

Das Mass der Regeneration war hier ausschlaggebend für die Bezeichnung, man nannte diesen Vorgang Knospung, obwohl er im Grunde nichts anderes als eine Teilung ist. Wie verhalten sich nun dazu die Definitionen, die einzelne oben genannte Autoren für Teilung gegeben haben?

Am besten passt hier die Definition von v. Wagner. Denn bei der sogen. Knospung haben wir einen Trennungsprozess von ursprünglich zu einem einheitlichen Ganzen gehörigen Teile, bei dem durch ergänzende Neubildungen neue Individuen gebildet werden.

Die Knospung bei den Bryozoen kann daher aufgefasst werden als eine Teilung, bei der durch Regeneration neue Individuen gebildet werden.

Was versteht man nun unter Regeneration?

Unter Regeneration verstand man ursprünglich das Vermögen gewisser Tiere, Teile ihres Körpers, die auf irgend welche Weise verloren gegangen waren, wieder zu ersetzen. Von den vielen Definitionen, die es von Regeneration gibt, will ich nur die neuesten anführen.

Schultz nennt Regeneration eine primäre Eigenschaft der Lebewesen, die in dem einen oder anderen Organe sehr beschränkt werden kann infolge einer Spezialisation der Gewebe, allerlei sekundäre Anpassungen zu erleiden imstande ist, potentiell aber immer vorhanden ist.

Nach Roux geschieht die Regeneration nur durch Umbildung und Umdifferenzierung von Zellen, ohne oder doch nur mit geringer Gewebsproliferation.

Driesch definiert Regeneration als das Wiedererwachen von Faktoren, welche veranlassen, dass die Elementarprozesse, die mit Beendigung der Ontogenese inaktiv geworden waren, wieder durch Teilung und Wachstum ins Spiel treten.

Przibram versteht unter Regeneration die abermalige Bildung verloren gegangener Teile einer morphologischen Einheit.

Nach Barfurth ist Regeneration die Wiederherstellung eines organischen Ganzen aus einem Teil desselben.

Die Entstehung des Polypids in den alten Zoözien ist nach Barfurths Definition also eine echte Regeneration. Aber auch die Neubildung eines Polypids in dem polypidlosen Teilstück des Zoöziums ist unzweifelhaft eine richtige Regeneration; denn dadurch wird aus einem Teil eines organischen Ganzen ein neues organisches Ganze wiederhergestellt.

All die vor und oben genannten Erwägungen, dazu der entwicklungsgeschichtliche Vergleich der Regeneration in den alten Zoözien mit der Regeneration in den Teilstücken der Zoözien berechtigen vollauf zu der An-

nahme, dass die Knospung der Bryozoen in eine Teilung und eine dadurch bedingte Regeneration zerfällt.

Um eine Einheit in das Ganze zu bringen und zur Vereinfachung der Bezeichnungen wäre also das, was man bisher Knospung der Bryozoen nannte, als Teilung zu bezeichnen; das dabei neugebildete Polypid kann man füglich primäre Regeneration heissen zum Unterschied von der sekundären Regeneration In den alten Zoözien.