Studien über das Regulationsvermögen einiger Süßwasserbryozoen.

Von

Friedrich Otto.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 13 Textabbildungen und Tafel XIV.

(Eingegangen am 10. Mai 1920.)

Inhaltsverzeichnis.		Seite
Einleitung		399
Material. Faunistisches		400
Methode		401
I. Regeneration am Polypid.		402
1. Tentakelregeneration		402
2. Regeneration am Lophophor.		402
II. Beobachtungen an zerschnittenen und isolierten Koloniestücken. Teil-		
kolonien		406
a) Anatomisch-histologischer Teil		406
1. Wundverschluß		406
2. Heilungsprozeß		408
3. Regeneration neuer Polypide		412
4. Statoblastenbildung		415
5. Bildung von Geschlechtsprodukten		416
b) Biologischer Teil		417
1. Wundreiz		417
2. Knospung der Teilkolonien.		417
3. Regulationen ohne Restitution		420
4. Septen, Blasenellen		424
5. Totalregeneration		424
6. Heteromorphosen		427
7. Orientierung der neuen Polypide		431
8. Einfluß der Schwerkraft		431
9. Statoblasten, Geschlechtsprodukte		431
III. Physiologische Regeneration		433
IV. Theoretische Betrachtungen		435
V. Zusammenfassung		440
Literaturverzeichnis		441
Erklärung zu Tafel XIV.		442

Einleitung.

Der experimentelle Zweig biologischer Forschung hat in den letzten Jahrzehnten eine gewaltige Förderung erfahren, ohne daß jedoch die Anhäufung des Materials eine Klarlegung der wichtigsten in Betracht kommenden Probleme herbeizuführen vermocht hätte. Mechanismus und Vitalismus stehen sich noch immer feindlich gegenüber, und eine

Entscheidung zugunsten des einen oder des anderen ist nur durch Zusammentragen weiteren Materials zu erwarten. In dieser Richtung unser Wissen um ein Kleines zu vermehren, ist der Zweck vorliegender Untersuchungen. Sie entstanden auf Anregung des Herrn Geheimrat Chun und sollten sich ursprünglich auch mit marinen Formen befassen; denn es lag nahe, nachdem die Hydroiden sich als ausgezeichnet regenerationsfähig erwiesen hatten, dies Vermögen auch bei den äußerlich ähnlich gestalteten Bryozoenstöckchen zu vermuten. Die Vorarbeiten an Süßwasserbryozoen im Jahre 1914 förderten bereits einige Ergebnisse zu Tage, alle weiteren Pläne wurden jedoch durch Ausbruch des Krieges vereitelt. Aus dem Felde zurückgekehrt, beschloß ich, mich auf einheimische Arten zu beschränken und die Versuche von 1914 auf breiterer Basis durchzuführen, welchen Plan ich im Sommer 1919 ausführte. Dabei fand ich durch den Direktor des Leipziger Zoologischen Instituts, Herrn Prof. Dr. Meisenheimer, freundlichstes Entgegenkommen sowie weitgehende Anregung und Förderung, wofür meinen herzlichsten Dank auszusprechen mir eine angenehme Pflicht ist. Gleichfalls fühle ich mich dem verstorbenen Herrn Geheimrat Chun gegenüber, von dem die Anregung zu dieser Arbeit ausging, zu tiefstem Dank verpflichtet.

Material. Faunistisches.

Die zur Untersuchung benützten Kolonien entstammen ausschließlich der Pleiße bei Leipzig, und zwar demjenigen Teil des Flusses, der sich von Connewitz bis zum Germaniabad durch Waldgelände hinzieht. Hier beobachtete und sammelte ich Bryozoen in der Zeit vom April bis September und konnte verschiedene Arten feststellen. Ich fand in dem durchforschten Flußteil zunächst alle für Leipzigs Umgebung bereits bekannten Arten wieder, außer *Cristatella mucedo*, die von Nitzsche seinerzeit bearbeitet wurde, daneben aber auch solche, die bei Leipzig bisher noch nicht beobachtet worden waren. Am spärlichsten war *Paludicella Ehrenbergii* vertreten, die nur in einigen wenigen Kolonien angetroffen und zu weiteren Untersuchungen nicht herangezogen wurde. Häufig war *Fredericella sultana*, die sowohl in starker Strömung an den Flußwindungen als auch in blinden Seitenarmen mit völlig stillstehendem Wasser auftrat. Sie war an Steinen, vor allem aber an untergetauchten Wurzeln angesiedelt, teils für sich, teils mit anderen Bryozoen oder Schwämmen vergesellschaftet. Vereinzelte Kolonien entdeckte ich jedoch auf einem bisher noch nicht beobachteten Substrat: sie steckten in Klumpen von Fadenalgen oder koloniebildenden Protozoen; während diese, frei im Wasser schwebend, jedoch noch an Wasserpflanzen oder Würzelchen verankert waren,

zeigten die Fredericellen selbst keinerlei Beziehung zu einem festen Substrat. Die Plumatellen waren vertreten durch *Pl. fungosa* und *Pl. fruticosu*, dagegen fehlte *Pl. repens*. Ferner konnte ich *Lophopus cristallinus* in seiner typischen Gestalt feststellen. Bemerkenswert ist, daß ich an denselben Stellen, an denen ich 1914 über 25 Kolonien sammelte, während des ganzen Sommers 1919 nur 2 Exemplare dieser seltenen Bryozoen finden konnte. Dagegen glückte mir noch ein anderer Fund: eine Wachstumsform von *Lophopus*, die an die Beschreibung älterer Forscher erinnert und eine Fläche von mehreren Quadratdezimetern bedeckte. Sie besitzt ziemlich große, aufrechte Loben, die mit ihrer Basis zusammenhängen und an deren oberem Rande zahlreiche Polypide entwickelt sind. Ihre nähere Beschreibung behalte ich mir für andere Stelle vor. — Alle gefundenen Arten sind Oberflächenformen und entstammen einer Tiefe von höchstens $\frac{3}{4}$ m.

Methode.

Zur Operation wurden sowohl frische Tiere, die direkt aus dem Fluß kamen, als auch solche, die bereits einige Tage im Aquarium zugebracht hatten, benutzt. Unmittelbar nach dem Transport zeigten die Tiere starke Depression, die Polypide waren ständig eingezogen; doch hatten sie sich nach einigen Stunden meist gut erholt. Die Operationen wurden mit selbst hergestellten Messern ausgeführt: gewöhnlichen, stählernen Nähnadeln wurde das Ohr abgebrochen, an seine Stelle eine feine Schneide angeschliffen und die Nadel dann in einem Präpariergriffel befestigt. — Bei Operationen am Polypid machte sich vorherige Narkose notwendig, die in der von Lee und Mayer angegebenen Weise mit Kokainlösung ausgeführt wurde und sich sehr gut bewährte; Betäubung mit Chloralhydrat zeitigte weniger gute Erfolge. Die operierten und skizzierten Kolonien wurden in Gläsern von etwa 5 cm Höhe und 2 cm Durchmesser aufbewahrt. Zur Durchlüftung wurden vorher grüne Fadenalgen hineingesetzt, die zugleich eine Befestigung der Kolonie in bestimmter Lage gestatteten. In den heißen Monaten wurden die Gläser auf unter Wasser angebrachten Glasscheiben in durchlüfteten Aquarien gehalten. Als Fütterung wurde in regelmäßigen Zwischenräumen Flüssigkeit aus einem Kulturglas zugefügt, in dem sich zahlreiche niedere Algen und Rotatorien befanden. —

Sollten operierte Polypide ausgestreckt konserviert werden, so war beim Betäuben große Vorsicht nötig, da die Tiere jetzt, bei der zweiten Narkose, weit empfindlicher waren als beim ersten Male. Konserviert wurden die Tiere mit Zenkerscher oder Hermannscher Lösung, die beide gleichgute Resultate ergaben, und in 80%igem Alkohol auf-

bewahrt. Für die Anfertigung von Schnittserien ausgesuchte Exemplare wurden in toto mit Salzsäurekarmin gefärbt, in Xylol oder Nelkenöl gezeichnet und nach Einbetten in Paraffin in der üblichen Weise weiter behandelt. Als Färbemittel wurde Hämatoxylin nach Heidenhain, evtl. noch Eosin als Gegenfarbe benutzt.

1. Regeneration am Polypid.

1. Tentakelregeneration.

Bei marinen Bryozoen findet man das Abwerfen und nachfolgenden Ersatz von Tentakeln bzw. ganzen Polypiden oder Köpfchen als natürlichen Lebensvorgang, den man als physiologische Regeneration bezeichnet. Von Süßwasserbryozoen ist noch nichts derartiges bekannt, auch experimentell ist man der Frage noch nicht näher getreten. Wie zu erwarten, zeigen jedoch auch sie an ihren Tentakeln gutes Regenerationsvermögen.

Ich benutzte zu diesen Versuchen Vertreter aller gefundenen Arten, außer *Paludicella*. Sie zeigten alle ein übereinstimmendes Verhalten. In der Mitte durchschnittenen Tentakel hatten nach einigen Tagen die gleiche Größe wie die stehengebliebenen erreicht, ein Vorgang, der als gewöhnliche Sprossung und Weiterwachsen der noch vorhandenen Gewebe zu bezeichnen wäre. Bei schiefer Schnittführung sehen wir stets die bekannte Barfurthsche Regel zur Geltung kommen, wonach das Regenerat senkrecht zur Schnittfläche angelegt wird. Doch ändert sich die Wachstumsrichtung stetig und strebt immer mehr danach, die frühere Richtung und damit Parallelstellung zu den unverletzten Tentakeln zu gewinnen. Derartige Tentakel fallen durch ihre S-förmige Gestalt, die durch die zweimalige Knickung hervorgerufen wird, zunächst sofort auf, weitere Regulationsvorgänge verweisen die Biegungen jedoch immer mehr, bis nichts mehr den regenerierten vom normalen Tentakel unterscheidet. Weitergehende Untersuchungen wurden nicht angestellt, doch dürfte man nicht fehlgehen, auch hierin einen weiteren Beleg für funktionelle Anpassung zu sehen.

Es verdient vielleicht noch Erwähnung, daß die abgeschnittenen Tentakel nicht sogleich absterben, sondern noch stundenlang weiterleben können. Dies äußert sich in dem Fortdauern der Cilienbewegung, die ein fortwährendes Kreisen und Bewegen der Tentakel um sich selbst zur Folge hat. Dasselbe konstatiert man auch bei abgeschnittenen Lophophortheilen, doch ist hier die Bewegung infolge der größeren zu bewegendenden Masse weniger deutlich wahrnehmbar.

2. Regeneration am Lophophor.

Fredericella wurde wegen ihrer Kleinheit zu den folgenden Versuchen nur insoweit herangezogen, als es zur Bestätigung der Befunde

an den verwandten Formen notwendig erschien. Sie zeigten Übereinstimmung mit den Plumatellen und mit *Lophopus*. Am geeignetsten für genaueres, histologisches Studium erschien mir jedoch das große Polypid der letzteren Art zu sein, und die dort gefundenen Verhältnisse sollen näher besprochen werden.

Schneidet man Teile des Lophophors samt Tentakeln ab, so erfolgt baldiger Verschluß der Wunde durch Annäherung der Wundränder, die wohl auf Muskelkontraktion zurückzuführen ist, und weiterhin Verheilung durch Verwachsen. Histologische Veränderungen machen sich hierbei vor allem im Mesoderm bemerkbar, dessen Zellen anschwellen und wuchern, zum Teil auch blasigen Charakter annehmen und die Lophophorhöhle mehr oder weniger einengen können. Weitere Vorgänge konnte ich nach Verlauf des ersten Tages nicht feststellen. Späterhin machen sich jedoch Regulationserscheinungen bemerkbar, die die Oberseite des Lophophorstumpfes ergreifen. Die Blasen Zellen, die bald mehr oder weniger zahlreich im Mesoderm und auch im Ektoderm sich gebildet hatten, beginnen zu schwinden und werden im Ektoderm durch junge, embryonal gewordene Zellen von zylindrischer Gestalt ersetzt. Die Spitze des Lophophors erscheint als eine einfache, abgerundete Kuppe, die etwas nach abwärts hängt und weiterhin in die durch die Operation nicht direkt berührte Leibeshöhle des Polypids übergeht. Schon bei schwacher Vergrößerung fällt an der Spitze ein Bezirk durch dunklere Färbung auf, deutlicher erkennt man die Verhältnisse erst bei stärkerer Vergrößerung. Die Veränderungen betreffen zunächst nur das Ektoderm, in dem die Kerne deutlich hervortreten und die Grenzen der einzelnen Zellen und somit ihre Gestalt deutlich wird. Das embryonale Aussehen kann sich auch noch weiter erstrecken, vor allem die Basis der letzten, äußeren Tentakel mit ergreifen. Denn der Außenrand des Lophophors ist die Stelle, an der das eigentliche Regenerationsgeschehen einsetzt. Die Anlage des ersten neuen Tentakels findet man stets spitzwärts vom letzten stehengebliebenen, äußeren Tentakel. Sie stellt sich dar als eine Zellvermehrung zunächst des Ektoderms, der eine solche des ebenfalls embryonal gewordenen Mesoderms folgt. Dadurch ist ein kleines, knopfartiges Gebilde entstanden, dessen Zellen nach außen drängen, so daß schließlich eine von beiden Blättern gebildete Ausstülpung entsteht, deren Lumen in offener Kommunikation mit der Lophophorhöhle steht. Damit sind alle Teile des Tentakels angelegt, der nur noch zur Größe der übrigen heranzuwachsen braucht.

Von großer Wichtigkeit ist fernerhin der Bildungsort der folgenden Tentakel. Darüber gibt uns zunächst eine Operation Auskunft, bei der, von der Mitte der Lophophorspitze ausgehend, ein großer Teil der einen Lophophorhälfte, z. B. von der linken, äußeren Seite, ent-

fernt wurde (Textabb. 1). Eine Kontraktion beim Wundverschluß in der Längsrichtung bewirkte zunächst ein Umbiegen der Spitze nach der Wunde zu und damit ein Überwandern des letzten, rechten Tentakels über die Mittellinie hinaus. Diese Asymmetrie ist trotz eingetretener Regeneration, wie die Abbildung zeigt, nicht beseitigt. Die Größe der regenerierten Tentakel läßt deutlich erkennen, daß die Regeneration an der Lophophorbasis begann und spitzwärts fortschritt, so daß der zuletzt angelegte, kleinste Tentakel unmittelbar neben dem großen, an der Spitze stehengebliebenen der rechten Seite zu bemerken ist.

Dasselbe Prinzip begegnet uns, wenn wir die Anlage neuer Tentakel am quer abgeschnittenen Lophophor verfolgen. Beim Zusammenziehen der Wunde werden die beiden letzten Tentakel der inneren

Abb. 1. Regenerierender, in der Längsrichtung verletzter Lophophor von *Lophopus*.

und äußeren Seite ziemlich stark einander genähert. Vor oder mit Beginn der Regeneration setzt nun ein Wachstum des Lophophors ein, das um so stärker ist, je näher der Basis der Schnitt geführt wurde; infolge dieser verschiedenen hohen

Wachstumsintensität werden die letzten stehengebliebenen, distalen

Tentakel am äußeren und inneren Lophophorrand sekundär wieder mehr oder weniger weit auseinander geschoben. Diese Verhältnisse sind bei der Betrachtung der Tentakelregeneration zu berücksichtigen, die am äußeren Rande beginnend in distaler Richtung fortschreitet. In Abb. 1a (Tafel XIV) sehen wir einen Serienschnitt durch die regenerierende, äußere Randzone eines kurzen Lophophorstumpfes. Auf den eben noch angeschnittenen, letzten äußeren, erhaltengebliebenen Tentakel (*a. T.*), der natürlich viel länger ist als der Schnitt in der Abbildung angibt, folgt ein schon gut entwickelter, aber viel kleinerer, erster regenerierter Tentakel, an den sich der ebenfalls gut ausgebildete zweite anschließt. Die schematische Zeichnung des ganzen Regenerats (Tafel XIV, Abb. 1b) läßt jedoch erkennen, daß auch ein dritter Tentakel bereits vorhanden ist, der aber im Schnitt der Abb. 1a nicht mehr getroffen wurde. Doch damit ist der Rand des Lophophors noch nicht durchgehend mit Tentakeln versehen, die Anlage der übrigen steht erst noch bevor. Inzwischen schreitet das Wachstum des Lophophors fort, aber nur dort,

wo noch keine Tentakel angelegt sind. Auf diese Weise erklärt sich die Gestalt des Lophophors in Abb. 1b (Tafel XIV), der durch Verschiebung der stärksten Wachstumszone nach dem Innenrande des Lophophors nicht ganz der Barfurth'schen Regel gerecht wird.

Schon der längsgespaltene Lophophor der Abb. 1 läßt erkennen, daß infolge des Überwanderns des rechten Spitzententakels auf die linke Seite nicht ebensoviel regeneriert werden kann als entfernt worden ist. Ganz augenfällig tritt dies jedoch am quergeschnittenen Lophophor zu Tage. Aus der Tatsache, daß nach Anlage der neuen Tentakel das Längenwachstum des Lophophors an diesen Stellen eingestellt wird, ergibt sich von selbst, daß ein Ersatz alles Verlorenen nur möglich ist, wenn sich Lophophorwachstum und Tentakelregeneration mit ihrer Geschwindigkeit die Wage halten. Da sich dies Verhältnis nach der Spitze zu aber immer mehr zugunsten der Tentakelregeneration verschiebt, so hat dies zur Folge, daß ein vollständiger Ersatz des Verlorenen niemals stattfindet, daß aber um so mehr ersetzt wird, je mehr verloren gegangen ist. Dem Ersatz von 1 oder 2 Tentakeln an der Spitze steht also ein solcher von 5—8 an der Lophophorbasis gegenüber (Textabb. 2). Die Regeneration ist beendet, wenn der durch die Verletzung entstandene, freie Rand des Lophophorstumpfes in seiner ganzen Ausdehnung mit Tentakeln besetzt ist.

Abb. 2. Unvollständig regenerierter Lophophor von *Lophopus*.

In einer anderen Versuchsreihe schnitt ich dem Polypid beide Lophophorarme dicht an ihrer Basis durch. Nach 5 Tagen konnte ich vereinzelt embryonal gewordene Zellen feststellen, doch kam es nicht mehr zur Regeneration. Die Hohlräume in der Nähe der Wundstellen waren mit gesunden und degenerierten Mesodermzellen ausgefüllt, außerdem machten sich auch am übrigen Polypid schon Degenerationszeichen bemerkbar. Dabei waren aber diese lophophorlosen Polypide genau so lange und genau so weit aus dem Cystid hervorgestülpt wie die völlig unberührten Polypide der Kolonie, doch fielen sie beim Auftreten von Degenerationserscheinungen als erste der Resorption anheim, falls dies nicht schon vorher geschehen war. — Wurde die Schnittführung durch das Polypid noch tiefer gelegt, so daß Teile des Ösophagus oder des Ganglions entfernt wurden, so starben die betreffenden Tiere im eingezogenen Zustand ab.

Zum Schluß wurden noch Versuche unternommen, die sich aus-

schließlich auf *Lophopus* beschränkten. Die weit hervorgestreckten Polypide wurden unterhalb des Magens abgeschnitten, so daß ich freie Polypide mit Tentakelscheide, aber ohne eigentliches Cystid erhielt. Die Tentakelscheide schließt sich unterhalb des Magens wieder zusammen, wobei die Spitze des Darmblindsackes mitunter scharf nach oben gebogen wird. Die isolierten Tiere nahmen Nahrung auf und konnten über 2 Tage am Leben erhalten werden. Dann machten sich starke Degenerationerscheinungen bemerkbar, die zunächst den Enddarm, später auch die übrigen Teile ergriffen; die Tentakel zeigten sich noch ziemlich lange gegen Berührung empfindlich. Regenerationserscheinungen konnten niemals festgestellt werden, auch können derart isolierte Polypide keine neue Kolonie begründen.

II. Beobachtungen an zerschnittenen und isolierten Koloniestücken. Teilkolonien.

Zerlegt man Bryozoenstöckchen in mehrere Teile, so fallen sowohl anatomische als auch biologische Erscheinungen ins Auge. Ich denke die Befunde in zwei getrennten Abschnitten darzulegen, und zwar zunächst die histologischen Veränderungen am Cystid zu behandeln, sowie alle durch die Operation sonst irgendwie und irgendwo entstandenen Gebilde anatomisch zu würdigen, um dann im biologischen Teil auf die Beziehungen der Neubildungen zueinander und zur Kolonie selbst einzugehen.

a) Anatomisch-histologischer Teil.

1. Wundverschluß. Durchschneidet man die Chitinröhre und damit das Cystid der Bryozoen, so erfolgt sogleich Verschluß der Wunde. Am lebenden Tier kann man dies direkt verfolgen bei *Lophopus*, doch geben Schnittserien auch über die Verhältnisse bei den von Chitin umgebenen Bryozoen Aufschluß. Zum leichteren Verständnis der histologischen Abbildungen diene die schematische Zeichnung Textabb. 3, in der *A—B* eine Schnitttrichtung durch den Zweig andeuten möge. Dann bezeichne ich das über *A—B* gelegene, nunmehr geschlossene Ende der oberen Teilkolonie als das basale Cystidende (der oberen Teilkolonie), das unter *A—B* gelegene als das apikale Cystidende (der unteren Teilkolonie). In den histologischen Bildern kommt fast stets nur der in Abb. 3 schraffierte Teil des Cystids zur Darstellung, ebenso ist das Chitinrohr weggelassen.

Dem Verschluß folgt sofortige Verwachsung der Wundränder, und eine halbe Stunde nach der Operation kann man oft eben noch durch Schnittserien feststellen, wo sich die Wundränder aneinandergelegt haben. Für *Fredericella* seien die Verhältnisse näher geschildert.

Das Schließen des Cystids erfolgt nicht durch allmähliches Umbiegen und Zusammenziehen der Wundränder, sondern es wird ein größerer Teil der Leibeswand zugleich in Bewegung versetzt, der sich dabei vom Chitin ablöst. Die Stelle stärkster Biegung liegt etwa einen Röhrenhalbmesser von der Schnittstelle entfernt. Die Kontraktion wird durch Muskelfasern bewirkt, die als dichtes Netzwerk im Cystid nachzuweisen sind, wobei die Stelle stärkster Kontraktion etwas unterhalb des Wundrandes liegt. Demzufolge erfolgt die erste Berührung beim Zusammenschluß nicht am Wundrand selbst, sondern ebenfalls etwas unterhalb desselben (Tafel XIV, Abb. 2). Die Zellen, die die eigentliche Wunde begrenzen, werden, falls sie verletzt sind, vor dem endgültigen Verschuß abgestoßen, die nicht verletzten werden dann rasch in den Verband der übrigen eingezogen, so daß bereits 30 Minuten nach der Operation der vollkommene Verschuß der Wunde vollzogen ist: eine aus den beiden Blättern des Cystids zusammengesetzte, nach der Öffnung der Röhre zu konvex gewölbte Kappe mit glatter Außenfläche bildet jetzt das blinde Ende der Teilkolonie.

Am Wundverschuß beteiligen sich beide Blätter, jedoch in verschiedener Weise. Schon kurze Zeit nach der Operation (Tafel XIV, Abb. 2, 20 Minuten nach der Operation) machen sich starke Veränderungen bemerkbar, die die zum Verschuß der Wunde verwandten, umgebogenen Gewebspartien zunächst ergreifen und ihnen ein histologisch ganz verändertes Gepräge verleihen. Abb. 2 (Tafel XIV) stellt das basale Ende einer kleinen, nur 4 Polypide umfassenden Teilkolonie dar. Ektoderm und Mesoderm, die im normalen Cystid nur schwer voneinander zu trennen sind und 2 plasmaarme, dünne Epithelien darstellen, sind stark geschwollen und deutlich voneinander geschieden. Das Ektoderm läßt Zellgrenzen nicht erkennen; es stellt vielmehr eine zusammenhängende Schicht, ein Syncytium dar, in dem außer den deutlich hervortretenden Kernen als charakteristischster Bestandteil Blasen zellen auftreten. In größerer Anzahl finden wir sie zunächst in den die Leibeshöhle nach unten abschließenden Teilen des Cystids, in der »Verschlußkappe«, späterhin auch in den proximalwärts anschließen-

Abb. 3. Bryozoenzweig, schematisch.

den Gewebsteilen. Manche Blasenräume gehen an einer Seite ohne schärfere Grenzen in das Protoplasma ihrer Bildungszellen über, so daß man den Inhalt der Blasen wohl eher als umgewandeltes Plasma denn als Sekret bezeichnen könnte, obwohl in unserem Falle strenge Grenzen wohl kaum zu ziehen sind. Der Kern liegt meist am Rande der Blasenräume, doch findet man ihn in manchen Fällen auch innerhalb ihrer Peripherie, woraus ich auf eine vollkommene oder fast vollkommene Metamorphose des Protoplasmas zu schließen geneigt bin. Im übrigen gleichen die Blaszellen denen im Ektoderm von *Lophopus* und *Cristatella*. Die Bildungsgeschwindigkeit der Blasenräume, deren Lage im Syncytium noch vollkommen unregelmäßig ist, ist am und in der Nähe des Wundrandes am größten, so daß hier das Epithel leicht zweischichtig werden kann. Es bleiben die einzelnen Blasenräume jedoch stets durch noch unverändertes Protoplasma getrennt.

Das Mesoderm erleidet weniger starke Veränderung. Es ist dasjenige Keimblatt, das zuerst verwächst und läßt im Gegensatz zum Ektoderm (Tafel XIV, Abb. 2) keine Verwachsungslinie mehr erkennen. Es ist mächtig angeschwollen, ohne indes besondere Differenzierungen aufzuweisen, wobei die Kerne jedoch deutlich hervortreten. In der Gesamtheit bildet seine Masse die Gestalt eines niedrigen Kegels, dessen Basis dem Cölom zugekehrt ist, und dessen Spitze sich zwischen die noch nicht verwachsenen Ektodermzellen drängt und damit ein Eindringen von Wasser in die Leibeshöhle verhindert. Die nun folgende Verwachsung des Ektoderm und die Einbeziehung der letzten Zellen am Wundrand vernichten natürlich diese Kegelgestalt, die nun in die Form einer bikonvexen Linse übergeht. In größerer Entfernung vom Wundrand zeigt sich das Mesoderm vollkommen unverändert, von einzelnen knotigen Anschwellungen vielleicht abgesehen. Das Mesoderm als Ganzes ist also nur so weit verdickt, daß ein sicherer Verschuß der Wunde unbedingt garantiert wird.

Die durch die Operation direkt verletzten Zellen werden vom Organismus nicht weiter zurückbehalten. Wir finden sie noch als tote oder degenerierende Masse nach dem definitiven Wundverschuß, getrennt von den lebenskräftigen Epithelzellen, außen neben dem Cystid liegend.

2. Heilungsprozeß. Im weiteren Verlauf der Wundheilung finden wir als Ergebnis der folgenden Stunden die schon angedeuteten Symptome im allgemeinen verstärkt wieder, wozu dann weiterhin noch einige neue treten können. Die Bildung von Blaszellen an der Verschlusskappe schreitet fort, vor allem treten sie jetzt auch in den weiter davon entfernten Ektodermsschichten zahlreicher auf. Das Mesoderm wird nur wenig dicker, bleibt aber am ganzen Cystid deutlich vom

Ektoderm getrennt. Es können auch an ersteren nun, d. h. 3 bis 4 Stunden nach der Operation, ebenfalls einzelne Blasenzellen festgestellt werden, deren Entstehung aus mesodermalen Zellelementen ich einwandfrei beobachten konnte.

Das Auftreten der Blasenräume ist für die Polypide zunächst bedeutungslos, kann jedoch verhängnisvoll werden, wenn der Schnitt durch das Cystid dicht unterhalb des Magens geführt wurde. Dann schreitet ihre Bildung so weit fort, daß auch die Gegend der Mündungszone Umwandlungen erfährt, wodurch der leichten Beweglichkeit beim Ein- und Ausstülpen großer Abbruch getan wird. Wenn auch die Tentakelscheide und ihre nächste Umgebung bei kräftigen Tieren unversehrt bleibt, so werden bei schwächlichen Tieren doch auch Teile des Polypids selbst von Blasenzellen durchsetzt, wodurch ihre Degeneration beschleunigt wird. Dieser blasige Zustand des Cystids, dessen Ektoderm dabei stark an *Cristatella* erinnert, ist jedoch nur vorübergehend; es ist während dieser Zeit die Bewegungsfreiheit der Polypide beträchtlich eingeschränkt, mitunter überhaupt aufgehoben. Die letzten Blasenzellen bleiben noch mehrere Tage nach der Operation leicht nachweisbar.

Betrachten wir nun zunächst weiter die Vorgänge an den blinden Cystidenden. Im Verlaufe des ersten Wundtages macht sich zunächst eine Kontraktion des Cystids in der Längsrichtung bemerkbar, die oft schon nach einigen Stunden sehr augenfällig ist. Auf die die Geschwindigkeit des Rückzugs regelnden Faktoren soll später eingegangen werden. Auch eine Kontraktion des Cystids in der Querrichtung ist mitunter schon festzustellen, sie deutet sich durch Abheben des Cystids von der Chitinwandung an. Zu erwähnen ist hier weiterhin noch der Verschluß der Chitindröhre durch eine Chitinlamelle, die sich an die innere Schicht der Röhre anschließt. Sie wurde bereits von Braem (1908) beobachtet und als sekundäre Kutikula bezeichnet. Sie hat entweder scheibenförmige Gestalt, oder, und dies ist das häufigere, sie wölbt sich als Kappe oder Haube mit ihrer konvexen Seite der Röhrenöffnung zu. Die Bildung dieser Chitinlamelle scheint mit großer Geschwindigkeit vor sich zu gehen; denn trotz der großen Anzahl der beobachteten Haubenbildungen konnte ich nur in einigen wenigen Fällen den Vorgang der Chitinausscheidung erkennen, nach deren Beendigung sich das Cystid sofort wieder von dieser Lamelle abhebt.

Die weiterhin an der Verschlußkappe des Cystids zu beobachtenden Vorgänge sind nicht mehr die gleichen für alle Bryozoen. Die folgenden Stadien können teils eine Vereinfachung, teils eine Komplizierung bedeuten. Der erste Fall soll uns zunächst beschäftigen. Er kann als Regel gelten für *Pl. fruticosa*, kommt, wenn schon selte-

ner, jedoch auch bei *Pl. fungosa* und *Fredericella* vor. Dabei fällt zunächst die geringe Größe sowie die beschränkte Zahl der Blasen- zellen auf. Das Mesoderm ist vollständig blasenfrei. Ektoderm und Mesoderm sind teilweise verschmolzen und nicht überall voneinander zu trennen; wo dies jedoch möglich ist, erkennt man, daß die Dicke der beiden Blätter etwa die gleiche ist und der Charakter eines einschichtigen Epithels im allgemeinen gewahrt wird. Dieser Zustand hält einige Tage an, durch Abstoßen der Blaszellen nach außen oder Resorption ihres Inhaltes nähert sich die Cystidwand immer mehr dem normalen Aussehen, das nach 8 Tagen denn auch meist erreicht ist. Zugleich hat eine weitere Kontraktion in der Längs- richtung des Cystids stattgefunden, die jedoch viel geringer ist als in dem nun zu erörternden, zweiten Heilungsmodus.

Die schon erwähnte Komplizierung findet man mitunter bei *Fre- dericella* und *Pl. fungosa* und kommt dadurch zustande, daß die Wucherungen in beiden Keimblättern in verstärktem Maße auftreten. Neben Neubildung von Blaszellen findet jedoch auch, besonders in den Teilen proximal von der Verschlussskappe, ein Abstoßen des Blasen- inhaltes oder auch von kernhaltigen Blaszellen selbst statt. Diese sind im Ektoderm das herrschende Element, ihre Anhäufung besonders im zentralen Teil der Verschlussskappe führt zur Bildung eines stellen- weise dreischichtigen Epithels. Demgegenüber tritt das Mesoderm an Mächtigkeit stark zurück, es erreicht kaum ein Drittel der Dicke des Ektoderms. Wir bemerken jedoch bereits den Beginn histologischer Ände- rungen auch am Mesoderm; an mehreren Stellen sind Blaszellen aufgetreten, deren mesodermale Abstammung wohl kaum anzuzweifeln ist. Auch die sich an die Verschlussskappe anschließenden Cystidteile sind mit Blasenräumen durchsetzt, die im Querschnitt ebenso wie die der Verschlussskappe eine länglich-ovale Form besitzen. Ihre wahre Gestalt läßt sich jedoch erst mit Hilfe von Flächenschnitten bestim- men. Diese zeigen an der Verschlussskappe ebenfalls eine rundliche bis elliptische Gestalt der Blasenräume, im Flächenschnitt durch Cystid- teile weiter oben jedoch eine verzweigte, gelappte, amöbenartige Form. Aus Flächen- und Längsschnitt läßt sich jetzt die verschiedene Gestalt dieser Gebilde leicht erkennen. Ihre normale und freiwillige Form ist die amöbenartige. An der Verschlussskappe findet jedoch eine starke Anhäufung von Zellmaterial statt, es herrscht Raummangel, und da ein Ausweichen nur nach dem Außenrand zu möglich ist, so bedingt der gegenseitige Druck die definitive Form der Blasenräume. So entsteht schließlich aus dem Ektoderm der Abb. 2 auf Tafel XIV mit seinen wirr gelagerten Blasenräumen ein mehrschichtiges Ektoderm, in dem die längste Achse der meist elliptischen Blasenräume senkrecht zur Außen- fläche steht und mit den Radien der als Halbkugel vorstellbaren Ver-

schlußkappe zusammenfallen würde, was weiterhin der Verteilung von möglichst viel Material auf möglichst engen Raum entsprechen würde. Durch die Annahme, daß die Blaszellen unter einem gewissen Druck stehen, wird ihr Auftreten erst verständlich und gewinnt, wie später gezeigt werden soll, biologische Bedeutung.

Das Mesoderm bleibt weiterhin auch nicht auf dem geschilderten, einfachen Stadium stehen. Neben fortschreitender Bildung von Blaszellen ist auch ein Anschwellen der plasmatischen Teile zu verzeichnen, welche letztere über den verwachsenen Wundrändern einen beulenartigen Vorsprung ins Cölom erzeugen. Dies führt schließlich zur Entstehung eines typischen Wundpfropfes. An seiner Bildung beteiligt sich jedoch auch in den meisten Fällen das Ektoderm, das vor allem Blaszellen dazu liefert. Diese Zellen des Ektoderm drängen aus ihrem Zellverband heraus; sie zwängen sich zwischen etwa vorhandenen Muskelfasern durch und gelangen ins Mesoderm. In den zentralen Teilen der Verschußplatte findet dies meist in größerem Maße statt, und als Endergebnis haben wir dann einen Komplex von Zellen, der in willkürlicher Mischung plasmatische und Blaszellen, ektodermale sowie mesodermale Elemente enthält. (Tafel XIV, Abb. 3 und 9, W.) Seine äußere Gestalt stellt bald einen massiven Zapfen, bald ein mehr kugeliges Gebilde dar, dessen fester Zusammenhalt durch Einfügen von Intercellularräumen sehr wechselvoll sein kann. Mitunter hebt sich das Ektoderm durch regelmäßiger angeordnete Blaszellen auch jetzt noch von der Masse des Wundpfropfes ab, besonders wenn die Einwanderung der Ektodermzellen nur an einer Stelle erfolgt ist. — Ist die Wucherungszone auf ein kleineres Stück lokalisiert und zeigt sie vor allem eine plötzliche Abnahme ihrer Stärke in proximaler Richtung, dann kommt es mitunter zur Bildung eines Köpfchens am Cystidende (Tafel XIV, Abb. 7); auch tritt mitunter eine Ringfurche auf, doch findet eine Abschnürung dieses Köpfchens nicht statt.

Mit einigen Worten möchte ich noch auf die Muskelemente zurückkommen. Sie verhalten sich verschieden, je nach der Art des Heilungsvorganges. An vielen, etwa einen Tag alten Objekten, deren Keimblätter den einschichtigen Charakter bewahrt hatten, sah ich sie bereits als kontinuierliche Streifen wieder durch die verheilten Wundränder hindurchziehen. Da eine Neubildung schwer denkbar ist, dürfte wohl ebenfalls eine einfache Verwachsung vorliegen. Durch die Bildung eines großen Wundpfropfes werden die Muskelfasern jedoch aus ihrer normalen Lage gedrängt und degenerieren anschließend. Ich vermochte sie jedenfalls in diesen und den folgenden Stadien nicht wieder aufzufinden.

Nach 4—6 Tagen hat im allgemeinen die Bildung des Wundpfropfes ihren Höhepunkt erreicht, und es treten zahlreiche Anzeichen

von Altersschwäche auf, die sich an der verminderten Färbbarkeit des Plasmas erkennen lassen. Auch die Blasenräume färben sich nur schwach und stellen schließlich ungefärbte Hohlräume dar, ein Zeichen, daß ihr Inhalt degeneriert oder resorbiert ist; die Kernsubstanz nimmt hingegen oft so viel Farbe an, daß Einzelheiten überhaupt nicht erkennbar sind, zerfällt mitunter auch in kleinere Teilstücke. Einzelne Zellelemente werden noch in die Leibeshöhle abgestoßen, der Rest wird hingegen vom Cystid resorbiert, womit der Heilungsprozeß beendet ist. Wir sehen also das Cystid zur Erreichung desselben Zweckes, nämlich der Heilung, verschiedene Wege einschlagen, deren Extreme durch mannigfache Übergänge verbunden sind. Von einer Gesetzmäßigkeit des Geschehens, wie wir es von Entwicklungsvorgängen kennen, ist hier nichts zu bemerken.

Am auffälligsten bei der Heilung ist das Auftreten oder die Anhäufung besonderer Zellen am basalen Cystidende. Wo stammt dieses Material her? Kernteilungen, seien es Mitosen oder Amitosen, habe ich niemals entdecken können, sind, nach den Forschungen und Erfahrungen an ähnlichen Vorgängen bei anderen Tieren, auch wohl kaum zu erwarten. Über die Herkunft des Zellmaterials gibt in unserem Falle eine kurze, mathematische Überlegung Aufschluß: Unmittelbar nach dem Wundverschluß ist die Verschlußplatte des Cystids um die Hälfte seines Durchmessers proximalwärts verlagert. Denken wir uns das Cystid als vollkommenen Zylinder, dessen Radius r heißen möge, so beträgt die Oberfläche des durch den Wundverschluß in Bewegung versetzten Cystidteiles $2\pi r \cdot r = 2\pi r^2$. Diese ganze Masse stellt jetzt die Verschlußplatte her und bedeckt als solche nur eine Fläche πr^2 , d. h. also gerade halb so viel als vor der Operation. Daher stehen in der Verschlußplatte auch mindestens doppelt so viel Zellen für Neubildungen zur Verfügung als im übrigen Cystid, ein Verhältnis, das durch die Art des Wundverschlusses noch zugunsten der zentralen Teile der Verschlußplatte verschoben wird.

3. Regeneration neuer Polypide. Bei *Fredericella* gelang es mir, im Anschluß an die Wundheilung Totalregeneration, d. h. Neubildung eines Polypids nachzuweisen. Schon vor dem Beginn der Regeneration trifft das Cystid je nach seiner Beschaffenheit verschiedene Vorbereitungen dazu. Denn die Ansammlung von ganz oder halb degenerierten Zellen, wie sie ein größerer Wundpfropf darstellt, kann für regenerative Vorgänge nicht förderlich sein. Zunächst wird eine möglichste Verminderung der Blasenzellen, besonders im Ektoderm, angestrebt. Sie wird erreicht durch Abstoßen einzelner Ballen, oft mit dazugehörigen Kernen, nach außen, oft lösen sich auch ganze Komplexe gesunder und degenerierter Zellen los, um sich, wenn in größerer Zahl vorhanden, wieder zu kugeligen Gebilden zusammen-

zuschließen. Meist werden sie dann durch eine neue, vom Cystid ausgeschiedene Chitinlamelle völlig isoliert. In diesen Zellhaufen befindet sich mitunter noch viel lebensfrisches Material, das sich unter Umständen ebenso verjüngt wie das regenerationsfähige Ektoderm, was man aus der gleichen Färbung erschließen kann; jedoch kommt es niemals zu regenerativen Neubildungen.

Das Mesoderm stößt seine Zellen nach innen ab, so daß es mitunter einen sehr zerfransten Eindruck erweckt, auch machen sich Lösungs- und Resorptionserscheinungen durch die Leibeshöhlenflüssigkeit bemerkbar, die eine verschwimmende Kontur des Mesoderms erzeugen, auch Selbstresorption des Wundpfropfes, die von innen ausgeht, kommt vor. In anderen Fällen, die schneller zum Ziel führen, sieht man am »Hals« des Wundpfropfes eine Ringfurche entstehen (Tafel XIV, Abb. 3, R/)¹⁾, die sich immer mehr vertieft und schließlich eine Abschnürung des Wundpfropfes zustande bringt. Dieser wird später von der Cöloflüssigkeit aufgelöst oder zerfällt in einzelne Teile, mitunter legt er sich an anderer Stelle dem Cystid an, wo seine endliche Resorption erfolgt. Im übrigen kommt es bei den Cystiden mit regenerativen Potenzen meist gar nicht erst zur Entwicklung solch umfangreicher Gebilde.

Das Bestreben des Ektoderms, das der eigentliche Träger der Regenerationskraft ist, geht dahin, sein Zellmaterial möglichst plasmareich zu gestalten und dieses Material am Außenrand des Cystids anzusammeln (Tafel XIV, Abb. 3). Doch nur in den seltensten Fällen ist dies restlos durchführbar; daher beschränkt sich das Cystid darauf, wenigstens den zentralen Teil der Verschlusskappe von Blaszellen zu befreien. Hier machen sich nun die ersten Regenerationszeichen bemerkbar. Einzelne Zellen nehmen hohe, zylindrische Gestalt an, der Kern tritt deutlich hervor, vor allem zeichnen sie sich aber durch stärkere Färbbarkeit ihren Nachbarzellen gegenüber aus. Es beginnt sich ein einschichtiges Ektoderm wieder aus dem Zellwirrwarr herauszugruppieren, dem sich auch die in Betracht kommenden Blaszellen einordnen. Dieses Embryonalwerden der Zellen geht nicht von einer einzigen aus, sondern erfaßt mehrere Zellen zugleich, die sich ein Zylinderepithel zu bilden bemühen. Mitunter wird dies zunächst durch noch vorhandene Blaszellen vereitelt, die sich trennend auch zwischen ganze Komplexe embryonal gewordener Zellen einschieben können. Diese Blaszellen werden aber nicht mehr nach außen abgestoßen, sondern nach innen gedrängt (Tafel XIV, Abb. 3), so daß sie zwischen Ektoderm und Mesoderm zu liegen kommen und die Zylinderzellen sich über ihnen zusammenschließen können. Die Blaszellen färben

¹⁾ Diese Figuren stellen der besseren Übersicht wegen am apikalen Ende der unteren Teilkolonie vor sich gehende Prozesse dar.

sich ungleichmäßig stark, woraus auf die verschiedenartige Beschaffenheit ihrer Bestandteile geschlossen werden kann.

Etwas später als im Ektoderm machen sich auch im Mesoderm Verjüngungsprozesse bemerkbar. Einzelne Zellen an der wahrscheinlichen Grenze zum Ektoderm hin heben sich zunächst nur durch stärker gefärbtes Plasma von ihrer Umgebung ab (Tafel XIV, Abb. 3, *e.M.*), nehmen aber nach und nach ebenfalls längliche Gestalt an. Blasen- und degenerierte Zellen des Mesoderms werden ins Cölom abgestoßen oder zur Seite gedrängt, so daß schließlich der Zylinderzellenschicht des Ektoderms eine ähnlich gestaltete des Mesoderms gegenübersteht (Tafel XIV, Abb. 4). Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß ja das Ektoderm seine hinderlichen Blaszellen zwischen die beiden Keimblätter gedrängt hatte, infolgedessen können die beiden Zellschichten noch nicht aneinander liegen. Diese trennenden Blaszellen erfahren jedoch eine sehr rasche Degeneration und Resorption, und in Abb. 4 (Tafel XIV) deutet nur noch ein schmaler Spalt, der dem Wachstum der Zellen in keiner Weise hinderlich ist, die ehemalige Lage dieser Zellelemente an. Während nun aber die Zylindergestalt der Mesodermzellen nur wenig das kubische Maß überschreitet, strecken sich die Ektodermzellen immer mehr in die Länge und ordnen sich im Zentrum der Regenerationsplatte zur Regenerationsknospe an, wie es Abb. 5 (Tafel XIV) zeigt. Damit ist die Anlage des Regenerats vollendet, die daran anschließenden Vorgänge dienen lediglich der Ausbildung der Form des Regenerats.

Die zur weiteren Ausgestaltung des Regenerats nun einsetzenden Prozesse beginnen mit einer Versenkung der ektodermalen Zylinderzellen in die Tiefe, wobei das Mesoderm vorangedrängt und eine beulenartige Vorwölbung in die Leibeshöhle erzeugt wird (Abb. 6, Tafel XIV). Am äußeren Rande des Ektoderms macht sich bereits eine kleine Einbuchtung bemerkbar, die erste Andeutung des späteren Einstülpungslumens. Nach stattgehabter Einstülpung ist dann ein Stadium erreicht, mit dem der Anschluß an die normale Knospung gewonnen ist.

Die Zurückführung des Lumens auf eine Einstülpung ist nicht immer möglich, da die Deutlichkeit dieses Vorganges von der Beschaffenheit des Cystids abhängt; ist dieses noch stark blasig, so üben die Blaszellen einen gewissen Druck aus, der sich auf die Bildungsmasse überträgt und dem Vorgang nun eher den Stempel einer nach innen gerichteten Zellwucherung aufdrückt. Je mehr Zellen dabei in die Bildungszone einbegriffen werden, um so dichter rücken die Blaszellen nach dem Zentrum der Verschlusplatte wieder zusammen. Schreitet dagegen ein dem normalen ähnlich gewordenes Cystid zur Regeneration, so ist der Vorgang als einfache Einstülpung der beiden Blätter stets deutlich nachweisbar.

Wie schon gesagt, bewegt sich die weitere Entwicklung der Regenerate völlig in den Bahnen normaler Knospung. Erwähnung verdient nur noch, daß die Regenerate sich als Einzelindividuen entwickeln und nicht das von Braem (1890) geschilderte Stadium der Doppelknospe durchlaufen. Im allgemeinen entsteht die erste Tochterknospe dann, wenn beim Mutterpolypid die Lophophors angelegt sind. Die Knospen entstehen dann normalerweise aus dem embryonalen Zellmaterial der Halsregion.

4. Statoblastenbildung. Nachdem wir für *Fredericella* das Vermögen der Totalregeneration festgestellt haben, sind wir zu vermuten berechtigt, daß auch die zweite Art der Knospung, die für fast alle Süßwasserbryozoen so charakteristische »innere Knospung« oder Statoblastenbildung auftreten möge. Die Tatsachen bestätigen diese Vermutung aufs beste. Die Entwicklung der Statoblasten ist bekanntlich an den Funiculus gebunden, und so müssen wir als erstes die Neubildung dieses Keimstranges betrachten. Seine Entstehung ist an keine bestimmte Stelle gebunden, er kann sowohl unmittelbar an den verwachsenen Wundrändern als auch in einiger Entfernung davon an beliebiger Stelle der Kolonialwand entstehen (Abb. 7, Tafel XIV, F). Er stellt sich bei *Fredericella* (Abb. 8, Tafel XIV) als ein Zäpfchen von wechselnder Länge dar, dessen freies Ende von der Wundstelle abgekehrt ist, ebenso bei *Plumatella*, wo er indessen eine ansehnlichere Länge erreicht und mit seinem blinden Ende sekundär mit einer anderen Stelle der Leibeswand verwachsen kann. Irgendwelche Beziehungen zu den vorhandenen Polypiden existieren nicht. Anatomisch stellt der Funiculus einen Strang dar, in dem besonders auf jüngeren Stadien ein zentraler Teil von einem peripheren unterschieden werden kann. Noch jüngere Bildungen wurden leider nicht gefunden. Auch die Verfolgung der beteiligten Zellschichten in das Cystid hinein war wegen den in letzterem reichlich vorhandenen degenerierenden und metamorphisierten Zellen nicht möglich. Die weiteren Entwicklungsstadien stimmen mit den von Braem (1890) und Kraepelin (1892) davon entworfenen Bildern überein; es differenziert sich auch hier das Material in cystogene und Dotterbildungszellen (Abb. 8, Tafel XIV, Cz und Db) und führt zur Entstehung eines normalen Statoblasten.

Will man nun nicht die Abstammung der Statoblasten von beiden Keimblättern und damit seinen Charakter als »Knospe« überhaupt ableugnen, so dürfte in unserem Falle die Herkunft der cystogenen Zellen einwandfrei feststehen. Während Kraepelins Auffassung (1892), wonach die Einwanderung von Zellen ektodermaler Abstammung in den Funiculus »vom tiefsten Punkte der Gastraleinstülpung« aus stattfindet, hier technisch unmöglich ist, muß Braems Ansicht, die cystogenen Zellen entstammen der Cystidwandung, als bewiesen gelten,

und ihrer Übertragung auf das normale Geschehen steht nichts im Wege.

Die Charakteristika der Statoblastenbildung bei den verschiedenen Arten treten auch bei den regenerativen Bildungen deutlich hervor. Bei *Fredericella* finden wir stets nur einen Statoblasten am Funiculus (Abb. 7 u. 8, Tafel XIV), während es bei *Plumatella* deren mehrere sind.

5. Bildung von Geschlechtsprodukten. Neben diesen beiden Arten ungeschlechtlicher Fortpflanzung bewirkt der operative Eingriff in das Cystid auch die Entwicklung von Geschlechtsprodukten. Zunächst entstehen Eier, die bei allen untersuchten Arten anzutreffen waren. Die jüngsten, gefundenen Stadien zeichneten sich bereits durch Dotterreichtum sowie den Besitz eines Keimbläschens aus. Das Auftreten von Eiern geschieht vollständig diffus und ist an keine andere Gesetzmäßigkeit gebunden als die, daß sie stets aus dem mesodermalen Blatt ihren Ursprung nehmen. Wir sehen sie bei einfacher Wundheilung in der Nähe der Wundränder, bei größerem Wundpfropf auch mitten in dessen Gewebe entstehen. Aber auch proximal davon können sie an beliebiger Stelle der Cystidwandung auftreten. Bei *Fredericella* entstehen sie öfters einzeln am Cystid, aber auch einzeln oder zu mehreren innerhalb des Wundpfropfes, während sich bei *Plumatella* sehr oft mehrere zusammen am Cystid als traubenartige Ovarien entwickeln. Sie bleiben jedoch nicht an ihrer Bildungsstätte liegen, sondern lösen sich vom Mesoderm los, um von der Cöomflüssigkeit fortgeführt zu werden. Vor der Ablösung werden sie noch mit einem Follikelepithel umgeben, das die am Cystid wie die innerhalb des Wundpfropfes entstehenden Eier in gleicher Weise enthalten.

Außer den Eiern treffen wir weiterhin auch männliche Geschlechtsprodukte an, doch findet ihre Bildung seltener als die der weiblichen statt. Sie entstehen ferner niemals mehr im Gewebe des Wundpfropfes, sondern stets proximal am Mesoderm eines normalen oder fast normalen Cystids. Die jüngsten Stadien, die Spermatogonien, stellen sich als ballenförmiges Gebilde dar, das in distaler Richtung weiterwächst und in derselben Reihenfolge auch die Geschlechtszellen zur Reife bringt. Die ursprünglich mit dem Mesoderm verwachsene Anlage löst sich während der Reifung allmählich von ihrer Unterlage ab, bis auf das distale Ende, das dauernd mit der Leibeswand in Verbindung bleibt (Abb. 7, Tafel XIV). Die bei dieser Hodenbildung beteiligten somatischen Elemente nehmen faserige Gestalt an, so daß uns nun nichts mehr hindert, auch dieses Gebilde als Funiculus anzusprechen.

Erwähnen möchte ich nun noch einen Fall, der mir nur ein einziges Mal begegnet und in Abb. 7 auf Tafel XIV dargestellt ist. Wir sehen hier einen regenerierten Funiculus mit Spermatozoen, an dessen Ende sich

ein Statoblast befindet, der seinerseits wieder mit der Leibeswand verbunden ist. Über die Entstehungsgeschichte dieses Gebildes lassen sich nur Vermutungen äußern. Nach meiner Ansicht liegt die Sache so, daß Statoblasten- und Spermatozoenfuniculus jeder für sich entstanden sind und ihre Verwachsung erst eine sekundäre Erscheinung ist.

B. Biologischer Teil.

Die biologischen Verhältnisse, die bei der Zerlegung von Bryozoenstöckchen in Teilkolonien zu beobachten waren, bewogen mich, an die Spitze dieser Arbeit das Wort »Regulation« zu setzen, um damit möglichst allen auftretenden Erscheinungen gerecht zu werden. »Regulation ist ein am lebenden Organismus geschehender Vorgang . . ., durch welchen . . . eine irgendwie gesetzte Störung seines vorher bestandenen, normalen Zustandes ganz oder teilweise, direkt oder indirekt kompensiert und so der normale Zustand oder wenigstens eine Annäherung an ihn wieder herbeigeführt wird« (Driesch 1901).

1. Wundreiz. Es galt zunächst festzustellen, inwieweit die Einzelindividuen, d. h. die Polypide, durch die am Cystid entstandene Wunde in ihren Lebensäußerungen beeinflußt würden. Da das Durchschneiden des Cystids ohne Betäubung der Kolonie vorgenommen wurde, war dies sehr gut möglich. Die Wirkung dieser Operation erscheint auf den ersten Blick gering; beim Schneiden ziehen sich die Polypide allerdings zurück, erscheinen aber in kürzester Frist, nach etwa 20--30 Sekunden, bereits wieder ausgestreckt. Auch dieses Zurückziehen wird nicht durch einen von der Wunde ausgehenden Reiz verursacht, sondern durch die beim Durchschneiden entstehende Erschütterung der Kolonie. Verschiedentlich gelang es mir, diesen Nachteil zu vermeiden, und dann blieben selbst die sehr empfindlichen Polypide von *Fredericella* während der Operation vollkommen ausgestreckt. Eine unmittelbare, sofortige Weiterleitung des Wundreizes findet also nicht statt, was bei der mangelhaften Innervierung des Cystids weiter nicht wundernehmen darf. Für die nächsten Stunden oder sogar Tage hat die Verletzung allerdings eine starke Depression im Gefolge, die sich darin äußert, daß die Polypide oder wenigstens die der Wunde zunächst gelegenen mehr oder weniger lange eingezogen bleiben. Diese Erscheinungen werden ohne weiteres verständlich, wenn man bedenkt, daß sich der Wundreiz nur langsam von Zelle zu Zelle fortpflanzt; als sichtbares Zeichen dieser Reizleitung können wir das schon besprochene, in proximaler Richtung fortschreitende Auftreten der Blaszellen auffassen, die bereits als bewegungshemmend erkannt wurden.

2. Knospung der Teilkolonien. Die strenge Regelmäßigkeit in der Knospenfolge der Bryozoen veranlaßte Braem (1890) zur Auf-

stellung von Knospungsgesetzen. Ich versuchte nun festzustellen, ob deren Geltungsbereich sich auch auf Teilkolonien erstreckt, und führte dies für *Fredericella* genauer durch. Zu diesem Zwecke schnitt ich die Spitze einer kräftigen Kolonie ab, derart, daß ich eine apikale Teilkolonie von 4 Polypiden erhielt, deren Beziehung zueinander

durch die Formel $\overline{AB_1BC}$ zum Ausdruck kommt¹⁾. Nach dreiwöchentlichem Wachstum wurde die Kolonie wieder untersucht und hatte nun die in Textabb. 4 dargestellte Gestalt angenommen. Es sind

Abb. 4. Apikale Teilkolonie von *Fredericella*. 21 Tage nach d. Op. Beginn der Degeneration²⁾.

bereits Degenerationserscheinungen aufgetreten, die jedoch das Ergebnis nicht mehr zu stören vermögen. Die in dieser und in den folgenden Abbildungen schraffierten Teile stellen den Zuwachs seit der Operation dar; es haben demnach alle Polypide fortgefahren zu knospen, mit Ausnahme des ältesten A. Die Knospungsgeschwindigkeit der übrigen 3 ist genau ihrem Alter nach gestaffelt, und zwar hat

das jüngste Polypid C 3 Generationen,

das zweitjüngste Polypid B₁ 2 Generationen.

das zweitälteste Polypid B 1 Generation erzeugt.

Wir sehen also, daß durch die Operation weder das Knospungsvermögen der Hauptpolypide (B, C), noch das der Nebenpolypide (B₁) unterbrochen wird; die neu entstandenen Polypide selbst sind teils als Haupt- (bei C und B₁), teils als Zwischenknospen (bei B) aufgetreten. Die neuen Polypide vermehren sich jedoch nun nicht mehr

Die neuen Polypide vermehren sich jedoch nun nicht mehr

¹⁾ In der Braem'schen Knospungsformel (1890) bezeichnet man das erste, älteste Polypid mit A, die jeweils erste Knospe der nächsten Polypide mit den laufenden Buchstaben des Alphabets B, C, D usw. Die zweite Knospe (Zwischenknospe) eines Polypids erhält dieselbe Bezeichnung wie die erste, jedoch mit dem Index 1, also B₁, C₁ usw. Entsprechend ihres Bildungsortes steht sie auch in der Formel stets zwischen der nächstälteren Knospe und der Mutter. Bögen über den Buchstaben bezeichnen das Abstammungsverhältnis. Die Polypide $\overline{AB_1BCD}$ usw. bilden den Hauptzweig.

²⁾ Zwei parallele Striche neben der Kolonie geben die Stellen an, an denen Chitintröhre und Cystid durchgeschnitten worden sind. Vergröß. d. Kol. 9×.

nach dem bisherigen Typus, sondern erzeugen nur je eine Tochterknospe, so daß die Knospungsformel $\overline{A B C D}$ gilt. Bei allen diesen Versuchen wirken jedoch neben der Isolierung auch noch Veränderungen des Milieus und vor allem der Ernährungsweise mit, und ihr Einfluß ist nicht zu gering zu veranschlagen. Leider besitze ich keine Versuchsreihen, um die Wirkung dieser verschiedenen Faktoren getrennt voneinander bestimmen zu können. Man dürfte jedoch kaum fehlgehen, wenn man eine regulative Wirkung des Wundreizes nach 8 Tagen als beendet ansehen würde, zumal da alle im anatomischen Teile erwähnten Neubildungen innerhalb dieser Zeit aufgetreten sind. Eine Beeinflussung des Knospungsgesetzes durch den Wundreiz findet demnach nicht statt. Die Unterdrückung der Zwischenknospen, die wir beim weiteren Wachstum der Kolonie bemerken, ist demnach als unter dem Einfluß widriger Verhältnisse entstanden anzusehen. Denn auch Durchlüftung der Behältnisse und Fütterung vermögen nicht die Verhältnisse des fließenden Wassers zu ersetzen.

Dieselben Umstände sind auch bei der Beurteilung der nächsten Kolonie zu berücksichtigen. Sie (Textabb. 5) besaß vor der Operation die Knospungs-

formel $\overline{A B_2 B_1 (B)}$, wobei (B) durch drei ausgebildete Polypide vertreten war. Es wurde nun der die zur Weiterleitung der Kolonie berufenen Polypide tragende Zweig (B) etwas über seinem Ursprung abgeschnitten und die basale Teilkolonie während 25 Tagen sich selbst überlassen. Während nun B_2 nur an Größe zugenommen hat, ist der zu B_1 gehörige Zweig um drei neue Polypide vermehrt worden, deren Wachstum ebenfalls unter Unterdrückung der Zwischenknospen stattgefunden hat. Wir stellen hieraus fest, daß beim Fehlen des Hauptpolypids nicht das jüngste Polypid der Kolonie (B_2), sondern die dem Hauptpolypid im Alter folgende Zwischenknospe, bzw. ihre Nachkommen, die Weiterleitung des Stammes übernimmt. Damit überträgt sich auf das Zwischenpolypid zugleich auch die Fähigkeit schnelleren Wachstums; denn auch bei der Zwischenknospe der

Abb. 5. Apikale Teilkolonie von *Fredericella*, 25 Tage nach d. Op.

Textabb. 5 waren, wie bei C der Textabb. 4, zur Ausgestaltung eines Polypids etwa 7 Tage nötig.

3. Regulationen ohne Restitution. Die beiden besprochenen Kolonien zeigten Abweichungen vom normalen Zustande, die nicht mehr als durch die Operation verursachte anzusehen sind. Um den Einfluß der Operation selbst festzustellen, müssen wir uns die Kolonien bald nach der Isolierung zur Betrachtung heranziehen. Eine Kontraktion des Cystids in der Längsrichtung hatte ich bereits im anatomischen Teile erwähnt. Erfolgt der Schnitt dicht unterhalb eines Polypids, so vermag das sich kontrahierende Cystid den Darmblindsack des Polypids völlig nach oben zu schieben, so daß das Ende des Blindsackes in die Nähe des Afters zu liegen kommt. — Mitunter findet auch im Anschluß an die Verletzung eine Streckung des Cystids statt, die am 2. oder 3. Tage zum Herausquellen des Cystids aus der Röhrenöffnung führen kann, so daß es als kleines, hyalines Häubchen die Schnittfläche der Chitinröhre überragt. Dieser Zustand hält nie über den 4. Tag hinaus stand, es erfolgt stets baldiger Rückzug in den Schutz der Chitinröhre. Das Vorquellen des Cystids kommt sowohl an apikalen als auch basalen Schnittflächen vor.

Bei Schnitten durch ältere Cystidteile finden wir im Anschluß an die Wundheilung stets mehr oder weniger starken Rückzug ins Innere der Chitinröhre. An schwächlichen Kolonien zerfällt das Cystid weiterhin spontan in einzelne Teile, die nur durch die Chitinröhre zusammengehalten werden. Größere und kräftigere Kolonien lassen hingegen eine gewisse Regelmäßigkeit erkennen, zu deren Erläuterung die Vorgänge an den basalen Enden apikaler Teilkolonien dienen sollen. Es zeigte sich, daß neben der Größe der Kolonie die Lage der Schnittfläche eine Rolle spielt. Zur näheren Erforschung der in Frage kommenden Faktoren wurden folgende Versuchsreihen angesetzt:

1. kleine Koloniestücke (kleiner als $\frac{1}{2}$ cm) wurden
 - a) dicht unterhalb einer Verzweigung abgeschnitten,
 - b) wurden unter Erhaltung eines längeren blindsackartigen Endes operiert.
2. Große Koloniestücke (etwa 1 cm groß)
 - a) und b) wie unter 1.

Die Ergebnisse der Reihe 1a sind folgende: 2 Tage nach der Operation ist das Cystid nur wenig, etwa 1 Cystiddurchmesser, zurückgewichen, derselbe Zustand begegnet uns auch noch nach 8 Tagen. Vergleichen wir mit dem Gesagten Abb. 10, durch die Fall 2a repräsentiert wird (5 Tage n. d. Op.), so finden wir im wesentlichen dasselbe: sehr geringer Rückzug; das Cystid ist überall in kontinuierlichem Zusammenhang. Anatomisch betrachtet ist das Cystidende

wohl verdickt, doch unterbleibt die Bildung eines eigentlichen Wundpfropfes, die Heilung geht rasch von statten.

Weniger Übereinstimmung herrscht bei Kolonien, deren basales Ende in einen längeren Blindsack ausläuft. Bei der Kolonie in Textabb. 6 beträgt das Maß des Rückzuges nach 8 Tagen etwa 2 Cystiddurchmesser, das ist noch nicht die Hälfte des etwa 5 Durchmesser langen Blindsackes. Neben Längskontraktion findet jedoch auch noch eine solche quer dazu statt, die ein Abheben des Cystids von der Chitinwand zur Folge hat. Betrachten wir nun die basalen Enden größerer Kolonien, so finden wir 3 Tage n. d. Op. etwa die Hälfte des Chitinhöhrendes vom Cystid frei, das ist sowohl relativ als auch absolut mehr als in dem über doppelt so alten Exemplar der Textabb. 6. Noch deutlicher kommt dies in Kolonien mit noch längerem Cystidblindsack zum Ausdruck: in einer Kolonie mit 12 Cystiddurchmesser langem, blinden Ende war 3 Tage nach d. Op. nur noch eine Strecke von 3 Durchmessern von Cystid erfüllt. Es nimmt also die Resorptionsgeschwindigkeit blinder Cystidenden mit der Größe der Kolonie und mit der Länge des zu resorbierenden Endes zu; dies gilt nicht nur für die absolute, sondern auch für die relative Geschwindigkeit. An der nächsten Verzweigungsstelle kommt unter normalen Ernährungsverhältnissen der Rückzug zum Stillstand.

Abb. 6. Zweigspitze von *Fredericella*. 8 Tage nach d. Op.

In ähnlicher Weise reagieren auch die anderen Bryozoen auf die Zerlegung in Teilkolonien. Am widerstandsfähigsten zeigt sich *Plumatella fruticosa*, besonders ihre freien Zweigspitzen. Hier findet die Resorption des Cystids nur in geringem Umfange statt, oft begegnet man Teilkolonien, bei denen überhaupt kein Rückzug des Cystids zu erkennen ist. Die Verschlußkappe liegt dann innerhalb der Chitinhöhre dicht hinter der Öffnung.

Abweichend davon verhält sich *Pl. fung.*, bei der aus der massigen Kolonie kleine, scheibenförmige Stücke herausgeschnitten wurden; auch diese zeigten noch volle Lebenskraft, obwohl ja dieser Eingriff in ihre Organisation viel schwerer sein muß als bei den beiden anderen Formen. In ihrem Verhalten gleichen sie den Fredericellen. Die blinden Cystidenden werden auch hier so weit resorbiert, bis das Cystid U-förmig die beiden untersten Zweige verbindet, womit auch hier der Rückzug zum Stillstand gelangt (Textabb. 7).

Auch die von mir gefundene neue Form von *Lophopus* wurde zerschnitten und auf ihr Regulationsvermögen geprüft. Abgeschnittene Loben schließen auch hier ihre Wunden sehr schnell und kontrahieren sich anschließend, ein Vorgang, der an der zurückbleibenden Schleimschicht noch deutlich zu verfolgen ist. Weiterhin finden aber noch ganz charakteristische Regulationen statt, die eine günstigere Verteilung der Polypide herbeizuführen bestimmt sind. Ihre Lage am Außenrand der Loben ist für sie nur vorteilhaft im Verband der Gesamtkolonie, nicht aber an abgetrennten Loben. Hier beschränkt dann die Anhäufung der Polypide an einer Stelle den zur Nahrungsentnahme zur Verfügung stehenden Raum beträchtlich, infolgedessen sehen wir die isolierten, ursprünglich handschuhförmig gestalteten Komplexe sich derart kontrahieren und abrunden, daß eine kreisförmige Teilkolonie, bei der die Polypide nach allen Seiten gerichtet sind, entsteht, welcher

Abb. 7. Verzweigungsstelle von *Plumarella unguis* mit resorbiertem, blinden Cystidende und sonderbarer, sekundärer Kutikula.

Abb. 8. Abgeschnittener Lobus von *Lophopus spec.*, 8 Tage nach d. Op.

Vorgang meist nach Verlauf von 8 Tagen in mehr oder weniger großer Vollkommenheit abgeschlossen ist (Textabb. 8).

Wie verhält sich nun weiterhin der Organismus der Bryozoen, wenn wir ihm größeren Substanzverlust beibringen? In Textabb. 9 wird eine derartig verletzte Kolonie 5 Tage n. d. Op. vorgeführt, eine Kolonie, der bei beträchtlicher Größe nur einige wenige Polypide gelassen wurden. Auf den ersten Blick sehen wir, daß die Kolonie als Ganzes den Eingriff in ihren Materialbestand, vor allem den Verlust an ernährenden Einzelindividuen, nicht zu überwinden vermochte; daher Zerfall in vier nur durch die Chitinröhre noch verbundene Teilcystide noch bevor die Resorption des blinden, basalen Cystidendes vollzogen war. Ferner ist das älteste Polypid A zugunsten seiner jüngsten Zwischenknospe resorbiert. Am interessantesten erweist sich jedoch der apikale Kolonieteil. Zu unseren früheren Befunden fügen wir noch den hinzu, daß von gleichlangen Cystidenden das ältere zuerst resorbiert wird.

Denn während die Chitinröhre bei x, dem älteren Zweig, schon völlig ohne Cystid ist, markiert bei dem mit x x bezeichneten Zweigstück noch eine kleine Vorwölbung am Cystid den Schlußakt des Resorptionsvorganges. Das apikale Teilcystid ist nicht nur das größte der entstandenen, sondern wahrscheinlich auch das einzig überlebende; an seinem jüngsten Polypid ist außerdem eine neue Knospe aufgetreten, woraus wir ersehen, daß selbst größter Substanzverlust die Lebensfähigkeit der Kolonien und ihr Knospungsvermögen nicht zu unterbinden vermag. Das Material zur Knospenbildung wird herbeigeschafft durch »Einschmelzen« überflüssiger Cystidteile, wie Kraepelin (1887) den Vorgang treffend benannte.

Mit diesen Feststellungen haben wir eine vollkommene Parallele zu den Erscheinungen der Degeneration gefunden. Der Zerfall in Teilcystide ist eine bei allen untersuchten Bryozoen vorhandene Fähigkeit zur Überwindung ungünstiger Zeiten, auch bei *Lophopus cristallinus* treffen wir ihn an. Ganz allgemeine Geltung gewinnen demnach Braems Worte (1908) betreffs Einschmelzen: es »tritt überall da ein, wo der Zufluß von außen den inneren Bedarf nicht mehr zu decken vermag«. Im übrigen kann ich den durch Kraepelin und Braem bereits bekannten Tatsachen nicht viel Neues mehr hinzufügen. Die Reihenfolge, in der die Organe des Polypids der Degeneration anheimfallen, ist für alle untersuchten Arten die gleiche und deckt sich mit den Braemschen Befunden (Muskeln, Tentakeln, Magen, Enddarm). Die vollkommene Resorption der Polypide findet nicht immer am Ort ihrer Entstehung statt. Bei *Pl. fung.* fand ich frei im Cölom schwebend öfters Komplexe degenerierter Zellen, bei denen nur noch das Vorhandensein des Enddarmes ihren Charakter als Degenerationsprodukte von Polypiden erkennen ließ.

Wir finden also das Einschmelzen von Cystidteilen und Polypiden bei den Bryozoen als Regulationserscheinung bei Eintritt irgendwelcher Lebensschwierigkeiten weit verbreitet, wobei das Wohl und der Fortbestand der Kolonie dem der einzelnen Individuen vorangeht. Im

Abb. 9. Stark verletzte Teilkolonie von *Fredericella* mit in Teilstücke zerfallenen Cystid, 5 Tage nach d. Op.

Rouxschen Sinne kann man diese Vorgänge sehr wohl auffassen als »Kampf der Teile im Organismus«, der ständig zwischen allen Formbestandteilen des Einzelorganismus stattfindet und in unserem speziellen Falle die »Dauerfähigkeit« der Kolonie als Ganzes zweifellos fördert.

4. Septen, Blasenzen. Ein Schutzmittel gegen mechanische Insulte besitzen die meisten Moostierchen in ihrem Chitinskelett. Diese Formen zeichnen sich weiterhin durch die Fähigkeit aus, etwa gesetzte Verletzungen der Röhren durch Neuausscheidung von Chitin zu schließen. Dies findet an apikalen und basalen Schnittflächen statt, ihre Bildung wurde bereits von Braem (1908) bemerkt und als »sekundäre Kutikula« bezeichnet. Diese besitzt keine zentrale Öffnung mehr und zeigt teils Scheiben-, teils Haubenform, tritt aber auch in unbestimmter Form, oft mehrmals hintereinander, vor allem bei *Pl. fung.* auf (Textabb. 7), wo ihre Gestalt die ehemalige Form und Ausdehnung des Cystids erkennen läßt. Diese Kutikula wird im allgemeinen gegen Ende des 1. Wundtages angelegt und schließt das Cystidende von der Berührung mit dem Wasser ab; ihre Ausscheidung findet auch statt, wenn später an diesen Enden Regenerationen stattfinden sollen; doch kann sie in letzterem Falle auch fehlen, während ihr Auftreten am zurückweichenden Cystid bei Kolonien mit längerem Cystidblind-sack Regel ist.

Als weiteres Schutzmittel möchte ich ferner noch die Blasenzen anführen. Über ihre Bedeutung bei *Lophopus* und *Cristatella*, die beide keinen Chitinpanzer besitzen, sind schon viele Vermutungen geäußert worden. Man wies ihnen teils sekretorische Funktion zu, teils biologische, indem ihr Lichtbrechungsvermögen die Sichtbarkeit der Kolonie vermindern sollte. Aus meinen Versuchen geht jedoch hervor, daß sie in hohem Maße zur Erhöhung der Festigkeit des Gewebes dienen. Dafür spricht einmal der Umstand, daß sie unter einem gewissen Druck stehen, wie wir aus ihrer verschiedenen Gestalt am Cystid erschließen konnten, ein Druck, den man etwa mit dem osmotischen Druck bei Pflanzen vergleichen könnte; vor allem fällt aber ins Gewicht, daß diese Zellen normal bei den durch kein Chitin geschützten Formen auftreten, bei den in Chitinröhren lebenden Formen erscheinen sie jedoch in größerer Anzahl nur an den Stellen, die des schützenden Chitins entbehren.

5. Totalregeneration. Die Vorgänge, die wir bisher kennen gelernt haben, tragen alle destruktiven Charakter, können jedoch durch das Auftreten regenerativer Kräfte unterdrückt, oder, falls schon eingeleitet, wieder abgebrochen werden. Ersteres ist der Fall, wenn bald nach der Operation die Regeneration eintritt, letzteres, wenn bereits Cystidresorption oder Wundpfropfbildung stattgefunden hat.

Über die Faktoren, die das Ausbleiben oder Auftreten der Regeneration regeln, ist nur schwer Klarheit zu gewinnen, da ohne Zweifel Konstitution und andere innere Ursachen eine große Rolle spielen; denn von zwei unter gleichen Bedingungen operierten und gehaltenen Kolonien regenerierte die eine, die andere resorbierte das Cystidende. Doch decken die Versuchsergebnisse immerhin mancherlei Beziehungen auf, die zwar nicht den Wert von Naturgesetzen, aber doch die Gültigkeit allgemeiner Regeln beanspruchen dürfen.

Regeneration ist nur eine Regulationsart, die »auch« eintreten kann und bisher nur bei *Fredericella* beobachtet wurde. Greifen wir gleich den günstigsten Fall heraus und schneiden wir einer kräftigen Kolonie die Spitze ab, so daß z. B. die beiden jüngsten Polypide entfernt werden. Dann wird unter günstigen Verhältnissen von drei Kolonien mindestens eine zur Regeneration schreiten, die etwa im Laufe des 2. Tages n. d. Op. einsetzt. Sie beginnt um so später und tritt um so seltener auf, je weiter wir die Schnittführung basalwärts verlegen. Entfernte ich am Hauptzweig etwa die 5 bis 6 jüngsten Generationen der Hauptpolypide, so konnte ich mit Sicherheit voraussagen, daß keine Regeneration erfolgt. Da in derselben Richtung auch das Alter der Gewebesteile zunimmt, so konstatieren wir zunächst eine

Abb. 10. Zweigstück von *Fredericella*, 5 Tage n. d. Op.

Abhängigkeit der Regeneration vom Alter. Von dieser verzögernden Wirkung des Alters auf das Einsetzen der regenerativen Kräfte möge Textabb. 10 eine Vorstellung geben. Der Hauptzweig, der eine größere Anzahl Polypide (4 Generationen) trug, wurde unterhalb des Polypides C durchgeschnitten. Es machte sich zunächst eine Regulation durch Resorption bemerkbar, die 4 Tage andauerte; eine Untersuchung des

blinden Endes am 5. Tage auf Schnittserien zeigt, daß ein Wundpfropf von mittlerer Größe gebildet wurde, ferner hat im Ektoderm das Embryonalwerden von Zellen bereits begonnen, womit natürlich der Resorptionsvorgang sein Ende erreicht hat. Kurz vor Vollendung des Polypids beginnt eine Streckung des Cystids, wodurch das Regenerat ins umgebende Wasser gelangt. Die Kolonie der Abb. 10 weist demnach gegenüber dem Fall, in dem nur 2 Polypide entfernt wurden, eine Verzögerung des Regenerationsbeginnes um 3 Tage auf.

Abb. 11. Teilkolonie von *Fredericolia* mit zwei apikalen Regenerationsstellen, 5 Tage nach d. Op.

Bei den bisherigen Besprechungen wurde zunächst unberücksichtigt gelassen, daß jede Kolonie mehrere, ungleichwertige Spitzen besitzt. Über ihr gegenseitiges Verhältnis zum Regenerationsvermögen sollen einige Kolonien Aufschluß geben, die mehrere apikale Wundflächen aufweisen. In der Kolonie Textabb. 10 ist außer einem beträchtlichen Teile des Hauptzweiges auch das jüngste Polypid eines Nebenzweiges zur gleichen Zeit entfernt worden. Schnittserien zeigen uns, daß hier das entstandene Regenerat bereits das Stadium der Lophophorausbildung erreicht hat. Die Geschwindigkeit, mit der die Regeneration hier und am Zweig C einsetzt, erweist sich also wiederum als abhängig vom Alter.

Wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit solchen Wundflächen zu, bei denen der Altersunterschied der Gewebe weniger krasse Gegensätze zeigt. Eine entsprechend operierte Kolonie ist in Textabb. 11 abgebildet. Die Altersverhältnisse liegen noch immer zugunsten des Nebenzweiges II, von dem nur ein Polypid entnommen ist, während der Hauptast I deren zwei verloren hat. An beiden Wundflächen zeigten sich regenerative Potenzen; prüfen wir nun jedoch mittels Schnittserien das nach 5 Tagen erreichte Stadium der Regenerate genauer, so stimmen die Befunde mit dem, was wir bisher erfahren haben, nicht mehr überein; im Zweig II ist die Anlage des Regenerats vollendet, in Zweig I hat dagegen schon die Einstülpung der beiden Blätter stattgefunden.

Hier versagt demnach die Erklärung der Erscheinungen mittels Altersunterschieden. Ziehen wir zur Prüfung dieser Frage noch eine weitere Kolonie heran (Textabb. 12). Das Alter der etwas tiefer gelegenen Cystidquerschnitte ist hier etwa gleich; als die Spitzen am 8. Tage mittels Schnittserien untersucht wurden, zeigte sich außer der schon makroskopisch wahrnehmbaren Ausbildung neuer Knospen das Regenerat am Hauptast I mit fertiger Darmanlage, am Nebenzweig II dagegen konnte man außer der stattgehabten Cystidresorption erst ein embryonal gewordenen Ektoderm feststellen. Diese Kolonie lehrt demnach dasselbe wie die vorhergehende: die regenerativen Potenzen sind ungleich innerhalb der Kolonie verteilt. Bei Anwesenheit von mehreren gleichalterigen Cystidquerschnitten tritt an dem des Hauptzweiges zuerst Regeneration ein, erst später, wahrscheinlich nur wenn die vorhandenen Baustoffe genügen, auch an den Neben- oder Zwischenzweigen. Die Geschwindigkeit des Regenerationseinsatzes bildet also eine Parallele zur normalen Verteilung der Knospungsgeschwindigkeit.

Weiterhin können wir auch hier wieder die schon erwähnte Tatsache aufs neue bestätigt finden, daß ein ursächlicher Zusammenhang zwischen Knospung und Regeneration nicht besteht, beide Prozesse laufen unabhängig voneinander nebeneinander her.

6. Heteromorphosen. Nachdem wir das Vorhandensein regenerativer Potenzen an den apikalen Enden durchschnittener Zweige festgestellt haben, müssen wir auch das Geschehen an den basalen Enden apikaler Teilkolonien verfolgen. Die Versuche ergaben, daß auch von diesen Wundflächen aus regenerative Kräfte zur Betätigung gelangen können.

Die Entwicklungsvorgänge sind an der basalen Fläche die gleichen wie an der apikalen; die theoretische Bewertung der Neubildungen läßt uns beide scharf auseinander halten. An der Spitze der Kolonie kommt es zu einem vollwertigen Ersatz des Verlorenen, wenn auch nicht gleich, so doch im weiteren Verlauf der Entwicklung und Knospung. Wir haben also »echte Regeneration«¹⁾ vor uns. Anders die basalen Neubildungen. Sie stellen wohl anatomisch und morphologisch

Abb. 12. Teilkolonie mit zwei apikalen Regenerationsstellen, 8 Tage nach d. Op.

¹⁾ »Wir stellen es als eigentliches Kriterium der echten Regeneration hin, daß sie von dem Ort, an dem die Entnahme statthatte, ausgehe und zu einer das Fehlende in seiner eigensten Spezifität ersetzenden Bildung führe« (Driesch 1901).

ein gewöhnliches Polypid dar, doch ist ihr Verhältnis zur Gesamtkolonie durchaus verändert; sie stellen nicht das Verlorene, also den basalen Kolonieteil, wieder her, sondern sind etwas an dieser Stelle Neues. Wir müssen den basalen Neubildungen daher den Namen »Heteromorphosen« zuerkennen.

Heteromorphosen sind etwas seltener als echte Regenerate. Theoretisch müßte ja die Regenerationskraft an den durch denselben Schnitt entstandenen apikalen und basalen Wundflächen die gleiche sein. Wie bemerkt, entspricht dies jedoch nicht immer den Tatsachen. Vergleichende Beobachtungen ergaben, daß mitunter von der apikalen Fläche eines Schnittes Regeneration ausging, von der dazugehörigen basalen Fläche desselben Schnittes jedoch nicht; besonders an älteren Cystidquerschnitten konnte man dies beobachten. Daraus würde hervorgehen, daß die in basaler Richtung wirkenden Regenerationskräfte schneller abnehmen als wie die apikal gerichteten. Als Erklärung könnte man heranziehen, daß die zur Heteromorphosenbildung nötige Umstellung der Polarität mit zunehmendem Alter der Gewebsteile größere Schwierigkeiten machen wird als eine einfache Betätigung regenerativer Kräfte im bisherigen Wachstumssinne.

Das Alter des Cystidquerschnittes ist jedoch nicht der allein maßgebende Faktor. So bildeten z. B. abgeschnittene Zweigspitzen mit nur einem Polypid keine Heteromorphose, während an der dazugehörigen apikalen Wundfläche alsbald Regeneration einsetzte. Koloniespitzen mit 2 Polypiden bildeten hingegen öfters Heteromorphosen aus; in einem Falle, in dem Regeneration eingetreten war, zeigte es sich sogar, daß das basale Polypid die beiden anderen überlebt hatte, so daß die Kolonie nun entgegen ihrer ursprünglichen Richtung weiterwuchs. Der Grund für das Ausbleiben der basalen Regeneration in dem oben genannten Falle dürfte darin zu suchen sein, daß für solch kleine Spitzenteilkolonie die Isolierung eine größere Schädigung darstellt und demgemäß schwerer ertragen wird als von größeren Teilkolonien. Weiterhin hat die kleinere Kolonie viel weniger Reservestoffe bzw. Einschmelzmaterial zur Verfügung als wie ein größeres Teilstück, und im Zweifelsfalle wird eben das vorhandene Material zunächst zur Aufrechterhaltung des normalen Geschehens, nämlich der Knospung, verwandt. Ich wüßte sonst keinen Grund anzugeben, warum an einer Schnittfläche mit so jugendlichem Gewebe die Regeneration ausbleiben sollte.

Neben den genannten Ursachen spielt auch das Alter der Kolonie selbst eine wichtige Rolle. Der günstigste Zeitpunkt zur Erzeugung von Heteromorphosen waren die Monate Mai und Juni. Schnitt ich z. B. von Maikolonien, deren Länge etwa $\frac{1}{2}$ cm betrug, ein Stück von der Basis ihres Cystids ab, so war viel häufiger Regeneration einge-

treten, als wenn ich im August eine gleichgroße apikale Teilkolonie aus einer größeren Kolonie hergestellt hatte. (Beide Schnittflächen waren also gleichweit von der Koloniespitze entfernt.) Jüngere Kolonien besitzen also ein stärkeres Vermögen zur Heteromorphosenbildung oder, mit anderen Worten, bei jüngeren Kolonien ist eine Umkehr der Polarität leichter und eher möglich als bei alten. Ja bei sehr jungen Kolonien scheint sogar bisweilen ein Überwiegen der basal gerichteten Regenerationskräfte gegenüber den apikal gerichteten vorhanden zu sein, wie folgendes Beispiel zeigen möge.

Eine junge, im Mai gefundene Kolonie mit 10 ausgebildeten Polypiden wurde von einem Holzstückchen abpräpariert, wobei das basale Ende etwas beschädigt wurde, was ich zunächst unberücksichtigt ließ. Ich entfernte nunmehr das älteste Tochterpolypid *B* samt seinen Nachkömmlingen, im ganzen 4 Polypide (Textabb. 13). Die nach 20 Tagen vorgenommene genauere Untersuchung ergab die überraschende Tatsache, daß das apikale blinde Cystidende resorbiert worden war, daß dagegen am basalen Ende neue Polypide gebildet worden waren.

Abb. 13. Kolonie von *Fredericella* mit Heteromorphosen am basalen Ende, 20 Tage nach d. Op.

Einen ähnlichen Vorgang beobachtete ich auch noch bei einer anderen, Ende Mai gefundenen Kolonie. Beim Transport war das Chitinrohr geknickt, die Kolonie wurde daher an dieser Stelle abgeschnitten. Sie besaß nur 3 Polypide, von denen das jüngste entfernt wurde. Die Knospung nahm ihren Fortgang, doch blieb die Regeneration bei *C* aus. Wiederum wurde jedoch am basalen Ende eine Heteromorphose entwickelt. Auch hier wurde also eine Regeneration an der Hauptachse der Kolonie zugunsten einer Bildung an ihrem basalen Ende unterdrückt.

Diese beiden Fälle stehen vollkommen vereinzelt dar. Besonders prüfte ich die Verhältnisse auch an älteren Kolonien nach und erhielt niemals wieder ähnliche Ergebnisse. Kolonien mit apikaler und basaler Wundfläche regenerieren nur von ersterer aus. Auch sah ich niemals regenerative Vorgänge an beiden Wundflächen zugleich auftreten.

Rückte ich die letzteren eng aneinander, doch so, daß sich zwischen den beiden Wunden noch Polypide oder Zweige mit solchen befanden, so trat weder am apikalen noch am basalen Ende Regenerationsgeschehen auf.

Schon bei der Betrachtung einzelner Kolonien habe ich gelegentlich der Knospungsverhältnisse gedacht. Unsere Untersuchungen hatten, um es kurz zusammenzufassen, gezeigt, daß beim Ausbleiben der Regeneration, womit meist Resorption von größeren oder kleineren Cystidteilen verbunden ist, Veränderungen in bezug auf die Knospung nicht festzustellen waren. Als Bildungsdauer eines Polypids am Hauptzweig, der die Zone schnellsten Wachstums enthält, hatten wir die Zeit von etwa 7 Tagen ermittelt. Dieselben Verhältnisse finden wir an allen besprochenen Kolonien wieder, soweit sie zum Beleg für das Auftreten der Regeneration von apikalen Wundflächen aus herangezogen wurden. Auch die Kolonie der Textabb. 13 zeigt keine Unterdrückung der Knospung; denn fast alle bei der Operation vorhandenen Polypide haben sich als knospungsfähig erwiesen. Betrachten wir jedoch die Knospungsgeschwindigkeit, so müssen wir eine bedeutende Verlangsamung gegenüber der der anderen Kolonien feststellen. Denn nach Verlauf von 20 Tagen, zu welcher Zeit die Kolonie das abgebildete Aussehen besaß, bemerken wir am Zweig *a* (Textabb. 13), der ja nach Verlust des Hauptzweiges die Stellen schnellsten Wachstums aufweist, nur eine Zunahme um 2 Polypide, während wir deren 3 erwarten könnten. Vergleichen wir damit das Wachstum der Heteromorphose, so finden wir hier ebenfalls 2 Polypide entwickelt.

Sehen wir uns daraufhin auch die zweite erwähnte Heteromorphose an, so tritt uns dasselbe in stärkerem Maße entgegen. Diese Kolonie hatte nach 3 Wochen an ihren beiden schon vorhandenen Polypiden je 1 Polypid neu produziert, wozu ein am basalen Ende ebenfalls nur in der Einzahl vorhandenes regenerierte Polypid paßte.

Dieselben Verhältnisse treten uns auch bei größeren apikalen Teilkolonien entgegen. Auch hier entspricht im allgemeinen nach 20 Tagen einem einzigen Polypid an der Basis die Vermehrung um nur je 1 Polypid an den apikalen Enden der Kolonie.

Wir sehen also einmal, daß durch die Ausbildung von Heteromorphosen, d. h. durch die Umkehr der Polarität, eine bedeutende Hemmung der Knospungsgeschwindigkeit zustande kommt, im Gegensatz zur echten Regeneration, die ohne jeden Einfluß auf die Knospung bleibt. Zum anderen zeigen uns die Versuche noch, daß das basale Kolonieende beim Auftreten regenerativer Vorgänge zu einer Zone schnellsten Wachstums wird, die dasselbe Tempo aufweist wie das zur Weiterführung des Hauptzweiges bestimmte jüngste apikale Polypid.

7. Orientierung der neuen Polypide. Die strenge Gesetzmäßigkeit der Knospungsvorgänge hat zur Folge, daß alle Polypide einer Kolonie eine ganz bestimmte unveränderliche Lage zueinander einnehmen. Nur sekundäre Drehungen des Cystids können eine Verschiebung dieser Verhältnisse veranlassen. Wie fügen sich dieser Gesetzmäßigkeit die Regenerate ein? Ihre Orientierung ist die gleiche wie die der durch Knospung entstandenen Polypide; ich bemerkte nie eine Abweichung davon. Auch für die Heteromorphosen herrscht Gesetzmäßigkeit. Sie sind so orientiert, daß trotz ihrer umgekehrten Lage ihre Oralseite stets mit der der übrigen Polypide zusammenfällt, d. h. das Verhältnis von Heteromorphose zu Kolonie ist in bezug auf Orientierung dasselbe wie das der beiden Primärpolypide der Plumataellen zueinander.

Das neugebildete Polypid müßte bei schiefer Schnittführung eigentlich senkrecht zur Schnittfläche weiterwachsen. Das findet jedoch nicht statt, sondern die alte Richtung wird mehr oder weniger beibehalten. Ganz im Gegensatz dazu stehen der Wundpfropf und ähnliche Gebilde mit ihrer längsten Achse stets senkrecht auf der Schnittebene. Man muß wohl annehmen, daß die durch schiefe Schnittführung wirksam werdenden Faktoren bis zur Ausbildung des Polypids inzwischen durch Regulation ausgeschaltet worden sind.

8. Einfluß der Schwerkraft. Da ein Einfluß der Schwerkraft auf die Regeneration wenigstens für ein Tier, den Hydroidpolyp *Antennularia antennina*, nachgewiesen ist, so lag es nahe, auch für die Bryozoen diese Frage auf experimentellem Wege zu prüfen. Es wurden daher Kolonien mit apikaler oder basaler Wundfläche, sowohl nach oben als auch nach unten gerichtet, in ihrer Lage mittels Algenfäden fixiert. Doch keine dieser Versuchsreihen zeigte eine solche Abweichung vom Durchschnitt der Regenerationshäufigkeit, daß ich sie der Einwirkung der Schwerkraft zuschreiben könnte. Somit muß die Frage nach dem Einfluß der Schwerkraft auf die Regeneration der Bryozoen im negativen Sinne beantwortet werden, ein Ergebnis, das uns bei der Ausbreitungsfähigkeit dieser Tiere nach allen drei Dimensionen des Raumes nicht überraschen wird.

9. Statoblasten, Geschlechtsprodukte. Das Auftreten von Statoblasten und Geschlechtsprodukten wurde bei allen Arten außer *Lophopus* nach experimentellen Eingriffen beobachtet, ohne indessen eine notwendige Folge der Operation darzustellen. Die Statoblasten entstehen sehr bald nach der Verletzung; in einigen Fällen war es schon am Ende des ersten Tages zur Bildung eines kurzen Funiculus gekommen, an dem die Statoblastenbildung bereits bis zur Differenzierung in cystogene und Dotterbildungszellen fortgeschritten war. Die Bildung eines Funiculus hängt in keiner Weise mit den Vor-

gängen an der Wundstelle zusammen. Er entsteht eben so oft, wenn ein Wundpfropf gebildet wird, als auch dann, wenn Regeneration einsetzt. Auch ist es bei *Fredericella* gleichgültig, ob der Reiz zu seiner Bildung von einer apikalen oder basalen Wundfläche ausgeht; bei den Plumatellen hingegen findet an der basalen Wunde nur Verheilung, dagegen keine Heteromorphosenbildung, keine Funiculusbildung statt. Letztere wurde nur an apikalen Wundflächen beobachtet. Dieser Umstand läßt es auch möglich erscheinen, daß hier doch echte Regeneration auftreten könnte. Um diese Möglichkeit für apikale Wundflächen ebenso bestimmt zu bestreiten wie für die basalen, sind meine diesbezüglichen Versuche nicht umfangreich genug gewesen. Über den Ort der Funiculusbildung sowie die Anzahl der Statoblasten ist das Nötigste schon im anatomischen Teil gesagt. Die ersten experimentell erzeugten Statoblasten erhielt ich im Juni; für *Plumatella* ist dies nichts Besonderes, wohingegen es für *Fredericella* eine wesentliche Verfrühung des Auftretens bedeutet.

Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei den Geschlechtsprodukten vor. Ihr Auftreten ist völlig unabhängig von den Vorgängen an den Wundstellen. Die Eibildung tritt früher und häufiger auf als die von Spermatozoen; erstere beginnt bei *Fredericella* Anfang Juni, während ich die Hodenbildung erstmalig im Juli feststellen konnte. Adventive Eibildung wurde auch öfters beobachtet als Begleiterscheinung degenerierender *Plumatella*-Kolonien, bei denen jedoch niemals adventive Spermatozoenentwicklung angetroffen wurde, da diese ja nur am normalen Cystid stattfindet. Die trotzdem zahlreich vorhandenen Spermatozoen entstammen den Funiculi der Polypide, die auch nach Beginn der Polypiddegeneration noch starkes Keimvermögen besitzen. So fand ich z. B. einige degenerierte Polypide, die frei im Cölom schwebten und deren Enddarm eben noch zu erkennen war, noch mit einem Funiculus versehen, der über und über mit reifen Geschlechtsprodukten bedeckt war. Wund- und Degenerationsreiz zeigen also nur in Bezug auf die weiblichen Geschlechtsprodukte etwas Gemeinsames in ihrer Wirkung.

Betreffs der Zweckmäßigkeit der regenerativen Vorgänge ist zu vermerken, daß wir die äußere und innere Knospung wohl als zweckmäßig ansehen können, während wir die Entwicklung der Geschlechtsprodukte unmöglich derartig bezeichnen dürfen. Eine Entstehung von Oöcien hätte mir nicht entgehen können, wurde jedoch in keinem Falle und bei keiner Art jemals beobachtet, so daß eine Weiterentwicklung dieser Eier wohl als ausgeschlossen gilt.

III. Physiologische Regeneration.

Regenerationen pflegen nicht einzig und allein an Wundstellen aufzutreten, sondern man findet sie mitunter auch als häufiger wiederkehrende Erscheinungen im normalen Lebenslauf mancher Tiere. Eine derartige Regeneration, die man als physiologische zu bezeichnen pflegt, trifft man auch bei den mit unseren Tieren verwandten Meeresbryozoen an, von denen Driesch referierend berichtet: »Viele Moostierchen werfen periodisch ihre Polypide ab und regenerieren sie wieder Die abgelösten Köpfchen leben noch einige Zeit, dagegen sind sie, soviel wir wissen, nicht imstande, sich festzusetzen und eine neue Kolonie zu bilden. Am Stiel jedoch entsteht ein neuer Polypid.« Über die bei der Regeneration auftretenden Entwicklungsvorgänge hat lange Unklarheit geherrscht. Nachdem nun Römers Untersuchungen (1906) diese Fragen auch für marine Ektoprokten zur Lösung gebracht haben, steht es für alle marinen Bryozoen fest, daß sich an den regenerativen Vorgängen Ektoderm und Mesoderm beteiligen. Betreffs der Einzelheiten behalten Seeligers Befunde (1890) an Entoprokten volle Geltung: Wir sehen »ein plasmaarmes, äußerst feines Plattenepithel, das über sich eine mächtige Kutikula ausgeschieden hat, sich in kubische und zylindrische, plasmareiche Zellen zurückverwandeln und durch eine Einstülpung ein neues Polypid bilden, in welchem schließlich die mannigfaltigsten Gewebsformen vertreten sind«. Auch wird der Charakter des »braunen Körpers« als Degenerationsprodukt eines Polypids sowie seine rein äußerlichen Beziehungen zum Regenerat festgestellt.

Daß auch bei Süßwasserformen Regenerationerscheinungen ähnlicher Art, also physiologischer Natur, auftreten können, ist erst eine Erfahrung der letzten Jahre und wurde von Braem (1908) erstmalig bei einer Süßwasserbryozoe, eben bei der von mir untersuchten *Fredericella*, festgestellt. Die Richtigkeit der Braemschen Funde konnte ich nicht nur bestätigen, sondern auch die nach oben und unten sich anschließenden Stadien ermitteln. Die Entwicklung verläuft genau so wie bei der Regeneration nach operativem Eingriff, so daß dieser Hinweis genügen dürfte und ich mir eine nochmalige Beschreibung ersparen kann. Da auch hierbei sich Ektoderm und Mesoderm an der Bildung des Regenerats beteiligen, so sind prinzipielle Unterschiede betreffs der Regenerationsvorgänge zwischen marinen und Süßwasserbryozoen nicht vorhanden.

Meine Übereinstimmung mit Braem ist jedoch keine vollständige. Seiner Ansicht, daß die Degeneration durch Eintritt günstigerer Lebensverhältnisse aufgehalten wird, und daß es dabei an den noch mit degenerierenden Polypiden versehenen Zweigspitzen zur Neubildung von

Polypiden kommen kann, schließe ich mich an. Doch fand ich niemals das Degenerat unmittelbar unter dem Regenerat, wie Braems Abb. 56a es wiedergibt. Im Gegenteil, das Regenerat entstand stets getrennt von dem Komplex degenerierter Polypidzellen, wobei jedoch stets bestimmte Lagebeziehungen vorhanden waren: das Regenerat bildet sich an der Oralseite des ehemaligen Polypids; auch die ersten embryonalen Zellen treten auf meinen Schnitten stets am oralen Rande des Degenerats auf und drängen dieses bei ihrer Weiterentwicklung rücksichtslos beiseite. Da degenerierende Polypide mitunter nicht nur mit ihrem Halsteil am Cystid hängen, sondern sich, wie ich bei *Plumatella* feststellen konnte, auch mit anderen Stellen ihres bereits degenerierten Körpers dem Cystid anlegen und sekundär mit ihm verwachsen können, so halte ich Braems Fund für eine Ausnahme, die durch die ebengenannten Vorgänge entstanden sein mag.

Auch auf die Adventivknospen kommt Braem zu sprechen und bringt sie in Beziehung zu stattgefundenen Verletzungen. »An den Stellen, wo die Abschnürung der Cystide stattfand, kommt es mitunter zu einer Adventivknospenbildung, und zwar, wie es scheint, nur dann, wenn eine Verletzung der verbindenden Chitintröhre vorausgegangen ist.« Demnach müßte die bei der Abschnürung entstehende Wunde die Regeneration auslösen; das ist jedoch nicht der Fall. Die Durchschnürung des Cystids findet einmal statt bei der Degeneration, dann unterbleibt jedoch an den freigewordenen Enden jegliche Regeneration. Im zweiten Falle entsteht eine Abschnürung dann, wenn man die Röhren und das Cystid verletzt, so daß also die mechanisch dem Cystid zugefügte Verletzung den primären Reiz zur Regeneration geben würde und nicht etwa die Abschnürung des Cystids und die dann erst entstehende Wunde. Auch wenn Braem die Adventivknospenbildung in eine »Abhängigkeit von dem freien Zutritt des umgebenden Wassers« bringt, muß ich ihm widersprechen. Ich habe bereits dargelegt, daß meistens über der Wunde eine sekundäre Kutikula (wenn auch nur von mitunter sehr geringer Stärke, da sie ja später vom Polypid wieder durchbrochen werden muß), gebildet wird, so daß eine Berührung des Cystids mit dem Wasser nicht mehr stattfindet. Diese Kutikula fand ich noch unverletzt erhalten bei fast fertigen Regeneraten, deren Entwicklung sich demnach ohne Einwirkung des Wassers vollzogen haben muß. Ob allerdings die Berührung des Cystids mit dem umgebenden Wasser, die vor Ausscheidung der Kutikula stattfindet und immerhin etwa 24 Stunden dauert, zur Auslösung von Regenerationsgeschehen genügt, wage ich nicht zu entscheiden.

IV. Theoretische Betrachtungen.

In den folgenden Abschnitten soll versucht werden, auf Grund der vorhandenen Hypothesen tiefer in das Verständnis der geschilderten Vorgänge einzudringen, ohne jedoch alle in Frage kommenden Theorien durchsprechen zu wollen. Einer der ältesten Leitsätze, mit denen die Regeneration arbeitet, lautet: »Gleiches aus Gleichem«; jetzt besitzt er nur noch Gültigkeit für reine Sprossungsvorgänge, wie sie etwa an hochspezialisiertem Gewebe höherer Tiere auftreten. Auch bei unseren Tieren können wir ihn für die einfachsten Regenerationsvorgänge, das Nachwachsen abgeschnittener Tentakel, in Anwendung bringen. Faßt man den Satz etwas weiter, so besteht er zu Recht »in vielen Fällen hinsichtlich der Abkunft der allgemeinen Gewebequalitäten« (Driesch 1901). Das würde auch zutreffen für die Regeneration neuer Tentakel an experimentell erzeugten Lophophorstümpfen. Was nun die Totalregeneration anbetrifft, so muß etwas ganz Neues gebildet werden, etwas, wovon in dem noch übriggebliebenen, spezifizierten Alten nichts mehr vorhanden ist.

Für die Fälle der Totalregeneration kommt also nur eine »Umdifferenzierung« (Roux), ein »Embryonalwerden« in Betracht. Schon bei der gewöhnlichen Knospung werden derartige Forderungen an die Zellen gestellt, sie sind also nicht ausschließlich auf die Regenerationserscheinungen beschränkt. Was unsere Bryozoen anbelangt, so führte bereits Seeliger (1890) aus, »daß die Vorgänge bei der Knospung uns zeigen, wie histologisch sehr bestimmt differenzierte Gewebe einen ganz embryonalen Charakter wiedergewinnen können. Mehr noch als bei der normalen Knospung am freien Stockende ist dies Vermögen bei der Regeneration der Polypide der Ektoprokten oder der Köpfchen der Pedicellinen ausgebildet. In diesen Fällen sehen wir ein plasmaarmes, äußerst feines Plattenepithel . . . sich in kubische und zylindrische, plasmareiche Zellen zurückverwandeln«. Doch wird neuerdings die Möglichkeit einer »Ent- bzw. Umdifferenzierung« von Zellen stark angezweifelt. Das »Embryonalwerden« ist ein »rückläufiger« Entwicklungsprozeß, dessen Unwahrscheinlichkeit immer mehr zutage tritt. Barfurth (1916) schreibt referierend: »Auch der bisher fast allgemein als gültig angenommenen ‚Entdifferenzierung‘ von Zellen zum Zwecke der Regeneration werden wir von jetzt ab skeptisch entgegnetreten. Nach Schaxel (1915) besteht für die Zelle eine strenge Einsinnigkeit ihrer Lebensgeschichte, die sie für immer an die erstmalig von ihr geleistete Differenzierung bindet und jede Ent- oder Umdifferenzierung ausschließt. Die Regeneration geschieht nicht als Erneuerung bereits differenzierter oder in Rückbildung begriffener Gewebe, sondern immer als vollständige Neubildung von undifferen-

zierten Anlagen aus, die in der typischen Ontogenese reserviert wurden.«
 »Bei der typischen Ontogenese von der histogenetischen Differenzierung ausgeschlossen gebliebene Reservate indifferenter Zellen«, die Schaxel (1915) z. B. für *Clavelina* beschreibt, sind im Cystid der Bryozoen nicht nachzuweisen, denn hier finden wir nur somatische Zellen von gleichmäßiger Differenzierung. Undifferenzierte Anlagen sind als solche nirgends zu erkennen, können also nur innerhalb der Zellen selbst vorhanden sein. Wir müssen daher auf die Anschauung zurückgreifen, daß jede Zelle aus somatischem und germinativen Plasma, d. h. einmal aus bereits differenziertem, zum anderen aus Keimplasma besteht. In diesem Sinne sind meine Befunde eine Bestätigung der Hypothese, daß »in den Gewebszellen außer dem gewöhnlichen Kernmaterial noch Vollkeimplasma = Totalkeimplasma enthalten ist, welches nach Wegfall der Gewebshemmung das Ganze nach Art der Ontogenese aus dem Ei zu bilden vermag« (Roux, zitiert nach Barfurth 1914). Damit würden wir zur Erklärung der Regeneration bei *Fredericella* auskommen. Das Ausbleiben der Regeneration würde, neben einer möglichen Veränderung und einem Altern des Keimplasmas selbst, auf einen fortschreitenden Widerstand zurückzuführen sein, den in älteren Gewebsteilen die bereits weiter differenzierten somatischen Elemente der Betätigung des Keimplasmas entgegensetzen, und der von einer gewissen Grenze an überhaupt nicht mehr beseitigt werden kann. Die Erscheinung des früheren oder späteren Beginns der Regeneration findet so ihre Erklärung. Damit zeigen die Bryozoen eine schöne Übereinstimmung mit den Hydroiden, bei denen ebenfalls an jüngeren Querschnitten schneller Regeneration erfolgt als an älteren. »Je weiter distal gelegen, um so weniger spezifiziert ist eben das Material; daher hier der raschere Verlauf aller Bildungen« (Morgan, zitiert nach Driesch, 1907).

Auch wenn wir nach den die Regeneration auslösenden Kräften fragen, müssen wir uns ins Reich der Hypothese begeben. Roux nimmt (nach Barfurth, 1914) an, »daß bei den regenerationsfähigen Lebewesen durch eine Störung des entwickelten Individuums gestaltende Wirkungen in dem Reservekeimplasma der entwickelten oder der noch indifferenten Zellen geweckt werden, welche zur Wiederherstellung des entwickelten Ganzen führen«. Doch kann der operative Eingriff an sich nicht die Ursache der Betätigung des Keimplasmas sein. Ebenso wird die Reizauslösung durch Druckänderung oder durch Beseitigung von Gewebshemmungen nicht als ausreichende Erklärung betrachtet. Roux (1893) äußert sich dazu: »Es scheint mir ... an sich wahrscheinlicher, daß die Auslösung der Regenerationsmechanismen ... nicht durch solch ein qualitativ unwesentliches Moment, wie den Wegfall des Seitendruckes an der Unterbrechungsfläche, sondern

durch das Wesentlichste des Vorganges, durch den Wegfall der spezifisch differenzierten Zellen, und somit durch das Fehlen normaler, spezifischer Nachbarschaftswirkungen oder mindestens durch Einwirken abnormer Reize infolge der neuen Nachbarschaft bedingt ist.« Zuerst erleiden die am Defektrand gelegenen Zellen eine Veränderung, die sich immer weiter auch auf die Nachbarzellen fortpflanzt, dabei mit zunehmender Entfernung vom Defektrand ständig an Stärke abnehmend. »Und eben nur durch diese abnorme Qualität der Nachbarschaft ist es als vermittelt vorstellbar, daß . . . solange Regenerationstätigkeit ausgelöst und dirigiert wird, bis wiederum jede Zelle normale Nachbarschaft hat« (Roux 1893).

Über die Ursachen, die die Spezifität des Regenerats bedingen, ist man noch nicht im klaren. Nach Weismanns bekannter Lehre sind die Träger der Regeneration indifferent gebliebene Zellen, die im Chromatin ihrer Kerne präformierte Keime, die Determinanten, enthalten. Sie sind über den ganzen Körper verteilt, und zwar so, daß an verschiedenen Stellen verschiedene Determinanten liegen, die jeweils nur die distal von der Wunde gelegenen Teile neu zu bilden vermögen. Roux dagegen nimmt direkte Korrelationen zwischen Soma und Keimplasma an, so daß das Vorhandene bestimmt, was aus dem Unentwickelten werden soll. Er sagt:

- a) »Die Einwirkung des alterierten Soma oder die Alteration seines Bildungsvorganges stellt die Föhlung mit dem somatischen Keimplasma her und veranlaßt die Aktivierung seiner Potenzen.
- b) Das somatische Keimplasma greift Reparation veranlassend oder bewirkend oder zu ihr veranlaßt, in die Gestaltung des Soma ein.«

Ich habe beide Hypothesen, die von Weismann und von Roux, nebeneinander gestellt, glaube aber keiner von beiden den Vorzug geben zu müssen, da beide in Anwendung auf die Bryozoen gleichgute Dienste leisten.

Weniger Übereinstimmung zwischen Theorie und Tatsachen herrscht hinsichtlich der Frage, von welcher Zelle bzw. Zellen die Regeneration ihren Ausgang nimmt. Nach Weismanns Theorie müßte ja die Regeneration von einer Zelle ausgehen, deren Determinanten in dem Regenerat aufgehen müßten. Dies ist jedoch noch nicht bewiesen. Für gewisse Hydroiden hat man die Entstehung des Regenerats aus einem Keimblatt, dem Ektoderm, von dem sich ein neues Entoderm abspaltet, zeigen können. Bei Bryozoen hingegen beteiligen sich stets beide Blätter an der Regeneration. Auch sind es stets mehrere Zellen, von denen die Regeneration ausgeht; denn bei Abstammung der embryonalen Zellen von einer einzigen hätte ich zwischen ihnen keine Blasenellen antreffen können. Als eigentlichen Träger des Regene-

rationsvermögens muß man das Ektoderm ansehen; nicht nur ist es an der Bildung der wichtigsten Organe des Regenerats beteiligt, sondern es ist auch dasjenige Blatt, in dem die ersten embryonalen Zellen auftreten. Das Mesoderm spielt eine mehr passive Rolle, ohne indessen entbehrlich zu sein. Interessanten Aufschluß über die Beziehung von Ektoderm und Mesoderm zueinander gibt ein Fund, den ich bei *Fredericella* gemacht und in Abb. 9 (Tafel XIV) abgebildet habe. Wir sehen das Einsetzen der Regeneration bei Anwesenheit eines gut entwickelten Wundpfropfs. Das Präparat nahm die Farbe nicht mehr so intensiv an wie andere Regenerate, ein Zeichen, daß die Entwicklung zu Ende und Degeneration im Anzug ist. Nur das Ektoderm hat sich entwickelt und eine typische Einstülpung erzeugt; vom Mesoderm ist nichts zu sehen. Das Regenerat ist unvollständig geblieben, da bei Beginn der Regeneration dem Ektoderm gegenüber kein entwicklungsfähiges Mesoderm vorhanden war. Das Ektoderm entwickelte sich aber trotzdem weiter und zeigt sich damit bei der Betätigung seiner regenerativen Potenzen in hohem Grade unabhängig vom Mesoderm. Durch Abb. 9 ist weiterhin auch bewiesen, daß zur Regeneration unbedingt beide Keimblätter nötig sind, und daß die Zurückführung des Regenerats auf ein Keimblatt für die Bryozoen unmöglich ist, geschweige denn die von Weismann erstrebte Ableitung des ganzen Regenerats von einer Zelle. Hätte das Ektoderm Determinanten des Mesoderms enthalten, so hätte man embryonale Mesodermzellen auch in diesem Sonderfalle finden müssen.

Wir haben bereits gesehen, daß die durch die Verwundung hervorgerufenen Reize nicht nur auf die Wunde und ihre nächste Umgebung beschränkt bleiben, sondern auch in größerer Entfernung davon wirksam werden. Ein Beweis dafür ist die Anlage eines Funiculus in größerem Abstand vom Wundrand. Dadurch wird bestätigt, daß »regenerative Mechanismen nicht bloß an den den Defektrand begrenzenden Zellen, sondern auch . . . in mehr oder weniger großer Entfernung von dem Defektrande und damit zum Teil auch in Zellen ausgelöst werden, welche ihre bisherige Nachbarschaft fast ganz oder ganz behalten haben; nur ist diese Nachbarschaft als qualitativ geändert anzusehen« (Roux 1893). Bei diesen Fernwirkungen kommt es jedoch niemals vor, daß etwa ein Polypid an einer Stelle erzeugt wurde, wo ihm später die Möglichkeit, ins freie Wasser zu gelangen, fehlt. In solchen Fällen wird die äußere Knospung stets durch innere Knospung = Statoblastenbildung ersetzt. »Das omnipotente, somatische Keimplasma leistet je nach der determinierenden Beteiligung des alterierten Soma verschiedenes« (Roux 1915).

Auf den starken Einfluß und die weitgehende qualitative Änderung, die die Verletzung auch auf weiter von ihr entfernt liegende

Gewebspartien ausübt, ist auch das Auftreten von Geschlechtsprodukten an beliebigen Stellen der Cystidwandung zurückzuführen. Nach Braem (1897) bilden sich die Eier direkt aus Mesodermzellen, es findet eine direkte Umwandlung von somatischen zu Keimzellen statt. Ich selbst konnte keine Übergänge von einer Zellart zur anderen, die ja in diesem Falle vorhanden sein müssen, feststellen. Aber auch sonst, wenn man die Verhältnisse im übrigen Tierreich zum Vergleich heranzieht, stößt die Auffassung Braems auf große Schwierigkeiten. »Es scheint nach den neueren Untersuchungen, daß die Keimzellen in allen Fällen ein Material darstellen, welches von Anfang der Entwicklung an für spezielle Zwecke der Fortpflanzung reserviert wurde. Während man früher vielfach annahm, daß bei niederen Metazoen (Spongien, Cölenteraten) Körperzellen die Fähigkeit haben, sich in Keimzellen umzuwandeln, ist eine derartige Möglichkeit in neuerer Zeit unwahrscheinlich geworden« (Korschelt und Heider 1903). Auch bei Scyphozoen glaubte man, wie bei Bryozoen, eine echt epitheliale Entstehung von Keimzellen erkannt zu haben. »Geht man jedoch auf die jüngsten Keimzellen und ihre Beziehungen zu der Epithelschicht zurück, so vermag man sich aus den gegebenen Darstellungen von einer tatsächlichen Umwandlung der Epithelzellen in Keimzellen nicht recht zu überzeugen, und in der größeren Mehrzahl der Fälle bleibt zum mindesten die Vermutung bestehen, daß auch noch in den jüngsten Stadien die Keimzellen als solche gesondert von den Epithelzellen und zwischen sie gelagert vorhanden sein können« (Dieselben). Auch ist der Gedanke ganz unhaltbar, daß ein operativer Eingriff eine Umwandlung von somatischen zu Geschlechtszellen zustande brächte, was man nach meinen Versuchen doch dann annehmen müßte, und fände in der ganzen Tierreihe keine Parallele. Ich schließe mich daher den von Korschelt und Heider geäußerten Gedanken an, daß »die Keimzellen von Anfang an gesondert von den somatischen Zellen bleiben und in denjenigen Fällen, in welchen sie aus diesen hervorzugehen scheinen, nur sekundär mit den betreffenden Zellschichten in Verbindung getreten sind, ohne durch ihr morphologisches Verhalten von den sie umgebenden Zellen wesentlich verschieden zu sein«. Die durch die Operation hervorgerufene diffuse Eibildung zeigt dies aufs deutlichste, sie beweist außerdem noch, daß das Keimplasma eine viel ausgedehntere Verbreitung im Tierkörper besitzt als für gewöhnlich unserer unmittelbaren Beobachtung zugänglich ist. Die strenge Lokalisation der Geschlechtszellen bei Bryozoen entspricht also keineswegs der wahren Verteilung des Keimplasmas; auch wenn sie normalerweise nur an bestimmter Stelle auftreten¹⁾, so sind die Geschlechtszellen

¹⁾ Braem (1908) konnte auch am normalen Stock in einem Falle diffuse Eibildung feststellen.

doch in indifferentem Zustand im ganzen Tierkörper verbreitet. Und wie die qualitativ veränderte Nachbarschaft in einzelnen Zellen regenerative Potenzen erweckt, so löst sie auch in den indifferenten, mit Vollkeimplasma versehenen Zellen Differenzierung zu Geschlechtszellen aus. Auch bei höheren Tieren finden wir nicht immer strenge Lokalisation der Geschlechtsprodukte. Korschelt und Heider (1903) schreiben im Anschluß an die Besprechung der Befunde Rabls und Beards an Selachiern: »Merkwürdigerweise sind die Keimzellen im Körper sehr zerstreut und finden sich . . . an recht verschiedenen Stellen, Geweben und Organen des sich weiter entwickelnden Embryos. Viele von ihnen gehen offenbar zugrunde; andere . . . liefern unter Hinzutreten mesodermaler Zellelemente die Keimdrüsen.« Bei niederen Tieren, wie den Bryozoen, die sich durch Knospung oder Teilung fortpflanzen können, finden wir dagegen, daß auch die nicht an normaler Stelle liegenden Keimzellen erhalten bleiben, um erst gelegentlich, vielleicht aber auch niemals, in eine Keimbahn einzugehen.

V. Zusammenfassung.

Das Regenerationsvermögen der Bryozoen entspricht etwa der systematischen Stellung, die man diesen Tieren als Vermidea innerhalb der Tierreihe zu geben pflegt.

1. Die Regenerationsfähigkeit der Polypide ist ziemlich groß; es werden nicht nur Teile von Tentakeln, sondern auch Lophophorteile samt den dazugehörigen Tentakeln ersetzt, in letzterem Falle allerdings unvollständig. Der Regenerationsvorgang ist eine Parallele zu dem Entwicklungsvorgang in der Ontogenie und bei der Knospung, sowohl was die Anlage der einzelnen Tentakel, als auch was die Reihenfolge ihrer Entstehung anbelangt. — Nach Verlust beider Lophophorarme oder des Ganglions tritt kein Ersatz des Verlorenen ein, sondern Degeneration.

2. Operativ erzeugte Teilkolonien behalten ihre Lebens- und Knospungsfähigkeit, solange sie noch aus mindestens einem Polypid und einem so großen Koloniestück bestehen, daß die Möglichkeit des vollkommenen Zurückziehens für ersteres gewahrt bleibt.

3. Etwaige Wunden am Cystid werden baldigst geschlossen und verheilen entweder direkt oder unter Bildung eines Wundpfropfes; beide Arten der Heilung sind durch Übergänge verbunden. Als charakteristische Erscheinung des Wundreizes stellen wir das Auftreten von Blaszellen fest.

4. Als verbreitetste Regulationserscheinung finden wir das Einschmelzen langer, blinder Cystidenden, das bei *Plumatella fruticosa* am langsamsten vor sich geht.

5. Bei *Fredericella* kommt außerdem noch Totalregeneration vor. Sie geht von embryonal gewordenen Zellen des Ektoderms aus, denen solche des Mesoderms sich anschließen; durch Einstülpung beider Blätter wird das Regenerat gebildet, also auch hier wieder starke Anlehnung an die Knospungsvorgänge.

6. Die Regenerationskraft ist an der Spitze der Zweige am größten und nimmt in proximaler Richtung schnell ab; bei gleichzeitiger Verletzung mehrerer Zweigspitzen beginnt die Regeneration am Hauptzweig, falls die Altersunterschiede der Cystidquerschnitte nicht allzu stark zugunsten der Nebenzweige ausfallen.

7. Regeneration tritt als echte Regeneration an apikalen Schnittflächen auf, als Heteromorphosenbildung an basalen. Während im ersteren Falle keine Beeinflussung der Knospung durch die Regeneration oder umgekehrt stattfindet, veranlaßt die Heteromorphose eine deutliche Verzögerung der Knospungsgeschwindigkeit an den Zweigspitzen.

8. Die Schwerkraft ist ohne Einfluß auf die Regeneration.

9. An basalen Wundflächen macht sich bei Plumatellen niemals die geringste Regenerationskraft geltend.

10. An apikalen Wundflächen bei Plumatellen, bei *Fredericella* auch an basalen, kann innere Knospung = Statoblastenbildung und Entwicklung eines Funiculus stattfinden. Diese Bildungen sind nicht auf die Wundfläche beschränkt, sondern können auch in einiger Entfernung davon entstehen.

11. Als Zeichen der durch die Verwundung verursachten qualitativen Veränderung der Gewebelemente muß ferner das Auftreten von Eiern sowie die Entwicklung eines Funiculus mit Spermatozoen betrachtet werden. Ihre Weiterentwicklung muß infolge Fehlens von Oöcien als ausgeschlossen gelten.

12. Als physiologische Regeneration ist die Neubildung von Polypiden anzusehen in solchen Kolonien, die nach bereits eingetretener Degeneration von Polypiden infolge ungünstiger Lebensverhältnisse wieder unter günstigere Lebensbedingungen geraten sind. Das Regenerat entsteht an der Oralseite des Degenerates.

Literaturverzeichnis.

- Barfurth, D. 1892—1916. Regeneration und Involution. Merkel u. Bonnets Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1892—1916. — Braem, F. 1890. Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. Zoologica. H. 6. 1890. — Braem, F. 1897. Die geschlechtliche Entwicklung von *Plumatella fungosa*. Zoologica. H. 23. 1897. — Braem, F. 1908. Die geschlechtliche Entwicklung von *Fredericella sultana* usw. Zoologica. H. 52. 1908. — Driesch, H. 1892—1916. Die Entwicklungsphysiologie. Merkel u. Bonnets Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1892—1916. — Driesch, H. 1901. Die organischen Regulationen. Leipzig 1901. — Korschelt, E. 1907. Regeneration und Transplan-

tation. Jena 1907. — Korschelt u. Heider. 1903. Lehrbuch d. vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1903. — Kraepelin, K. 1887. Die deutschen Süßwasserbryozoen. I. Teil. Abhdlg. d. Naturwiss. Vereins Hamburg. Bd. 10. 1887. — Kraepelin, K. 1892. Die deutschen Süßwasserbryozoen. II. Teil. Ebenda Bd. 12/13. 1892. — Morgan, Th. H. 1907. Regeneration. Leipzig 1907. — Nitsche, H. 1868. Beitr. z. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. phylakt. Süßwasserbryozoen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868. — Nitsche, H. 1875. Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25. Suppl. 1875. — Przibram, H. 1909. Regeneration. Leipzig, Wien 1909. — Römer. 1906. Untersuchungen über die Knospung, Degeneration und Regeneration von einigen marin. ektopr. Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 84. 1906. — Roux, W. 1893. Spezifikation der Furchungszellen usw. Biol. Zentralbl. Bd. 13. 1893. — Roux, W. 1902. Über die Selbstregulation der Lebewesen. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 13. 1902. — Roux, W. 1915. Selbstregulation. Abhdlg. d. Kais. Leop.-Carol. deutsch. Akad. d. Naturforscher. Bd. 100. Halle 1915. — Schaxel, J. 1915. Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen. Jena 1915. — Seeliger. 1890. Bemerkungen zur Knospentwicklung d. Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 50. 1890. — Weismann, A. 1892. Das Keimplasma. Jena 1892.

Erklärung zu Tafel XIV.

Abkürzungen:

<i>a.T</i> letzter äußerer Tentakel,	<i>L</i> Lophophorhöhle,
<i>a.Z</i> abgestoßene Zellen,	<i>M</i> Mesoderm,
<i>Bl</i> Blasenräume,	<i>O</i> Ösophagus,
<i>Cz</i> cystogene Zellen,	<i>R</i> Regenerationsknospe,
<i>D</i> Darmwandung,	<i>R₁</i> erster regenerierter Tentakel,
<i>Db</i> Dotterbildungszellen,	<i>R₂</i> zweiter regenerierter Tentakel,
<i>E</i> Ektoderm,	<i>R₃</i> dritter regenerierter Tentakel,
<i>e.E</i> embryonale Ektodermzellen,	<i>rf</i> Ringfurche,
<i>e.M</i> embryonale Mesodermzellen,	<i>St</i> Statoblast,
<i>F</i> Funiculus,	<i>W</i> Wundpfropf.
<i>i.T</i> letzter innerer Tentakel,	

Abb. 1 Winkel, Göttingen, Ok. 1, Obj. 7; Abb. 2 bis 6, 8, 9 Ok. 2, Obj. 7; Abb. 7 Ok. 3, Obj. 5.

Abb. 1. Regenerierender Lophophor von *Lophopus*. *a* Schnitt durch den Außenrand, *b* Schema des Regenerats.

Abb. 2. Schnitt durch das basale Ende einer apikalen Teilkolonie von *Fredericella*, 20 Min. nach d. Op.

Abb. 3. Auftreten embryonal gewordener Zellen als Beginn der Totalregeneration.

Abb. 4. Embryonal gewordenes Ektoderm und Mesoderm in der Verschlusskappe von *Fredericella*.

Abb. 5. Schnitt durch eine Regenerationsknospe von *Fredericella*.

Abb. 6. Schnitt durch ein Regenerat bei Beginn der Gastraleinstülpung.

Abb. 7. Schnitt durch ein Cystidende von *Fredericella*, am distalen Ende »Köpfchenbildung« des Cystids. Ektoderm und Mesoderm mit embryonal gewordenen Zellen; am Cystid Funiculus mit Spermatozoen und Statoblast.

Abb. 8. Basales Ende einer *Fredericella*-Kolonie. Statoblast, zwischen Darmwand und Cystid eingezwängt.

Abb. 9. Schnitt durch das apikale Ende eines Zweiges mit ektodermaler Einstülpung, 5 Tage nach d. Op.