

Die  
**Deutschen Süßwasser-Bryozoen.**

Eine Monographie

von

**Prof. Dr. Karl Kraepelin.**

Director des Naturhistorischen Museums in Hamburg.

---

**II. Entwicklungsgeschichtlicher Teil.**

Mit V Tafeln.

---



SEINEM

HOCHVEREHRTEN LEHRER

HERRN

GEHEIMRAT PROF. DR. RUDOLPH LEUCKART

ZUR FEIER DES

SIEBENZIGSTEN GEBURTSTAGES

IN DANKBARER ERINNERUNG

ZUGEEIGNET.

---

## Vorbemerkung.

---

Das Erscheinen dieses zweiten Teiles war bereits für das Jahr 1888 in Aussicht gestellt; verschiedene Umstände, so namentlich die Übernahme der Leitung des Naturhistorischen Museums zu Hamburg gerade zu dem Zeitpunkte, wo dessen Überführung in ein neues Heim bevorstand, haben mich an der Ausführung meines Vorhabens verhindert. Inzwischen ist an der Erforschung der Süßwasserbryozöen so eifrig gearbeitet worden, dass viele meiner in Mitte der achtziger Jahre gemachten Beobachtungen durch Andere überholt sind, und dass es mir rätlich erschien, in Hinblick auf die zahlreich erschienenen umfangreichen Arbeiten der jüngsten Zeit den monographischen Charakter des ersten Teils aufzugeben und im Wesentlichen nur kurz zu berichten, was meine eigenen Studien ergeben haben. Dazu kommt, dass eine eingehende Untersuchung der Entwicklung aller in Frage kommenden Formen den Abschluss der Arbeit auf weitere Jahre hinausgeschoben haben würde. So bin ich mir denn wol bewusst, dass die vorliegenden Untersuchungen etwas Abgeschlossenes nicht in dem Masse bieten, wie ich es wol gewünscht hätte. Immerhin dürften sie nicht lediglich Bekanntes bringen; auch hoffe ich so manche Fragen auf's neue zur Diskussion gestellt zu haben, die durch die Darstellungen der neueren Autoren als bereits entschieden betrachtet werden könnten. — In einem kurzen Anhang sind einige wichtigere Ergänzungen des ersten Teiles nachgetragen.

Hamburg, den 1. August 1892.

**Karl Kraepelin.**

## Inhalt.

---

A. Spermatogenese .....	Seite	7
B. Embryogenese .....	»	16
C. Knospenentwicklung .....	»	30
D. Statoblastenentwicklung .....	»	47
Nachtrag zum I. Teil .....	»	64
Litteraturverzeichnis .....	»	66

## A. Spermatogenese.

*Van Beneden* dürfte der erste gewesen sein, welcher die Spermatozoen der Bryozoen gesehen hat (31\*); er bildet sie ab (46, Taf. V, Fig. 2) als kleine rundliche Kugelchen, aus denen ein langer Faden hervorragt. *Allman* zeigte sodann in seiner Monographie (61), dass die von *v. Beneden* gesehenen Gebilde keine fertigen Spermatozoen waren, sondern nur Entwicklungsstadien derselben; er erkennt richtig, dass das fertige Spermatozoon ein langes fadenförmiges, vorn nur mit kleinem, zugespitztem Kopfe versehenes Gebilde sei, welches sich allerdings aus einer anfangs kugeligen Zelle entwickelt hat. Wieder aufgenommen wurde der Gegenstand dann erst im Jahre 1880, wo *Reinhard* (81, 82) im Zool. Anzeiger einige vorläufige Mitteilungen über die Bildung der Spermatozoen veröffentlichte. *Reinhard* sagt, dass die Zoospermien aus einem zentralen Teile und einer äusseren Umhüllung od. Membran bestehen. Das rundliche Köpfchen ist in eine Spitze ausgezogen und, gemeinschaftlich mit einem kleinen, ihm anliegenden Teile, vom übrigen Abschnitt des Fadens durch eine Scheidewand geteilt. Die ganze untere Partie des Fadens entsteht aus dem Protoplasma der betreffenden Bildungszelle, während an der Bildung des oberen vielleicht auch der Kern einigen Anteil nimmt. Bei der Befruchtung concentriert sich der centrale Teil des Fadens zu einem granulierten Protoplasmaklumpchen, dem das Köpfchen aufsitzt, und Alles zusammen wird von einer am Köpfchen aufgetriebenen Hülle umgeben. Ich weiss nicht, ob der Autor in einer 1882 in russischer Sprache erschienenen Arbeit (87) diese Angaben wesentlich erweitert oder modificiert hat; die Abbildungen dieser Arbeit lassen indes erkennen, dass *Reinhard* in der That den sogen. Halsteil des Spermatozoon und den »Achsenfaden« richtig erkannt hat, ohne indes über die Bildungsgeschichte desselben, wie des Kopfes weitere Details beizubringen (vergl. dessen Taf. VI, Fig. 2—8). Fig. 1 seiner Tafel VI lässt noch erkennen, dass er die einzelnen Samenzellen zu vielen in einer einzigen, sehr umfangreichen »Spermatozoidenmutterzelle« entstanden glaubt. In einer weiteren Mitteilung (100) aus dem Jahre 85 wird dann aufs Neue hervorgehoben, dass der »Samenkörper aus dem Protoplasma der Samenzelle, nicht durch Verlängerung der Samenzellmembran oder aus dem Kern, gebildet werde«, dass hingegen der Centrafaden und vielleicht auch der ganze Vorderteil des Samenkörpers höchst wahrscheinlich aus dem Kern entstehe. 1886 habe ich dann selbst auf der Naturforscher Versammlung zu Berlin meine Untersuchungen kurz vorgetragen und dabei betont, dass einmal das Kernkörperchen an der Bildung des Kopfteil zweifellos beteiligt sei, und dass andererseits ein Teil des Bildungsmaterials der Spermatozoiden als Restkörper zurückbleibe.

\*) Die Zahlen beziehen sich auf das Litteraturverzeichnis Teil I p. 9—16 und dessen Fortsetzung am Schlusse dieses II. Teils.

Bei weitem die eingehendste Darstellung über den vorliegenden Gegenstand hat indes *Korotneff* (108) im Jahre 1887 gegeben. *Korotneff* glaubt in der Entwicklung der Spermatozoen vier Zellgenerationen unterscheiden zu können, die Spermatogonien, Spermatozysten, Spermatiden und Spermatosomen. Die Spermatogonien, welche sich vom Funiculus als kugelige Zellhaufen abtrennen können, sind embryonale Zellen, welche sich durch Kernvermehrung in grosse ballonartige Spermatozysten verwandeln, die frei in der Leibeshöhle herumschwimmen und nun ihrerseits aus den Kernen direkt oder indirekt Spermatiden hervorgehen lassen, die peripherisch der zur hyalinen Blase gewordenen Spermatozyste aufsitzen, sich aber ebenfalls wieder ablösen können. Des weiteren wird dann geschildert, wie aus Microsomen ein kalottenartig den Kern umschliessender »Nebenkern« entsteht, der zur Bildung des Halses führt, während eine zweite kalottenartige Schicht des Kerns selbst mehr und mehr dem Kernkörperchen und dem Halsteil des Spermatozoen sich nähert, um schliesslich mit dem Kernkörperchen (im Texte steht irrtümlich zweimal »Kern«) den Kopf des Samenkörpers zu bilden. Der Achsenfaden entsteht aus der Microsomenschicht des Nebenkerns, der übrige Teil des Schwanzes aus dem Plasma der Spermatide. Kopf, Hals und Schwanz entwickeln sich also getrennt, um sich später zu vereinigen. Beim Eindringen des Samenkörpers in die Eizelle bleibt der Schwanz draussen; der Hals bekommt dabei ein klumpenartiges Aussehen.

Ganz oberflächliche Mitteilungen über Spermatogenese der Bryozoen hat dann in jüngster Zeit *Braem* (119, p. 115) veröffentlicht. Derselbe führt aus, indem er die drei Jahre vor ihm erschienene ausführliche Untersuchung *Korotneffs* im Archiv für mikroskop. Anatomie, ja selbst die verschiedenen Mitteilungen *Reinhardts* nicht zu kennen scheint, dass am Funiculus sich zunächst »Spermatoblasten« entwickeln, d. h. Zellen, deren Kernkörperchen zerfällt, um nach Zerstörung der Kernmembran eine Anzahl peripherisch gelagerter, eine granulirte Centralmasse umschliessender Tochterkerne zu bilden, deren jeder mit dem ihn umgebenden Protoplasma ein »Spermatozoon repräsentiert«. Hierbei findet wahrscheinlich eine Auflösung der »ursprünglichen Zellhaut« (d. h., wie ich vermute, der Zellhaut der »Spermatoblasten«) statt. Der Schwanz des Spermatozoon wird aus dem die Tochterkerne umlagernden Protoplasma gebildet und zwar vermutlich aus der nach innen gewandten Hälfte. Der centrale Teil des Spermatoblasten, der übrigens nicht immer nachweisbar ist, bleibt nach dem Abschwärmen des Spermatozoon als Restkörper zurück. Bei *Cristatella* existieren, ausser den rundlichen Spermatoblasten, auch grössere wurstförmige, über deren Entstehung — ob aus einer einzigen Zelle, ob durch Verschmelzung entstanden — der Verf. nicht zu entscheiden wagt.

Wenden wir uns nunmehr zu den eigenen Beobachtungen, so mag zunächst darauf hingewiesen werden, dass eine genaue Erforschung der verschiedenen Entwicklungsvorgänge nur möglich ist, wenn man den Gegenstand sowol an frischen Objekten, wie auch auf Schnittpräparaten studiert. Dass *Korotneff* das letztere augenscheinlich unterlassen, macht es allein erklärlich, wenn neben dem vielen Richtigen, das seine Untersuchungen bringen, doch auch Irrtümer von fundamentaler Bedeutung sich eingeschlichen haben.

Dass das Zellmaterial, welches die Spermatozoen zu liefern hat, dem sog. Mesoderm,

d. h. der die Leibeshöhle innen auskleidenden und den Funiculus überkleidenden Schicht angehört, ist bereits von *Allman* richtig erkannt worden. Bei der Mehrzahl der Süswasserbryozoen ist es der Funiculus ausschliesslich, welcher die Spermazellen liefert, in andern Fällen finden sich dieselben auch teilweise (*Paludicella*) oder ausschliesslich (*Victorella*) an der Leibeswand oder (bei *Cristatella* nach *Braem* und *Davenport*) an den die Leibeshöhle durchsetzenden Septen. Hie und da konnte ich auch bei *Plumatella* die Entwicklung kleinerer Spermabüschel an der Leibeswand oder gar am hinteren Darmende feststellen.

Der Spermatozoen erzeugende Funiculus zeigt bei der von mir als Typus ausgewählten Gattung *Plumatella* schon in sehr jugendlichem Zustande, d. h. an der kaum halbreifen Knospe, eine auffallende Verdickung (Fig. 1), welche durch äusserlich gelagerte, dicht an einander gedrängte Zellen mit grossen Kernen hervorgebracht wird. Diese Zellen sind augenscheinlich in rapider Vermehrung, (Fig. 2, 3), so dass sie bald an dem einfach strangförmigen Funiculus keinen Platz mehr finden. So entstehen gewaltige traubige Wucherungen am Funiculus, welche demselben fast das Aussehen einer acinösen Drüse geben, wie Fig. 3 und in weiterer Entwicklung der Querschnitt Fig. 4 dies zeigt. Wie auf Schnitten leicht zu konstatieren (Fig. 4), werden die einzelnen Loben dieser Funiculustraube nicht von den oberflächlichen Mesodermzellen allein gebildet; vielmehr hat auch das innere Funiculusgewebe an der Verzweigung teil genommen. Dasselbe bildet feine, mit länglichen Kernen (Fig. 5, Fig. 6 k) durchsetzte Faserstränge, denen dann die traubig gehäuften Spermazellen wie die Beeren dem Stiele aufsitzen. Es scheint mir eine durchaus müssige Frage, ob etwa die Zellen eines jeden solchen »Lobus« ursprünglich aus einer einzigen Mutterzelle hervorgegangen sind. Das, was man thatsächlich konstatieren kann, ist lediglich eine fortgesetzte riesenhafte Zellvermehrung durch Teilung, die schliesslich zur Lobenbildung führen muss und die, wenn sie bis zu einem gewissen Punkte gediehen ist, plötzlich halt macht, um nunmehr an jeder einzelnen der so entstandenen Zellen durch eine Reihe anderer Vorgänge, welche wir als Reifungserscheinungen bezeichnen wollen, abgelöst zu werden. Es folgt aus dem Gesagten, dass das ganze künstliche Gebäude *Korotneffs* von Spermatozoen, Spermatozysten etc. in sich zusammenfällt, und dass auch die Spermatoblasten *Braems* der thatsächlichen Grundlage entbehren. Ja noch mehr; auch die weiteren Angaben *Korotneffs*, dass die ballonartigen Spermatozysten immer, die Spermatozoen häufig losgelöst in der Leibeshöhle umherschweben, müssen als fundamentale Irrtümer bezeichnet werden, da jedes einzelne Spermatozoon sich in dem Lobus des Funiculus selbst entwickelt und seine Entwicklungsstätte nicht vor der völligen Reife verlässt, wie weiter unten noch näher gezeigt werden soll. Übrigens sind die Irrtümer *Korotneffs* aus der Methode seiner Untersuchung sehr leicht erklärlich. Die einzelnen, jedem Lobus aufsitzenden Spermazellen, welche wir nunmehr, da sie je ein Spermatozoon erzeugen, als *Spermatiden* bezeichnen wollen, sind, wie Fig. 5 u. 6 erkennen lassen, von birnenförmiger Gestalt, entbehren aber, wie später noch eingehend zu erörtern, durchaus der umhüllenden Membran. Wird nun bei Präparation am lebenden Tier eine einzelne Zelle vom Lobus abgerissen, so nimmt sie sofort die Gestalt einer Kugel an; reisst aber

ein ganzer Lobus oder ein Teil desselben ab, so fliesst das Protoplasma aller an ihm haftenden Zellen plötzlich zu einer sehr umfangreichen Kugel zusammen (wie ich selbst unter dem Mikroskop zu beobachten Gelegenheit hatte) und erscheint nun als eine grosse frei schwimmende »Spermatocyste« mit zahlreichen Kernen im Innern. Diese zusammengefloßenen Kugeln sind es, welche die früheren Autoren zu der Annahme endogener Spermatidenbildung im Innern von riesenhaften Spermatocysten veranlassten.

Als Endresultat der Zellwucherungen auf der Oberfläche des Funiculus sahen wir schliesslich ein umfangreiches, traubig-lappiges Gebilde entstehen, dessen einzelne Loben aus stielförmigen, dem inneren Gewebe des Funiculus angehörenden Fasersträngen und aus ihnen aufsitzenden, birnenförmigen, membranlosen Zellen mit grossem, kugeligem Zellkern und stark lichtbrechendem Kernkörperchen sich zusammensetzen (Fig. 4, 5). In jeder dieser Birnzellen oder Spermatiden entwickelt sich ein Spermatozoon, dessen Bildungsgeschichte nunmehr zu verfolgen ist. Auch hier wieder zeigt es sich, dass nur die kombinierte Untersuchung von frischem Material und von Schnittserien zum Ziele führt.

Betrachten wir zunächst die lebende Spermazelle, wie schon *Korotneff* sie vor sich gehabt. Fig. 11 u. 12 stellen je eine, vom Lobus abgerissene und daher kugelig geballte, freischwimmende Spermatide dar. Der nicht sehr grosse Kern ist (Fig. 12) augenscheinlich wandständig, stark lichtbrechend, homogen und nur in der Mitte mit ebenfalls stark lichtbrechendem Kernkörperchen versehen. Rings um den Zellkern findet sich ein in der Peripherie allmählich verschwindender Hof feinwolkigen Protoplasmas. Fig. 13 bietet dann die ersten Stadien der beginnenden Spermatozöenentwicklung. Der Kern hat bedeutend an Umfang gewonnen und ein mehr bläschenartiges Aussehen angenommen; in seinem Innern treten ausser dem unveränderten Nucleolus noch eine Anzahl weiterer stark lichtbrechender Körperchen auf, die auch in dem nächst folgenden Stadium (Fig. 14) erhalten bleiben. An einer Seite bemerkt man am Kern eine eigentümliche Abplattung oder Einbuchtung, und hier hat sich das wolkige Protoplasma des Hofes stark gehäuft, wobei schon zwei kleine vakuolenartige Gebilde in die Erscheinung treten. Diese wolkigen Massen des Protoplasmas nun, welche den Kern alsbald kalottenartig umlagern — Fig. 15 u. 16 sind im optischen Längsschnitt gezeichnet — liefern in weiterer Entwicklung den Hals des Spermatozoon oder genauer ausgedrückt, die cylindrische Wandung des Halses, während der in demselben verlaufende Achsenfaden, wie später zu zeigen, wahrscheinlich dem Kern entstammt. Die Fig. 15, 16 u. 17 dürften die allmähliche Bildung des Halscylinders in der angegebenen Weise deutlich erkennen lassen. Fig. 15 zeigt nun ganz unvermittelt, wie aus der kugeligen Zelle ein langer Schwanzfaden herausgeschossen ist, der sich im Innern der Zelle deutlich bis zum Kern, nicht aber bis zum Nucleolus, verfolgen lässt, während der Kern selbst, wie auch der Nucleolus in ihren Dimensionen in ganz auffallender Weise zurückgegangen sind. Das Hinausschiessen dieses Fadens scheint so plötzlich vor sich zu gehen, dass es weder am frischen Material, noch auch an Schnittpräparaten gelingen will, sein allmähliches Wachsen zu beobachten; er ist eben plötzlich da, und die gewaltige Verminderung des Kernbläschens scheint darauf hin zudeuten, dass es eben die Kontraktion desselben war, welche den wahrscheinlich im



Innern des Kerns bereits vorgebildeten Faden herauspresste. Über die Herkunft dieses Fadens giebt indes das lebende Material keinen Aufschluss. Etwas weiter nach dieser Richtung führen uns gefärbte Präparate, indem sie uns lehren, dass bis zu dem geschilderten Stadium im Kern eine ganze Reihe von Prozessen sich abspielen, von denen an der frischen Spermatische nichts zu beobachten ist.

In Fig. 30 sehen wir eine zur Entwicklung reife Spermatische, welche, da sie einem Schnittpräparat entnommen, nicht kugelig, sondern birnförmig gestaltet ist. Man erkennt, dass um den stark lichtbrechenden Nucleolus der ganze Kern dicht mit Chromatinkörnchen angefüllt ist, ein Umstand, der ihn im lebenden Zustande (Fig. 11) eben stark lichtbrechend und homogen erscheinen liess. Bald kommt Bewegung in diese angehäuften Chromatinmasse. Ein Teil wandert centralwärts zum Nucleolus, um sich ihm anzulagern oder, wie eine Reihe von Bildern zu beweisen scheinen, mit ihm zu verschmelzen, während ein anderer Teil anfänglich noch an der Peripherie des Kerns verharrt. Dieses Stadium veranschaulicht Fig. 31 mit seinem mächtig gewachsenen Nucleolus und der ihn umgebenden, chromatinloseren Zone. In den Figuren 32—38 sehen wir dann weitere Veränderungen der Kernsubstanz sich abspielen. Der Kern selbst ist zu einer grossen farblosen Blase aufgebläht, in seiner Mitte aber hat sich das Chromatin zu äusserst mannigfach gestalteten Klumpen geballt, in denen hie und da (Fig. 34, 36) ein besonders lichtbrechendes Körnchen als Nucleolus noch zu erkennen ist. Ohne die Aufeinanderfolge dieser Chromatinbewegungen im Einzelnen sicher feststellen zu können, erscheint doch schon aus den wenigen als Beispiele herausgegriffenen Figuren soviel mit Sicherheit hervorzugehen, dass es sich hier um einen Prozess der Kernteilung handelt, der schliesslich dazu führt, dass ein *Teil* des Kernchromatins, aber nicht alles, in einem die Kernhöhle kreuz und quer durchziehenden Fadennetz angeordnet ist (Fig. 36—38), wobei ein central gelagertes Kernkörperchen wieder deutlich zu erkennen ist. Wenn wir nun wahrnehmen, wie auf dieses Stadium mit vorgebildetem Kernfaden und riesenhaft vergrösserter Kernblase plötzlich das Stadium Fig. 39 folgt, in welchem die Kernblase auf etwa ein Drittel der Grösse herabgesunken und der Kernfaden in ihr verschwunden ist, dafür aber ein langes fadenförmiges, bis zum Kerne verfolgbares Gebilde aus der Zelle herausragt, so dürfte der Schluss nicht zu gewagt sein, dass wir in diesem neu auftretendem Fadengebilde eben jenen Kernfaden zu erblicken haben, der durch die Kontraktion der Kernblase nach aussen gepresst wurde. Das Kernkörperchen, freilich in viel winzigeren Dimensionen als bei der reifen Spermatische, ist auch jetzt wieder im Innern des Zellkernes deutlich sichtbar, während ringsum am Rande des Kernes kleine Chromatinbrocken bemerkbar sind, die augenscheinlich bei der Bildung des Kernfadens nicht mit verwandt wurden und nun dem Kern fast das Aussehen des Zifferblattes einer Uhr mit seinen peripherisch gestellten Zahlen geben (Fig. 39).

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir in der eben beschriebenen Fig. 39 unserer Tinctionspräparate nunmehr bei demselben Entwicklungszustand angelangt sind, den uns Fig. 15 am frischen Material vor Augen führte. Es mag nur noch bemerkt werden, dass die Bildung des Halsteils, wie sie an lebendem Material recht gut

zu verfolgen war, bei den gefärbten Zellen nur in ganz vagen Andeutungen zu erkennen ist.

Das fadenförmige Gebilde, dessen Entstehung aus dem Kernnetz wir soeben nachzuweisen suchten, ist nun, wie sich demnächst ergibt, der zukünftige *Achsenstrang* des Spermatozoons, und es erübrigt daher nur noch zu schildern, wie die Umhüllung desselben und die Bildung des Spermatozöenkopfes zu Stande kommt. Letzteres ist an frischem wie an gefärbtem Material ziemlich gleich gut zu beobachten, und es schliessen sich die Ergebnisse meiner Untersuchungen in Bezug auf diesen Punkt der Hauptsache nach an die schon von *Korotneff* gegebene Schilderung an. Die in Fig. 39 peripherisch in der Kernblase angeordneten Chromatinbrocken scheinen alsbald nach dem distalen Pole des Kernes zusammen zu rücken. Jedenfalls sieht man hier nach einiger Zeit eine sich stark färbende kalottenartige Chromatinschicht (Fig. 40), die auch an der lebenden Zelle (Fig. 19, 20) im optischen Längsschnitt als stark lichtbrechendes Bogenstück der Kernwand in die Erscheinung tritt. Gleichzeitig bemerkt man hier, dass von der Anheftungsstelle des Halses an den Kern ein kleiner Zapfen — wol aus dem peripherischen Chromatin hervorgegangen — in den Kern hineinragt und sich vermittelt eines äusserst zarten Fädchens mit dem Nucleolus in Verbindung setzt. An konserviertem Material (Fig. 40) liess sich dieses Fädchen nicht nachweisen. Während nun die eben beschriebene Chromatinkalotte durch Verkleinerung ihres Radius sich verengt und ein zartes trichterförmiges Verbindungsstück bis zum Halsteil des Spermatozoon am Grunde des Kernes aussendet (Fig. 21, 41), ist der Nucleolus, wol unter Führung des eben erwähnten feinen Fädchens, aus seiner bisherigen centralen Lage bis auf den kleinen Zapfen am Halseingange herabgerückt und verschliesst so den letzteren (Fig. 20, 21), indem er gleichzeitig hierdurch mit dem den Hals durchziehenden Achsenfaden in innige Verbindung tritt. Die letzten Vorgänge der Kopfbildung des Spermatozoon bestehen nun einfach darin, dass die Chromatinkalotte auch ihrerseits unter steter Verringerung des Kernumfanges dem Halsteil mit seinem Nucleolusköpfchen immer näher rückt, bis sie das letztere haubenartig umschliesst und mit ihm zu einem spitzkegelförmigen Gebilde verwächst. Die Fig. 21, 22, 23 u. 24 des lebenden Materials, wie die Fig. 41—43 der Schnittpräparate werden diesen Vorgang ohne weiteres veranschaulichen. Verschiedenheiten zeigen sich in diesen Figurenreihen nur in sofern, als beim lebenden Material die Verbindung der Chromatinkalotte mit dem Halsteil und deren schliessliche Verschmelzung einfach dadurch zu Stande zu kommen scheint, dass die Kernwand selbst Schritt für Schritt sich verengt, bis sie dem Nucleolus sich aufgepasst hat, während die Schnittpräparate Fig. 41—43 deutlich dafür sprechen, dass die sich verengernde Kalotte von der Kernwand sich abhebt, und dass selbst nach vollständiger Verschmelzung derselben mit dem Nucleolus die Kernhöhle noch in freilich sehr winzigen Dimensionen nachzuweisen ist (Fig. 43). Welche von beiden Bildern den thatsächlichen Vorgang korrekter wiedergeben, wage ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden, glaube aber wol, dass am lebenden Material eine so winzige Kernhöhle sehr wohl übersehen werden kann. — Dass übrigens auch für das Herabrücken der Haube ein centraler Führungsfaden, wie für den Nucleolus vorgebildet wird, dürfte aus dem in Fig. 22 gezeichneten Befunde hervorgehen

Das den Kern umgebende *Zellplasma* der Spermatide zeigt bis zum Herausschiessen des Fadens keine anderen Veränderungen, als die Seite 10 beschriebene Körnchenanhäufungen, die bis zur Bildung des Halsteils führen. Abgerissene Zellen erscheinen, wie bereits hervorgehoben, vollkommen kugelig, woraus schon ohne weiteres ihre Membranlosigkeit sich ergibt. Des Weiteren wird diese Thatsache durch die vielfach im frischen Präparat anzutreffenden, zwei (Fig. 25), vier (Fig. 17) oder zahlreiche Spermatozoen im Innern beherbergenden, mächtigen Plasmakugeln erhärtet, die, wie direkte Beobachtung und die Betrachtung der Schnittpräparate beweisen, nur durch Ineinanderfliessen des Protoplasmas mehrerer ursprünglich selbständiger Zellen entstanden sein können. Endlich wäre noch, um die absolute Volubilität des Zellplasmas zu beweisen, auf Zustände wie Fig. 21 aufmerksam zu machen, bei welcher der gesamte Zellinhalt vom Kern sich losgelöst hat und einfach am Achsenfaden herabgeglitten ist.

Wenn der Halsteil, dessen Wände ein eigentümlich creneliertes Aussehen zeigen (Fig. 19, 20), die Form eines gestreckten Ellipsoids angenommen, fließt ein Teil des Zellplasmas — und auch dieser Vorgang scheint sich urplötzlich abzuspielen — am Achsenfaden entlang, ohne indes, wie dies in den Fig. 18 u. 20 deutlich zu sehen, allen Schlingelungen des Achsenfadens immer folgen zu müssen. Merkwürdig hierbei ist, dass am lebenden Material man ungemein häufig auch solche Zustände findet, wie sie Fig. 20 u. Fig. 23 veranschaulichen. Die protoplasmatische Umhüllung des Achsenfadens oder richtiger des Schwanzteils desselben beginnt hier nicht unmittelbar am Grunde der Zelle, sondern erst ein gut Teil unterhalb derselben, so dass also in diesem Falle die Plasmahülle des Schwanzes und das den Kopf-Halsteil umgebende Plasma nur durch den nackten Achsenfaden verbunden zu sein scheinen. Mögen diese Zustände immerhin pathologische sein; jedenfalls dürften sie auf einen gewissen Gegensatz zwischen den beiden Plasmamassen hinweisen, den man vielleicht durch die Annahme erklären könnte, dass es sich bei der Bildung der Schwanzhülle nicht um das grobmechanische Herabfliessen irgend welcher beliebiger Plasmamassen am Achsenfaden handelt, sondern um ein *Ausscheidungsprodukt* des Plasmas, welches in so feinem Strom am Achsenfaden dahinzieht, dass derselbe in seinem oberen Ende völlig nackt erscheint, so lange der Prozess noch nicht beendet. Doch wie dem auch sei, die Thatsache bleibt jedenfalls bestehen, dass das Plasma des Schwanzteils und dasjenige der Zelle alsbald sich gegeneinander abschliessen und zwar gerade an der Stelle, wo Schwanz und Hals aneinanderstossen (Fig. 24—26). Inzwischen ist der durch seine unndulierte Begrenzungsmembran ausgezeichnete Halsteil aus dem Ellipsoid mehr und mehr in die langcylindrische Form übergegangen und hat hierdurch das Zellplasma, welches augenscheinlich an dessen Vorder- und Hinterende adhärirt, gezwungen, eine ebenfalls gestreckte, im übrigen aber variable Gestalt (vgl. Fig. 23—27) anzunehmen. In diesem Stadium scheint nun der Schwanzteil eine festere Membran auszuscheiden, wie Fig. 27 lehrt, wo das Plasma des vom Halse fast losgelösten und nur noch durch den Achsenfaden mit ihm verbundenen Schwanzteils vollkommen scharfkantige Begrenzung zeigt, wie sie nur beim Vorhandensein einer festen Zellmembran möglich ist. Bis zu diesem Zeitpunkte ist der Achsenfaden bis zum unteren Drittel des

Schwanzes, wo er unter allmählicher Verbreiterung unmerklich in die Plasmahülle übergeht, der ganzen Länge nach in Hals und Schwanz deutlich nachzuweisen. Ja auch, wenn das Spermatozoon seine definitive Form fast völlig erreicht hat (Fig. 28), und nur die eigentümliche Einschnürung und eine stark lichtbrechende Querbrücke dort, wo Hals und Schwanzteil zusammenstossen, den unreifen Zustand erkennen lassen, sieht man den Achsenfaden noch in der eben angegebenen Ausdehnung. Beim völlig reifen Spermatozoon indes (Fig. 29) konnte ich denselben im Schwanzteile nicht mehr nachweisen, während er im Halsteil augenscheinlich stets deutlich sich abhebt.

Ist das Spermatozoon bis zu dem in Fig. 28 u. 43 wiedergegebenen vorletzten Stadium herangereift, so zieht es sich aus dem Zellplasma, welches bis dahin Kopf und Hals in Birnform umgab, heraus und schwimmt davon. Die zurückbleibenden Plasmamassen aber ballen sich, mit den Faserresten und Kernen des als Stiel dienenden inneren Funiculusgewebes vergesellschaftet, zu grossen ungemein dunkel und diffus sich färbenden Kugeln zusammen und bilden den sogen. *Restkörper*, wie dies die Fig. 8, 9 u. 10 veranschaulichen. Der Funiculus selbst, von seinen verästelten Traubenbüscheln befreit, nimmt mehr und mehr wieder die Gestalt eines einfachen Stranges an (Fig. 10), um sich nunmehr auf seine weitere Aufgabe, die Statoblastenbildung, vorzubereiten.

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass bei natürlicher Lage der Spermatiden an den Loben des Funiculus die Chromatinkalotte des Kopfes stets am distalen Ende der Birnzelle, der Halsteil hingegen am proximalen Teile gebildet wird. Er muss daher in den letzten Stadien der Entwicklung eine Drehung des Kernes um  $180^{\circ}$  und ein Hineinrücken in das Innere der Zelle stattfinden, wie dies die Figuren 42 u. 43 veranschaulichen mögen.

---

Fassen wir noch einmal die Resultate unserer Untersuchungen kurz zusammen, so ergibt sich etwa Folgendes:

1. Die Spermatozoen entwickeln sich aus Zellen des Mesoderms, vornehmlich aus der oberflächlichen Zellschicht des Funiculus.
2. Die Zellen, aus denen die Spermatozoen hervorgehen, sind membranlos, sitzen an traubigen Verästelungen des Funiculus und werden niemals frei beweglich.
3. Eine Scheidung von Spermatogonien, Spermatocysten und Spermatiden ist nicht erkennbar. Die Spermatiden erscheinen lediglich als die Endprodukte fortgesetzter Zellteilung des ursprünglichen Funiculusepithels.
4. Die Spermatozoen bestehen aus Kopf-, Hals- und Schwanzteil. Letztere beiden sind von einem Achsenfaden durchzogen.
5. Der Kopf besteht aus dem ursprünglichen Nucleolus der Spermatide (oder einem Teil desselben), dem eine nach vorhergegangener Kernteilung abgespaltene Chromatinschicht des Kerngerüsts als Haube aufsitzt.

6. Der Achsenfaden repräsentiert den andern Teil des ursprünglichen Kernchromatins. Er wird in der Kernblase selbst vorgebildet und dann im fertigen Zustande durch Kontraktion des Kernes ausgestossen.
7. Der Halsteil des Spermatozoon entsteht — abgesehen von dem Achsenfaden, der ihn durchzieht — aus wolkigem Zellplasma ausserhalb des Kernes, welches bald zu einer gewellten Membran erhärtet.
8. Der Schwanzteil entsteht aus dünnflüssigerem, wahrscheinlich durch einen Ausscheidungsprozess erzeugten Plasma der Zelle selbst, welches am Achsenfaden herabfliesst und sich nun ebenfalls mit einer Membran umgiebt.
9. Der nach Bildung des Halsteils und des Schwanzes verbleibende protoplasmatische Rest der Zelle bleibt beim Davonschwimmen des Spermatozoons unbenutzt zurück und verbindet sich mit seines Gleichen wie mit den sonstigen Zellelementen des gesammten Lobus (inneres Funiculusgewebe) zu grossen kugeligen Restkörpern.

Ob bei der Reifung der Spermatozoen *Richtungskörperchen* ausgestossen werden, vermag ich nicht zu entscheiden, doch verdient wol die schon von *Korotneff* (108) angegebene Thatsache Erwähnung, dass im Zellplasma sehr häufig ein grosser, stark lichtbrechender »Nebenkern« anzutreffen ist, wie solcher beispielsweise in den Fig. 20, 24 u. 27, also bei sehr verschiedenen Stadien der Entwicklung, von mir gezeichnet wurde.

---

## B. Embryogenese.

Die freischwimmenden, bewimperten Embryonen der Süsswasserbryozöen sind schon von den ältesten Beobachtern (*Trembley*, *Roesel*) gesehen, aber als parasitische Infusorien (»Läuse« nennt sie *Roesel*) angesprochen worden. Erst *Dumortier* (25) erkannte im Jahre 1835 richtig, was es mit diesen Parasiten auf sich habe, verlegte aber die Bildungsstätte der Embryonen in den Funiculus, den er kurzer Hand als Eierstock bezeichnet. Auch *van Beneden* (46) zweifelt nicht an der Richtigkeit der letzteren Ansicht. Er bildet zwar wirkliche Eier mit ihrem Keimfleck ab; aber er hat dieselben nur frei in der Leibeshöhle herumschwimmend beobachtet und ihre wahre Bildungsstätte demgemäss nicht erkannt. Da ihm nun die freischwimmenden echten Embryonen und die den Statoblasten entstammenden »wimperlosen Embryonen« gleicherweise bekannt waren, so gelangt er zu der Annahme, dass die Eier teils als Sommererier direkt zu wimpernden Embryonen sich entwickeln, teils mit einer Chitinschale sich umgeben und gewissermassen Wintererier repräsentieren. Aus dieser Auffassung heraus ist denn auch seine Behauptung zu erklären (46, pag. 10), dass ein Teil der Bryozöen getrennten Geschlechtes und zwar alsdann vorwiegend weiblich sei, während thatsächlich Spermata und Eier unabänderlich in ein und demselben Individuum anzutreffen sind. Als weibliche Tiere betrachtete eben der belgische Forscher augenscheinlich alle diejenigen, welche nach Beendigung der Geschlechtsperiode an ihrem Funiculus lediglich reifende Statoblasten erkennen liessen.

Es ist das Verdienst *Allmans* (61), die Bildungsstätte der Eier und somit das echte »Ovarium« zuerst richtig nachgewiesen, die Statoblasten aber als ungeschlechtliche, knospenartige Propagationsmittel erkannt zu haben. *Allman* giebt an (61, pag. 33, 34), dass das Ovarium der Seitenwand der »Endocyste« nahe der Mündung angeheftet sei und aus einer Mehrzahl von Eiern mit grossem Keimbläschen und deutlichem Keimfleck bestehe. Später verschwindet das Keimbläschen, das Ei wird zur Morula und darauf zum ovalen, cilientragenden Hohlkörper, der aber keine Öffnung nach aussen zeigt. Erst jetzt, während der Embryo übrigens nach wie vor von einer einschichtigen Ovarialhülle umschlossen bleibt, bildet sich eine tiefe Einstülpung an der einen Seite, aus deren Mitte dann wieder bruchsackartig eine cilienlose Ausstülpung sich erhebt, die nunmehr an ihrer Spitze ein oder zwei Polypide knospet. Der endlich frei werdende Embryo stülpt seinen Polypen tragenden Bruchsack weiter heraus, der schliesslich als direkte Fortsetzung des cilientragenden, aber der Cilien verlustig gehenden Teiles erscheint und sich nebst dem letzteren mit einer chitinösen Ectocyste überkleidet.

Den Angaben *Allmans*, dass der Embryo seine Entwicklung im Ovarium durchlaufe, trat *Metschnikoff* (74) in einer vielbesprochenen kurzen Notiz entgegen, in der er behauptete, dass die Eier zur Reifezeit, noch mit dem Keimbläschen versehen, das Ovarium

verlassen und frei in der Leibeshöhle umherschwimmen, um dann von einer eigentümlichen Knospe eingeschlossen zu werden, welche um den werdenden Embryo nach Art der *decidua reflexa* eine denselben umhüllende Duplicatur bilde. Des Weiteren berichtet *Metschnikoff* von einer totalen Furchung des Eies, aus dem ein Zellhauf mit centraler Leibeshöhle hervorgehe. Der Embryo wird alsdann zweischichtig, länglich und produziert nunmehr an seinem Vorderende zwei Polypide, die sich nach Art gewöhnlicher Knospen entwickeln. Um diese Zeit entsteht in der Mitte des Embryo eine Ringfalte, die allmählich nach oben zusammenwächst und den Polypen tragenden Teil als Scheide umhüllt.

Diese Angaben *Metschnikoffs* wurden dann von *Nitsche* (78, p. 349 ff.) in ihrem ganzen Umfange bestätigt und noch dahin vervollständigt, dass der cilientragende Kragen des durch die »*Ooeciümöffnung*« ausgeschwärmten Embryos beim Festsetzen des Tieres nach hinten zurückgeschlagen und schliesslich in das Innere des Körpers am hinteren Pole eingestülpt werde, wo er degeneriert.

Weitere Studien über die Embryogenese der Süsswasserbryozöen stammen von *Reinhardt*. Derselbe berichtet (81, pag. 209) von eigentümlichen Protoplasmaklumpchen, die in der Peripherie des Eies auftreten und von *Allman* wol irrtümlich für Zellen angesehen seien. Die Segmentation des Eies hat *Reinhardt* nicht gesehen, glaubt aber zu erkennen, dass die *Gastrula* durch eine tiefe »wimpernde« Einstülpung der Wandung in die Segmentationshöhle entstehe. Der *Gastralmund* schliesst sich dann später, und der sackförmige Embryo erhält nun die Ringfalte, von der schon *Metschnikoff* gesprochen; der oberhalb derselben gelegene kappenförmige Teil des Embryo knospet die Polypide. Die Ansicht *Metschnikoffs* und *Nitsches*, dass das Ei von einer umgewandelten Knospe aufgenommen werde, wird als irrig verworfen; die den Embryo umgebende »einschichte« Hülle vielmehr als ausgedehnte Membran des Eierstocks angesprochen. Der cilientragende Teil des Embryos bildet keinen Teil des fertigen *Cystids*, wie *Allman* will. Seine Zellen zerfallen vielmehr und werden entweder in das Innere des *Cystids* hineingezogen (*Nitsche*), oder sie bilden einen langen Fortsatz, der als rudimentäre *Stolonenbildung* aufzufassen ist. Die reifen Embryonen verlassen das *Zooecium* aus der Öffnung eines abgestorbenen *Polypids*. Die Abbildungen, welche der späteren, russisch geschriebenen Abhandlung (87 *Reinhardts* beigegeben sind, entsprechen im Allgemeinen diesen Darlegungen, während *Ostroumoff* (97) behauptet, die dort geschilderten Prozesse seien lediglich pathologischer Natur. — 1886 habe ich selbst in gedrängter Kürze die weiter unten gegebenen Endergebnisse meiner Untersuchungen, die nur in einem Punkte durch nachträgliche Entdeckungen modifiziert werden, im Tageblatte der Naturforscherversammlung niedergelegt.

1887 (99, p. 193) berichtet *Korotneff* von einer bereits von mir erwähnten gürtelförmigen *Placenta*, durch welche der Embryo mit der Wand des zweischichtigen »*Ooeciüms*« zeitweilig verbunden sei. Derselbe hat dann seine weiteren Untersuchungen in einer russisch geschriebenen Arbeit (115) niedergelegt, die mir leider nicht zugänglich gewesen. Endlich macht *Braem* 1891 (119, pag. 114 ff.) einige Mitteilungen über Embryogenese. Er hat die von *Reinhardt* im Ei beobachteten »Protoplasmaklumpchen« ebenfalls gesehen und erwähnt als der erste eines eigentümlichen hellen Hofes, der den Kern der Eizelle

excentrisch umgiebt. Aus der Morula wird eine einschichtig Planula (Reinhard) welche am vorderen Pol Zellen in das Innere hineinwuchern lässt, die sich der Wand anlegen und den Embryo zum zweischichtigen Sack umgestalten. An diesem entstehen die zwei Primärpolypide durch Einstülpung (*Metschnikoff*), worauf die bekannte Ringfalte sich bildet. Die Follikelwand des Eierstocks wird durch Teilnahme von *Ectodermzellen* zweischichtig, so dass die Hülle des Embryo als eine zum Ooecium modifizierte *Knospenanlage* aufzufassen ist (pag 117), wenn auch die Angabe *Metschnikoffs*, das Ei werde freischwimmend von einer solchen aufgenommen, unhaltbar ist. In einer Anmerkung zur Figurenerklärung der Tafel XV wird dann nachträglich eine Beobachtung mitgeteilt, welche den Autor zu denselben Schlüssen über die Aufnahme des Eies durch eine besondere Ooeciumknospe führt, zu denen auch ich, wie weiter unten mitgeteilt, durch meine Untersuchungen gelangt bin. Das Heraustreten des Embryo erfolgt vermutlich durch einen Durchbruch an der Stelle, wo das Ooecium der Leibeswand angeheftet ist. Das Umstülpen des Mantels und dessen Einstülpung in das Innere beim Festsetzen der Larve wird eingehend in seinen verschiedenen Phasen geschildert. — Endlich ist noch der Untersuchungen *Davenports* (124, pag. 68) zu erwähnen, der namentlich den Prozess der Gastrulation genauer verfolgt hat.

Was nun meine eigenen Untersuchungen anlangt, so beschränken sich dieselben leider der Hauptsache nach auf die Gattungen *Plumatella* und *Pectinatella*. Bei der Gattung *Paludicella* habe ich lediglich reife Eier und keinerlei Embryonalstadien beobachtet, was um so bedauerlicher erscheint, als wir gerade aus dem Verfolg der Embryonalentwicklung neue Anhaltspunkte über die verwandtschaftliche Stellung dieser Form mit den *Phylactolämen* erhoffen dürfen. Über den Zeitpunkt, zu welchem sich bei den verschiedenen Formen die Geschlechtsprodukte entwickeln, habe ich bereits im I. Teil dieser Monographie (Pag. 83) berichtet. Das Ovarium entsteht stets in der Weise, dass zunächst der Zellkern einer gewöhnlichen Mesodermzelle auffallend an Grösse gewinnt, wobei er bläschenartig durchsichtig wird (Fig. 44), in seinem Innern aber ausser dem stark lichtbrechenden Kernkörperchen eine Menge zerstreuter Chromatinpartikelchen erkennen lässt, die sich bald vornehmlich der Peripherie des Kerns anlagern und so demselben das Aussehen eines Uhr-Zifferblattes verleihen. Das den Kern umgebende Plasma erscheint bei Tinctionen dunkler gefärbt, als das der gewöhnlichen Mesodermzelle und grenzt sich so alsbald ziemlich scharf als mehr oder minder kugeliger Ballen von seiner Umgebung ab. Schon die Vergrößerung des ersten Eikerns bedingt natürlich eine schwache Hervorwölbung über das Niveau der normalen Mesodermzelle. Indem sich dann weitere Mesodermzellen in ähnlicher Weise umwandeln, entsteht allmählich an der Bildungsstelle ein traubenartiger Eierballen (Fig. 45), der schräg in die Leibeshöhle hineinragt und von dem Protoplasma nicht umgewandelter Mesodermzellen nebst eingestreuten Kernen epithelartig überkleidet wird. Solche Eiertrauben findet man bei *Plumatella*, *Cristatella* und *Pectinatella*, während bei *Victorella* und *Paludicella* die wenigen Eier mehr neben einander gelagert erscheinen (Fig. 48). Die Eiertraube der *Fredericella* besteht nur aus wenigen Eizellen, während bei den höher entwickelten Formen wohl bis 10 derselben in den verschiedensten Stadien der Ausbildung anzutreffen sind.



Die Grösse der reifen Eier ist bei den verschiedenen Arten verschieden, scheint aber auch bei ein und derselben Art zu schwanken. Die kleinsten Eier (Fig. 48) fand ich bei *Paludicella*, die grössten bei *Plumatella punctata* (Fig. 49), doch muss ich hervorheben, dass ich weder bei *Lophopus*, noch auch bei *Pectinatella* zweifellos reife Eier gesehen habe.

*Reifung des Eies, Befruchtung.* So lange das Ei noch klein und jung, erscheint die protoplasmatische Dottermasse desselben durchaus homogen oder schwach konzentrisch gestreift, beim weiteren Wachstum aber treten eigentümliche Dotterballen in seiner Peripherie auf, welche schon von *Allman* beobachtet, aber von ihm irrtümlich für Zellkerne gehalten wurden. Über die Herkunft dieser Dotterballen wage ich eine bestimmte Ansicht nicht auszusprechen, doch legen gewisse Bilder, wie namentlich Fig. 45 u. 46 bei x, die Vermutung nahe, dass dieselben dem Chromatin des Keimbläschens entstammen. Ebenso wenig habe ich völlige Sicherheit über die Bedeutung und die definitiven Schicksale dieser Dotterballen erlangen können. Wie es scheint, erreichen sie einige Zeit vor der Reife des Eies ein Maximum an Grösse und Zahl, sind indes auch noch im befruchteten Ei (Fig. 55) deutlich nachzuweisen. Erst wenn das letztere seine ersten Teilungen eingeht (Fig. 58—61), verschwinden sie mehr und mehr und zwar, wie es mir scheint, indem sie zu rundlichen, Speichelkörper-artigen, blassen Gebilden aufquellen (Fig. 59 bei d), die dann im umgebenden Protoplasma sich auflösen.

Den grössten Wechsel innerer Gestaltung während der Reifung des Eies lässt jedenfalls das Keimbläschen erkennen. Der Keimfleck in demselben (Fig. 45 kf) zeigt schon früh eine stark lichtbrechende Vacuole, während das Chromatin noch regellos oder wandständig im Keimbläschen zerstreut ist. Schon in diesem Stadium der erst halb erwachsenen Eier wurde dann mehrfach eine Zweiteilung des Keimbläschens (Fig. 46 a) resp. des Keimflecks (Fig. 46 b) beobachtet, ohne dass ich zu sagen vermag, ob dieser Vorgang auf die Ausstossung von Richtungskörperchen zurückzuführen ist. Im weiteren Verlauf gruppiert sich dann das im Keimbläschen bisher verteilte Chromatin zu einer zusammenhängenden, nach allen Richtungen strahlige Ausläufer entsendenden Masse, neben welcher indes der Nucleolus in allen Fällen als stark lichtbrechender rundlicher Körper deutlich erhalten bleibt (Fig. 47, 49). Fügen wir hinzu, dass um diese Zeit das Keimbläschen ringsum oder excentrisch von einem helleren, von der übrigen Dottermasse des Eiplasmas sich scharf abhebenden Hofe (Fig. 47 h) umgeben ist, der schon von *Braem* beobachtet wurde und aus dünnflüssigerem Plasma zu bestehen scheint, so haben wir den normalen Bau des Bryozoeneies geschildert, wie sich dasselbe kurz vor der Befruchtung dem Beobachter darbietet.

Gehen wir nun über zu den weiteren Schicksalen des Eies, so muss ich im Voraus bemerken, dass es nicht meine Aufgabe sein konnte, bei einer Darstellung der allgemeinen Embryogenese die eine Spezialuntersuchung erheischenden Fragen nach der Ausstossung der Richtungskörperchen, dem Eindringen des Spermakernes etc. eingehender zu studieren, zumal mir naturgemäss nur schwer zu deutende Einzelbefunde aus meinen Schnittserien zu Gebote standen. Ich begnüge mich daher zu konstatieren, dass Zustände,

wie sie in den Fig. 50—53 von mir dargestellt wurden, augenscheinlich dem in Fig. 47 vorgeführten Stadium folgen, ohne dass ich die Richtigkeit der angenommenen Reihenfolge beweisen kann. Will man die durch jene Figuren dargestellten Wandlungen in Worte kleiden, so wäre festzustellen, dass 1) das Chromatinnetzwerk verschwindet und durch einen gestreckten körnigen Ballen dieser Substanz ersetzt wird (Fig. 50, 51), 2) dass an Stelle dieses einen Ballens deren zwei auftreten, wobei der Nucleolus verschwunden zu sein scheint (Fig. 53), 3) dass ein Kernnetz erkennbar wird, unter gleichzeitigem Auftreten von zwei rundlichen Nucleolen (Fig. 52), 4) dass zwei sternförmige Chromatinmassen im Innern des Kerns an einander gelagert sind, was wol als Kernteilung aufzufassen ist, während gleichzeitig ein umgewandeltes Spermatozoon äusserlich dem Ei anhaftet (Fig. 54, 55).

Die bisher geschilderten Stadien dürften sämtlich, mit Ausnahme vielleicht der letzten beiden, ohne den Einfluss des Spermas sich abspielen. Nach der Befruchtung treten nun Zustände ein, wie ich sie in den Fig. 57—61 wiederzugeben versucht habe. In Bezug auf die Befruchtung sei zunächst bemerkt, dass das Spermatozoon selbst ganz rätselhafte Veränderungen erleidet, wenn es sich der Eiwand anlegt. Aus dem langen fadenförmigen Gebilde wird ein kronenartiger dreizackiger Knopf, der an zwei hervorragende Spitzchen des Eies sich anlegt und unter der Mitte seiner Platte ein stark lichtbrechendes Pünktchen zeigt. Unter diesem Pünktchen bemerkt man eine deutlich sich abhebende halbkugelige Vacuole (Fig. 56 unter sp) im Plasma des Eies. Diese in Fig. 54—56 zur Anschauung gebrachten Verhältnisse sind die einzigen, welche ich über die Beziehungen zwischen Sperma und Ei beobachten konnte; nur das dürfte vielleicht noch der Erwähnung wert sein, dass ich mehrfach nicht nur *ein* Spermatozoon in der angegebenen Weise am Ei befestigt fand, sondern mehrere, und dass deren Zahl namentlich dann eine exorbitante wurde, wenn die Stöcke infolge ungenügender Ernährung in meinen Aquarien im Absterben waren.

Wie die Fig. 54—56 erkennen lassen, ist auch im Stadium der Befruchtung das Keimbläschen noch durchaus deutlich, wie denn auch der excentrische Hof um dasselbe unverändert geblieben. Das Verhalten des Nucleolus in diesen Figuren legt den Gedanken nahe, dass es sich in diesen Stadien um die Abschnürung eines Richtungskörperchen handelt, das dann in Fig. 57 auf der Wanderung nach aussen betroffen würde. Wie schon in Fig. 55, so sieht man noch deutlicher in Fig. 57 bei sp., dass das Spermatozoon das Epithel des Eierstocks durchdrungen hat und mit einem Teil augenscheinlich schon in das Innere des Eies eingetreten ist. Die Verschmelzung des Spermakerns mit dem Nucleolus habe ich nicht beobachtet. Die Folge scheint aber alsbald zu sein, dass nun endlich die Konturen des Keimbläschens und des umgebenden Hofes verschwinden, die Dotterballen sich nach und nach auflösen und das Ei zur Teilung schreitet. Solche Teilungszustände sind in Fig. 58, Fig. 59 u. Fig. 60 a dargestellt, während in Fig. 60 b der centrale Teil des Eies schon deutlich in zwei annähernd gleiche Zellen zerfallen ist, deren eine indes ausser durch ihre Grösse noch durch den Besitz eines Chromatingerüstes sich auszeichnet. Noch auffallender tritt dieser Unterschied in Fig. 61 hervor, wo von den drei vorhandenen Zellen wiederum nur eine mit jenem Chromatinnetzwerk ausgestattet

ist, dem ein kleiner Nucleolus seitlich anliegt. Es scheint mir daraus zu folgen, dass diese eine Zelle es ist, welche durch Teilung zunächst immer neue Tochterzellen aus sich hervorgehen lässt. Erwähnt werden mag übrigens hier nochmals, dass nach den vorliegenden Befunden augenscheinlich nicht die ganze Dottermasse einfach in zwei, vier und mehr Teilstücke zerlegt wird, sondern dass ein Teil des peripherischen Dotters nach wie vor in seiner ursprünglichen Form, ja sogar noch mit den charakteristischen Dotterballen erhalten bleibt.

*Embryonalhüllen. Bildung des Embryo.* Die Vorgänge, wie ich sie bis jetzt geschildert, sind sämtlich an Eiern beobachtet, welche ihre ursprüngliche Lage am Ende einer Ovarialtraube bewahrt hatten, also nicht von einem besonders ausgebildeten Eifollikel umschlossen waren. Dennoch umschliesst ein solcher regelmässig die werdende Morula, und es entsteht daher die viel ventilerte Frage, auf welche Weise die ganz eigenartige, aus zwei verschiedenen Schichten bestehende Umhüllung des werdenden Embryo zu Stande gekommen sei.

Ich muss gestehen, dass ich, gestützt auf die soeben beschriebenen Furchungsstadien, die ich an noch im Ovarium befindlichen Eiern beobachtete, lange Zeit die Idee, das Ei werde von einer polypidartigen Wucherung der Leibeswand aufgenommen, auf das entschiedenste bekämpfte, indem ich die spätere Umhüllung lediglich auf eine starke Wucherung des Eierstocksepithels, welches von den zerfallenden, nicht zur Reife gelangenden Eiern energisch ernährt werde, zurückführte. Die Zweischichtigkeit jener Umhüllung, die auf Schnitten sofort in die Augen fällt, erklärte ich, durch eine Reihe von Bildern hierzu veranlasst, in der Weise, dass von dem Eimateriale selbst eine Summe von Zellen ausgeschaltet werde und dem mächtig wuchernden Eierstocksepithel als innere Schicht sich anlagere. Nach erneutem Studium der ganzen Frage stehe ich nicht an, meine frühere, auf der 59. Naturforscherversammlung zu Berlin vertretene Ansicht als irrig zu bezeichnen und in der That eine ganz eigenartige Neubildung als Ursache der späteren Embryonalhülle anzuerkennen.

Der erste Fund, der meine früheren Ansichten notwendigerweise rektifizieren musste, ist in Fig. 62 dargestellt. Ein noch nicht in Furchung begriffenes Ei liegt excentrisch in einem deutlich zweischichtigen Gewebekörper, dessen Aussenschicht dem Mesoderm (m), dessen innere Zellmassen augenscheinlich dem Ectoderm (ec) entstammen. Wie das Ei in diesen Gewebekörper hineingelangte, ist schwer zu sagen. Jedenfalls aber überzeugte ich mich bald, dass sehr häufig in unmittelbarer Nähe des Ovariums und zwar auf der der Mündungszone des Polypids zugekehrten Seite desselben, die nicht von einer jungen Polypidknospe besetzt ist, aus der Wand des Zooeciums ein Gebilde hervorzuechert, wie ich es in Fig. 63 dargestellt, und das sich von einer echten Polypidknospe ausser durch die Lage einmal durch die zarten Konturen seines protoplasmatischen, aufgeblasenen Innern, sodann durch den flachen epithelartigen Charakter der peripherischen Mesodermlage unterscheidet, wie dies auch *Braem* bei einem ähnlichen Funde in der Anmerkung zur Figurenerklärung seiner Tafel XV hervorhebt.

Schon Pag. 18 wurde erwähnt, dass die Ovarialtrauben schräg in die Leibeshöhle hineinhängen, die reifsten Eier an ihrer Spitze tragend. Von der benachbarten Wand her wächst nun dieser Spitze jenes polypidartige Gebilde entgegen und wird in der Folge — eine direkte Beobachtung über diesen Vorgang steht noch aus — das befruchtete Ei aus dem Ovarium in der in Fig. 62 dargestellten Weise in sich aufnehmen. Dass nicht, wie ich früher annahm, das Epithel des Eierstocks bei der Bildung dieser Embryonalhülle beteiligt ist, geht unter anderm auch noch aus der unschwer zu beobachtenden Thatsache hervor, dass das Ovarium noch lange Zeit fast in seinem ganzen Umfange *neben* dem sich entwickelnden und in oben geschilderter Weise umhüllten Embryo mit seinem Epithel erhalten bleibt. Die Angabe *Metschnikoffs* ist also der Hauptsache nach richtig; nur darin irrte er, dass er ein Austreten und freies Wandern des Eies voraussetzte, während es nach *Braems* und meiner Beobachtung aus dem Eierstocke gewissermassen »entnommen« wird, worauf übrigens schon die unabänderliche Lage des Embryos in unmittelbarer Nähe des Ovariums (vergl. Fig. 64) hindeutete. Der Zeitpunkt, an welchem das Ei von der Polypidknospe umhüllt wird, scheint erheblichen Schwankungen zu unterliegen. In Fig. 62 sehen wir ein Ei schon völlig umschlossen, das offenbar erst soeben zur Reife gelangte, während wir andererseits in den Fig. 58—61 noch an ihrer ursprünglichen Lagerstätte befindliche Eierstockseier beobachteten, bei denen die ersten Furchungsstadien bereits durchlaufen sind. Ob einer dieser beiden Fälle als Regel, der andere als Ausnahme zu betrachten, wage ich nicht zu entscheiden, da mir immerhin unter den zahllosen Schnittpräparaten doch nur einige wenige Male die in Frage kommenden Stadien zu Gebote standen. Wie dem aber auch sei, jedenfalls ist soviel mit Sicherheit zu behaupten, dass die über Fig. 61 hinausgehenden Furchungsstadien unter allen Umständen innerhalb des von der Polypidknospe gebildeten Follikels vor sich gehen.

Ein solches weiteres Stadium zeigt zunächst Fig. 64 (Längsschnitt), in welchem die excentrische Lage des Eies ebenfalls noch deutlich erkennbar, wie in Fig. 62, der Furchungsprozess indes schon zu einer Mehrzahl verschieden grosser und im Schnitt wol nur teilweise sichtbarer Morulazellen geführt hat. Auch hier erscheint die Teilnahme der Ectodermzellen bei der Bildung der Embryonalhülle fast zweifellos, ebenso noch in Fig. 65, wo dieselben den Furchungsballen des Eies auch am distalen Ende gleichmässig umkleiden, das Ei also eine mehr centrale Lage eingenommen hat. Während die zweischichtige Embryonalhülle in den folgenden Stadien durch Streckung zu einem länglich birnförmigen bis cylindrischen Körper auswächst (Fig. 66 u. 68), mehrt sich die Zahl der Furchungskugeln des Eies, und dasselbe wird zur vielzelligen Morula, die alsbald, unter Verkümmern der umgebenden Ectodermzellen, mit grosser Schärfe von den Hüllen als rundlicher Ballen sich abhebt (Fig. 67 mo). In dem nun folgenden Stadium (Fig. 69) sehen wir einmal die Rückbildung der Ectodermzellen nunmehr auch im proximalen Teile der sehr verlängerten Polypidknospe deutlich in die Erscheinung treten, und zweitens den Hohlraum sich weiter entwickeln, der den werdenden Embryo aufnimmt. Letzterer selbst ist aus dem kugeligen Morulazustand inzwischen in den einer gestreckten Blastula (bl) mit deutlicher Körperhöhle übergegangen, wobei hervorgehoben werden mag, dass augenscheinlich

die Schliesszelle an dem einen Körperpol alle übrigen an Grösse bedeutend übertrifft und somit schon jetzt die Vermutung nahe legt, dass eine etwaige Gastrulation von hier aus sich vollziehen werde. Dem scheint nun in der That so zu sein, wie Fig. 70 und noch mehr Fig. 71 zu zeigen geeignet sind. Fig. 71 lässt erkennen, dass etwas seitlich von dem Pole der Blastula, welcher der Cystidwand zugekehrt ist, im Längsschnitt zwei Zellen etwas nach innen in die Höhle der Blastula eingerückt sind und dass von ihnen aus ein ganzer Kranz von Zellen bis tief in deren Höhlung sich erstreckt, mit anderen Worten, dass es sich um die bekannte Form der von bestimmten Zellen des Epiblasts ausgehende Gastrulation handelt. Fig. 70 zeigt den Hergang zwar nicht in gleicher Klarheit, lässt sich aber jedenfalls ohne Weiteres auf das in Fig. 71 Dargestellte zurückführen. Schon *Davenport* (124, pag. 68) hat diese Form der Gastrulation richtig erkannt und hebt hervor, dass es sich im Ganzen um eine Summe von vier Zellen handele (von denen im Längsschnitt natürlich nur zwei zu beobachten sind), welche die Gastrulation einleiten. Die weiteren Ausführungen dieses Autors (124, pag. 88 ff.), nach welchen die so gebildete innere Schicht des Embryonalkörpers in Hinblick auf die sich darbietenden Vergleiche mit den Larven der marinen Bryozoen nicht als Ectoderm, sondern — nach gänzlichem Ausfall der Darmbildung und dadurch hervorgerufener Unterdrückung der Entodermanlage — als *Mesoderm* aufzufassen sei, scheinen mir so wol begründet, dass ich sie rückhaltlos acceptiere, wie ich denn bereits auf der Berliner Naturforscherversammlung (96, p. 134) aus anderen Erwägungen die nämliche Ansicht vertreten habe.

Das Endresultat der Gastrulation ist ein ringsum geschlossener, keine Spur eines Blastoporus aufweisender, ellipsoidischer, zweischichtiger Hohlkörper, der anfangs völlig frei im Follikelraum schwebt, wie dies die Fig. 72 erkennen lässt. Erst wenn dieser Hohlkörper bedeutend an Umfang gewonnen, beginnt eine gürtelförmige Ringschicht des Epiblasts zu lang zylindrischen Zellen auszuwachsen (Fig. 73 bei p), welche sich nun mit dem an dieser Stelle verdickten Follikelepithel in Verbindung setzen und so die bereits von mir und *Korotneff* erwähnte »gürtelförmige Placenta« bilden, vermittelt welcher der reife Embryo während gewisser Stadien seiner Entwicklung im Follikelsacke suspendiert ist (Fig. 73 u. Fig. 74 p). Schon um diese Zeit, zugleich mit der ersten Anlage der Placenta, sieht man an dem der Polypenwand zugekehrten Teile der Gastrula die beiden Schichten derselben nach innen sich einstülpen und so die Bildung der ersten Knospen (meist zwei) einleiten, über deren spezielle Entwicklung im folgenden Kapitel dieser Schrift des Näheren verhandelt werden soll.

Des Ferneren lässt sich in einem wenig vorgeschritteneren Stadium erkennen, dass zwischen Epiblast und Hypoblast eine weitere Schicht, die *Muscularis*, sich ausgebildet hat. Alle bisherigen Autoren, von *Metschnikoff* bis *Braem*, nehmen an, dass beide Lagen der Muskelschicht dem Epiblast entstammen. Demgegenüber verweise ich auf Bilder, wie ich sie bei jungen *Pectinatella*embryonen erhalten und in Fig. 114 dargestellt habe. Es scheint mir aus denselben unzweifelhaft hervorzugehen, dass zwar die *äussere* Muskellage, die Ringfaserschicht, als direkte Umformung der tieferen Teile der Ectodermzellen sich zu erkennen giebt, dass aber die Längsfaserschicht ebenso deutlich von den Zellen

des *inneren Epithels* (Mesoderms) sich ableitet. — Die Entstehung der Muskellage des Darmkanals wird in einem folgenden Abschnitte (Knospung) klar zu legen sein.

Ist die Entwicklung des Embryo bis zu dem vorgeschilderten Stadium gelangt, so wird seine Vergrößerung eine rapide, wobei gleichzeitig die *pari passu* sich ausdehnende Follikelwand ganz erheblich an Dicke abnimmt, um schliesslich zu einer äusserst zarten Lamelle zu werden, deren Kerne knotenförmig in den Innenraum des Follikels vorspringen (Fig. 76 u. 77). Gleichzeitig beginnt die Entwicklung eines neuen Embryonalorgans, der den oralen Pol schliesslich völlig überwölbenden Ringfalte (rf). Dieselbe zeigt sich als wulstförmiger Vorsprung cylindrischer Zellen des Epiblast unmittelbar unter der Gürtelplacenta, von der sie durch einen deutlichen Spalt getrennt ist (Fig. 75 rf). Indem nun im weiteren Verlauf die Placenta sich rückbildet, erhebt sich jener Ringwulst als Ausstülpung beider Zellschichten — des Epi- und des Hypoblast — im ganzen Umkreise des Embryo zu immer grösserer Höhe (Fig. 76 rf), bis er endlich die vordere Körperhälfte desselben vollkommen kappenartig überwölbt (Fig. 78 rw, Taf. III), seine Ränder am Polende also dicht aneinanderschliessen. Bemerkenswert hierbei ist, dass die Innenschichten der Ausstülpung hierbei in ganz ähnlicher Weise durch langgestreckte Zellen, die man wol als Muskelfasern ansprechen darf, in Verbindung stehen (Fig. 77 pm), wie dies seinerzeit von der Mündungszone des Polypids durch die sogen. vorderen Parietovaginalmuskeln geschildert wurde.

Schon bald nach der ersten Erhebung des Ringwulstes entwickelt sich auf dem distal von ihm gelegenen Teile des Embryo an der Aussenseite des Epiblasts eine mehr und mehr hervortretende Cilienbekleidung (Fig. 76), welche auch auf den Ringwulst übergeht, so dass nach Vollendung der kappenförmigen Überwölbung des vorderen Polendes nunmehr der Embryo, der in seinen letzten Stadien völlig die Form eines Ellipsoides angenommen, in seinem ganzen Umfange von einem flimmernden Epithel überkleidet erscheint (Fig. 78). Die bis dahin von einem zum andern Körperpol gleichartige Leibeswand zeigt jetzt in ihrem epiblastischen Teile zwei völlig verschiedene Bildungen: Flimmerepithel am distalen Ende und auf dem bis zum vorderen Körperpol vorgestülpten Ringwulst; hohes, eigentümlich kerbig eingeschnittenes Cylinderepithel ohne Flimmerhärchen im proximalen, die Polypide knospenden Drittel des Körpers (Fig. 77). Letzteres, vorläufig noch vom Ringwulst umschlossen, soll nach Ansicht der früheren Autoren ganz ausschliesslich die spätere Leibeswand liefern, der gesamte Epiblastteil hingegen, der mit Flimmerhärchen besetzt war, im Verlaufe der weiteren Entwicklung zu Grunde gehen; wir werden jedoch sehen, dass diese Auffassung nur *cum grano salis* als zutreffend bezeichnet werden darf.

Die Mündungszone der primären Polypide öffnet sich schon nach aussen, wenn der Embryo noch im Innern des Mutterzoociums von seinen Hüllen umschlossen ist, wie Fig. 77 bei *mz* dies deutlich erkennen lässt. Da auch die kappenförmige Überwölbung des Ringwulstes am vorderen Körperpole jedenfalls einen offenen Porus frei lässt, so liegt demnach für den ins Freie gelangenden, mit seinem Cilienbesatz rotierend sich fortbewegenden, ellipsoidischen Embryo sofort die Möglichkeit vor, Nahrung zu sich zu nehmen.

Die Frage endlich, auf welche Weise der fertige Embryo ins Freie gelangt, ist von mir schon im I. Teile (pag. 85) dahin beantwortet, dass augenscheinlich die Mündung eines abgestorbenen Polypids, und zwar in den meisten Fällen wol die des als Muttertier fungierenden und bei der Entwicklung des Embryos zu Grunde gehenden Polypids benutzt werde. Demgegenüber vertritt *Braem* neuerdings die alte Ansicht, dass doch wol ein Durchbruch an der Stelle stattfinde, wo der Follikelsack an der Cystidwand befestigt sei, dass also in ähnlicher Weise eine Mündungszone sich entwickle, wie dies bei der Ausstülpung eines Polypids der Fall.

Leider bin ich nicht in der Lage, diese vielumstrittene Frage endgültig zur Entscheidung zu bringen. Fig. 77 zeigt an der Ansatzstelle der Embryonalhüllen an die Leibeswand zwar eine auffallende, auf Quellung deutende Verdickung des Ectoderms, eine wirkliche Mündungszone habe ich aber selbst bei fast reifen Embryonen nie entwickelt gefunden, während sie doch bei normalen Polypiden schon in ziemlich frühen Stadien zur Ausbildung gelangt. Ich glaube daher, bis weitere Beobachtungen vorliegen, auch jetzt noch das Austreten des Embryo durch eine freigewordene Cystid-Mündung als das Wahrscheinlichere annehmen zu sollen. Jedenfalls lehrt die Betrachtung der in den letzten Stadien ungemein zartwandigen Embryonalhüllen (Fig. 77 ch), dass ein Zerreißen derselben ohne Schwierigkeit zu bewerkstelligen ist, während andererseits bei der enormen Grösse des Embryo der Umfang der in letzter Stunde neu zu bildenden Mündungszone ein ganz kolossaler sein müsste.

*Der freigewordene Embryo.* Der aus dem Mutterzoecium auf die eine oder die andere Weise ins Freie gelangte Embryo stellt sich als ellipsoidischer, ringsum mit Flimmerhärchen bekleideter Körper dar, wie dies der Längsschnitt Taf. III, Fig. 78 veranschaulichen möge. Die Figur zeigt den nach vorn kappenförmig sich zusammenwölbenden Ringwulst und zwei fast fertig gebildete Polypide, deren Tentakelkrone vorläufig aber noch tief in das Innere zurückgezogen ist. Auch weitere Knospen können zu dieser Zeit und in noch viel früheren Stadien schon entwickelt sein.

Am distalen Pole bemerkt man bereits bei schwacher Vergrößerung eine Verdickung der äusseren Körperwand (q), welche von früheren Autoren meist als rudimentärer Saugnapf (z. B. Ostroumoff, 97 pag. 547) angesprochen wurde. *Braem* (119, pag. 119) glaubt, dass es sich hierbei um ein »zwischen den beiden Blättern der Leibeswand eingeschaltetes, von radial sich verbreiternden Fäden gebildetes Gewebe« handle, dem möglicherweise eine »sensible Funktion« zuzuschreiben sei. Demgegenüber möchte ich zunächst hervorheben, dass die »Muscularis«, als deren Derivat *Braem* jenes Gewebe in Anspruch nimmt, in der gesamten flimmernden Leibeswand des Embryo nur als äusserst zarte, beide Epithelien von einander trennende Lamelle auftritt, und dass man sich auf Schnitten leicht überzeugt, dass jene Verdickung durch Quellung der Zellen sowol des Ectoderms, wie auch des Mesoderms zu Stande kommt. So lange der Embryo frei rotiert, sind auch die Flimmern an diesem verdickten Pole normal entwickelt. Bald darauf aber — und es ist dies augenscheinlich die erste Vorbereitung zum Sesshaftwerden — zerfallen die Flimmerhärchen jener Verdickung und die Zellen des

Ectoderms beginnen in eigentümlicher Weise über die Konturen der Oberfläche hinauszuzuquellen, wie dies Fig. 83 andeuten mag. Bei späteren Stadien kann man unschwer erkennen, wie dieser Quellungsprozess erhebliche Fortschritte gemacht hat, so dass es keinem Zweifel unterliegen kann, dass wir es hier nicht sowol mit einem »Saugnapfe« oder »Sinnesorgan« zu thun haben, sondern lediglich mit der Verschleimung der Zellen am hinteren Pole, um hierdurch die Anheftung der Larve zu vermitteln.

Nachdem die Larve kürzere oder längere Zeit\*) frei umhergeschwommen, setzt sie sich, wie bemerkt, mit dem verdickten Körperpole fest, und es beginnt nun alsbald jener merkwürdige Umkrepelungsprozess des Ringwulstes, wie er zuerst von *Nitsche* beobachtet und später wiederholentlich (*Ostroumoff*, *Braem*) näher geschildert wurde. *Nitsche* spricht von einem einfachen »Umschlagen« des Ringwulstes, während *Braem* richtig erkannte, dass dieser Vorgang erst erfolgt, nachdem der polypidtragende Teil des Körpers durch den auseinanderweichenden Ringwulst mehr und mehr herausgetreten oder, fast möchte ich sagen, herausgewachsen ist. *Braem* erklärt dieses nach seinen Beobachtungen in wenigen Minuten sich abspielende Herausheben des polypidtragenden Vorderkörpers aus der cilientragenden Embryonalhülle, wie es Fig. 79 und 80 in zwei verschiedenen Phasen zeigt, lediglich durch Kontraktion der embryonalen Wandungen. Dabei bleibt es dann aber durchaus unverständlich, wie die Wand des Vorderkörpers in so rapider Weise sich verlängern kann, um alsbald thatsächlich nicht nur diesen, sondern auch den gesamten übrigen Körper an Stelle der mehr und mehr herabsinkenden Embryonalwandung umhüllen zu können. Ich glaube in den Bildern meiner Präparate die Lösung des Rätsels gefunden zu haben. Fig. 98 zeigt uns einen Schnitt durch die Stelle des Embryos, wo die Wandung des Vorderkörpers und diejenige des herabsinkenden Ringwulstes in einander übergehen, und zwar von *Pectinatella*. Die definitive Körperwand (kw) ist durch gewaltige Vacuolen des Ectoderms, diejenige des Ringwulstes durch Flimmerhärchen charakterisiert. Man ersieht nun zunächst deutlich, dass der innere Wall des Ringwulstes (irw) vollkommen den Charakter der definitiven Körperwand besitzt, wir also schon eine beträchtliche Verlängerung der letzteren erhalten würden, wenn der Wall einfach durch weiteres Herabrutschen des Ringwulstes heruntergebogen und so als direkte Fortsetzung der Körperwand sich darstellen würde. Aber noch mehr. Die Fig. 98 lässt ferner mit unzweifelhafter Deutlichkeit erkennen, dass die flimmernden Ectodermzellen des Ringwulstes an der Umbiegungsstelle (u) in den inneren Wall augenscheinlich mehr und mehr den Charakter von vacuolentragenden Körper-Ectodermzellen annehmen, mit anderen Worten, dass sie augenscheinlich nach Verlust der Flimmercilien durch Vacuolenbildung direkt in Körper-Ectodermzellen *sich umwandeln*. Hierbei scheinen denn auch die Mesodermzellen (m) der Embryonalwandung ihren Platz nicht zu bewahren, sondern man erhält den Eindruck, als wenn sie von der Seite des Ringwulstes weg zu der Seite des Walles, d. i. der definitiven Körperwandung hinüberwanderten, wie dies

\*) Der Mangel eines geeigneten Fixationspunktes scheint allerlei abnorme Erscheinungen hervorzurufen, wie sie schon *Reinhard* beobachtet und sogar als rudimentäre Stolonbildung (!) geschildert hat.



namentlich schön an dem gleichartigen Schnitt durch einen Plumatellaembryo (Fig. 99) zu beobachten ist. Die ganze Erscheinung des »Herauswachsens« des definitiven, polypidtragenden Zooeciums aus der flimmernden Embryonal-Leibeswand, welche letztere dabei zusehends an Grösse abnimmt, würde sich nunmehr so darstellen, dass zwar der erste Impuls des Herausstreckens des Vorderkörpers aus dem sich weitenden Ringwulst auf Kontraktionserscheinungen zurückzuführen ist, dass aber alsbald ein rapider Umwandelungsprozess der Embryonalschichten in definitive Körperwand an der höchsten oder Umbiegungsstelle des Ringwulstes beginnt, welche bewirkt, dass der innere »Wall« des Ringwulstes (irw) von oben her sich stetig verlängert und hierdurch in den Stand gesetzt wird, an seinem unteren Ende nun auch seinerseits durch einfaches Umbiegen gradatim der Körperwandung neue Zellmassen anzufügen. Gälte es den Vorgang durch ein Bild anschaulicher zu machen, so würde ich das einer frei beweglichen Rolle wählen. In dem Masse, wie sie auf dem befestigten Teile ihrer Schnur nach abwärts gleitet, sind wir genötigt, neue Längen des Fadens auf der andern Seite von oben her nachzulassen.

Es dürfte aus dem Gesagten zur Genüge hervorgehen, dass die bisherige Auffassung, die embryonale Wandung der Larve sei bei dem Aufbau der definitiven Körperwandung in keiner Weise beteiligt, sondern werde nach vollkommener Umstülpung schliesslich am distalen Pole in das Körperinnere aufgenommen, in dieser Fassung nicht richtig ist. Der grösste Teil jener embryonalen Körperwand findet vielmehr ganz unzweifelhaft zum Aufbau der definitiven Körperwand Verwendung, wenn auch nach einem mit dem Verlust der Cilien und sonstigen Veränderungen verbundenen Umwandelungsprozess. Was schliesslich in das Leibesinnere hineingestülpt, also nicht direkt zum Bau der Körperwandung verwendet wird, ist, wie wir alsbald sehen werden, lediglich derjenige letzte Rest der Embryonalwandung, der, nachdem der Umschmelzungsprozess bis zum distalen Körperpole vorgeschritten, nun nicht mehr in der oben angegebenen Weise verbraucht werden konnte.

Nachdem der Ringwulst oder, wie wir wol richtiger sagen müssen, die embryonale Leibeswand in ihrem Umwandlungsprozess bis in die Nähe des hinteren Körperpoles herabgesunken, biegt sie sich nach aussen um, um alsbald sich vertikal abwärts zu schlagen (Fig. 81) oder, ganz ans Ende gelangt, sogar nach innen sich einzurollen, wie *Braem* dies beobachtete. Das flimmernde Embryonalepithel des Ringwulstes ist nun natürlich nach innen, das der definitiven Leibeswand nach aussen gekehrt, doch erfährt hierdurch der Prozess der Zell-Umformung an der Umbiegungsstelle augenscheinlich keine Änderung.

Nach *Braem* (119, p. 119) hebt sich nunmehr der hintere Körperpol von der Unterlage in Folge der Einwärtsrollung des Ringwulstes, und es wird zum Schluss der ganze Rest der embryonalen Körperwand vom Pole aus in die Leibeshöhle hineingestülpt, wo er allmählich assimiliert wird. Da ich nicht in dem Besitze unzweifelhaft normal sich festsetzender Exemplare war, so bin ich nicht in der Lage, diese Vorgänge im Einzelnen zu bestätigen oder zu widerlegen. Fig. 82, der Schnitt durch einen normal fest-

gesetzten Embryo, lässt indes jedenfalls erkennen, dass in der That der Ringwulst, unter Vortreibung des aboralen Körperpoles, in das Innere hinein genommen wird, während das anscheinend nicht ganz normale Stadium Fig. 81 immerhin als Vorbereitungsstufe zu diesem Einstülpungsprozess angesehen werden kann. Noch ältere Embryonen wie Fig. 82 zeigen dann auf das deutlichste eine allmähliche Reduktion der eingestülpten, zu einem gleichartigen, stark gequollenen Haufwerk umgeformten Zellmassen, bis schliesslich auch die letzten Spuren derselben verschwunden sind.

Mit der Ausbildung der definitiven Leibeswand, wie wir sie im Vorhergehenden geschildert haben, geht ein allmähliches Auseinanderweichen der beiden Primärpolypide Hand in Hand, so dass die anfangs gleicherweise nach aufwärts gerichteten (Fig. 79) schliesslich im Winkel von fast  $180^{\circ}$  gegeneinander divergieren und so die zwei Hauptrichtungen angeben, in welchen der werdende Stock sich zu entfalten hat.

---

Die Resultate unserer Untersuchungen über die Embryogenese würden sich etwa in folgender Weise kurz zusammenfassen lassen:

1. Die Eier entstehen aus Zellen des Mesoderms in einem von Mesodermepithel überkleideten traubigen Ovarium.
2. Bei der Reifung des Eies entstehen wahrscheinlich vom Kernchromatin gebildete Dotterballen, welche sich erst nach der Befruchtung im Plasma des Eies auflösen. Der Kern ist von einer hellen Zone umgeben.
3. Bei der Reifung scheinen Richtungskörperchen ausgestossen zu werden.
4. Die Befruchtung findet im Ovarium statt. Das Spermatozoon durchdringt das Eierstocksepithel und haftet als kronenförmiger Körper dem Ei an.
5. Nach der Befruchtung, zuweilen auch erst nach Ablauf der ersten Furchungsstadien, wird das Ei von einer polypidartigen, in unmittelbarer Nähe des Eierstocks der Cystidwandung entsprossenen Knospe aufgenommen.
6. Die Furchung des Eies ist keine totale, wenigstens nicht im Ovarium. Die Teilzellen erscheinen zunächst verschiedenartig.
7. Die Morula entwickelt sich unter Streckung und Ausbildung eines inneren Hohlraumes zur Blastula.
8. Durch epibolische Gastrulation (vier Zellen) bildet sich zunächst das Mesoderm der Larve aus, welches alsbald der Innenwandung des Ectoderms als zartes Epithel sich anlegt. Von der Ausbildung eines Larvendarms findet sich keinerlei Andeutung.
9. Zur Befestigung des Embryo in der Polypidknospe während der mittleren Entwicklungsstadien bildet sich durch cylindrische Verlängerung von Ectodermzellen eine sog. Placenta aus, welche verschwindet, wenn der Ringwulst oder Mantel zur Entwicklung gelangt.

10. Die Polypide entstehen in der Zweizahl am proximalen Pole der Larve durch Einstülpung beider Leibesschichten.
  11. Die Larve gelangt durch die Öffnung eines abgestorbenen Polypids nach aussen, nach Zerreißung der zu einem zarten Epithel — unter ganzlichem Schwunde der ecotdermalen Elemente — ausgedehnten Aufnahmeknospe.
  12. Beim Festsetzen der Larve verschleimen die Zellschichten am distalem Pole und vermitteln das Ankleben.
  13. Das Heraustreten des polypidtragenden Teils der Larve aus dem Ringwulst erfolgt durch Muskeldruck. Sodann wird die flimmernde Embryonalhülle an der Umbiegungsstelle durch einen Umwandlungsprozess unter Verlust der Cilien in definitive Körperwandung umgeformt. Der Rest des nach unten und innen eingeschlagenen Ringwulstes wird in das Innere der Körperhöhle hineingenommen und hier assimiliert.
-

## C. Knospung.

### a. Phylactolaeme.

Die ersten genaueren Angaben über die Beteiligung der verschiedenen Leibes-  
schichten beim Aufbau der Knospe verdanken wir *Metschnikoff* (74) und *Nitsche*  
(75, 78). Beide sind der Ansicht, dass die äussere, ectodermale Schicht des Cystids  
es sei, welche durch Einstülpung in das Innere der Leibeshöhle vor allem das innere  
Epithel des Darms und das Nervensystem, dann aber auch die Epidermis der  
Tentakeln und die innere Schicht der Tentakelscheide aus sich hervorgehen lasse. Dem-  
gegenüber glaubte zuerst *Hatschek* \*), durch die Ergebnisse seiner *Pedicellina*-Untersuch-  
ungen hierzu veranlasst, die Vermutung aussprechen zu sollen, dass es sich bei diesen  
Knospungsvorgängen nicht um die Einstülpung des Ectoderms handele, sondern lediglich  
um die Ausbildung eines embryonalen, zwischen Ectoderm und Mesoderm gelagerten Ge-  
webekernes, der nach jeweiliger Knospenbildung immer noch Material für eine nächst-  
folgende übrig lasse. Diese Theorie ist dann später von *Braem* in vollem Umfange auf-  
genommen und verfochten worden. Auch *Davenport* (117) schliesst sich für die *Phylac-*  
*tolaemen* im wesentlichen den Ausführungen der Vorgenannten an, während *Oka* (122,  
p. 140) wieder eine Einwanderung, wenn auch keine direkte Einstülpung von Ectoderm-  
zellen annimmt.

Meine eigenen Untersuchungen stehen mit der durch *Braem* fast herrschend gewor-  
denen Ansicht *Hatscheks* durchaus in Widerspruch und führen wieder zu der alten *Metschni-*  
*koffschen* Behauptung zurück, dass es sich in der That bei der Bildung der Knospen der  
Hauptsache nach um eine *Einstitülpung* der beiden Schichten der Leibeswand handelt,  
unbeschadet der Thatsache, dass in nicht seltenen Fällen — bei den sogen. Doppel-  
knospen — das Material einer einzigen Einstülpung zum Aufbau *zweier* benachbarter  
Knospen verwertet wird. Der Grund für die Verwerfung der Einstülpungstheorie von  
Seiten *Hatscheks* und seiner Nachfolger dürfte, abgesehen von theoretischen Erwägungen,  
vor allem darin zu suchen sein, dass diese Autoren fast ausschliesslich die Knospung von  
*Cristatella* studierten, bei welchem die Fundamentalscheinung vermöge der eigenartigen  
Struktur des Ectoderms bei weitem nicht so klar und einfach hervortritt, als bei den  
hirschgeweihartig verzweigten Formen. Übrigens hat auch schon *Braem* in vereinzelt  
Fällen, wie bei der Bildung der Primärpolypide im Embryo und bei der Entstehung der  
Tochterknospen im »Statoblastenembryo« die Einstülpung (119, pag. 116), resp. ein  
»selbständiges« Auftreten der Knospenanlage (119, pag. 32) zugeben müssen, ohne jedoch  
hierdurch an seiner *Hatschekschen* Theorie irre zu werden, die indessen für *Pedicellina*

\*) Embryonalentw. und Knospung der *Pedicellina echinata*. Zeitschr. f. w. Zool. XXIX. 1877. p. 502

ja schon 1889 von *Seeliger* \*) als unhaltbar nachgewiesen wurde und neuerdings von demselben Autor (116, p. 574 ff.) auch für die marinen gymnolaemen Bryozöen auf das entschiedenste in Abrede gestellt wird.

Betrachtet man Fig. 84, den Längsschnitt der Knospe eines jungen »*Alcyonella*«-Stockes mit unbefangenen Blicken, so wird kein Mensch auf den Gedanken kommen, dass es sich hier um etwas Anderes handle, als um die simple Einstülpung der beiden die Leibeswand zusammensetzenden Schichten. Ähnliches zeigt Fig. 85, die junge »*Ooeciümknospe*« einer *Plumatella princeps spongiosa*. Etwas weniger einfach liegen allerdings die Verhältnisse bei *Cristatella*. Die Zellen des Ectoderms bilden bei dieser Gattung kein einfaches Epithel, sondern sie erscheinen als langcylindrische Balken, zwischen denen grosse Lückenräume, zum Teil mit den bekannten »Gallertballen« gefüllt, frei bleiben. Eine *Einstülpung* dieses eigenartig entwickelten Epithels unterbleibt daher; das nötige ectodermaische Zellmaterial wird vielmehr in der Weise beschafft, dass eine innere, Kern tragende Schicht sich *abspaltet* und nunmehr als Knospenkern in die Tiefe wuchert. In den Fig. 86—88 habe ich einige, diesen Vorgang veranschaulichende und meiner Überzeugung nach nicht misszudeutende Befunde dargestellt, wobei namentlich auf Fig. 88 hingewiesen sein möge, welche meines Erachtens an der rechten Seite der Zeichnung den Prozess der Abspaltung in vorzüglicher Weise erläutert. Ich stehe somit nicht an, die von *Braem* (119, p. 18 ff.) mit einem grossen Aufwande von Worten und Zeichnungen verfochtene Theorie, dass das Ectoderm am Aufbau der Knospe unbeteiligt sei, dass vielmehr das innere Knospengewebe einem zwischen Ectoderm und Mesoderm befindlichen embryonalen Geweberest entstamme, als irrig zu bezeichnen, wie ich denn auch von der weiteren Behauptung mich nicht habe überzeugen können, dass das Material jeder Knospe in letzter Instanz dem Restmaterial einer vorausgegangenen nächstälteren Knospe entstamme. Was sich mit einiger Sicherheit behaupten lässt, ist lediglich die Thatsache, dass die Bildung der Knospe im allgemeinen nur an solchen Stellen der Leibeswand vor sich geht, die noch in einem gewissen jugendlichen und teilungsfähigem Alter sich befinden\*\*), mit andern Worten, dass wir mit *Nitsche* eine *Knospenzone* an den wachsenden Enden des Stockes konstatieren müssen, in welcher die Knospen als Einzel- oder Doppelknospen ihren Ursprung nehmen. Einen direkten Zusammenhang jeder Knospe mit einer nächst vorhergehenden muss ich auf Grund meiner Präparate nicht nur in dem von *Braem* zugegebenen Falle der Statoblastenembryo-Tochterknospe, sondern auch in zahlreichen andern Fällen bei entwickeltem Stock auf das bestimmteste in Abrede stellen.

Die Bildung einer jungen Knospe geschieht also nach unserer Auffassung in jedem einzelnen Falle unter alleiniger Beteiligung der beiden primären Leibesschichten, des *Ectoderms* und des *Mesoderms*, gleichgültig, ob das Ectoderm durch wirkliche Einstülpung (*Fredericella*, *Plumatella*) oder durch Abspaltung (*Cristatella*, *Pectinatella*) zu seinen Auf-

\*) Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprocten Bryozöen in Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 49, p. 168—208.

\*\*) Vgl. auch die Bemerkungen *Seeligers* (116, p. 596 ff.) über die Fähigkeit »histologisch sehr bestimmt differenzierter Gewebe« einen ganz embryonalen Charakter wiederzugewinnen.

gaben herangezogen wird. Die erste Anlage der Knospe ist daher eine seichte Vorwölbung oder ein zweischichtiges Säckchen, welches in den Innenraum der Leibeshöhle hineinragt (Fig. 87, 89). Sehr bald, wenn nicht von Anfang an, wie bei *Plumatella* (Fig. 84), zeigt die innere Schicht des Säckchens ein deutliches Lumen (Fig. 89), das als geschlängelter, schmaler Hohlraum in der Längsrichtung der Knospenanlage verläuft. Dieser schmale Spalt ist es, der einerseits als Einstülpungshöhle des Ectoderms erscheint (Fig. 84), andererseits aber auch, wie wir alsbald sehen werden, die Uranlage des Darms und des von der Tentakelkrone umschlossenen Hohlraumes darstellt, so dass die Knospenbildung in ihren wesentlichen Vorgängen als eine Art *Gastrulation* bezeichnet werden muss, wie auch *Seeliger* (116, p. 596) bei Meeresbryozöen sie genannt hat.

Die Angaben *Nitsches*, wie aus dem zweischichtigen Knospensack der Darmtraktus sich bildet, stützen sich, gemäss dem damaligen Stande der Technik, auf höchst unvollkommene Präparate, einfache Halbierungsprodukte; nichtsdestoweniger hat er so korrekt beobachtet, dass es lediglich der Mangel jüngerer Stadien war, der ihn zu irrigen Schlüssen verleitete. Diese gipfeln darin, dass der Darm in toto durch eine Abschnürung gebildet werde, während die neueren Untersucher *Braem* und *Davenport* eine getrennte Entstehung von Munddarm einerseits, von Magen und Enddarm andererseits beobachtet zu haben glauben. *Oka* endlich (122, p. 135 u. 142) lässt den Enddarm als Aussackung des Magens entstehen und ersteren zu guterletzt in das Atrium durchbrechen.

Meine eigenen Untersuchungen stimmen am meisten mit den Resultaten von *Braem* und *Davenport* überein, doch glaube ich in dem wichtigen Punkte der Enddarm- und Magenbildung eine bisher noch nicht klar erkannte oder doch nicht ausgesprochene Auffassung geltend machen zu sollen.

*Darmbildung.* Die ersten Veränderungen, welche wir an dem oben geschilderten zweischichtigen Knospensack bemerken, erwecken auf Längsschnitten zunächst den Schein einer »Delamination« der unteren Hälfte des inneren Blattes an der convexen Seite der Knospe, wie dies Fig. 91 (von *Cristatella*) und noch \*mehr Fig. 90 bei ed (von *Plumatella*) vor Augen führt. Aber eine solche Auffassung dieser Bilder erweist sich als irrig, sobald wir den Sachverhalt auf Querschnitten genauer studieren. Fig. 100 a und b stellen zwei Querschnitte durch ein früheres Stadium, d. h. durch den noch einfach zweischichtigen Knospensack dar; wir erkennen, dass das auch auf den Längsschnitten in die Erscheinung tretende Lumen (l) nicht, wie man vermuten könnte, einen rundlichen, sondern einen länglichen Querschnitt besitzt und zwar so, dass die in der Sagittalebene geführten Längsschnitte auch das Knospenlumen in seinem Längendurchmesser durchschnitten haben. Ein nächst älteres Stadium, dessen drei aufeinander folgende Querschnitte ich in der Fig. 101 a, b, c in stärkerer Vergrößerung wiedergebe, zeigt nun zunächst im mittleren Schnitt b, wie das bis dahin im Querschnitt oblonge Lumen nunmehr die Form eines lat. T angenommen hat, dessen in der Figur vertikaler Schenkel auf Schnitt a verkürzt ist, während auf Schnitt c der horizontale T-Schenkel im Verschwinden begriffen ist. Ihm folgt ein nächst höherer, nicht dargestellter Schnitt, dessen Lumen im wesentlichen dem des jüngeren Stadiums Fig. 100 c entspricht. Was nun in Schnitt b der Fig. 101 unser besonderes Interesse erregt, ist die bemerkenswerte

Thatsache, dass die Zellen des inneren Knospenblattes nicht mehr in normaler Anordnung das Knospenlumen umkränzen, sondern dass ein Teil derselben gewissermassen aus dem Rahmen herausgetreten ist und eine deutliche Aussackung gegen das äussere Blatt hin gebildet hat (Fig. 101 b bei ed). Auf das Gesamtlumen der Knospe übertragen heisst dies aber nichts Anderes, als: das ursprüngliche Lumen der Knospe, das wir später als Munddarm kennen lernen werden, bildet an der einen Seite seiner Wandung — und zwar der unteren — eine an der Knospenwand schräg aufwärts führende *Längsfurche*, und diese ist es, welche später in einfachster Weise, durch Abschluss der Halbrinne zu einem Ganzrohr, zu Magen- und Enddarm sich umformt. Wir haben es demnach anfänglich mit einem Zustande zu thun, der ohne Zwang gewissen Vorkommnissen bei *Anthozöen* sich anreihen dürfte. Schnitt a und c der Fig. 101 geben das untere und das obere Ende der gebildeten Längsfurche. Die im Früheren auf Längsschnitten als »Delamination« bezeichnete anscheinende Mehrschichtigkeit des inneren Knospenblattes in den Fig. 89 u. 90 bei ed ist nunmehr ohne Weiteres auf das Hinausrücken der die Längsfurche umgebenden Zellen zurückzuführen.

Der Zustand der einfachen Längsfurche bleibt indes nur kurze Zeit erhalten. Schon die Querschnitte eines wenig älteren Stadiums lassen erkennen, wie durch Gegen-einanderwuchern der die Längsfurche seitlich begrenzenden Zellen aus der Rinne ein geschlossener Kanal entsteht, der sich nunmehr scharf von dem ursprünglichen Lumen der Knospe abhebt (Fig. 102 a, b). Dieses Schliessen der Längsfurche scheint von unten nach oben zu erfolgen, dergestalt, dass am Grunde zunächst wahrscheinlich ein vollkommener Abschluss vom ursprünglichen Knospenlumen, d. i. dem späteren Munddarm, stattfindet, der erst später wieder aufgehoben wird, während nach oben hin die Längsfurche nur soweit zu einem Ganzkanal sich zusammenschliesst, dass die freie Kommunikation zwischen dem ursprünglichen Knospenlumen und dem neu gebildeten Kanal erhalten bleibt, wie dies aus der Vergleichung der Schnitte b und c der Fig. 102 ohne Weiteres ersichtlich ist. Längsschnitte durch solche Stadien lassen daher mit grosser Deutlichkeit einen von dem ursprünglichen Knospenlumen etwa in halber Höhe sich abzweigenden und abwärts gerichteten Seitenkanal (Fig. 92 bei a) erkennen, der den ersten Beobachter desselben, *Braem*, veranlasste, eine »Ausstülpung« des primären Knospenlumens zu konstatieren, die sich »als ein mit langer Spalte geöffneter Falz nach unten zu dütenartig in das Gewebe einbohrt« (119, pag. 45), während *Davenport* von einem »rearrangement of cells at the progressing blind end of the pocket, which gradually moves towards the distal part of the larger or bud cavity« spricht. Neuerdings (125, pag. 114) stellt *Braem* die Sache so dar, dass der »Analschlauch« sich in Form einer »Ausstülpung des inneren Knospenblattes« anlegt und als »*Gastrulation*« (1) aufzufassen sei.

Über die weiteren Schicksale der Knospe, soweit sie die Ausgestaltung des Darms und die Bildung des Nervensystems und des Lophophors betreffen, vermag ich den Beobachtungen der früheren Autoren nichts wesentlich Neues hinzuzufügen. Der Längsschnitt Fig. 93 schliesst sich ohne Weiteres an das oben charakterisierte Stadium Fig. 92 an. Wir sehen zur Linken das ursprüngliche Knospenlumen, dessen unteren Teil wir nunmehr

als Munddarm bezeichnen wollen; zur Rechten bildet der Enddarm einen weiten geschlossenen Sack, der mit sehr feinem Kanal in den oberen Teil des ursprünglichen Knospolumens, d. i. in den noch nicht von den Lophophorarmen erfüllten Hohlraum der Tentakelscheide einmündet. Getrennt erscheinen Knospolumen und Enddarm nunmehr der ganzen Länge nach durch eine breite Scheidewand, die zunächst zweischichtig sich darstellt, indem die Schliesszellen der ursprünglichen Längsfurche in doppelter Lage sich entwickelten, beiden Hohlräumen an der einander zugekehrten Seite hierdurch eine eigene Wandung schaffend und sie von einander entfernend. Dieses Auseinanderweichen von Enddarm und Munddarm hat, wie schon jetzt bemerkt werden mag, hierdurch übrigens seinen höchsten Grad noch nicht erreicht. Es handelt sich vielmehr, wie Querschnitte (z. B. Fig. 104 b und 105 a u. b) unzweifelhaft darthun, sehr bald um ein nachträgliches seitliches Eindringen auch des *äusseren* Knospenblattes zwischen Mund- und Enddarm, dessen Zellen unter Auseinanderdrängung des inneren, ectodermalen Knospenblattes zunächst in der Mittellinie sich vereinigen, später aber, wie wir weiter unten (pag. 37) näher zu zeigen haben werden, sich ebenfalls in 2 Schichten zerlegen, um nun für die beiden in Rede stehenden Darmteile, wie für das Gehirn auch den *mesodermalen* Überzug zu liefern. Dieser Vorgang ist es, der *Nitsche* zur Annahme führte, dass der Enddarm durch einfache Abschnürung gebildet werde.

*Centralnervensystem.* Schon in Fig. 93 bemerkt man (bei n) an der analen Seite des Munddarmepithels oberwärts eine leichte Einbuchtung bei gedrängter Aneinanderlage der Zellkerne. Dies ist die erste Andeutung der Entwicklung des Centralnervensystems, welches auf dem nächsten Stadium (Fig. 94 n) bereits als halbkreisförmige Einbuchtung in die Erscheinung tritt und auch noch bei weiter entwickelten Knospen seine Entstehung als einfache Einstülpung des inneren Knospenblattes (Ectoderm) — unter gleichzeitiger rapider Zellvermehrung — erkennen lässt (Fig. 95, 96 n; Fig. 105 d bei n). Gleichzeitig erfährt das ursprüngliche Knospolumen eine erhebliche Erweiterung, indem die Anlage der beiden Lophophorarme in dasselbe hineinwuchert und die Wandungen auseinanderzwingt. Da der Schnitt Fig. 94 nicht völlig sagittal, so ist ein Stück des rechten Lophophorarms oberhalb des Nervensystems tangential mit getroffen.

Der Lophophornerv, um das schon vorweg zu nehmen, stellt sich, wie *Davenport* (117, p. 136 ff.) richtig hervorhebt, als Ausstülpung des Ganglion dar, welche zwischen die beiden Lagen des Lophophorarmes hineinwächst.

*Lophophor.* Die Entstehung der Lophophorarme wird am besten auf Querschnitten verfolgt. Fig. 103 a zeigt uns in dem Querschnitt durch den unteren Teil einer Knospe im Centrum das mächtig wuchernde Nervensystem, rechts von demselben den augenscheinlich schon vom Mesoderm umschlossenen Enddarm (ed), links den Oesophagus (md). Die nächst höheren Schnitte b und c liegen also oberhalb des Nervensystems und der Enddarmmündung. Sie lassen beide mit einigen Modifikationen wieder das schon von früher her bekannte T-förmige Lumen erkennen, das aber in Schnitt c namentlich durch deutliche Einbuchtungen der beiden Seiten (oben und unten in der Figur) verengt wird. Diese beiden seitlichen Einbuchtungen werden zu den in den Innenraum des ursprüng-



lichen Knospenlumens schräg aufwärts vorspringenden Lophophorarmen, wie schon aus dem nächsten Stadium Fig. 104, Schnitt c—e auf das deutlichste zu ersehen. Man erkennt ohne Weiteres, dass es sich hier um eine handschuhfingerartige Einstülpung *beider* Knospenblätter handelt (vergl. auch den tangentialen Längsschnitt Fig. 107), welche oberhalb des Gehirns und Enddarms symmetrisch zur Mittellinie sich vollzieht und so das Knospenlumen in diesem aboralen Teile zu einem schmalen Längsspalt verengert, an dessen Grunde der Enddarm zwischen den sich erhebenden Lophophorarmen frei mündet, wie ein Vergleich der Schnitte 104 b und 104 c ohne Weiteres ergeben dürfte. Wie man bei dieser Sachlage nur den *unteren* Teil der zweischichtigen Urknospe etwa bis zur Mündung des Enddarms als Erzeuger des Polypids bezeichnen kann, wie *Braem* dies thut, ist mir einigermassen unklar. Richtig ist ja ferner die Bemerkung *Braems*, dass der Analseite der ursprünglichen Knospe der Löwenanteil bei der Bildung der Organe zufällt; aber die Fig. 95—97 zeigen doch unzweifelhaft, dass auch mindestens ein Drittel bis ein Halb der Oralseite hierbei durch Bildung des Oesophagus und der denselben um säumenden Tentakeln beteiligt ist. Der übrig bleibende obere Rest der Oralseite (Fig. 97 bei c), wie das oberste Ende der Analseite der Urknospe werden im späteren *lediglich* Camptoderm (Tentakelscheide), *nicht* aber auch *Cystidwand*, wie *Braem* des weiteren zu begründen sucht. Eine solche Annahme mag annehmbar erscheinen, so lange man das innere Knospenblatt von einem embryonalen, dem Ectoderm nur angelagerten Gewebekern ableitet; sie wird logisch unhaltbar, wenn man die Entstehung der Knospe durch Einstülpung des Ectoderms selbst als erwiesen betrachtet. Übrigens glaube ich, den nach meiner früheren Darlegung noch teilungs- und entwickelungsfähigen Zellen des Ectoderms der Knospenzone getrost die Sorge für das Wachstum der Cystidwand überlassen zu sollen und die »Auswanderungsbilder« *Braems* ohne Gewissensbisse für »Einwanderungsbilder« erklären zu dürfen. Auch *Davenport* (124, p. 118) hält es für im hohen Grade wahrscheinlich, dass wenigstens die Randzonen des Stockes bei *Cristatella* durch Vermehrung der Ectodermzellen sich vergrössern.

Durch Einwucherung der Lophophorarme in das Knospenlumen hat letzteres auf Querschnitten (Fig. 104 d) die Form eines Ankers angenommen, dessen Schenkel natürlich auf höher geführten Schnitten die Lophophorarme mehr und mehr umgreifen (Fig. 104 e, Fig. 105 h), bis die letzteren, in ihren äussersten Zipfeln durchschnitten, als zwei von der Knospenwandung völlig losgelöste ovale Zellmassen im Innern des Knospenlumens erscheinen. Von Tentakelbildung ist bis zu diesem Zeitpunkte an den Lophophorarmen noch ebensowenig etwas zu bemerken, wie an der Abanalseite des Knospenlumens, wo man auf Querschnitten (vgl. Fig. 104 b und c, Fig. 105 c und d) nur einen ganz plötzlichen Übergang des verdickten inneren Epithels in ein flaches beobachtet. Die Höhlung der Lophophorarme erscheint bis dahin im Querschnitt einfach oval (Fig. 105 g u. h. bei lh); am Grunde, oberhalb des Nervensystems, sind dieselben schon jetzt mit einander eine Strecke lang verwachsen (Fig. 105 f), wodurch über der Mündung des Darms ein im Querschnitt dreieckiger, von der analen Knospenwandung und den einander zugekehrten Lophophorwänden begrenzter Raum (Fig. 105 g bei x), gewissermassen als Verlängerung

des Darms entsteht, der erst weiter oben, wo die Lophophorarme sich von der Wand ablösen, mit dem allgemeinen Hohlraum der Tentakelscheide kommuniziert. Die Verwachsung der beiden Lophophorarme in einer Längslinie der einander zugekehrten Flächen, auf welche schon *Davenport* (124, pag. 135) aufmerksam macht, prägt sich übrigens bei vorgeschritteneren Stadien noch mehr aus und erstreckt sich fast bis zur Spitze der frei in den Hohlraum der Tentakelscheide hineinragenden Zipfel, d. h. bis zu der Stelle, wo später die medianen, aboralen Tentakeln im innern Bogen des Hufeisens ihren Ursprung nehmen. Die hieraus leicht zu folgernde Annahme, dass die Verlängerung der Lophophorarme später vornehmlich durch Wachstum an den freien Enden stattfindet, weist *Davenport* (124, pag. 131) als unrichtig zurück. Er behauptet vielmehr ein gleichmässiges Wachsen in der ganzen Länge der Lophophorarme und glaubt beobachtet zu haben, dass die Verschmelzung der beiden Arme später durch Zugrundegehen der coalierenden Zellen wieder aufgehoben werde.

Die Weiterentwicklung der Lophophorarme dokumentiert sich zunächst in einer völligen Gestaltveränderung derselben und ihres inneren Lumens auf Querschnitten. Vergleichen wir Fig. 106 e mit dem etwa in gleicher Höhe geführten Schnitt 105 g einer jüngeren Knospe, so sehen wir, wie jeder Lophophorarm von der Mundseite her einen tiefen Einschnitt (lf) zeigt, sich gewissermassen auf sich selbst gefaltet hat, und dieser Form entspricht denn nun auch das veränderte Lumen (lh beider Figuren), welches in Fig. 106 e einen bogenförmig gekrümmten Fortsatz in die äussere Vorwölbung eines jeden Lophophorarms entsendet. Die Erklärung dieses Verhaltens ergibt sich aus der Betrachtung von Serienschnitten unter Berücksichtigung der Verhältnisse beim fertigen Lophophor, ist aber nicht gerade leicht zu demonstrieren.

Eine Vergleichung der der Reihe nach tiefer geführten Schnitte Fig. 106 e—a lehrt zunächst, dass die eben erwähnten äusseren Vorwölbungen der Lophophorarme mehr und mehr sich verlängern, bis sie peripherisch zusammenschliessen (Fig. 106 b) und nun einen Kanal (rk) bilden, den man unschwer als den die oralen Tentakeln aus sich hervorspiessenden Ringkanal erkennt. Da derselbe schräg zur Längsachse des Polypids von der Oralseite aufwärts zur hinteren Einstülpungsöffnung der Lophophorarme verläuft (etwa in einer Linie, welche in Fig. 107 von den Buchstaben rk zu den Buchstaben lh verläuft), so kann er auf *senkrecht* zur Längsachse des Polypids geführten Querschnitten nur stückweise zur Anschauung gelangen, und zwar auf den tiefer geführten Schnitten (Fig. 106 a und 106 b bei rk) nur in seinem *oralen*, auf höheren Schnitten (106 c bei rk, 106 d bei lh) nur in seinem *anal*en Teile, obgleich er zweifellos bei seiner Bildung als Ganzes angelegt wird. Schon *Nitsche* (78, pag. 358) hat richtig erkannt, dass der Ringkanal zunächst als Einstülpungsfurche der äusseren Knospenwand die Knospe in ihrer ganzen Peripherie bis zur Lophophoreinstülpung umzieht; der Querschnitt Fig. 106 d lässt nun erkennen, dass diese Furche mit der primären Lophophoreinstülpung in innigstem Zusammenhange steht, mit anderen Worten, dass es sich de facto lediglich um eine einzige kontinuierliche Einstülpung handelt, welche oralseits nur als seichte Furche erscheint, nach hinten indessen, um die Knospe beidseitig herumziehend, mehr und mehr

sich vertieft, um schliesslich an der Analseite jene zwei mächtigen Divertikel zu bilden, welche als die eigentlichen Lumina der Lophophorarme erscheinen. Dass die Ringfurche durch Verwachsung des äusseren Knospenblattes alsbald zu einem geschlossenen Kanal ergänzt wird, mag der Längsschnitt Fig. 109 bei rk beweisen. *Braem* giebt eine abweichende Darstellung von der Bildung des Ringkanals, doch kann ich ebensowenig wie *Davenport* seinen Angaben beistimmen; vielmehr schliesse ich mich rückhaltlos der Auffassung des letztgenannten Autors an, welcher in den Divertikeln der Lophophorarme lediglich eine spezifische Weiterentwicklung des Ringkanals der Gymnolaemen bei den Phylactolaemen sieht (vgl. *Davenport* 117, pag. 130—33).

Zum weiteren Verständnis der Serienquerschnitte Fig. 106e—a möge übrigens daran erinnert werden, dass im ganzen Verlaufe des Ringkanals und zwar entlang seinem unteren Rande der Teil der ursprünglichen Knospenwand, welcher an der Bildung des Polypids selbst sich beteiligt, in denjenigen Teil übergeht, welcher lediglich als »Tentakelscheide« fungiert; es folgt daraus bei der schrägen Lage des Ringkanals, dass auf den in niedersteigender Reihe geführten Querschnitten (Fig. 106 e—a) allmählich nur noch die abanale Seite vom Camptoderm umkränzt ist. Im ersten Teile dieser Arbeit habe ich den Abschluss des Ringkanals gegen die Lophophorhöhle durch eine Querbrücke angenommen (l. c. pag. 57), deren Existenz schon *Davenport* (117, pag. 129) in Abrede stellt; die vorstehenden Darlegungen werden erkennen lassen, dass diese Annahme lediglich durch die leicht irreführenden Bilder von Querschnitten, die also den Ringkanal im Winkel treffen, hervorgerufen wurde.

Die Bildung der *Tentakeln* als einfacher Ausstülpungen des Ringkanals, resp. der Lophophorhöhlen bedarf kaum einer weiteren Schilderung. Schon *Nitsche* (78, p. 358) weist darauf hin, dass die Tentakeln des Ringkanals zuerst emporwachsen, von der abanaln Mundseite anfangen, die äussere Seite des Hufeisens (Ringkanal) aufsteigend und an der inneren herabsteigend. Am spätesten bilden sich, wie *Braem* richtig hervorhebt, die Tentakeln über dem Epistom. *Davenport* (117, pag. 133) schliesst daraus, wie ich glaube mit Recht, dass die Tentakeln des Ringkanals das Primäre, die der Lophophorarme das Secundäre in der phylogenetischen Entwicklungsreihe darstellen.

*Magen- und Enddarm, Epistomhöhle.* Die Weiterentwicklung des in seiner ersten Anlage bereits früher behandelten Darms und seiner Abschnitte ist eingehend bereits von früheren Autoren geschildert und bedarf daher kaum einer weiteren Ausführung. Der Blindsack des Magens entsteht durch eine bruchsackartige Ausstülpung der Darmschlinge, die, wie *Braem* treffend bemerkt, aus der Form eines u allmählich in die eines y übergeht (vgl. Fig. 109 mg).

Auf die in den älteren Knospenstadien weiter und weiter sich vollziehende Lösung des Enddarms vom Oesophagus, dem er ja in seinen frühesten Stadien als einfache Längsrinne angehörte, wurde schon auf pag. 34 hingewiesen. Die zwischen Enddarm und Oesophagus sich einschiebende Schicht des äusseren Knospenblattes teilt sich sogar alsbald in zwei von einander getrennte Lagen, deren eine zum Epithel des Enddarms, deren andere zu dem des Nervensystems und des Munddarms wird. Es entsteht somit

ein die Knospe der Quere nach, d. i. senkrecht zum Sagittalschnitt, durchsetzender Längsspalt zwischen Enddarm und Oesophagus\*). wie er in den Längsschnitten Fig. 107—109 bei sp sich darbietet. Derselbe gewährt, weil unterhalb der Tentakelscheide gelegen, der Blutflüssigkeit der allgemeinen Leibeshöhle ungehinderten Durchtritt. Nach oben hin umgreift dieser Spalt, zur Höhle eingeengt, das Nervensystem und bildet die Epistomhöhle, welche von den Lophophorhöhlen durch mesodermales Gewebe sich abgrenzt, wie dies schon Fig. 108 bei eh, deutlicher aber noch Fig. 109 bei eh erkennen lässt. *Braem* hebt hervor, dass zur Bildung der Tentakeln oberhalb des Epistoms zwei medianwärts zu einem unpaaren Kanal zusammentreffenden Divertikel der Lophophorhöhle zur Ausbildung kämen, die er als Gabelkanal bezeichnet. Ich glaube, dass dem so ist, finde indes in meinen Schnitten keine klaren Bilder hierüber. Ebenso muss ich es unentschieden lassen, ob die oben erwähnte, nach unten zu als Spalt zwischen End- und Munddarm sich darstellende Epistomhöhle (Fig. 109 eh), in ihren ersten Anfängen seitlich mit der primitiven Lophophoreinstülpung in Zusammenhang steht oder nicht. Tangentialschnitte wie Fig. 107 lassen einen solchen Zusammenhang indessen wol als möglich erscheinen. Als Inhalt der blasigen Auftreibung des »Gabelkanals« bei *Cristatella* habe auch ich bei geschlechtsreifen Tieren unzweifelhafte Spermatozoen beobachtet, so dass ich die Deutung *Verworn's* und *Coris*\*\*) als Excretionsorgane, trotz der neueren Bestätigung durch *Blochmann*\*\*\*), mit *Braem* für verfehlt halte.

Die Querschnitte Fig. 106 a—d dürften nunmehr auch in ihren analen Teilen verständlich sein. In Fig. 106 a ist Enddarm und Oesophagus völlig getrennt; es liegt zwischen ihnen der oben erwähnte Längsspalt sp. In 106 b ist der Enddarm durch mesodermales Gewebe mit dem Hauptorgankomplex des Polypids wieder verbunden, der Spalt ist hierdurch zu einer engen Höhle, dem Vorraum der Epistomhöhle, geworden, welche auf einem höher geführten Schnitt c völlig verschwunden ist. Das Nervensystem (n) ist in Fig. 106 b ziemlich central getroffen, der mundwärts vor demselben gelegene kleine Hohlraum dürfte als Lumen der eigentlichen Epistomhöhle oder als das des unpaaren Astes des Braem'schen Gabelkanals in Anspruch zu nehmen sein.

*Muskulatur. Duplikaturbänder.* Die Entwicklung der das Polypid mit der Cystidwand verbindenden *Muskelstränge* geht, wie schon *Nitsche* (78, p. 354) richtig erkannt, überall vom äusseren Knospenblatt, d. h. vom Mesoderm aus, dessen einzelne Zellen sich spindelförmig verlängern und zu Fasern auswachsen, wie dies in Fig. 104 b, c und Fig. 105 b angedeutet ist. Ob diesen Strängen von der Cystidwand her amoeboiden Zellen entgegenwachsen, wie *Davenport* (117, pag. 117) sagt, habe ich nicht beobachtet, halte es aber für wahrscheinlich. Die *Duplikaturbänder* gehen nicht aus einer einzigen

\*) Im ersten Teile dieser Arbeit (pag. 46 u. 47) habe ich irrtümlicherweise eine Trennung des Enddarms auch von dem Cardiateile des Magens behauptet; dieselbe findet, wie *Braem* richtig bemerkt, bei den *Phylactolaemen* nicht statt.

\*\*) *Lotos* Bd. XI, 1890.

\*\*\*) *Archiv d. Naturfr. Mecklenbg.* Jahrg. 46, pag. 48.

Zelle hervor, sondern sind augenscheinlich aus beiden Schichten der Knospe zusammengesetzt. Sie entstehen im innigen Zusammenhange mit dem Halsteil des Camptoderms, dem sie lange Zeit als streifenförmige Verdickungsleisten anliegen, wie dies schon *Braem* beobachtete. Erst wenn die Tentakeln zur Entwicklung gelangt sind, und die Austrittsmündung des Polypids sich bildet, heben sie sich mehr und mehr als freie Längsstreifen von der »Tentakelscheide« ab.

Die Entwicklung der Muscularis des Darms soll nach *Davenport* (117, pag. 141) und *Braem* (119, pag. 60) an das äussere Knospenblatt gebunden sein; dem widersprechen meine Beobachtungen durchaus. Vielmehr zeigen Längsschnitte durch mittlere Stadien von Pectinatellaknospen auf das Deutlichste, dass es das *innere* Knospenblatt, also das eingestülpte Ectoderm ist, welches in ganz ähnlicher Weise, wie in der Leibeswand (vgl. Seite 23) aus den äusseren Teilen (die ja in der Leibeswand die inneren sind) seiner Zellen die Quermuskeln des Darms und deren Kern hervorgehen lässt. Das in Fig. 115 gezeichnete Bild zeigt für die Entstehung der Ringmuskeln (rm) des Darms ein ganz ähnliches Verhalten wie das in Fig. 114 für die Ringmuskulatur (rm) der Leibeswand dargestellte, mit dem einzigen Unterschiede, dass die protoplasmatischen Fortsätze (rm) im ersteren Falle bei weitem dicker und kürzer erscheinen. Noch deutlicher dürfte die Fig. 113, welche dem blinden Ende des Magens entnommen ist, den Bildungsmodus der Darmmuskulatur vorführen. Gleichzeitig ist dieselbe geeignet, die von *Braem* (119, pag. 67) in Abrede gestellte Thatsache aufs neue zu erhärten, dass in der That an der Ansatzstelle des Funiculus die Muscularis plötzlich aufhört oder doch — beim erwachsenen Tier — höchstens als äusserst zarte Schicht, wie ich sie in meiner Fig. 38 des I. Teils angedeutet, sich nachweisen lässt. Wir werden alsbald Gelegenheit haben, auf die Bedeutung der soeben von mir aufgeführten Thatsachen zurückzukommen.

*Das Öffnen der Knospe.* Das Öffnen der Knospe nach aussen zum Austritt des Polypids ist von *Braem* und *Davenport* genauer geschildert, so dass ich dem kaum etwas hinzuzufügen habe. Nur darauf möchte ich hinweisen, dass die merkwürdig verdickten Zellen des im Teil I (p. 40) von mir beschriebenen »Randwulstes«, besonders bei *Cristatella*, sich aus der schon von *Braem* konstatierten Thatsache erklären, dass sich zunächst in der Region der Mündungszone ein kugeliges, namentlich an den Seiten von mächtigen Cylinderzellen umschlossener Hohlraum bildet, der dann erst später nach aussen und innen zum Durchbruch gelangt. In Fig. 109 findet sich an einer fast fertigen Knospe von *Plumatella* die Mündungszone in einem ihrer Endstadien dargestellt.

*Bildung des Funiculus.* Die Besprechung der Bildung des Funiculus, welcher schon verhältnismässig früh sich anlegt, ist bisher von mir unerörtert geblieben, um die Schilderung der Polypidentwicklung nicht zu unterbrechen. Sie bedarf einer etwas eingehenderen Behandlung, das sie von *Braem* zum Gegenstande einer recht unerquicklichen Polemik gegen mich gemacht wurde.

Schon im ersten Teil dieser Arbeit hatte ich darauf hingewiesen, dass das Auftreten einer Chitinschale bei den Statoblasten, also einer ectodermalen Ausscheidung, in Übereinstimmung mit anderen Überlegungen, darauf hindeute, dass das innere Gewebe

des Funiculus dem Ectoderm entstamme. Weitere auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen bestätigten dann diese Vermutung in so eklatanter Weise, dass ich in einem Vortrage auf der Berliner Naturforscherversammlung im Jahre 1886 das Zusammengesetztsein des Funiculus aus den beiden primären Schichten der Leibeswand einfach als Thatsache hinstellen konnte. Obgleich dieser Sachverhalt dem Herrn Dr. *Braem* sehr wohl bekannt war, hielt er es für angezeigt, in einer vorläufigen Mitteilung des Zool. Anzeigers (109, pag. 533) die Teilnahme des Ectoderms an der Bildung des Funiculus als etwas Neues vorzutragen, wogegen ich an eben jener Stelle in einer kurzen Notiz den Wortlaut des Referats meines Berliner Vortrags zum Abdruck bringen liess. Diese Wahrung meiner Prioritätsrechte scheint nun den höchsten Zorn des Herrn Dr. *Braem* hervorgerufen zu haben und führte ihn in seiner grösseren Arbeit auf Seite 66—69 zu einer ganzen Reihe von Ausfällen gegen mich und die unschuldige Thatsache, dass ich es gewagt, meine Beobachtungen vor einer Versammlung von Zoologen vorzutragen, während er selbst ein viertel Dutzend völlig unkontrollierter vorläufiger Mitteilungen in die Welt zu setzen sich für berechtigt hielt.

Es kann mir nicht beikommen, die Expektorationen des Herrn *Braem* erörtern oder mit gleicher Münze \*) erwidern zu wollen; das Eine aber möchte ich auf das entschiedenste festgehalten wissen, dass eine in öffentlicher Sectionssitzung der Naturforscherversammlung vorgetragene und sogar späterhin in mehrstündiger Demonstration an Präparaten erläuterte Thatsache zum mindesten denselben Anspruch auf Beachtung und Respektierung hat, als eine an anderer Stelle publizierte vorläufige Mitteilung. Die knappe Form meiner gesamten Auseinandersetzungen war lediglich durch die auf nur 15 Minuten bemessene Redezeit bedingt. Eine einzige Anfrage des Herrn *Braem* bei mir hätte genügt, ihn über jeden etwaigen Zweifel in der Deutung meiner Angaben hinweg zu helfen.

Soviel über die persönlichen Angriffe des Herrn Dr. *Braem* und über die Priorität der Entdeckung des Einwanderns von Ectodermzellen in den Funiculus. Was nun die Sache selbst betrifft, so gereicht es mir zur besonderen Freude, Herrn Dr. *Braem* die Entdeckung der Einwanderung jener Zellen von der *Leibeswand* her als sein unbestrittenes Eigentum zuweisen zu können. Ich habe dieselbe nie behauptet, nie gesehen und bin sogar so unbescheiden, die Existenz derselben ein ganz klein wenig in Zweifel zu ziehen. Die Thatsachen aber, um die es sich handelt, sind folgende.

Zu einer Zeit, wo die Enddarmrinne (vgl. Seite 33) an der noch einfach zweischichtigen Knospe sich anzulegen beginnt, beobachtet man am distalen Ende der Knospe einen mehr oder weniger deutlich vorspringenden Tuberkel, welcher kontinuierlich vom

\*) Als Probe des Braemschen Stils finde hier nur folgende Auslassung dieses Herrn Platz: „Man sieht, auf was für sicheren Beobachtungen die Angaben beruhen müssen, die sich in solcher Weise deuteln und drehen lassen (von Verworn), und welch ein Gewinn sie für unser Wissen sind! Nichtsdestoweniger meint *Kraepelin* die Statoblastenfrage damit entschieden zu haben. In einer liebenswürdigen Entgegnung auf meine erste Mitteilung im Zool. Anzeiger scheint er meine Untersuchungen für Brosamen zu halten, die von der reich besetzten Tafel seiner eigenen Weisheit gefallen sind“ (!)

äußeren Knospenblatte (Mesoderm) überkleidet wird, während im Innern einige Zellen lagern, welche nur dem *inneren* Knospenblatte (Ectoderm) und zwar der Stelle, wo Munddarm und Rinne durch eine Querbrücke geschieden sind, entstammen können. Fig. 111 zeigt ein solches Stadium in dem Längsschnitt einer Plumatellaknospe, welches an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig lässt. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Cristatella*, von welcher wir in Fig. 112 bei *ec* ein augenscheinlich noch jüngeres Stadium sehen. Die umkleidenden Mesodermzellen sind hier zum Teil abgerissen, waren aber auf dem darauf folgenden Tangentialschnitt deutlich erhalten. Nach dieser Zelleinwucherung von Seiten des inneren Darmepithels beginnen vornehmlich die Zellen des umhüllenden Mesoderms sich auffallend zu strecken, um alsbald mit der benachbarten Cystidwand als Strang in Verbindung zu treten. \*) Selbst wenn dies geschehen, ist zuweilen (z. B. Fig. 110) die Einwanderung der Darmzellen in das Funiculusinnere wenigstens noch andeutungsweise zu sehen, während für gewöhnlich allerdings die Spuren derselben sich sehr schnell verwischen.

Es entsteht somit nach meiner Auffassung der Funiculus, von der Knospe ausgehend, in *centrifugaler* Richtung, und hiermit steht im Einklange, dass die Spermatozoen- und Statoblastenbildung am oberen Ende des Funiculus beginnt, und dass in gewissen Stadien (Fig. 96) der Funiculus nach der Cystidwandung zu sich zu einem feinsten Faden verjüngt. Nach *Braem* entsteht der Funiculus in Form einer dem Polypid aufliegenden «Längsleiste», die sich später, von der Cystidwand beginnend, also *centripetal*, von jenem löst; \*\*) die Ectodermzellen wandern nach ihm von der Cystidwandung her in den Funiculus ein, also ebenfalls *centripetal*, so dass demnach die jüngsten, dem Darm nächst liegenden Statoblastenkeime zuerst sich entwickeln würden. Meine Bemühungen, die Einwanderung ectodermatischer Zellelemente von der Cystidwand her nach zu entdecken, sind leider, wie oben bemerkt, erfolglos geblieben, und Bilder, wie sie z. B. in Fig. 110 von *Plumatella* dargestellt sind, geben auch wenig Hoffnung, dass ich jemals dazu kommen werde, für die Bildung eines einzelnen Individuums neben der primären Einstülpung der Polypidknospe noch eine *zweite* — das wäre doch die Einwanderung von Ectodermzellen — für das Funiculusinnere anzunehmen. *Braem* konnte und *musste* die Einwanderung von der Cystidwand entdecken, denn für ihn ist die Knospenanlage keine Einstülpung, das innere Darmepithel *kein* echtes *Ectoderm* und die Muscularis des Darms geht aus dem peripherischen Epithel, dem *Mesoderm*, nicht aus dem Ectoderm, hervor; er konnte sich lustig darüber machen, dass *Verworn* »allen Ernstes die Frage erörtert

\*) Davenport (117, pag. 116) behauptet, der Funiculus wachse von der Cystidwand in Form amöboider Zellen des inneren Blattes dem Polypide entgegen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass der nach meinen Beobachtungen vom Fundus des Polypids ausgehende Strang von entgegenwuchernden Zellen aufgenommen wird; jedenfalls aber handelt es sich hierbei um einen nebensächlichen Vorgang, der die von mir aufgeführte Hauptthatsache nicht alterieren kann.

\*\*) Zu ähnlichen Ergebnissen kommt Oka (122, pag. 140), wenn er sagt, dass die Knospe sich mit ihrer Oralseite der Cystidwand anlegt, wobei sie sich der ganzen Länge nach mit letzterer durch ein mesodermales Band verbindet, das dann später allmählich von der Wand sich ablöst.

habe, ob die Einwanderung vom inneren Epithel des Magens oder vom Ectoderm der Sohle ausgehend zu denken sei«. Nach meiner Darstellung liegt die Sache total anders. Das innere Darmepithel stammt von einem *echten Ectoderm*; dasselbe scheidet in seiner Peripherie ringsum Zellen aus, welche zur Ringmuskulatur des Darms sich entwickeln (vgl. Seite 39), während am distalen Ende in sehr frühen Stadien Zellen auswandern, die zwar vermöge ihres noch sehr embryonalen Charakters teilweise als Ectodermanlage späterer Knospenkeime, der Statoblasten, verwertet werden, die aber andererseits zu langen Fasern sich ausbilden können, die in nichts von echten Muskelfasern sich unterscheiden und das eigentümlich strangartige Gefüge des inneren Funiculargewebes bedingen. Der Funduslängsschnitt durch die Pectinatellaknospe in Fig. 113 hat nun nichts Überraschendes mehr für uns. Er lehrt uns einfach, dass an *der* Stelle des Fundus eine Muscularis nicht mehr zur Ausbildung kommt, an welcher in früheren Stadien der Entwicklung die ectodermatischen Zellen für das Funiculusinnere abgegeben wurden.

Die Thatsache, dass der ursprünglich ganz in der Nähe des Knospenhalses befestigte Funiculus gleich den Retractormuskeln in späteren Stadien sich mehr und mehr von dieser Stelle entfernt und schliesslich an der Sohle inseriert, sucht *Davenport* (117, pag. 142) durch Befestigung desselben an der Wand durch »Wanderzellen« zu erklären. Leider fehlen mir alle Beobachtungen, um diese interessante Frage entscheiden zu können.

Wollen wir noch kurz auf die morphologische Bedeutung des Funiculus eingehen, so wäre zu bemerken, dass die Auffassung desselben als rudimentärer Darmkanal schon aus dem Grunde für völlig verfehlt gelten muss, dass bei *Paludicella* dieses Organ in der Zweizahl auftritt. Halten wir an der schon im Früheren vorgetragenen Auffassung fest, dass der gesamte Darmtractus lediglich eine spezifische Weiterbildung des Munddarms der Anthozöen \*) darstellt, so wird die weitere Hypothese nicht unannehmbar erscheinen, dass wir es in den Funiculis mit Überresten ehemaliger Mesenterialfalten zu thun haben. Die Thatsache der Sperma- und der Knospenbildung an diesen Organen dürfte jedenfalls mit der versuchten Deutung nicht in Widerspruch stehen.

## b. Knospung von *Paludicella*.

Soweit die Entwicklung der Knospen von *Paludicella* durch Betrachtung von Flächenbildern erschlossen werden kann, ist dies bereits durch *Dumortier* und *van Beneden* (47), wie später durch *Allman* (61) geschehen. *Braem* (119, pag. 124 ff.), der ebenfalls nur Flächenbilder studierte, bestätigt im Allgemeinen die Angaben der genannten Forscher,

\*) Ich glaube in der That die Ansicht aussprechen zu dürfen, dass jetzt, nachdem die eigenartige Bildung des Enddarms bei den Bryozöen klar gelegt, eine ganze Reihe von Gründen ins Feld zu führen wären, welche die Annahme einer näheren Verwandtschaft der Bryozöen mit den Coelenteraten zu stützen geeignet sind. Leider sehe ich mich indes im Hinblick auf die geringe eigene Erfahrung auf dem Gebiete der Anthozöenembryologie zur Zeit nicht in der Lage, den Wert oder Unwert einer solchen Hypothese bis in alle Einzelheiten verfolgen zu können.



hebt aber hervor, dass der Enddarm sich durch Abschnürung von der ursprünglichen Knospenhöhle entwickle. Der erste, welcher die Entwicklung des Polypids auf Schnitten verfolgte, ist *Davenport* (124); seine Untersuchungen sind weit eingehender, als die von mir angestellten, und erledigen alle Hauptfragen in so befriedigender Weise, dass ich mich darauf beschränken kann, die wichtigsten Resultate seiner Arbeit hier kurz mitzuteilen.

Was die Knospung der Paludicella bei oberflächlicher Betrachtung so andersartig erscheinen lässt, als diejenige der Phylactolaemen, ist die Thatsache, dass sowohl bei den Apical-, wie bei den Lateralknospen zunächst ein alsbald vom Mutterzoecium durch Rosettenplatte sich abschliessendes Cystid gebildet wird, in dem dann erst später das Polypid entsteht, dass wir es also nach der *Nitscheschen* Terminologie mit einer »Knospung mit voraneilem Cystid« zu thun haben. Die junge Cystidwandung ist deutlich zweischichtig, mit an der Spitze langcylindrischen Ectodermzellen und vacuolenreichem, mit stark lichtbrechenden Körnchen erfülltem Mesodermbelag.

Die erste Anlage des *Polypids*, d. h. des bei den Phylactolaemen allein »Knospe« genannten Organkomplexes, entsteht nach *Davenport* fast genau so, wie ich es bei den Phylactolaemen geschildert habe, nämlich durch eine Art von Invagination des Ectoderms. Die einzige Verschiedenheit besteht darin, dass die Einsenkung des Ectoderms nicht in einem *Punkte*, sondern in einer der Längsachse der Cystidwand parallelen *Linie* erfolgt, dass die Knospe demnach schon in ihren frühesten Stadien im Querschnitte nicht rund, sondern gestreckt elliptisch erscheint. Fig. 116 giebt die Seitenansicht, Fig. 117 die obere Flächenansicht einer solchen Knospenanlage. Ein Knospenlumen ist in den frühesten Stadien noch nicht entwickelt, erscheint aber nach *Davenport* alsbald als äusserst schmaler Spalt, welcher die beiden Blätter des eingestülpten Ectoderms von einander trennt. Dieses Knospenlumen erweitert sich am distalen Teile der Knospe zu einem mit der Cystidwand parallel laufenden Halbkanal, der alsbald durch Zusammenwachsen der beiden Ectodermblätter über ihm zum Ganzkanal soweit geschlossen wird, dass er nur mit feiner Öffnung nach oben in die inzwischen als flacher Spalt (senkrecht zum Knospenlumen) angelegte Atriahöhle mündet, wie dies für die marinen Gymnolaemen bereits von *Seeliger* (116, p. 584 ff.) und Anderen in ähnlicher Weise beschrieben wurde. Dieser Kanal stellt sich bei weiterer Entwicklung als Magen- und Enddarm dar, und es folgt daher aus dem Gesagten, dass diese Organe genau in derselben Weise entstehen, wie bei den Phylactolaemen, d. h. als Längsrinne des als Munddarm aufzufassenden Knospenlumens, die dann durch Verwachsung ihrer Ränder zu einem geschlossenen Rohr sich ergänzt. Das ursprüngliche Knospenlumen, das später zur Lophophorhöhle plus Oesophagus sich ausbildet, scheint auch hier am abanalen Ende des Darms zunächst gänzlich vom Magen durch Verwachsung sich abzuschliessen und erst später durch Resorption der Scheidewand mit demselben in Kommunikation zu treten. Die seitlichen Flächenbilder Fig. 118, 120 und 122 werden die allmähliche Ausbildung des durch stark lichtbrechenden Inhalt ausgezeichneten Enddarms ed erkennen lassen, während der schmale proximale, zur Lophophorhöhle sich ausgestaltende Teil des Knospenlumens auf diesen Bildern natürlich nicht zu erkennen ist. Derselbe tritt jedoch bei der Betrachtung der Knospen von oben als

schmaler Längsspalt deutlich in die Erscheinung (Fig. 119). Die ovale Erweiterung dieses Längsspalt am oberen Ende der Knospe (bei a) markiert die Stelle, unter welcher der Enddarm in die Atrialhöhle mündet, wie dies aus der Vergleichung mit der Seitenansicht Fig. 120 ohne Weiteres verständlich werden dürfte. Ein Schnitt parallel mit der in Fig. 119 dargestellten Oberflächenansicht, etwas tiefer geführt, muss danach deutlich das vom Atrialsplatt abgegrenzte Lumen des Enddarms selbst erkennen lassen (vgl. Fig. 163 ed).

Schon die bisherige Darstellung lässt erkennen, dass die später kreisförmige Tentakelkrone aus einer bilateral symmetrischen, lang gestreckten Anlage hervorgeht, welche an der analen Seite zunächst eine Unterbrechung zeigt. Wie bei den Phylactolaemen die ursprünglich gleichartigen Schichten der Knospenwand sich mehr und mehr in einen oberen, die spätere »Tentakelscheide« darstellenden und einen distalen, die Organe des Polypids liefernden Teil differenzieren, so auch bei Paludicella. Eine äussere, bis in die Nähe des Enddarms hinziehende Ringfalte \*) treibt die beiden Schichten der Knospe als wulstförmige Leiste in das Innere des Knospenlumens vor, auf welcher dann zunächst als ganz schwache Crenelierungen die Tentakeln entstehen. Inzwischen ist der weitere Trennungsprozess zwischen Enddarm und Oesophagus in ähnlicher Weise, wie dies bei den Phylactolaemen beschrieben wurde (vgl. pag. 37), vorangeschritten, indem auch das äussere Knospenblatt zwischen beide Organe sich einschaltet und schliesslich durch Spaltung eine vollkommene Lostrennung des Enddarms von der Tentakelkrone in seinem mittleren Teile hervorruft (Fig. 121 bei sp). Erst wenn dies geschehen, und das Centralnervensystem in gleicher Weise wie bei den Phylactolaemen durch Ausstülpung der inneren Knospenschicht gebildet ist, schliesst sich der Ringkanal auch an der analen Seite der Tentakelkrone, nun auch hier die Bildung von Tentakeln ermöglichend. Es sind nunmehr sämtliche Hauptorgane des Polypids angelegt, und die weitere Entwicklung beruht lediglich auf der weiteren Ausgestaltung dieser Anlagen zu den Formen des erwachsenen Tieres: der ganze Komplex gewinnt ausserordentlich an Umfang, die Tentakelscheide wird zum lang gestreckten Sack, die Tentakeln erscheinen als fingerförmige Ausstülpungen des Ringkanals und gehen aus der oblongen zur kreisförmigen Anordnung über, die Darmabschnitte gliedern sich schärfer von einander; der Magen wächst zu einem langen Blindsack aus und tritt in offene Verbindung mit dem Oesophagus, der seinerseits ein gestreckt trichterförmiges Aussehen gewonnen hat und durch einen weit klaffenden Spalt von dem ehemals als Längsrinne aus ihm hervorgegangenen Enddarm getrennt ist (Fig. 122 sp).

Über die Entstehung des *Funiculus* ist bisher nur soviel bekannt, als sich aus Flächenbildern (Fig. 120—122) unschwer erschliessen liess. Danach legt sich der distale Teil der Knospe zunächst dicht an die gegenüberliegende Wand des Cystids und verwächst mit derselben, um bei der später wieder erfolgenden Trennung mit zwei Bändern, die vielleicht (*Allman*) aus einem einzigen hervorgegangen sind, mit demselben in Zu-

\*) So denke ich mir die Entstehung des Ringkanals (vgl. Pag. 36). Davenport lässt diese Frage unentschieden und hält es für möglich, dass der Ringkanal sich auf die von Braem geschilderte Weise, d. h. als taschenförmige, zwischen den beiden Knospenlagen von der Mundseite her sich einschiebende Aussackung entstehe.

sammenhang zu bleiben. In wie weit hierbei ähnliche Prozesse in Frage kommen, wie bei den Phylactolaemen, ist, wie gesagt, bisher noch nicht aufgeklärt, doch scheint es mir aus dem ganzen Bau der Funiculi (vgl. Teil I, pag. 70) unzweifelhaft, dass wir es auch hier mit den beiden Schichten der primären Knospenanlage zu thun haben, wobei die musculöse Structur des inneren Gewebes allerdings ungleich prägnanter zu Tage tritt, als bei den Phylactolaemen.

Von den *Muskeln* werden zuerst die von mir früher als Ringmuskeln \*) bezeichneten *Parietalmuskeln* angelegt; sie erscheinen bereits im frühesten Knospenstadium als senkrecht zur Cystidachse gestellte, mit der Knospe in keinerlei Zusammenhang stehende Fasern (Fig. 116, 118 pm). Nach *Davenport* entstehen sie aus Zellen der Mesodermlage an zwei gegenüberliegenden Seiten der Cystidwandung, um später mehr und mehr gegeneinander zu rücken, bis sie als vereinigtcs Bündel das Lumen des Cystids in der Mittellinie durchsetzen. Merkwürdig ist, dass sie, wenigstens in späteren Stadien, direkt an der Cuticularschicht des Cystids, nicht am Ectoderm befestigt sind, und diese Thatsache lässt der Vermutung Raum geben, dass sie vielleicht doch nicht dem Mesoderm entstammen, sondern dem Ectoderm, wie ich dies von der äusseren Muskellage an der Leibeswand der Phylactolaemen erweisen konnte (vgl. Pag. 23) und wie dies auch Fig. 27 (Taf. III) der *Davenportschen* Arbeit nicht ausgeschlossen erscheinen lässt. Neben diesen primären Parietalmuskeln entwickeln später sich noch schmalere sekundäre Bündel, die weniger weit in das Cystidlumen eintreten.

Die *Retractormuskeln* gehen gleich den *Pyramidenmuskeln* aus Zellen des Mesoderms hervor. Erstere verbinden schon früh als gestreckte Zellen den abanalcn Teil des Polypids mit der benachbarten Cystidwand (Fig. 120, 121 rm) und verlängern sich pari passu mit dem Wachsen des Polypids. Letztere entstehen am analen Teil als zwei anfangs ganz kurze, der Cystidwand anliegende Bündel (Fig. 121 prm), deren von der Knospenmündung weggewandte Enden nach und nach völlig auf die entgegengesetzte Seite der Cystidwand hinübrücken und zwar, wie *Davenport* glaubt, durch freie Wanderung. Erst später sondert sich jeder dieser beiden flügelartigen Muskeln in zwei Bündel, welche nun convergierend zu den vier Ecken der Mündung verlaufen (Fig. 122, 123).

Die Bildung der *Mündung* dürfte in ganz ähnlicher Weise vor sich gehen, wie bei den Phylactolaemen. Nach *Davenport* erscheint das ectodermatische Epithel der Mündungszone zunächst als lang cylindrischer, nach innen gerichteter Zapfen. Später arrangieren sich diese Zellen derart, dass sie einen gestreckten Hohlraum umschliessen, der nach vorn lediglich durch die ursprüngliche Cuticularmembran des Cystids verschlossen wird. Indem nun dieser Hohlraum nach innen und aussen durchbricht, führt er zur Bildung eines gestreckten Kanals (des Randwulstes), dessen Wandungen sich ebenfalls mit Chitin bekleiden und sowol den chitinösen Stützapparat der Mündung, wie auch die zarte Bechermembran erzeugen dürften.

\*) Da ich mich überzeugt habe, dass Braem und Davenport im Rechte sind, wenn sie ein tonnenreifenförmiges Anlegen dieser Muskeln an die Cystidwandung in Abrede stellen, so muss der Name als unzutreffend verlassen werden.

Schliesslich sei noch erwähnt, dass *Davenport* der von *Braem* aufgestellten Behauptung (119, pag. 127, 128, 131), dass auch bei *Paludicella* ein Teil des Cystids von dem Zellmaterial der polypoiden Knospe gebildet werde, auf Grund einer sehr eingehenden Analyse der einschlägigen Verhältnisse (124, p. 113, 114) nicht beistimmen kann und somit die von mir bei den *Phylactolaemen* gewonnenen Resultate (vgl. pag. 35) bestätigt. Auch die Theorie von der Entstehung einer Knospe aus dem embryonalen Restgewebe einer vorhergegangenen Knospe wird von *Davenport* für *Paludicella* in Abrede gestellt und dafür der von mir auch für die *Phylactolaemen* behauptete Satz festgehalten, dass es zur Anlage der Knospe lediglich undifferenzierter Zellmassen bedürfe.

Die wichtigsten Resultate meiner Untersuchungen über die Knospung der Süsswasserbryozoen lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Die Knospe entsteht in allen Fällen aus den beiden Schichten der Cystidwand — Ectoderm und Mesoderm — durch eine ausgesprochene (*Fredericella*, *Plumatella*) oder modifizierte (*Cristatella*, *Pectinatella*) Einstülpung, die man als Gastrulation bezeichnen kann.
2. Die Knospen entstehen, abgesehen von den sogen. Doppelknospen, unabhängig von einander aus noch junglichem Gewebe (Knospzone).
3. Das ursprüngliche Knospolumen entspricht dem Atrium + Oesophagus. Magen- und Enddarm werden zunächst als *Längsrinne* des ursprünglichen Knospolumens angelegt und erst hierauf von letzterem durch (teilweise) Verwachsung der Rinnenränder abgeschnürt.
4. Die Muskularis des Darmkanals geht aus dem *inneren* (ectodermalen) Blatte der Knospenanlage hervor.
5. Das Centralnervensystem entsteht durch Einstülpung des inneren Knospenblattes.
6. Ringkanal und Lophophorhöhle sind desselben Ursprungs. Eine die Peripherie der Knospe schräg umziehende, durch Einstülpung der beiden Knospenblätter in das Knospolumen sich bildende Furche (Ringkanal) dringt an der analen Seite der Knospe zu beiden Seiten des Enddarms als paariges Divertikel tiefer ein und liefert so die Lophophorarme.
7. Die Bildung des Funiculus beginnt am Fundus des Darms.
8. Der Funiculus besteht aus den beiden ursprünglichen Schichten der Cystidwand. Das ectodermatische Zellmaterial stammt aus dem inneren Blatte der noch jugendlichen Knospe.
9. Eine Verwendung des Knospenmaterials zum Aufbau der benachbarten Cystidwand (*Braem*) findet nicht statt.
10. Die Entstehung und Ausbildung der Knospe bei *Paludicella* entspricht in allen wesentlichen Punkten dem Entwicklungsgange der *Phylactolaemenknospe*.

## D. Statoblastenentwicklung.

Dass *Allman* der erste gewesen, welcher erkannte, dass wir es in den Statoblasten nicht mit »Wintereiern«, sondern mit knospenartigen Gebilden zu thun haben, wurde bereits im I. Teil dieser Schrift (p. 77) hervorgehoben. *Allman* hat die Entwicklung derselben aus einem »kleinen Zellhauf« im Funiculus nur soweit klar gelegt, als dies auf Flächenbildern möglich war. Erst *Nitsche* (72) ging daran, das Werden des Statoblasten auf Schnitten zu verfolgen und namentlich die Entstehung des Schwimmringes bei *Plumatella* eingehenderem Studium zu unterziehen. Gleich *Allman* lässt auch *Nitsche* den Statoblasten aus einer einheitlichen Summe von Zellen sich bilden, die später durch eine Ringfurche in eine »cystogene Hälfte« und eine »Bildungsmasse« geteilt wird, deren erstere den Schwimmring, deren letztere das künftige Tier liefert. Die Ausbildung des Tieres hat er nicht verfolgt. 1881 berichtete dann *Reinhard* (84, p. 350), dass die »cystogene Hälfte« *Nitsches* gleichzeitig auch die Wandung des künftigen Tieres liefere. 1886 wies ich selbst in einer kurzen vorläufigen Mitteilung auf der Naturforscherversammlung in Berlin darauf hin, dass die *Nitschesche* Angabe von der ursprünglichen Einheitlichkeit des Statoblasten den thatsächlichen Verhältnissen nicht entspreche, dass derselbe vielmehr aus zwei differenten Zellgruppen sich aufbaue, deren eine dem Ectoderm, deren andere dem Entoderm entstamme. Aus den ectodermatischen Zellelementen entwickle sich dann, wie schon *Reinhard* richtig erkannt, nicht allein die Chitinschale, sondern auch die äussere Schicht der Leibeswand. Demgegenüber suchte im Jahre 1887 *Verworn* (102) aufs Neue den Nachweis zu führen, dass die Statoblasten, entsprechend der Annahme älterer Autoren, überhaupt nicht als Knospen, sondern als »parthenogenetische Wintereier« aufzufassen seien. Er leugnet daher, dass zur Bildung der Statoblasten zwei verschiedene Komponenten zusammentreten und findet einen regelmässigen Furchungsprozess seiner hypothetischen Eizelle zur Morula, die sich erst im weiteren Verlauf in die bereits von *Nitsche* geschilderten beiden Schichten scheidet. Der hierauf folgende Untersucher der Statoblastenentwicklung ist *Braem*. Er verwirft durchaus die *Verworn'schen* Ansichten und kommt im wesentlichen zu den von mir 1886 dargelegten Resultaten, eine Thatsache, die ihn nicht, wie man erwarten sollte, mit Freude erfüllt, sondern zu den auf p. 40 angedeuteten Ausfällen gegen mich verleitet. Im Einzelnen allerdings stehen meine Beobachtungen, die sämtlich schon mit den fertigen Zeichnungen aus dem Jahre 1885 stammen und seitdem nur flüchtig kontrolliert wurden, mit den *Braem'schen* Angaben vielfach in Widerspruch, wie die weiter unten anzuschliessende Detailschilderung ergeben wird. Der jüngste Autor auf diesem Gebiete, *Oka*, steht augenscheinlich stark unter dem Einflusse *Braems*, wenn er eine Einwanderung von Ectodermzellen von der Cystid-

wand her in den Funiculus für wahrscheinlich erklärt (122, p. 126), dabei aber (p. 118) die Zweischichtigkeit des Funiculus bestreitet. Er behauptet ferner, dass ein Statoblast aller Wahrscheinlichkeit nach aus acht primitiven Zellen sich aufbaue (p. 125), und dass dieser Zellhauf anfänglich ein einheitliches Gebilde darstelle (*Nitsche*), das erst nachträglich eine Scheidung in »cystogene Hälfte« und »Bildungsmasse« erkennen lasse.

Wenden wir uns nunmehr zu den Befunden meiner eigenen Untersuchungen, so ist zunächst nochmals darauf hinzuweisen, dass ich den Aufbau des Funiculus aus den beiden primitiven Zelllagen auf das entschiedenste aufrecht erhalten muss. Während *Braem*, wie bereits Seite 40 hervorgehoben, eine Einwanderung von Ectodermzellen von der Cystidwand her behauptet, glaube ich eine solche vom tiefsten Punkte der Gastraleinstülpung aus beobachtet zu haben (p. 41 ff.). Jedenfalls ist in beiden Fällen das Resultat das gleiche: ein Funiculus, der äusserlich von einer mesodermatischen Zelllage umkleidet wird, im Innern hingegen bildungsfähige Zellen ectodermatischen Ursprungs enthält. Diese letzteren liefern — und dies ist die erfreuliche Übereinstimmung, in der ich mich mit Herrn Dr. *Braem* befinde — die sogen. »cystogene Schicht« *Nitsches*, während nach innen wuchernde Zellen des Mesoderms zur sogen. Dottermasse sich ausbilden.

Die erste wichtigere Frage, welche bei der Verfolgung dieses Bildungsmodus sich aufdrängt, ist die, ob die »cystogene Schicht« einer einzigen Ectodermzelle entstamme, oder ob sie gleich von vornherein als Zellhauf in die Erscheinung trete. *Braem* wagt diese Frage nach seinen Beobachtungen nicht zu entscheiden, hält aber die erstere Alternative immerhin für möglich (119, p. 73); ich glaube in Bezug auf diesen Punkt einen Schritt weiter gekommen zu sein und die ursprüngliche Einzelligkeit geradezu als Regel aufstellen zu können. Fig. 129 giebt den Längsschnitt durch das Funiculusende einer Plumatella. Er zeigt uns zunächst den eigenartigen Bau dieses Keimstocks, wie er für Plumatella charakteristisch ist. Das Innere des Funiculus wird erfüllt von langen, strangförmigen, d. h. muskelfaserartigen Zellen. Dieselben werden auf der einen Seite direkt vom mesodermatischen, zum Teil mit Vacuolen versehenen Epithel begrenzt, während auf der gegenüberliegenden Seite auf die Faserschicht zunächst eine Lage ungemein grosser hyaliner Zellen (cz) folgt, die nun erst nach aussen vom Epithel überkleidet sind. Diese grossen Zellen spreche ich als die im Jugendzustande verharrenden eingewanderten ectodermatischen Zellen an; sie liegen nicht in der Achse des Funiculus, sondern völlig excentrisch, der Art indes, dass sie nicht die ganze Länge des Funiculus einseitig flankieren, sondern laubgewindeartig — natürlich stets von Mesodermzellen bedeckt — um die Faserachse desselben in zahlreichen Windungen herumziehen, wie dies schon *Nitsche* (72, p. 42) andeutet, und wie ich es in Fig. 124 wiederzugeben versucht habe. Ein solcher Befund rechtfertigt in der That in hohem Masse die Nitschesche Bezeichnung »Keimstock«; doch zeigen andere Gattungen, wie *Fredericella* und *Cristatella*, viel einfachere Verhältnisse, indem hier die Ectodermzellen fast im Centrum des Funiculus liegen, wie schon *Braem* auf seinen Querschnitten es darstellt. Ein klarer Beweis, dass jede der soeben geschilderten hyalinen Ectodermzellen zur cystogenen Schicht eines Statoblasten sich entwickle, ist durch das Bild in Fig. 129 gewiss noch nicht geliefert, erst wenn wir die Befunde

der Fig. 130 hinzunehmen, wird man sich der aufgestellten Behauptung nicht länger entziehen können. Sehen wir doch hier deutlich, wie neben der einen hyalinen Ectodermzelle noch eine zweite (130 cz) sich bemerkbar macht, deren Kern sich geteilt hat, und um welche bereits die mesodermalen Zellen der künftigen »Bildungsschicht« (dbz) sich herumzulegen beginnen. Von diesem Stadium bis zu dem in Fig. 125 von *Cristatella* und weiter in Fig. 131 von *Plumatella* dargestellten ist nur ein kleiner Schritt, und diese Stufen hinwiederum führen uns unzweifelhaft die beiden Komponenten eines Statoblasten vor Augen.

Wir können es demnach als Thatsache ansehen, dass an dem Aufbau des Statoblasten ursprünglich nur eine einzige Ectodermzelle beteiligt ist. Dieselbe teilt sich zunächst in zwei Zellen, dann in vier (Fig. 125 bei cz), acht u. s. f. Schon auf einem sehr frühen Stadium ordnen sich die so entstandenen Zellen derart an, dass sie eine an den beiden Polen abgeflachte Hohlkugel bilden, dessen anfangs winziges Lumen sich allmählich erweitert. Inzwischen haben vom äusseren Epithel des Funiculus her eine Anzahl mesodermatischer Zellen das ectodermatische Sphäroid umwuchert (Fig. 130—134 bei dbz); sie stellen im ersten Stadium eine einfache Zellschicht dar, welche sich alsbald dem unteren Pole der Ectodermkugel eng anlegt (Fig. 132) und dieselbe dadurch mehr und mehr von der Achse des Funiculus entfernt. Der nächste Schritt der Weiterentwicklung besteht nun darin, dass die eben besprochene einfache Mesodermis durch lebhafte Teilung die Zahl ihrer Zellen vermehrt und alsbald eine zweischichtige (Fig. 134 dbz), der Ectodermkugel anliegende Kugelkalotte darstellt, die bald im Innern ebenfalls einen Hohlraum enthält (Fig. 135 dbz), der aber alsbald durch weitere Zellwucherung und zwar, wie es scheint, ausschliesslich der oberen Schicht (vgl. Pag. 50) ausgefüllt wird (Fig. 136). Schon in den Fig. 134 u. 135 sehen wir, wie der nunmehr als ein aus zwei Komponenten zusammengesetztes einheitliches Gebilde sich darstellende und allseitig von einem flachen Mesodermepithel überkleidete Statoblast bis auf einen verhältnismässig dünnen Strang vom Funiculus abgeschnürt ist, der im weiteren Verlauf der Entwicklung zu einem fast fadenförmigen Gebilde sich auszieht und in späteren Stadien meist seitlich der Unterseite des Statoblasten ansitzt. Jedenfalls verdient es erwähnt zu werden, dass seine Ansatzstelle zu dem sogen. Nabel des Statoblasten (vgl. unten) keinerlei Beziehungen hat. — Es beginnt nun unter fortgesetzter Zellvermehrung die Ectodermkugel sich abzuplatten und einen lang elliptischen Querschnitt anzunehmen (Fig. 137), dessen Lumen ebenfalls zu einem langen schmalen Spalt ausgezogen wird. Indem dieser Vorgang in gleichem Sinne sich weiter entwickelt, erhalten wir schliesslich an Stelle der ursprünglichen Ectodermkugel eine platte, aus zwei durch einen flachen Spalt getrennten Zellagen bestehende, die mesodermatische »Bildungsmasse« überlagernde Kalotte, welche, an den Rändern weiter und weiter wuchernd, im Laufe der Entwicklung die gesamte »Bildungsmasse« umgreift (Fig. 137—144) und schliesslich nur in der Mitte der Unterseite eine kleine Öffnung, einen »Nabel« (Fig. 143, 144 n) übrig lässt. Dieser Vorgang ist im wesentlichen bereits von *Nitsche* richtig beschrieben worden; nur darin irrte er, wie schon oben erwähnt, dass er die Zellen der *inneren* Schicht der Ectodermlage (ise) allmählich sich rückbilden und

verschwinden lässt, während sie in Wirklichkeit auf allen Stadien persistieren und, wie schon *Reinhard* richtig erkannte, direkt zum Ectoderm des künftigen Statoblastencystids werden, wie dies auf den Fig. 138—142 unschwer zu erkennen sein dürfte. Die äussere Schicht der ectodermatischen Kalotte (ase) beginnt mit der Ausscheidung einer dünnen Chitinlage an ihrer Innenseite ungefähr zu dem Zeitpunkt, an welchem die Kalotte, den Rand des Statoblasten unwuchernd, auf die untere Seite übergreift (Fig. 138 ch). Es zeigt sich hierin die erste Anlage der den reifen Statoblasten umschliessenden Chitinschale und des bei den meisten Arten auftretenden Schwimmrings. Da in Bezug auf diesen Punkt erhebliche Verschiedenheiten sich geltend machen, so mag die genauere Darstellung des Verhaltens der einzelnen Gattungen weiter unten folgen. Hier kam es nur darauf an, darauf hinzuweisen, dass in der That aus der einen ursprünglichen Ectodermzelle, welche wir in die Bildung des Statoblasten eingehen sahen, einerseits die Zellage (ase) hervorgeht, welche die äussere Schale des Statoblasten, das Chitingehäuse (ch) liefert, und andererseits nach innen hiervon diejenige, welche im werdenden Cystid des künftigen Stockes als Ectoderm sich darstellt (ise der Fig. 136—144).

Die Schicksale des mesodermatischen Zellmaterials sind vielfach beschrieben worden, am richtigsten von *Braem*, dem ich in allen wesentlichen Punkten beistimme. Die anfangs rundlichen oder eckigen Zellen dieser Bildungsmasse (Fig. 136 dbz) werden im weiteren Verlaufe der Entwicklung spindelförmig, und, während die Zellkerne ihre unveränderte Gestalt behalten, zerfällt das Plasma in eine grosse Zahl kleiner rundlicher Dotterkugeln, wobei allmählich die Zellgrenzen sich mehr und mehr verwischen und nur noch eine Zeit lang als vertikale Spalte (Fig. 138) oder kanalförmige Lückenräume (Fig. 141) angedeutet sind. Der fertige Statoblast erscheint schliesslich, abgesehen von der peripherischen, der Chitinschale dicht anliegenden Ectodermis (ise), von einer durchaus homogenen Masse zahlloser Dotterkugeln erfüllt, in welcher lediglich nackte Zellkerne in ziemlich gleichen Zwischenräumen eingelagert sind (Fig. 152).

Der Erklärung bedürftig ist jetzt nur noch eine einschichtige Zelllage (umz), welche sich an der Unterseite der Statoblasten namentlich in den Fig. 138 u. 141 scharf abhebt, und die selbst in den letzten Reifungsstadien Fig. 143 noch nicht völlig verschwunden ist. Schon *Braem* hat diese Zellen gesehen, glaubt sie jedoch auch am äusseren Rande der »Bildungsmasse« wiederzufinden und erklärt sie einfach für »unverändert gebliebene« Zellen des Mesoderms. Auch ich glaube, dass die in den Fig. 138 und 141 dargestellte Zelllage (umz) dem Mesoderm entstammt, komme aber, die verschiedenen Entwicklungsstadien der »Bildungsmasse« rückwärts verfolgend, zu dem Schlusse, dass es sich hier in letzter Instanz um diejenigen Zellen des Mesoderms handelt, welche den früher erwähnten Hohlraum der Fig. 135 unterwärts begrenzen. Es würde daraus der Schluss zu ziehen sein — und die dargestellten Befunde der späteren Entwicklungsstadien widersprechen dem nicht —, dass die eigentliche Vermehrung der späteren Dotterbildungszellen ausschliesslich von der oberen Schicht der mesodermalen Kalotte vor sich geht und die untere lediglich als innere Schutzhülle der Dotterzellen so lange fungiert, bis die Umwucherung durch die chitinbildenden Ectodermis (ise) sich vollzogen hat. Es würde



durch diese Annahme ein hübscher Parallelismus im Verhalten der Ectoderm- und Mesoderm-lage hergestellt, insofern erstere ja ebenfalls nur mit ihrer *inneren* Lamelle (ise) beim Aufbau des späteren Cystids Verwendung findet.

Über das allmähliche *Schliessen* der Chitinschale im Mittelpunkte der Unterseite werden die Fig. 142—144 genügende Auskunft geben. Man sieht (Fig. 144), wie die den Nabel umstehenden Zellen mit ihren chitinabsondernden Basen sich trichterförmig gegen einander neigen, ohne dass man mit *Nitsche* (72, pag. 49) einen ganz neuen Bildungsmodus und eine besondere Art sich kuppelartig zusammenwölbender Zellen statuieren darf. Die merkwürdige Thatsache, dass ein Teil der »Bildungsmasse« in der Regel nicht mit in den Innenraum der Chitinschale aufgenommen wird, ist von allen früheren Beobachtern erwähnt worden. Man sieht dies besonders hübsch in Fig. 143 mr, erkennt aber den Rest dieser ausgeschlossenen Bildungsmasse selbst bei dem völlig geschlossenen Statoblasten der Fig. 144 (mr). Auch bei *Fredericella* konnte ich etwas Ähnliches, wenn auch in beschränkterem Massstabe, beobachten.

*Bildung des Schwimmringes.* Die Gattung *Fredericella* ist die einzige unter allen Phylactolaemen, welche keine Spur eines Schwimmringes besitzt. Die Bildung der äusseren Chitinschale vollzieht sich daher in einfachster Weise dadurch, dass die äussere Ectoderm-lage an ihrer Innenseite in durchaus gleichmässiger Weise Chitin ausscheidet, wie dies an dem Randstück eines fast fertigen Statoblasten in Fig. 151 dargestellt ist.

Über die Schwimmringbildung bei *Plumatella* haben sowol *Nitsche* wie *Braem* und *Oka* berichtet. Alle drei stimmen darin überein, dass zunächst am scharfen Rande der Peripherie des Statoblasten die Zellen der äusseren Ectoderm-schicht unter beträchtlicher Streckung mit ihren Basen sich gegen einander kehren, indem sie vom Chitindiskus gewissermassen abgleiten (Fig. 139, 140). Wo diese Zellen mit ihren Basen gegen einander liegen, gelangt eine Chitinlamelle (l) zur Ausscheidung, welche somit den scharfen Rand des Discus peripherisch umzieht. Nicht lange, so beginnen die nämlichen Zellen auch an ihren Seitenwänden Chitin auszuschleiden und bereiten so die Luftkammern des späteren Schwimmringes vor (Fig. 140, 141). Während nun *Nitsche* (72, pag. 47) die Bildungszellen dieser Kammern in einem späteren Stadium aus letzteren sich herausziehen lässt, um peripherisch noch eine zeitlang dem fertigen Schwimmring aufzuliegen, erklärt *Braem*, dass die Zellen in den Chitinkammern ihre Lage nicht verändern, und dass der Abschluss der letzteren einfach dadurch zu Stande komme, dass die Zellen zum Schluss auch an ihrem peripherischen Ende eine Chitinlage absondern. Für *Braem* existiert daher eine ectodermale Zelllage oberhalb des fertigen Schwimmringes (Fig. 142 bei sec) nicht, die *Nitsche* richtig beobachtet hat. Es wird nicht schwer fallen, aus den Darstellungen der in Fig. 140—142 gegebenen Längsschnitte den wahren Sachverhalt zu erkennen, wie ihn schon *Oka* (122, pag. 129) annähernd richtig angedeutet hat.

Fig. 140 zeigt zunächst bei sec, wie einige Zellen des werdenden Schwimmringes zur Kernteilung geschritten sind; in Fig. 141 ist dieser Vorgang schon erheblich weiter entwickelt, namentlich auf der oberen Seite des Statoblasten, auf welcher man auch erkennt, wie am proximalen Ende des Schwimmringes (zwischen ase und sec) auf die Kern-

teilung eine völlige Zerlegung der gestreckten ectodermatischen Schwimmringszelle in der Weise erfolgt ist, dass sie durch eine von Kammerwand zu Kammerwand weiter vordringende Chitinlamelle in einen in den Kammern verbleibenden Restteil und einen peripherischen Teil zerfällt, der mit den Nachbarteilstücken nunmehr wiederum ein geschlossenes und das Ectodermepithel des Statoblastenrückens fortsetzendes sekundäres Epithel (sec) bildet. Fig. 142 endlich führt uns das Endresultat des eben geschilderten Vorganges vor Augen: Die Chitinkammern des Schwimmringes sind sämtlich geschlossen, zeigen aber in ihrem Innern deutliche Kerne, während peripherisch auf den Schwimmring eine nicht minder deutliche Ectodermlage (sec) folgt, die wieder ihrerseits von dem zarten mesodermatischen Epithel überkleidet wird. *Braem* hatte also recht, wenn er Kerne in den geschlossenen Kammern gesehen, und *Nitsche* hatte recht, wenn er ein ectodermatisches Epithel über seinem Schwimmring zeichnet; der wahre Hergang aber ist beiden unklar geblieben. — Die Kerne in den Kammern erhalten sich übrigens häufig unter allmählichem Schwund des Zellplasmas ziemlich lange, ja können augenscheinlich in ihrer Peripherie eine zarte Chitinhülle ausscheiden. Man sieht dann in den Kammern winzige Chitinkreise als letzte Reste dieser Kerne, eine Erscheinung, welche *Braem* zu der Behauptung führten, dass die einzelnen Kammern durch Kommunikationsporen mit einander in Verbindung ständen.

Dass während der Schwimmringsbildung augenscheinlich eine Pause in der Ausscheidung der Gesamt-Chitinschale eintritt, hat schon *Braem* als Vermutung ausgesprochen. Es würde sich hieraus die Zerlegbarkeit der fertigen Chitinschale in eine äussere und innere Lamelle erklären, wie sie bei *Plumatella* durch Kochen mit Kalilauge von mir beobachtet wurde, bei sitzenden Statoblasten aber schon auf Querschnitten (Fig. 128) ungewöhnlich deutlich in die Erscheinung tritt.

Die *sitzenden* Statoblasten der Gattung *Plumatella* entbehren bekanntlich des Schwimmringes, zeigen aber die den Rand desselben umziehende, weit vorspringende Chitinlamelle, sowie mächtige Chitinbuckel auf der ganzen Rückenfläche. Dass es sich bei dieser Statoblastenform lediglich um eine Modifikation der Schwimmringsstatoblasten und nicht um ganz eigenartige Gebilde handelt, dürfte zunächst aus der Thatsache hervorgehen, dass ich bei einem *Plumatellen*stock zahlreiche Statoblasten antraf, welche auf der einen Seite einen vollkommenen Schwimmring entwickelt hatten, auf der anderen Seite aber jede Spur eines solchen vermissen liessen (Fig. 127). Ausserdem haben mich meine Beobachtungen über die sitzenden Statoblasten übereinstimmend zu dem Schluss geführt, dass auch sie dem Funiculus entstammen und nur dadurch zu ihrem eigenartigen Bildungsweg veranlasst werden, dass sie mit ihrer Bauchseite sich dicht an die der Unterlage anhaftende Wand der Cystidröhren anlegen und diese zur Beteiligung an der Bildung der Chitinschale veranlassen. Von den verschiedenen Entwicklungsstadien, welche ich zu studieren Gelegenheit hatte, möge hier nur das in Fig. 128 dargestellte besprochen werden, weil es thatsächlich zur Erklärung der auftretenden Verhältnisse genügen dürfte. In Fig. 128 ist cw die basale, mit Diatomeen etc. besetzte Chitinwand einer Cystidröhre; die darauf nach innen folgende Zellschicht ec ist demnach als Ectoderm des Cystids aufzufassen.

Vom Statoblasten selbst wissen wir, dass er über der Chitinschale eine doppelte Zelllage trägt, die äussere Ectodermis und das zarte Mesodermepithel. Beide Zelllagen sind an der Oberseite bei *ecs* deutlich erkennbar; an der Unterseite erscheint in der Mitte vorwiegend nur das Ectoderm des Statoblasten (*ecs*) entwickelt zu sein, welches dem Ectoderm des Cystids (*ec*) hier fast unmittelbar aufliegt. An den beiden Seiten sieht man zwischen diesen beiden letztgenannten Schichten indes noch Spuren weiterer Zelllagen (*ms*), die wir nach dem Gesagten zweifellos als Mesodermepithel des Statoblasts plus Mesoderm der Cystidwand zu deuten haben. Es ergibt sich von selbst, dass zunächst die äussere Schale des Statoblasten ganz wie bei den Schwimmringsstatoblasten lediglich von dem Ectoderm des Statoblasten selbst gebildet wird. Eine Beteiligung an dem merkwürdigen Bau des Ganzen seitens des Ectoderms der Cystidwand findet dennoch statt und zwar im ganzen Umkreise des Statoblasten, wo augenscheinlich von diesen Zellen, die allerdings mit dem Statoblastenectoderm hier aneinanderstossen (rechte Seite der Figur 128), ein dicker Chitinringwall (rechte Seite der Figur bei *chr*) ausgeschieden wird, der die hier ebenfalls verdickte Cystidwand nunmehr fest mit der Chitinschale des Statoblasten verbindet. Dieser Ringwall ist in dem Längsschnitt Fig. 128 natürlich nur an zwei Stellen getroffen (*chr* und *chr'*); eine Seitenansicht des fertigen Statoblasten, wie sie Fig. 126 darstellt, lehrt uns, dass er die Form eines verkürzten Stundenglases hat, sowie, dass er in regelmässigen Abständen von kreisrunden Löchern durchbohrt wird, durch welche die ausserhalb dieses Bechers befindlichen Zellschichten mit dem Innern dieses sonst völlig abgeschlossenen Chitinbeckers verbunden sind. Ein solches Loch ist in Fig. 128 bei *chr'* im Längsschnitt getroffen. Durch den Chitinbecher wird, wie der Augenschein lehrt, der Statoblast mit der Cystidwand und folglich mit der Unterlage fest verbunden, so dass er demgemäss in der Regel am Orte seiner Entstehung keimen wird. Nicht selten findet man indessen im Frühjahr, dass die Statoblasten in Menge aus ihren Bechern sich losgelöst haben, und dass also nur diese letzteren allein den Platz bewahrten. Es ist nicht schwer einzusehen, wie eine solche Abtrennung erfolgen konnte. Schon früher wurde hervorgehoben, dass bei allen sitzenden Statoblasten eine ungemein scharf ausgeprägte Schichtung der Schale in eine äussere und eine innere Lage zu erkennen ist. Die Loslösung des Statoblasten vollzieht sich nun einfach derart, dass die ganze Oberseite desselben mit Einschluss des grösseren Teils der peripherischen Randlamelle intakt bleibt, während unterseits die *innere* Lamelle der Chitinschale von der äusseren, zarteren sich ablöst; so dass letztere mit dem Ringwalle verbunden bleibt und als flacher Napf nach Ablösung des Statoblasten zurückbleibt (vgl. Fig. 128).

Die Entwicklung des Schwimmringes bei *Pectinatella* und *Lophopus* schliesst sich so vollständig den bei *Plumatella* geschilderten Verhältnissen an, dass sie im einzelnen hier nicht weiter erörtert zu werden braucht. Als neue Gebilde treten bei *Pectinatella* lediglich die am Ende mit ankerförmigen Haken versehenen Dornen auf, die natürlich ebenfalls als Ausscheidungsprodukte der äusseren, in gewissen Abständen über den scharfen Rand des Statoblasten radial hinauswuchernden Ectodermis entstehen.

Über den ungleich komplizierter gebauten Schwimmring von *Cristatella* haben

*Verworn* und *Braem* Angaben gemacht, die sich namentlich in einem Punkte widersprechen. Der Schwimmring dieser Form unterscheidet sich bekanntlich von dem aller übrigen Gattungen dadurch, dass er nur an der Oberseite dem Diskus unmittelbar aufliegt, vom Rande an abwärts aber von der eigentlichen Chitinkapsel durch eine tiefe Ringfurche (Fig. 150 rfu) getrennt ist. Es wird so von vornherein der Eindruck hervorgerufen, als ob dieser Schwimmring eigentlich nur oberhalb des Randes zur Ausbildung gekommen und dann durch lebhaftere Zellwucherung in seiner mittleren Partie zum fast rechtwinkligen Umbiegen nach abwärts gezwungen sei (Fig. 149, 150). *Braem* nimmt in der That eine derartige Entstehung des Schwimmringes an, wenn er (119, p. 79) sagt, dass »die von der oberen Schale herkommenden Zellen über die unteren so sehr das Übergewicht erlangen, dass sie dieselben zu einer Falte einbiegen«. Er wendet sich hiermit gegen die Auffassung *Verworns*, welcher die Entstehung der Falte durch Zellteilung mit darauf folgender Spaltenbildung erklärt. Meine Beobachtungen stimmen mit beiden nicht überein, schliessen sich aber mehr an diejenigen *Verworns* an. In den Fig. 145 u. 146 gebe ich zwei Stadien, in denen zwar die eigentliche Chitinkapsel (ch) der Statoblasten in ihrem oberen Teile wie an den Seiten schon zu beträchtlicher Dicke sich entwickelt findet, in welchen aber an Stelle des späteren Schwimmringes lediglich erst die ihn bildende äussere Ectodermzellenschicht (ase) erkennbar ist. Dieselbe erscheint in Fig. 145 als durchaus gleichmässige Schicht hoher Cylinderzellen, welche nur dort, wo die Randlamelle sich ausbildet, ähnlich wie bei *Plumatella*, mit ihren Basen bogenförmig gegeneinander konvergieren. Dieses Verhältnis ist nicht wesentlich geändert auf dem etwas vorgeschrittenen Stadium Fig. 146; die einzelnen Zellen erscheinen nur noch um vieles gestreckter, als auf der vorhergehenden Stufe, und namentlich die Zellen unterhalb des scharfen Randes zeigen in beträchtlicher Ausdehnung die Tendenz, ihre Basen sämtlich bis zu dem Chitinhöcker der Randlamelle auszudehnen. Von einem Hinüberwuchern der oberen Zellen auf die untere Seite und einer dadurch hervorgerufenen Faltenbildung, wie sie *Braem* in seinen Holzschnitten (119, pag. 79) zeichnet, ist absolut nichts zu entdecken. Wol aber bemerkt man das Auftreten zweier schmaler Spalten in der Ectodermsschicht des Unterrandes, deren eine (sp') die Zellenlage in der Mitte, deren andere (sp'') dieselbe am Rande von einander trennt. Beide Spalten sind nur durch eine, zuweilen vielleicht durch zwei Cylinderzellen (f') von einander geschieden, und diese schmale Brücke ist es, welche alsbald als die eine Seite der *Braemschen* Falte in die Erscheinung tritt. Die Fig. 147—149 dürften diese Behauptung ohne Weiteres illustrieren. In Fig. 147 haben die vom Randzapfen seitwärts und abwärts gerichteten Zellen augenscheinlich bedeutend an Raum gewonnen und erstrecken sich erheblich weiter abwärts, als im vorigen Stadium, wobei ihre Basen vom Zapfen abgeglitten sind und eine basale Chitinlamelle ausgeschieden haben, welche nunmehr die Spalte sp' an der Aussenseite begrenzt. Die Brücke f' zwischen beiden Spalten erscheint ebenfalls beträchtlich verlängert und schickt sich an, durch Kernteilung zu einer flachen Epithelschicht sich auszubilden. Die unterhalb der Spalte sp'' liegenden Zellen der Fig. 147 aber werden durch das rapide Hinabwuchern des Schwimmringes in ihren basalen Teilen an die Chitinwand des Statoblasten gedrängt,

wo sie, ihre Zusammensetzung aus mehreren Zellen noch deutlich erkennen lassend, ebenfalls ein plattes Epithel zu bilden beginnen (Fig. 148 f''), welches sich als innere Seite der Braemschen Falte darstellt. Die oberen Enden dieser Zellen verkümmern, bilden aber noch eine zeitlang einen durch starke Färbbarkeit ausgezeichneten Begränzungsrand der unteren Spalte sp'' in Fig. 148. Es ist nunmehr die Lagerung der Zellen im wesentlichen so, wie sie auch bei der weiteren Entwicklung des Schwimmringes erhalten bleibt. In der Fig. 149 wird man ohne weiteres die einzelnen Abschnitte auf das soeben beschriebene Stadium zurückführen können, wobei es wol kaum der Erwähnung bedarf, das die Spalte sp'' der früheren Stadien nunmehr als Ringfurche rfu auftritt. Die ausserordentlich gestreckten Cylinderzellen des Schwimmringes haben begonnen, auch an ihrer Peripherie Chitin auszuscheiden, ähnlich wie dies von Plumatella geschildert wurde; ja auch der Vorgang des Herausziehens der oberen Abschnitte dieser Zellen aus ihren Chitinbechern und ihre Neuordnung zu einem dem Schwimmring in seinen letzten Bildungsstadien aufliegenden Ectodermepithel vollzieht sich ganz in der früher angegebenen Weise, wie dies aus der genaueren Betrachtung der Zeichnung am Rande bei sec sich ergeben dürfte. Die Entstehung der Dornen endlich, die ja schon bei Pectinatella auftreten, dort aber am äussersten Rande ihren Ursprung nehmen, möge Fig. 150 (bei d und d') veranschaulichen. Das Chitingerüst des Schwimmringes ist in diesen Stadien durchaus fertig, wird jedoch ringsum noch von dem »sekundären« d. h. durch Herausziehen der oberen Zellhälften aus den Chitinbecher gebildeten Ectoderm (sec) überkleidet. Die Basalteile des Ectodermepithels auf den Flächen der Ober- und Unterseite des Statoblasten scheiden im letzten Stadium endlich noch kleine, nach aussen offene Chitinnäpchen ab, wodurch die bis dahin glatte Oberfläche ein netzig-wabiges Aussehen bekommt.

Erwähnt sei schliesslich noch, dass Horizontalschnitte durch den Statoblasten ebenso wie vertikale Tangentialschnitte uns lehren, dass die vom Randzapfen ausstrahlenden horizontalen Chitinspange (l) wie bei Plumatella, als Querschnitt einer den Rand umziehenden, aber etwa in der Mitte des Schwimmringes in ein Netzwerk von Chitinzellen sich auflösenden Lamelle aufzufassen ist, und dass von dieser Randleiste in regelmässigen, verhältnismässig kleinen Abständen radial gestellte, vertikale und nach innen zu mit der senkrecht nach unten gerichteten Ringlamelle (rl Fig. 150) des Schwimmringes in Verbindung tretende Scheidewände nach aussen ziehen, von denen aus dann die Cylinderzellen des Ectoderms und später die Chitinbecher beidseitig schräg nach dem Rande zu ausstrahlen. Es entstehen so auf Tangential- und Horizontalschnitten sehr eigenartige und komplizierte Bilder, deren Wiedergabe nach dem oben Gesagten aber nur geringes Interesse beanspruchen dürfte.

Dass die Entwicklung des Schwimmringes auf der Oberseite des Statoblasten stets diejenige der Unterseite überwiegt, und dass hierdurch dem Statoblasten beim Schwimmen seine bestimmte Lage vorgeschrieben, hat bereits *Braem* richtig erkannt und hervorgehoben.

*Die Bedingungen des Keimens der Statoblasten.* Das Freiwerden der Statoblasten aus den Chitindröhren geschieht zum Teil schon bei der noch lebensfrischen Kolonie durch

Auftrieb aus den Öffnungen abgestorbener Polipide; ein anderer Teil der produzierten Keime gelangt jedoch erst nach dem vollständigen Zerfall der gallertartigen oder chitinosen Cystidwandung ins Freie. Bei *Fredericella* konnte ich, wie schon im I. Teile (pag. 101) bemerkt, ein direktes Herauskeimen des Statoblasten aus den noch erhaltenen Resten der Cystidröhren beobachten. Der fertige, ins freie gelangte Statoblast lässt weder die mesodermale noch auch die ectodermale Epithellage über der Chitinkapsel mehr erkennen; er zeigt lediglich das äussere chitinöse Gehäuse mit seinem Schwimmring. Im Innern finden wir zunächst ein wandständiges, namentlich durch seine Kerne markiertes Epithel (Fig. 152) und, von diesem umschlossen, eine feinkörnige, aus zahllosen Dotterkugeln bestehende Masse, in der nackte Kerne regellos eingestreut erscheinen. Die Gesamtheit dieses Inhaltes ist es, welche das Material zur Bildung eines neuen Stockes darstellt.

Die Bedingungen, unter denen der Inhalt des Statoblasten auf längere Zeit in dem soeben geschilderten Zustande verbleibt, oder aber jene Reihe von Veränderungen eingeht, welche man als Keimung bezeichnet und durch welche der junge Stock entsteht, sind von *Braem* einer näheren Erörterung unterzogen worden. Als von vornherein zu erwartendes, immerhin nunmehr durch eine Reihe von Experimenten genauer präzisiertes Resultat ergibt sich aus den *Braemschen* Untersuchungen zunächst, dass es zur Keimung einer gewissen Wärmemenge bedarf, und dass die Schnelligkeit der Entwicklung bei erhöhter Temperatur sich steigert bis zu einem Maximum, das etwa bei 30° C. liegen dürfte, während eine Temperatur von 6—7° C. eine Keimung nicht hervorrief. Weit anfechtbarer scheint mir das, was *Braem* des ferneren als notwendige oder doch in der Regel notwendige Bedingungen für das Keimen aufstellen zu können geglaubt hat. Aus dem Verhalten einiger *Cristatellastatoblasten* wird zunächst der Schluss gezogen, dass ein zeitweiliges Einfrieren derselben für die Keimfähigkeit von hoher Bedeutung sei. Nur »beinah durch einen Zufall« wurde er verhindert, das Einfrieren als *unbedingt* notwendig zur Erlangung der Keimfähigkeit hinzustellen. Ich bin nicht in der Lage, exakte, direkt von mir zur Lösung dieser Frage angestellte Versuche ins Feld führen zu können; es giebt aber ohnehin eine ganze Reihe von Thatsachen, welche die *Braemsche* Schlussfolgerung zum mindesten sehr gewagt erscheinen lassen, wenn man nicht etwa annehmen will, dass die *Statoblasten* aller übrigen Formen sich von denen der *Cristatella* durchaus abweichend verhalten. Zunächst wäre darauf hinzuweisen, dass unsere gewöhnlichen *Plumatellen* nicht nur in Brasilien, sondern, wie mir eine kürzlich erfolgte Sendung meines Freundes Dr. Stuhlmann bewiesen, auch im tropischen Innerafrika vorkommen mit ebenso massenhaft ausgebildeten *Statoblasten*, als bei uns. Man wird nicht annehmen, dass in jenen Gegenden ein vorheriges »Einfrieren« unbedingt nötig sei. Indessen man könnte sich salvirien und von einer Anpassung an die Tropen sprechen. Demgegenüber wäre zu bemerken, dass ich durch mehrere Jahre im Herbst vor Eintritt des Frostes sitzende *Statoblasten* auf *Paludinen* gesammelt, dieselben den Winter über in meinen Zimmeraquarien aufbewahrt und dann deren normale Keimung in jedem Frühjahr beobachtet habe. Ich erinnere des weiteren an die gewaltige *Bryozoenfauna* der Hamburger Wasserleitung, deren Röhren bekanntlich dicht rasenförmig von *Plumatellen* und *Fredericellen* ausgekleidet sind; sie

produzieren alle normal im Frühjahr keimende Statoblasten, trotzdem die Temperatur in den unterirdischen Leitungsröhren nie unter 8° C. herabsinkt. Endlich wären noch alle diejenigen Fälle heranzuziehen, in denen die Sommerstatoblasten bereits vor Eintritt des Frostes im September oder gar im Juli (vgl. Teil I, pag. 88) ihre Hülle sprengen und gewissermassen eine zweite Generation derselben Saison aus sich hervorgehen lassen. Alle diese Thatsachen scheinen mir darauf hinzuweisen, dass der Einfluss des Einfrierens von *Braem* bedeutend überschätzt ist, und dass es weit ausgedehnterer Untersuchungen bedürfen wird, um diesen Einfluss, falls er überhaupt vorhanden, auf sein richtiges Maass zurückzuführen.

*Allman* ging von der Annahme aus, dass die »Keimkörner« mit Notwendigkeit eine längere Zeit der *Ruhe* vor Beginn der Keimperiode durchzumachen hätten, und führte ja aus diesem Grunde die Bezeichnung Statoblasten ein. Ich habe das Unzutreffende dieser Ansicht im ersten Teile meiner Arbeit (p. 86) an einigen Beispielen sehr bald nach der Reifung erfolgreicher Keimungen dargelegt. *Braem* schliesst sich meinen Ausführungen im Allgemeinen an, findet es aber »unerhört« (!) (119, p. 90), dass ich die Statoblasten in den Röhren einer noch lebensfähigen Kolonie bereits in den verschiedensten Stadien der Keimung angetroffen haben wolle. Es bedarf wol kaum der Bemerkung, dass ich diese Beobachtung trotz des aussergewöhnlich »energischen« Zweifels des Herrn Dr. Braem zu widerrufen leider nicht in der Lage bin.

Die Beobachtungen, welche *Braem* zu dem Schlusse führen, dass die Einwirkung der atmosphärischen Luft von hervorragender Bedeutung für die Keimung sei, dürften nur zum Teil als beweiskräftig anzusehen sein, soweit sie nämlich auf das verschieden schnelle Sichöffnen der Statoblasten unter dem Deckgläschen am Rande und in der Mitte sich beziehen. Bei den übrigen Versuchen, bei welchen ein Teil der Versuchsobjekte künstlich unter Wasser, ein anderer schwimmend erhalten wurde, könnten sehr wol auch die verschiedenen Druckverhältnisse, unter denen die Statoblasten standen, eine Rolle spielen. Immerhin ist es dankenswert, dass in dieser schwierigen Materie ein erster Ansatz zur Lösung der in Betracht kommenden Fragen gemacht ist.

Das »Keimen« der Statoblasten. Die Beobachtung des »Keim«prozesses der Statoblasten ist mit einer Reihe von Schwierigkeiten verknüpft, welche es unerlässlich erscheinen lassen, durch künstliche Keimversuche zunächst eine fortlaufende Serie der verschiedenen auf einander folgenden Stadien zu gewinnen, wie dies zuerst von *Braem* und fast gleichzeitig von *Oka* (122) durchgeführt worden. Meine eigenen in den Jahren 1886 und 1887 gemachten Beobachtungen erstrecken sich lediglich auf eine Anzahl im Frühjahr dem Aquarium entnommener Stadien, die aber leider in Bezug auf die Bildung des ersten Polypids nicht lückenlos sind. Aus diesem Grunde wage ich das über diesen Punkt von *Braem* (119, pag. 95 ff.) Vorgetragene nicht endgültig zu beurteilen.

Die ersten Veränderungen, welche im keimenden Statoblasten vor sich gehen, bestehen darin, dass das wandständige Epithel in seinen protoplasmatischen Teilen sich schärfer umgrenzt, während die im Dotter zerstreuten Zellkerne unter lebhafter Teilung je mit einem hellen Hofe sich umgeben, der jedenfalls als flüssiges Protoplasma in Anspruch

zu nehmen ist (Fig. 153). Gleichzeitig erkennt man, dass die vordem rundlichen Dotterkugeln undeutlicher werden und zum Teil körnig zerfallen, wobei sie vermutlich unter allmählicher Verflüssigung eben jenes Protoplasma liefern, welches die zerstreuten Kerne hofartig umgibt. Letztere scheinen nun alsbald, wenigstens teilweise, eine Wanderung nach der Peripherie des Statoblasten hin anzutreten, wo sie, unter gleichzeitiger Teilung, dem Ectoderm sich anlagern und so allmählich ein zusammenhängendes Mesodermepithel bilden, welches nunmehr mit dem schon vorhandenen Ectoderm die zukünftige Leibeswand des werdenden Stockes darstellt. Ein Vergleich der Fig. 152 und 153 wird diese Auffassung von der Bildung des Mesodermepithels, wie auch *Verworn* (102, pag. 128) sie kurz skizziert, als wahrscheinlich erscheinen lassen. *Braem* glaubt daneben noch eine direkte Kernbildung aus den Elementen des Dotters selbst beobachtet zu haben, doch finde ich in meinen Präparaten nichts, was diese Angaben bestätigen könnte.

Nachdem so die Aussenwandung der zukünftigen Kolonie aus ihren beiden Hauptkomponenten wenigstens teilweise sich aufgebaut, wobei namentlich die Gallertformen in der Peripherie des Schwimmringes eine mächtige Entwicklung des ectodermatischen Epithels erkennen lassen (vgl. z. B. Fig. 47 B u. 48 B bei Oka), schreitet der Statoblast alsbald und zum Teil schon, ehe das Cystiderm in der ganzen Peripherie gleichmässig entwickelt ist, zur Bildung des ersten Polypids. Der Ort für dessen Entstehung ist, wie *Braem* zuerst hervorgehoben, wol in den meisten, wenn nicht in allen Fällen die Mittelfläche der Unterseite der Statoblasten, das ist also diejenige Stelle, welche bei der Bildung der Chitinschale zuletzt als Nabel geschlossen wurde. An dieser Stelle zeigt die im Werden begriffene Cystidwand zunächst eine scheibenförmige Verdickung, namentlich des Ectoderms, welche von *Braem* mit dem wenig passenden Namen »Keimscheibe« belegt wurde. Diese Keimscheibe soll nun nach *Braem* durch eine kreisförmige Ringfurche von dem umgebenden Gewebe sich abgrenzen, alsdann sich in die Tiefe senken und von den amnionartig gegeneinander wuchernden Rändern der Ringfurche überdeckt werden, welche, in der Mitte zusammenschliessend, die Cystidwand wieder vervollständigen, während die Keimscheibe selbst unter Beihülfe der bogenförmig abwärts und einwärts ziehenden Ringfurche das Polypid aus sich hervorgehen lässt. Ich bin, wie schon oben bemerkt, nicht in der Lage, über jüngere Stadien der Polypidbildung verfügen und demnach endgültig über die hier kurz geschilderten Vorgänge urteilen zu können. Dennoch glaube ich meinen Zweifel an der Richtigkeit der *Braemschen* Angaben nicht unausgesprochen lassen zu sollen. Statuieren doch dieselben einen so eigenartigen Entwicklungsgang für dieses erste Polypid, dass derselbe im Vergleich zu der sonst üblichen Knospungsweise als geradezu exorbitant bezeichnet werden müsste. So entsteht, wie wir im früheren sahen, der Enddarm bei der gewöhnlichen Polypidentwicklung als seichte Längsfurche des ursprünglichen Knospenlumens, eine Thatsache, die wir auf nähere Verwandtschaft mit den Coelenteraten zurückzuführen versucht waren; das erste Polypid der Statoblasten hingegen erhält — nach *Braem* — seine Darmanlage, indem von zwei verschiedenen Seiten der in die Tiefe dringenden Ringfurche seitliche Divertikel gegen einander wachsen und sich schliesslich mittelst Durchbruch der Gewebe vereinigen. Beim normalen Polypid werden



die Lophophorarme paarig angelegt, indem sie als seitliche Einstülpungen der Knospenwandung in das Knospenlumen entstehen; beim ersten Statoblastenpolypid haben wir es — nach *Braem* — mit einer anfangs ungeteilten Kuppel, der kuppelförmig sich rundenden Keimscheibe, zu thun, die erst später durch eine Einsattelung in die zwei Lophophorarme geteilt wird. Bei der Knospenentwicklung des gewöhnlichen Polypids entsteht das Nervensystem von vornherein an der oralen Seite des Darmkanals unmittelbar über dem Eingang zur Mundhöhle: bei den *Braemschen* Zeichnungen des werdenden Primärpolypids ist es weit nach der analen Seite hin verlegt (vgl. dessen Taf. XII, Fig. 146), und was dergleichen Seltsamkeiten mehr sind. Merkwürdigerweise lässt nun schon das zweitälteste im keimenden Statoblasten entstehende Polypid, dessen Entwicklung ich hinlänglich genau verfolgen konnte, von allen diesen schönen Dingen auch rein gar nichts erkennen. Dasselbe entwickelt sich in völlig normaler Weise aus einer Einstülpung der beiden Schichten der Leibeswand und unterscheidet sich in nichts von dem Bau einer gewöhnlichen Knospe, wie Fig. 159 von *Pectinatella* beweisen mag. Auch *Braem* schreibt der zweitältesten Knospe in einzelnen Fällen den gewöhnlichen Bildungsmodus zu, während er in andern eine Andeutung des Entwicklungsmodus der primären Polypide (mit Amniosfalte, um es kurz zu bezeichnen) beobachtet haben will. Fügen wir hinzu, dass endlich auch die von mir thatsächlich beobachteten, allerdings nicht ganz jungen Entwicklungsstadien der Primärknospen keinerlei Abweichung vom Normalen erkennen liessen und mit den von *Braem* vorgeführten Bildern nur herzlich schlecht sich zusammenreimen wollen, so wird man die oben ausgesprochenen gelinden Zweifel an der Realität der *Braemschen* Befunde gewiss nicht ungerechtfertigt finden, zumal auch *Oka* (122), dem augenscheinlich recht junge Knospungsstadien zur Verfügung standen, absolut nichts von ähnlichen Erscheinungen zu berichten weiss.

Dass die Stelle der Leibeswand, an welcher das Primärpolypid seinen Ursprung nehmen soll, zonenförmig von dem umgebenden Gewebe sich abgrenzt, kann nicht bezweifelt werden, doch muss ich es unentschieden lassen, ob und wie weit dies auch für die äusserste Schicht der Leibeswand, für das Ectoderm, zutreffend ist. Ein tangentialer Schnitt, senkrecht zur Längsachse durch die oberen Partien des Camptoderms (der Tentakelscheide) geführt, ergiebt, wie Fig. 154 von *Plumatella* beweist, einen scharf von der umgebenden Dottermasse abgegrenzten scheibenförmigen Gewebekomplex, den man sich nun indessen noch von den beiden Schichten der Cystidwand überlagert zu denken hat. Man erkennt ohne weiteres die Anlage der beiden Lophophorarme (lo), welche durchaus nicht sekundär aus einem unpaaren, kuppelartigen Gebilde hervorgegangen zu sein scheinen, sondern deutlich seitlich in die Schichten der Knospenwandung übergehen, als deren Ausstülpungen sie entstanden sind, kurzum man sieht ein Bild, das in vollkommener Weise etwa dem Schnitte Fig. 104 e einer gewöhnlichen Knospe in Parallele gestellt werden kann. Auch der tiefer geführte Schnitt Fig. 155 derselben Knospe entspricht in jeder Hinsicht gleichartigen Schnitten (Fig. 104 c) normaler Knospen. Zu ähnlichen Schlüssen über die durchaus analoge Form der Polypidbildung im Stock und im Statoblasten führen uns der Längsschnitt Fig. 156 und der zugehörige Tangentialschnitt Fig. 158,

gleich den vorigen einem Plumatellastatoblasten entnommen, welcher im Innern einer noch lebensfähigen Kolonie sich befand (vgl. Pag. 57). Man erkennt ohne Weiteres, dass Lophophorarme (lo), Munddarm (md), Enddarm (ed) und Nervensystem (n) sich ganz in der nämlichen Weise angelegt haben, wie es im Früheren von der normalen Knospe beschrieben wurde, und es bieten diese Bilder auch nicht den leisesten Anhalt, dass es sich hier um Einsenkung einer Keimscheibe, Ringfurchenbildung etc. etc. gehandelt habe.

Ich könnte die Zeichnungen häufen, welche das allmähliche Werden der Primärknospe im Statoblasten illustrieren; ich würde indes im wesentlichen lediglich die Figuren der Längs- und Querschnitte auf Taf. III u. IV zu wiederholen haben (vgl. z. B. Fig. 157, Querschnitt einer Pectinatellaknospe, mit Fig. 106b). Ich begnüge mich daher mit der Vorführung nur noch eines weiteren Stadiums Fig. 160, welches das allmähliche, schon von *Braem* beobachtete Seitwärtswandern der Polypidanlage zum Oeffnungsspalt des Statoblasten und ihr schliessliches Herauswuchern aus demselben von Augen führt.

Schon ehe das Primärpolypid seine volle Reife erlangt hat und meist bevor es aus den in einer Ringzone sich öffnenden Statoblastenschalen sich herausstreckt, sind in vielen Fällen — aber nicht immer, wie Fig. 160 lehrt — die Anlagen neuer Polypidknospen nachzuweisen, von denen *Braem* merkwürdigerweise zugiebt, dass sie nicht aus einem embryonalen Restkörper der ersten Knospe entstehen, sondern direkt aus den beiden Schichten der Leibeswand sich aufbauen. Er sieht sich somit gezwungen, für die Bildung der Knospen im Stock und für die zwei ersten Knospengenerationen im Statoblasten einen ganz verschiedenen Bildungsmodus anzunehmen (vgl. Pag. 30). Aber noch mehr, diese ersten Generationen entstehen zugestandenermassen aus der Leibeswand und liefern dieser letzteren selbst kein Material zum weiteren Aufbau. Von der dritten Generation an, bei welcher das »Princip. der Doppelknospe« beginnt, sind es dagegen nach *Braems* Ansicht umgekehrt die Knospen, welche, nicht aus der Leibeswand, sondern von dem Halsteil der zweiten Generation sich ableitend, nunmehr ihrerseits auch das Zellmaterial für die Cystidwandung liefern sollen. Wir haben im Früheren (Pag. 35) gesehen, dass eine solche Verwendung des Knospenmaterials zum Aufbau der Körperwandung überhaupt nicht stattfindet, und dass daher jener künstlich konstruierte Gegensatz zwischen den Knospen der beiden ersten und der folgenden Generationen garnicht existiert. Für *Braem* aber wird dieser vermeintliche Gegensatz Veranlassung zu einer ebenso geistreichen, wie kühnen Hypothese, indem er nämlich mit lobenswerter Konsequenz einfach den Gesamthalt eines Statoblasten mit seinen Wandungsepithelien und ersten Knospenanlagen nicht als Homologon eines Stockes, sondern als Homologon einer einzelnen Polypidknospe dieses Stockes, aus der ja auch ein Stück Cystidwand hervorgehen soll, ansieht und auf Grund dieser Hypothese sehr artige Parallelen zu Wege bringt, die darin gipfeln, dass der Statoblast eine Knospe darstellt, in dem die völlige »Umkehr der Keimblätter durchgeführt ist«. Es scheint mir unfruchtbar, auf eine Hypothese näher einzugehen, die, wie ich gezeigt zu haben glaube, auf irrig behauptete Thatsachen sich stützt; für mich ist nach wie vor die Gesamtmasse des Statoblasten nicht das Homologon einer Polypidknospe, sondern ein werdender *Stock*, der alle Merkmale eines solchen in sich vereinigt,

sobald die ersten Polypidknospen zur Anlage gekommen sind und der, nach Abstreifung der Schale, lediglich einer geringen Streckung seiner Körperwandung bedarf, um auch äusserlich als Stock sich präsentieren zu können. Die Thatsache aber, dass auch nach *Braems* Beobachtungen die erste und zweite Knospengeneration im »Statoblastenembryo« als *Einstülpungen* der Leibeswandung sich anlegen, ist für mich nur ein weiterer Beweis dafür, dass seine Auffassung von dem Aufbau der Stock-Knospen aus embryonalem Restmaterial der jeweilig vorhergehenden Knospe und von der Verwendung ihrer Halszellen zur Bildung der benachbarten Cystidwand völlig unhaltbar ist.

Von dem das gesamte Zellmaterial des Statoblasten ernährenden Dotter, der in allen Hohlräumen der werdenden Polypidknospe nachzuweisen ist, behauptet *Braem*, dass er zum Teil auch in fester Form von den einzelnen Zellen aufgenommen werde; ich habe mich von diesem Eindringen fester Dotterkügelchen in die neu gebildeten Zellen selbst nicht überzeugen können.

Die Absonderung einer Chitinschicht bei dem zum Stock sich ausbildenden Statoblasteninhalt beginnt, wie *Braem* richtig hervorhebt, unmittelbar nach Eröffnung der Schale, wie dies namentlich gut bei *Plumatella* zu beobachten ist.

*Die Winterknospen der Paludicella.* Den kurzen Angaben, welche ich im ersten Teile dieser Arbeit pag. 79 über die Winterknospen gemacht, habe ich nur wenig hinzuzufügen. Äusserlich betrachtet stellen sich dieselben lediglich als unregelmässig geformte, durch stärkere Chitinisierung, verbunden mit reichlicher Kalkeinlagerung, ausgezeichnete Cystidknospen dar, bei welchen ein Mündungskegel noch nicht entwickelt ist. Bei der Untersuchung des Inhalts dieser, ihrer Lage und Entstehung nach den übrigen Knospen des *Paludicellastockes* durchaus gleichwertigen Knospen ist zunächst die Thatsache zu konstatieren, dass, abweichend von dem Inhalte eines reifen Statoblasteninnern, in allen Fällen die Anlage einer Polypidknospe in ziemlich vorgeschrittenem Stadium vorhanden ist, wie dies Fig. 161 im Längsschnitt, die Fig. 162 und 163 im Quer- und Horizontalschnitt erkennen lassen. Es kann uns diese Thatsache nicht Wunder nehmen, wenn wir bedenken, dass ja in der normalen Knospe von *Paludicella* das Polypid bereits in sehr jugendlichen Stadien zur Anlage kommt. Weit überraschender indessen ist die weitere Wahrnehmung, dass um diese Polypidanlage herum in der Winterknospe ein Dottermaterial sich findet, welches den ganzen restierenden Innenraum derselben ausfüllt und in seiner Zusammensetzung auffallend an die Dottermasse eines Statoblasten erinnert. Es wäre gewiss von hohem Interesse, über die Herkunft dieser Dotterzellen durch das Studium werdender Winterknospen sich Aufklärung zu verschaffen; leider war ich nicht im Besitz geeigneten Materiales und muss daher diese Frage völlig in suspenso lassen.

Auf dem in den Fig. 161—163 wiedergegebenen Stadium verharren die Winterknospen vom Herbst bis zum folgenden Frühjahr. Erst dann öffnen sie sich, wie schon *van Beneden* beobachtete, ähnlich den Statoblasten, durch zweiklappiges Aufspringen der Schale und lassen ein mit neuer, zarter Chitinschale bekleidetes, alsbald einen Mündungskegel und eine apikale Knospe zeigendes Cystid (vgl. Teil I, Taf. III, Fig. 98) aus sich

heraustreten. Auch hier fehlte mir leider das Material, um die histologischen Details dieser Vorgänge genauer verfolgen zu können.

In Bezug auf die Homologisierung der Winterknospen von *Paludicella* mit den Statoblasten der *Phylactolaemen* habe ich im ersten Teil pag. 163 ff. auf gewisse Parallelen aufmerksam gemacht, welche trotz fundamentaler Verschiedenheit in der Entstehung, dennoch den Gedanken diskutierbar erscheinen lassen, ob beide Formen der ungeschlechtlichen Vermehrung nicht doch etwa in genetische Beziehung zu einander gebracht werden könnten. Demgegenüber vertritt *Braem*, welcher nicht bloß den einzelnen Statoblasten, sondern auch den gesamten »Keimstock der *Phylactolaemen* als Homologon einer Knospe« auffasst (119, pag. 112), auf das entschiedenste die Ansicht, dass es sich in beiden Fällen um durchaus von einander unabhängige Bildungen handle. Wenngleich die von ihm vorgebrachten Gründe nach dem von mir auf pag. 60 Gesagten als beweiskräftig nicht gelten können, so sehe ich mich doch ausser Stande, die immerhin nicht unwichtige Frage durch Beibringung neuer Thatsachen — es sei denn das oben erwähnte Auftreten der Dotterballen in der Winterknospe, das aber ebenso gut als Analogie sich auffassen liesse — der Entscheidung näher zu bringen.

Die Endergebnisse meiner Untersuchungen über die Statoblasten und Dauerknospen dürften etwa folgendermassen zu formulieren sein:

1. Zur Bildung der Statoblasten treten zwei verschiedene Elemente zusammen, deren eines, dem inneren Gewebe des Funiculus entstammend, ectodermatischen Ursprungs ist, während das andere dem Mesoderm angehört.
2. Bei *Plumatella*, und wahrscheinlich auch bei den übrigen *Phylactolaemen*, geht der ectodermale Teil des Statoblasten aus einer einzigen Zelle hervor, die erst später durch Zellteilung zu einer blastulaartigen Hohlkugel wird.
3. Der ectodermale Teil des Statoblasten liefert aus sich sowohl die Chitinschale des Statoblasten, als auch das Ectoderm der Cystidwand des zukünftigen Stockes.
4. Der mesodermale Teil wandelt sich in Dotterbildungszellen um, deren Kerne im reifen Statoblasten erhalten bleiben.
5. Bei der Bildung des Schwimmringes entsteht durch Zellteilung ein sekundäres Ectodermepithel, welches dem fertigen Schwimmring aufgelagert ist.
6. Bei den sitzenden Statoblasten ist die Bildung der Chitinkammern, nicht aber der chitinösen Randlamelle unterdrückt. Der sie an der Cystidwand befestigende Chitinwall wird vornehmlich vom Ectoderm der Cystidwand gebildet.
7. Der eigenartige Schwimmring bei *Cristatella* entsteht nicht durch Faltung, sondern durch Spaltenbildung und Umwandlung der diese Spalten begrenzenden Cylinderzellen.

8. Bei der Keimung des Statoblasten wandert ein Teil der Dotterzellenkerne an die Peripherie zur Bildung der Mesodermlage der Cystidwand.
  9. Die Knospenbildung im Statoblasten vollzieht sich im wesentlichen in derselben Weise, wie am erwachsenen Stock, durch Einstülpung der beiden Primitivschichten der Cystidwand in das Innere, und durchläuft die gleichen Stadien. Eine verschiedene Entwicklung der ersten Polypide von derjenigen der später folgenden (*Braem*) ist nicht anzunehmen.
  10. Die in der Mitte der Unterseite sich entwickelnde primäre Polypidknospe gelangt durch Drehung oder Wanderung an den peripherischen Rand des Statoblasten, der zweiklappig zum Heraustritt des polypidtragenden Cystidteiles sich öffnet.
  11. Der Inhalt eines Statoblasten ist als Stock aufzufassen und nicht einer einzelnen Polypidknospe (*Braem*) zu homologisieren.
  12. Die Winterknospen der *Paludicella* enthalten schon zur Zeit ihrer spezifischen Ausbildung eine Polypidknospe im mittleren Stadium.
  13. Die Winterknospe ist gleich dem Statoblasten mit Dotterkörnchen gefüllt.
  14. Die Frage nach der Homologisierung der Winterknospen mit den Statoblasten ist zur Zeit noch nicht gelöst.
-

## Nachtrag zum I. Teil.

Wie das nachfolgende Litteraturverzeichnis ergibt, befinden sich unter den seit dem Erscheinen des I. Teiles dieser Arbeit veröffentlichten Untersuchungen auch verschiedene, welche die Anatomie, resp. die Systematik und die geographische Verbreitung der Süßwasserbryozöen behandeln.

Von diesen sind die *anatomischen* Ergebnisse, soweit sie Abweichungen von den im I. Teil vorgetragenen Ansichten enthalten, der Hauptsache nach schon in dem vorstehenden Kapitel über Knospung berücksichtigt. Zu erwähnen wäre etwa nur, dass *A. Saeffigen* im Zool. Anzeiger 1888 p. 96 ff. eine vorläufige Mitteilung über das *Nervensystem* der Phylactolaemen gegeben hat, welche namentlich den Verlauf der vom centralen Ganglion ausstrahlenden peripherischen Nerven eingehender bespricht, als dies von mir geschehen. *Saeffigen* will auch am Ende der Radialnerven kleine intertentaculäre Ganglien beobachtet haben, aus denen dann nicht nur die Tentakeln, sondern auch — an der Basis der Tentakelmembran — »zwischen den Ectodermzellen gelegenen Sinneszellen« mit Nerven versorgt werden. — Über die sogen. »Segmentalorgane«, welche *Verworn* (102, p. 27) zuerst beschreibt, und die dann später von *Cori* eingehender als »Nierenkanälchen« geschildert werden, habe ich schon pag. 38 kurz berichtet.

In *systematischer* Hinsicht wäre zuerst nachzutragen, dass *Braem* (119) zwar mit mir die Gattung *Alcyonella* als unhaltbar anerkennt, die Form *fungosa* aber als selbständige Art neben der Linnéschen »*Pl. repens*« beibehält. Als Gründe hierfür nennt er einmal den abweichenden Habitus namentlich der jüngeren Kolonien, sodann die geringere Durchschnittsgröße der *repens*-Statoblasten. Ebenso glaubt er die *Plumatella fruticosa* Allm. von der »*Emarginata*reihe« wieder abtrennen zu sollen, wobei er sich auf die abweichende Form der *sitzenden Statoblasten* stützt. Sollte diese in der That konstant sein und keine Übergänge zu den sonst in dieser Gruppe auftretenden sitzenden Statoblasten zeigen, so wäre die Braemsche Ansicht gewiss als die richtigere anzuerkennen. — In der Zusammenfassung der von früheren Autoren aufgestellten *Cristatella*arten geht *Braem* noch über meinen Vorschlag hinaus, indem er auch der von mir noch allenfalls als zulässig bezeichneten Scheidung in  $\alpha$  *genuina* und  $\beta$  *Idae* eine Berechtigung nicht zugesteht.

An *neuen* Formen beschrieb *Ridley* (104) einen von *Th. Whitelegge* in Australien entdeckten *Lophopus*, den er versehentlich (vgl. Ann. Mag. Nat. Hist. (6) I p. 159) *L. Lendenfeldi* benannte, während *Oka* uns mit einer *Pectinatella gelatinosa* aus Japan bekannt macht, die sich vornehmlich durch die mikroskopische Kleinheit ihrer Randdornen auszeichnet.

In Bezug auf die *geographische Verbreitung* der Süßwasserbryozöen ist vor allem hervorzuheben, dass nunmehr endlich auch für *Afrika* das Vorkommen derselben erwiesen ist und zwar durch *Stuhlmann*. Schon im Jahre 1888 sandte mir der genannte Forscher aus einem Süßwassergraben bei Alexandrien Exemplare von *Fredericella sultana* ein; 1890 erfolgten dann weitere Funde von Statoblasten aus einem Tümpel und trockenem Bachbett bei Bibisande in Ugogo-Uniamwesi, zwischen Tabora und dem Victoria nyanza, die sich als zu *Plumatella princeps* und *Pl. polymorpha* gehörig erwiesen. Zwischen denselben fanden sich dann ferner einige Statoblasten\*), die ich in Hinblick auf die merkwürdige Dornenreihe an den beiden entgegengesetzten Polen nur mit *Pectinatella Carteri* Hyatt. identifizieren kann, einer Form also, die bisher nur von Bombay bekannt war. Auch bei Towalio am Victoria Nyanza hat später — Dec. 1890 — *Stuhlmann* die beiden erst genannten Plumatellen aufgefunden.

Aus Südamerika war bisher nur die Plumatelle princeps durch *Fritz Müller* bei Blumenau bekannt geworden. Dieselbe Form ist nunmehr auch im Rio Camaquam (Prov. Rio grande do Sul) von *von Ihring* nachgewiesen, der ausserdem Exemplare einer Plumatelle von Gualyba bei Porto Allegre einsandte, die ich trotz des Fehlens von Schwimringsstatoblasten mit *Pl. polymorpha*  $\gamma$ . *caespitosa* identifizieren möchte.

In der Umgegend von Moskau fand *Zikoff* neben *Plumatella polymorpha* auch *Paludicella*, *Cristatella* und *Lophopus*.

---

\*) Es dürfte der Erwähnung wert sein, dass in diesem interessanten Gemisch dreier verschiedener Statoblastenformen, mannigfacher Bruchstücke von Cystidröhren, Gemmulae, Cyprisschalen etc. auch Exemplare eines winzigen geflügelten Samens (einer Orchidee?) sich befanden, welche in auffallender Weise die Form und Structur eines Statoblasten, etwa einer Lophopusart, vortäuschten. Trotzdem dieselben eine Reaktion auf Cellulose nicht ergaben, konnte doch aus dem Bau des zelligen Randes, wie er namentlich durch Kochen mit Kalilauge und nachherige Behandlung mit Nelkenöl hervortrat, auf die pflanzliche Natur dieser Gebilde mit Sicherheit geschlossen werden.

## Litteraturverzeichnis, Fortsetzung.

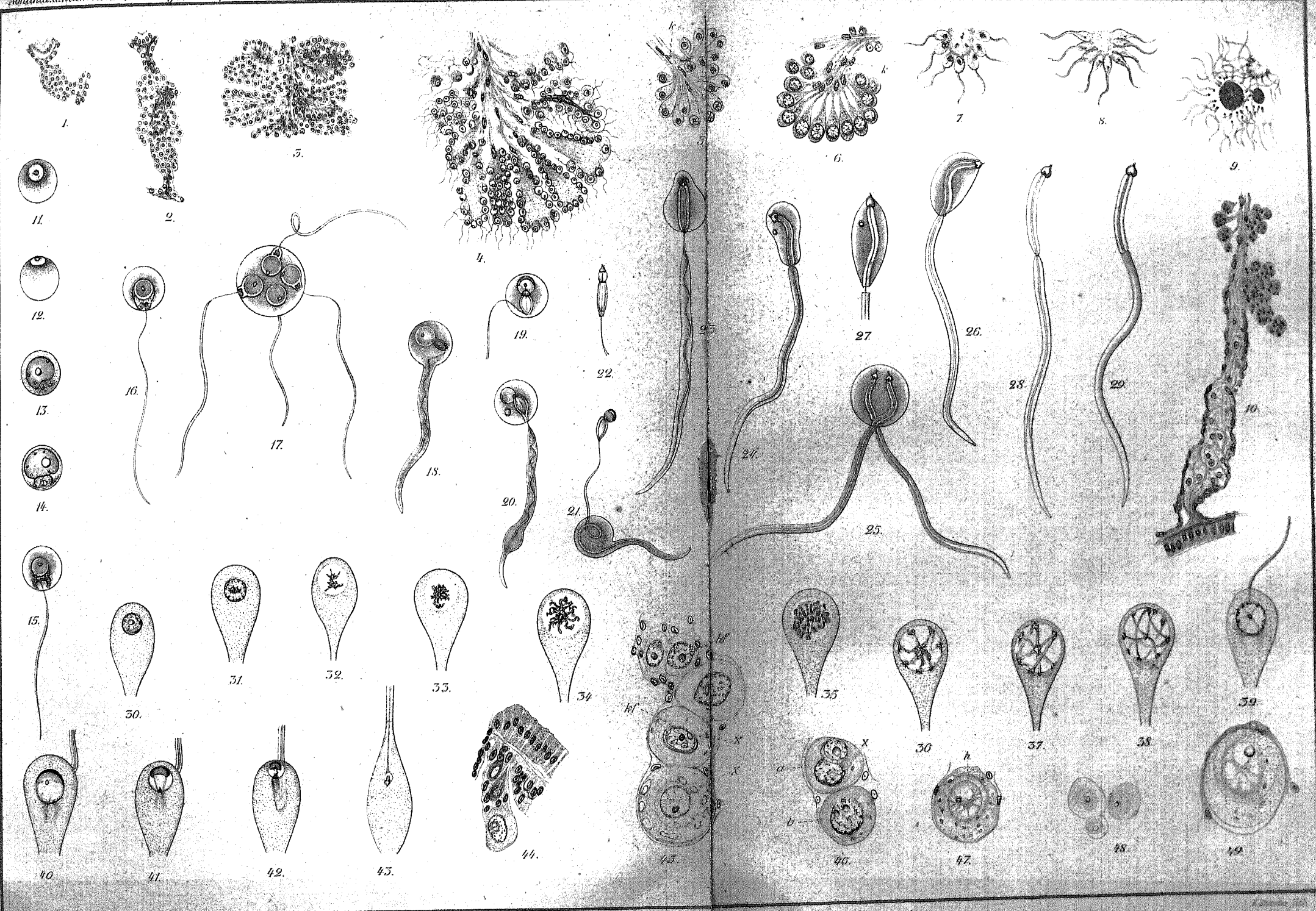
(Vgl. Teil I, pag. 9 ff.)

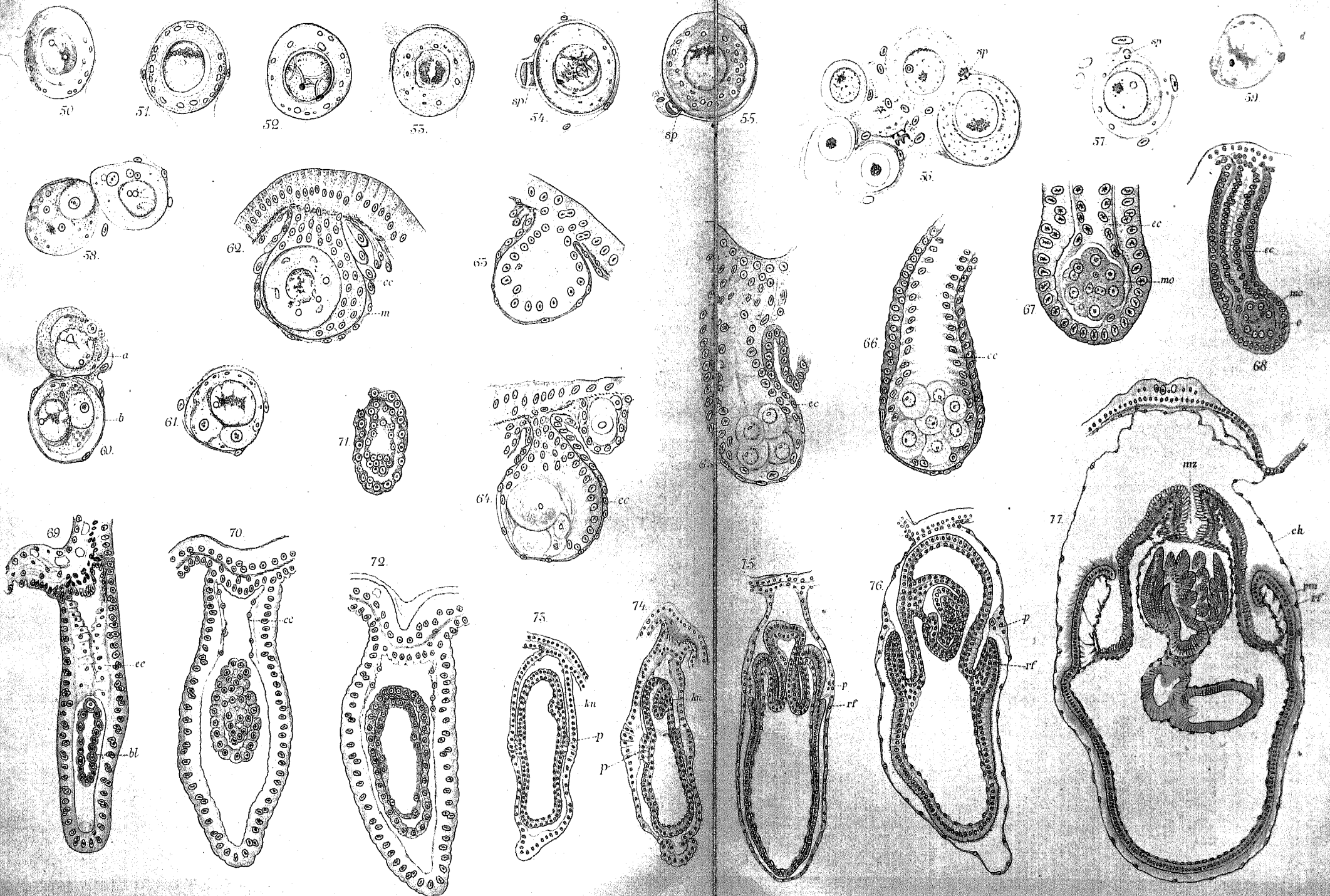
100. *Reinhard, W.* Zur Frage über die Entwicklung der Samenkörper (*Alcyonella fungosa*). Zool. Anz. 1885, p. 538—39.
101. *Analytical Key to the Fresh-water Polyzoa.* Americ. monthly Microsc. Journal. Vol. IX, p. 99—102, 1 Tfl. (From the Journ. of the Trenton Nat. Hist. Soc. Jan. 1887). — Mir nicht zugänglich gewesen.
102. *Verworn, Max.* Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserbryozöen. Inaug. Diss. Berlin 1887. Auch in Z. f. w. Zool. XLVI p. 99—130, mit 2 Taf. — Anatomisch; Statoblastenentwicklung.
103. *Kraepelin, K.* Monographie der deutschen Süßwasserbryozöen. I. Teil. Abhand. d. Naturw. Ver. Hambg. Bd. X, 1887. 4<sup>o</sup>. 168 pp., 7 Tafeln. — Anatomisch-systematischer Teil.
104. *Ridley, Stuart O.* On the Characters of the genus *Lophopus*, with a Description of a new Species from Australia (*L. Lendenfeldi*). Journ. Linn. Soc. London. Zool. Vol. XX, p. 61—64.
105. *Reinhard, W. W.* »Skizze des Baues und der Entwicklung der Süßwasserbryozöen«. Abhandl. Naturf. Gesellsch. Charkow. Bd. XV, p. 207—310, 7 Taf., 1888 (Russisch). — Mir nicht zugänglich gewesen.
106. *Saeftigen, A.* Das Nervensystem der phylactolaemen Süßwasserbryozöen. Vorl. Mitteil. im Zool. Anz. 1888, p. 96—97.
107. *Kafka, J.* Die Süßwasserbryozöen Böhmens. Mit 91 Abbild. im Text. Arch. f. naturw. Landesdurchforschung Böhmens Bd. VI, No. 2. — Systematisch.
108. *Korotneff, A.* Beiträge zur Spermatologie (von *Alcyonella fungosa*). Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXI, p. 334—341, 1 Taf. 1888.
109. *Braem, Fr.* Untersuchungen über die Bryozöen des süßen Wassers. Vorl. Mitteil. im Zool. Anz. 1888, p. 503—509, p. 533—539. — Systematik; Knospung; Funiculus; Statoblasten.
110. *Fullien, J.* Sur la *Cristatella mucedo* in Bull. Soc. zool. France 1888. Tom. 13, p. 165—166. — Kolonien sämtlich männlich.
111. *Kraepelin, K.* Bemerkungen zu den Mitteilungen von F. Braem über Süßwasserbryozöen im Zool. Anz. 1888, p. 646—647.
112. *Fullien, J.* Sur quelques Bryozoaires d'eau douce. Mém. Soc. Zool. France 1889, Vol. I, P. 2, p. 231—244. — Polemisch, Abwehr gegen Kraepelin.
113. *Braem, F.* Über die Statoblastenbildung bei *Plumatella*, im Zoolog. Anzeig. 1889, pag. 64—65.



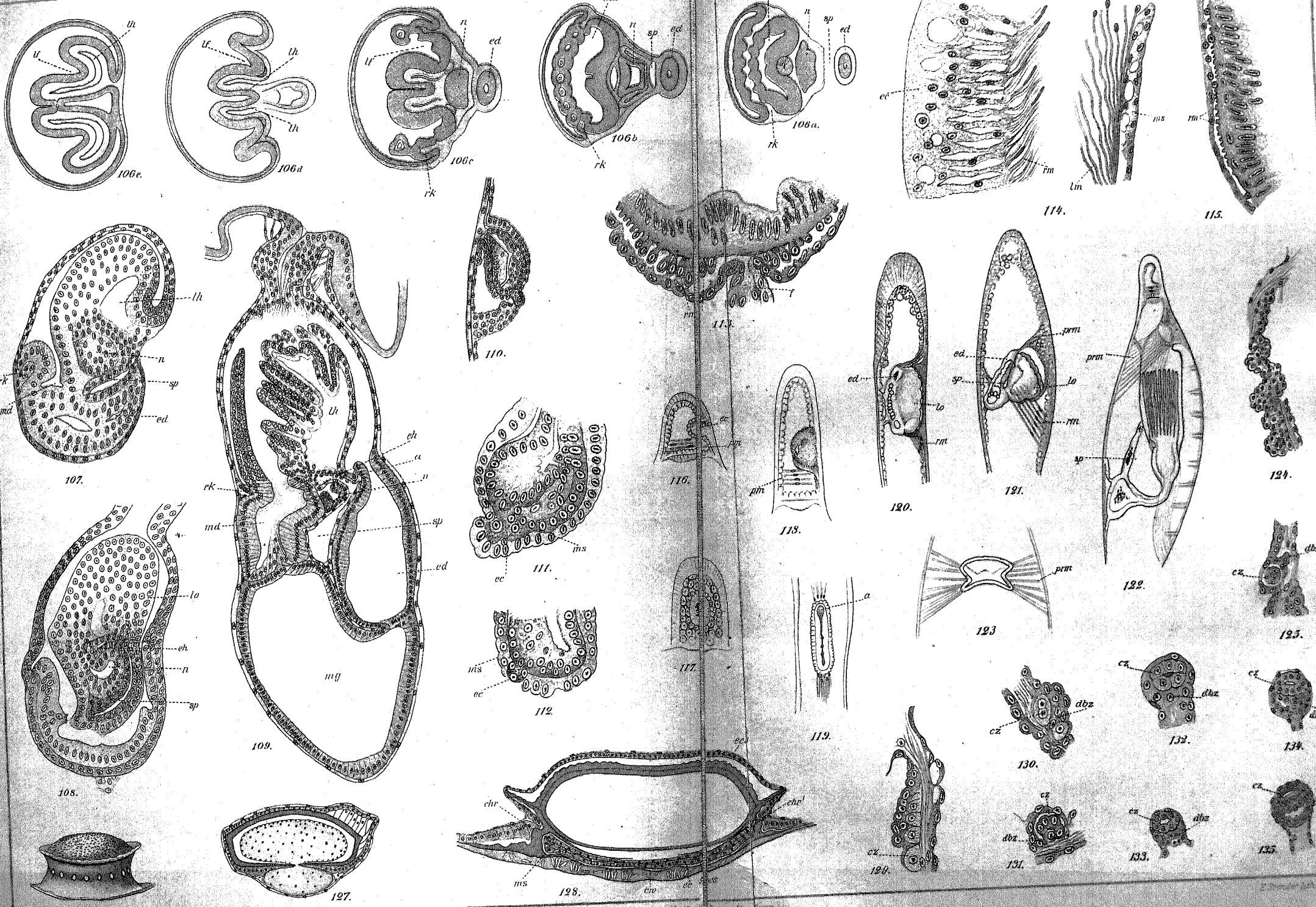
114. *Braem, F.* Die Entwicklung der Bryozöenkolonie im keimenden Statoblasten. Zool. Anz. 1889, p. 675—679. — Vorläufige Mitteilung.
115. *Korotneff, A.* Sur la question du développement des Bryozoaires d'eau douce. 3 Taf. u. 3 Fig. in Mém. Soc. Nat. Kiew. Tom. X, p. 393—410, 1889. — Russisch geschrieben. Mir nicht zugänglich gewesen.
116. *Seeliger, O.* Bemerkungen zur Knospentwicklung der Bryozöen. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. L, 1890, p. 566—599, 2 Taf. (Abstr. in J. R. M. Soc. 1890, 706—708).
117. *Davenport, C. B.* Cristatella: The Origin and Development of the individual in the colony. Bull. Mus. Comp. Zool. at Harward College XX, 4, p. 101—151, 11 Taf. 1890. — Wichtige neuere Arbeit über Knospentwicklung.
118. *Jullien, J.* Observations sur la Cristatella mucedo. Mém. Soc. zool. France Tom. III, p. 361—394, 1 Taf. 1890.
119. *Braem, F.* Untersuchungen über die Bryozöen des süßen Wassers. Cassel 1890. 134 pp., 15 Taf. — Umfangreichste neuere Arbeit über Systematik, Biologie, Knospung, Statoblastenbildung und Keimung. Skizze der Embryonalentwicklung.
120. *Zykoff, W.* Zur Fauna der Süßwasserbryozöen der Umgegend von Moskau. Zool. Anz. 1890, p. 444. — Systematisch.
121. *Davenport, C. B.* Preliminary notice on Budding in Bryozoa. Proc. of the Americ. Acad. Arts and Scienc. XXV, p. 278—282. — Vorl. Mitteilung.
122. *Oka, A.* Observations on Fresh-water Polyzoa. Journ. Coll. of Science Imp. Univ. Japan Vol. IV. 1, p. 89—146, 4 Taf. 1891. — Pectinatella gelatinosa n. sp., Anatomie, Statoblastenentwicklung u. Keimung.
123. *Cori, C. J.* Über Nierenkanälchen bei Bryozöen. Lotos, n. Folge Bd. XI, 18 p., 1 Taf. 1891. — Excretionsorgane bei Cristatella.
124. *Davenport, C. B.* Observations on Budding in Paludicella and some other Bryozoa. Bull. Mus. Comp. Zool. Harward College 1891. 114 pp., 12 Taf. — Ausführliche Arbeit über die Knospung der Paludicella und mariner Gymnolaemata. Beziehungen der Ectoprocten zu einander und zu den Endoprocten.
125. *Braem, Fr.* Die Keimblätter der Bryozöenknospe. Zool. Anz. 1892, p. 113—115. — Polemisch, gegen Davenport.
126. *Davenport, C. B.* The Germ-layers in Bryozoan buds. Zool. Anz. 1892, p. 261—263. — Auseinandersetzung mit Braem.











## Tafel I.

- Fig. 1. Funiculus einer Plumatellaknospe mit Spermatiden. Vergr. etwa 180.  
Fig. 2. Dasselbe, weiter entwickelt. Vergr. etwa 180.  
Fig. 3. Funiculus v. Plumatella mit Spermatidenloben im Längsschnitt. Vergr. etwa 180.  
Fig. 4. Dasselbe im Querschnitt. Vergr. 360.  
Fig. 5. Stück eines Spermatidenlobus von Plumatella. Vergr. 650.  
Fig. 6. Dasselbe, Spermatiden weit entwickelt. k Kerne d. inn. Funiculusgewebes. Vergr. 650.  
Fig. 7. » » » » Vergr. 650.  
Fig. 8. » » » » Vergr. 650.  
Fig. 9. Reife Spermatozoen, nach Freiwerden aus dem Lobus um den Restkörper gruppiert. Vergr. 650.  
Fig. 10. Funiculus von Plumatella unmittelbar nach Ablauf der Spermatozoenbildung. Vergr. 360.  
Fig. 11—14. Entwicklung einer losgerissenen Spermatide von Plumatella in verschiedenen Stadien, in frischem Zustande beobachtet. Nach Oelimmersion gezeichnet, wie die folgenden.  
Fig. 15 u. 16. Dasselbe mit ausgeschossenem Achsenfaden.  
Fig. 17. Ballen von 4 zusammengeflossenen Spermatiden.  
Fig. 18—28. Reifungsstadien des Spermatozoon von Plumatella, im frischen Zustande beobachtet. In Fig. 25 zwei mit ihrem Zellplasma verschmolzen.  
Fig. 29. Reifes Spermatozoon von Plumatella, lebend beobachtet.  
Fig. 30—43. Reifungserscheinungen an Spermatiden von Plumatella, an conserviertem Material beobachtet.  
Fig. 44. Junges Ovarium von Plumatella mit sich bildenden Eiern. Vergr. 400.  
Fig. 45. Älteres Ovarium von Plumatella. kf Keimfleck. Bei x Austritt der »Dotterballen« aus dem Zellkern. Vergr. 620.  
Fig. 46. Zwei Eier aus dem Ovarium von Plumatella. a Ei mit doppeltem Zellkern. b Ei mit doppeltem Kernkörperchen. x wie in Fig. 45. Vergr. 620.  
Fig. 47. Reifes Ei von Plumatella kurz vor der Befruchtung. h Hyaliner Hof um den Zellkern. Vergr. 620.  
Fig. 48. Eier von Paludicella. \*Vergr. 620.  
Fig. 49. Reifes Ei von Plumatella punctata Hanc. Vergr. 620.

## Tafel II.

- Fig. 50—53. Verschiedene Stadien der Eientwicklung von Plumatella kurz vor der Befruchtung. Vergr. 620.
- Fig. 54 u. 55. Befruchtung des Eies von Plumatella. sp Spermatozoon. Vergr. 620.
- Fig. 56. Ovarium von Plumatella. Eier zum Teil in Befruchtung. sp Spermatozoon. Vergr. 620.
- Fig. 57. Befruchtetes Ei von Plumatella. Vergr. 620.
- Fig. 58—61. Befruchtete Eier von Plumatella aus dem Ovarium. Furchungsstadien. Vergr. 620.
- Fig. 62. Ei von Plumatella, von einer Polypidknospe aufgenommen. Vergr. 620.
- Fig. 63. Wandständige polypidartige Knospe von Plumatella, zur Eiaufnahme bestimmt. Vergr. 620.
- Fig. 64. Gefurchtes Ei von Plumatella, von einer Polypidknospe aufgenommen. Vergr. 620.
- Fig. 65 u. 66. Furchung des Eies von Plumatella bis zur Morula im Innern der Polypidknospe. Vergr. 620.
- Fig. 67. Morula im unteren Ende der Polypidknospe von Plumatella. Vergr. 620.
- Fig. 68. Dasselbe mit der ganzen Polypidknospe, schwächer vergr. Vergr. 350.
- Fig. 69. Blastula in der Polypidknospe von Plumatella. Vergr. 350.
- Fig. 70. Gastrulation » » » » » » » »
- Fig. 71. Gastrulation von Plumatella. Vergr. 350.
- Fig. 72. Zweischichtiger Embryo von Plumatella in der Polypidknospe. Vergr. 350.
- Fig. 73. Dasselbe. Vergr. 160.
- Fig. 74. Dasselbe mit Polypidknospe und Placenta. Vergr. 160.
- Fig. 75. Dasselbe. Auftreten des »Ringwulstes« rf. Vergr. 160.
- Fig. 76. Dasselbe. Entwicklung der Cilienbekleidung. Reduktion der »Placenta«. Vergr. 160.
- Fig. 77. Fast fertiger Embryo von Plumatella in der Polypidknospe. Vergr. 160.

---

bl Blastula; d Dotterballen; ec Ectoderm; eh Embryonalhülle; kn Polypidknospe; mo Morula; mz Mündungszone; p Placenta; pm Parietalmuskeln; rf Ringfalte; sp Spermatozoon.

---

## Tafel III.

- Fig. 78. Reifer Embryo von Plumatella, frei geworden, opt. Längsschnitt. Vergr. etwa 50.
- Fig. 79 u. 80. Dasselbe mit zurückweichendem Ringwulst und Heraustreten des Polypidtragenden Vorderteils. Vergr. etwa 50.
- Fig. 81. Embryo festgesetzt, mit zurückgeschlagenem Ringwulst. Vergr. etwa 50.
- Fig. 82. Junge Kolonie festgesetzt. Rest des Ringwulstes in die Leibeshöhle aufgenommen. Vergr. etwa 50.
- Fig. 83. Verschleimende Gewebsschichten der Larve am distalen Körperpol. Vergr. 350.
- Fig. 84. Knospeneinstülpung von Plumatella polymorpha fungosa. Junge Kolonie. Vergr. 350.
- Fig. 85. Eiaufnehmende junge Polypidknospe. Vergr. 620.
- Fig. 86 u. 87. Knospenbildung von Cristatella. Einwanderung von Ectodermzellen. Längsschnitt. Vergr. 350.
- Fig. 88. Dasselbe in sehr jungem Stadium. Längsschnitt. Vergr. 620.
- Fig. 89. Zweischichtige Knospe von Cristatella mit Knospenlumen. Längsschnitt. Vergr. 350.
- Fig. 90. Knospe von Plumatella. Enddarmbildung. Längsschnitt. Vergr. 350.
- Fig. 91—93. Knospe von Cristatella. Verschiedene Stadien der Enddarmbildung. Längsschnitt. Vergr. 350.
- Fig. 94—97. Dasselbe. Lophophor- und Ganglienbildung. Längsschnitt. Vergr. 350.
- Fig. 98. Ringwulst der Larve von Pectinatella. Umwandlung seiner Zellen in definitive Körperwand. Vergr. 300.
- Fig. 99. Dasselbe von Plumatella. Vergr. 300.
- Fig. 100a—100c. Querschnitte durch eine ganz junge Knospe von Cristatella. Vergr. 350.
- Fig. 101a—101c. Dasselbe etwas älter. Vergr. 620.
- Fig. 102a—102d. Dasselbe nach Abschnürung der Enddarmrinne. Vergr. 350.
- Fig. 103a—103d. Querschnitte durch Cristatellaknospe. Beginn der Lophophorbildung. Vergr. 350.
- 104a—104e. Dasselbe weiter entwickelt. Vergr. 350.
- 105a—105h. Dasselbe, noch älter. Vergr. 350.

---

a After; b Einbuchtung der Lophophorarme; c Camptoderm; ec Ectoderm; ed Enddarm; en Mesoderm; f Funiculus; i r w Innere (absteigende) Wandung des Ringwulstes; kw Körperwand des postembryonalen Stockes; l Knospenlumen; lh Lophophorhöhle; lo Lophophor; m Mesoderm; md Munddarm; n Gehirn; q Verschleimende Basalzellen des Embryos; rk Einbuchtung des Ringkanals zur Bildung der abanaln Tentakeln des Mundsaums; rw Äussere (aufsteigende) Wandung des Ringwulstes; sp Spalte zwischen Oesophagus und Enddarm; u Umbiegungsstelle der äusseren (aufsteigenden) Wandung des Ringwulstes in die innere; x Von den verwachsenen Lophophorarmen und dem Camptoderm begrenzter Hohlraum oberhalb der Darmmündung.

---



## Tafel IV.

- Fig. 106a—106e. Querschnitte durch eine reifere Cristatellaknospe. Schwache Vergr.
- Fig. 107. Tangentialer Längsschnitt durch eine ältere Cristatellaknospe. Vergr. 350.
- Fig. 108. Dieselbe Knospe im sagittalen Längsschnitt. Vergr. 350.
- Fig. 109. Fast reife Knospe von Plumatella im Längsschnitt. Vergr. etwa 150.
- Fig. 110. Junge Knospe mit Funiculus von Plumatella im Längsschnitt. Vergr. 350.
- Fig. 111. Junge Knospe von Plumatella im Längsschnitt. Funiculusbildung. Vergr. 620.
- Fig. 112. Ende einer jungen Knospe von Cristatella im Längsschnitt. Funiculusbildung. Vergr. 620.
- Fig. 113. Darmfundus einer Pectinatellaknospe im Längsschnitt. Ausbildung der Muscularis. Vergr. 620.
- Fig. 114. Körperwand eines Pectinatellaembryo im Längsschnitt. Vergr. 620.
- Fig. 115. Längsschnitt der Darmwand einer Pectinatellaknospe. Ausbildung der Muscularis. Vergr. 620.
- Fig. 116. Jüngste Knospe von Paludicella. Optischer Längsschnitt. Vergr. 38.
- Fig. 117. Dasselbe von oben gesehen. Vergr. 38.
- Fig. 118. Etwas ältere Knospe von Paludicella im optischen Längsschnitt. Vergr. 38.
- Fig. 119. Dasselbe von oben gesehen. Vergr. 38.
- Fig. 120—122. Aufeinander folgende Stadien in der Entwicklung der Paludicellaknospe. Optische Längsschnitte. Vergr. 38.
- Fig. 123. Mündungszone einer Paludicellaknospe von oben gesehen.
- Fig. 124. Ende des Funiculus von Plumatella im Längsschnitt. Vergr. 220.
- Fig. 125. Statoblastenkeim von Cristatella. Längsschnitt. Vergr. 350.
- Fig. 126. Sitzender Statoblast von Plumatella polymorpha fungosa. Seitenansicht. Schwache Vergr.
- Fig. 127. Mittelform zwischen sitzendem und Schwimmringsstatoblasten derselben Species. Längsschnitt. Vergr. 150.
- Fig. 128. Sitzender Statoblast derselben Species. Längsschnitt. Vergr. 150.
- Fig. 129. Längsschnitt des Funiculusendes von Plumatella. Vergr. 620.
- Fig. 130. Stück eines Funiculus von Plumatella im Längsschnitt. Anlage des Statoblasten. Vergr. 620.
- Fig. 131. Dasselbe, weiter entwickelt. Vergr. 620.
- Fig. 132. Dasselbe, noch weiter entwickelt. Vergr. 620.
- Fig. 133. Dasselbe. Vergr. 350.
- Fig. 134 und 135. Weitere Entwicklungsstadien des Statoblasten von Plumatella. Vergr. 350.

a After; chr, chr' Chitinring zur Befestigung des Statoblasten; cw Cystidwand; cz »Cystogene« Zellen; dbz Dotterbildungszellen; ec Ectoderm; ed Enddarm; eh Epistomhöhle; lf Lophophorfurche; lh Lophophorhöhle; lm Längsmuskeln; lo Lophophor; md Munddarm; mg Magen; ms Mesoderm; n Gehirn; pm Parietalmuskeln; prm Pyramidenmuskeln; rk Ringkanal; rm Ringmuskeln, in Fig. 120 und 121 Retractoren; sp Spalte zwischen Oesophagus und Enddarm.