

# ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Rud. Leuckart  
in Leipzig.

und

Dr. Carl Chun  
in Breslau.

[ 60 11. ]  
Heft 23.

Die geschlechtliche Entwicklung

von

PLUMATELLA FUNGOSA.

Von

Dr. F. Braem.

Mit 8 Tafeln.

STUTTGART.  
Verlag von Erwin Nägele.  
1897.

Die geschlechtliche Entwicklung

von

PLUMATELLA FUNGOSA.

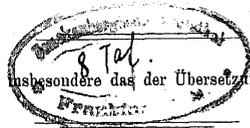
Von

Dr. F. Braem. *19*

Mit 8 Tafeln.

STUTTGART.  
Verlag von Erwin Nägele.  
1897.

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung vorbehalten.



### Druckfehler.

- Seite 15, Absatz 4, Zeile 5, ist am Ende ein Komma statt des Punktes zu setzen.  
Seite 23, Zeile 16, lies speciellen statt specielleren.  
Seite 27, Zeile 4 von unten, lies ein Theil statt einen Theil.  
Seite 51, Zeile 14 von unten, lies eines statt einer.  
Seite 64, Zeile 3 von unten, lies zuverlässig statt zulässig.  
Seite 75/76 sind innerhalb der eckigen Klammer die Anführungszeichen „—“ zu tilgen.  
Seite 86, Absatz 3, Zeile 3, lies Thatsachen statt Thatsache.

Als ich im Sommer 1890 meine „Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers“ zum Abschluss brachte, wollte ich in einem besonderen Kapitel auch die Resultate über die geschlechtliche Entwicklung der Phylactolämen zusammenfassen. Dieselben bildeten das beiläufige Ergebnis meiner in erster Linie auf die Erkenntnis der ungeschlechtlichen Entwicklung gerichteten Studien, bei denen es fast unvermeidlich war, dass auch einige auf die geschlechtliche Fortpflanzung bezügliche Thatsachen mir zuflossen. Lückenhaft, wie diese Befunde waren, regten sie doch zu weiterer Arbeit an, und da ich geeignetes Material in Händen hatte, so bemühte ich mich schon damals, das unab-sichtlich Begonnene, so gut ich könnte, zu Ende zu führen.

Einiges, was ich bis dahin ermittelt hatte, konnte ich noch bei der Correctur meiner „Untersuchungen“ in den betreffenden Abschnitt einfügen. Anderes musste zurückstehen. Das Meiste ergab erst die Folgezeit, in der ich meine Arbeit so weit förderte, dass ich am Ende des Jahres den Gang der Entwicklung ziemlich vollständig übersah und nur noch Einzelnes zu ergänzen hatte.

Je mehr mir die Thatsachen in ihrem äusseren Umriss deutlich wurden, um so lebhafter wurde der Wunsch, sie in ihrer Bedeutung erklären und zu der Entwicklung verwandter Formen in Beziehung setzen zu können.

Das Ziel schien mir am ehesten durch ein sorgfältiges Studium der Entwicklung mariner Bryozoen erreichbar. Ein mehrmonatlicher Aufenthalt in Villafranca, vom Januar bis April 1891, sollte mir dazu Gelegenheit bieten. Leider erwiesen sich Zeit und Ort für diesen Zweck als nicht günstig.

So setzte ich denn meine Hoffnung besonders auf diejenige Form unseres Süßwassers, von der allerdings der wirksamste Aufschluss über die Beziehungen der Phylactolämen- und Gymnolämenentwicklung zu erwarten war, auf *Paludicella*. Aber auch hier arbeitete ich lange erfolglos. Verschiedene Umstände wirkten meinem Vorhaben entgegen, und immer mehr verzögerte sich die Herausgabe der früheren Untersuchungen. Indessen kehrte ich wieder und wieder zu ihnen zurück, nachprüfend und ergänzend, und auch meine Auffassung der beobachteten Vorgänge begann sich zu klären. Wichtige neuere Arbeiten über marine Formen kamen mir zu Hülfe. Ich selbst beobachtete die Entwicklung von *Fredericella*, und endlich gelang es mir auch, die Entwicklung von *Paludicella* in den Grundzügen festzustellen, freilich ohne die Erwartungen, die ich daran für die Phylactolämen geknüpft hatte, erfüllt zu sehen.

Immerhin konnte ich nun meine Befunde in dem Bewusstsein zusammenstellen, mich über die für ihre Deutung in Betracht kommenden Thatsachen nach Möglichkeit orientirt zu haben.

Die vorliegende Arbeit beschränkt sich auf die Embryonalentwicklung von *Plumatella* (*Alcyonella*) *fungosa*, Pallas 1768. In Kurzem hoffe ich eine Darstellung der Entwicklung von *Fredericella* folgen lassen zu können.

Meine Angaben sind in folgender Weise gegliedert.

A. Die Geschlechtsproducte . . . . .	S. 3.
1. Die Spermatozoen . . . . .	S. 3.
2. Die Eier . . . . .	S. 13.
B. Die Embryonalentwicklung . . . . .	S. 19.
1. Die Befruchtung . . . . .	S. 19.
2. Das Oöcium . . . . .	S. 22.
3. Das 2-zellige Stadium . . . . .	S. 30.
4. Das 4-zellige Stadium . . . . .	S. 33.
5. Das 8-zellige Stadium . . . . .	S. 37.
6. Das 16-zellige Stadium . . . . .	S. 37.
7. Das 24-zellige Stadium (Blastula) . . . . .	S. 42.
8. Das 32-zellige Stadium (Gastrula) . . . . .	S. 43.
9. Die Pseudo-Blastula . . . . .	S. 45.
10. Die Bildung des Mesoderms und der Leibeshöhle . . . . .	S. 46.
11. Weiteres bis zur Bildung der Polypide . . . . .	S. 49.
12. Die polypoiden Knospen . . . . .	S. 52.
13. Weitere Ausgestaltung des Embryo . . . . .	S. 56.
14. Die Geburt . . . . .	S. 61.
15. Die Larve . . . . .	S. 63.
16. Die Verwandlung der Larve und die weitere Entwicklung des Stockes . . . . .	S. 67.
C. Vergleichendes . . . . .	S. 71.

Bei Behandlung der einzelnen Abschnitte habe ich die thatsächlichen Vorgänge streng von meiner Auffassung derselben zu scheiden gesucht.

Alles Vergleichende ist in dem dafür bestimmten Abschnitt zusammengefasst worden; ausgenommen sind einzelne kurze Hinweise und solche Fälle, wo verschiedene Organe von *Plumatella* selbst mit einander verglichen werden. Auf die numerirten Abschnitte des vergleichenden Theiles wird in den vorhergehenden Kapiteln durch den Buchstaben V in Verbindung mit einer römischen Zahl verwiesen, z. B. VIII.

Die Kolonien, denen meine Präparate entnommen sind, stammen grösstentheils aus dem Preilwägen der Teiche bei Königsberg i. Pr., zum kleineren Theil aus der Umgegend von Breslau. Die Conservirung geschah vorwiegend mit Sublimat. In den Erklärungen der Figuren findet man über Zeit und Ort des Fundes, sowie über die Behandlungsart der betreffenden Stücke genauere Auskunft.

Was die Terminologie anbelangt, so habe ich, wie früher, bei den einzelnen Individuen des Stockes den äusseren, gehäuseartigen Theil der Leibeshöhle als „Cystid“, den Darm nebst der Tentakelkrone als „Polypid“ bezeichnet. Der dem Munddarm benachbarte Theil der Cystidwand ist „oral“, der dem Enddarm benachbarte „anal“ gelegen. Der proximale Theil der Einzelthiere gilt als das „untere“ oder „hintere“, der distale als das „obere“ oder „vordere“ Ende, resp. als „Mündung“.

## A. Die Geschlechtsproducte.

Wenn man im Anfang der warmen Jahreszeit, etwa im Juni, Kolonien von *Plumatella fungosa* sammelt, so findet man die grösseren sicher in der vollen Entfaltung ihrer geschlechtlichen Thätigkeit.

Eine feste zeitliche Grenze für den Anfang und das Ende derselben lässt sich jedoch nicht angeben: Man findet noch spät im Sommer functionsfähige Hoden und Ovarien, sowie Embryonen in verschiedenen Zuständen der Entwicklung. Aber die Production an Nachkommen ist dann nur selten eine ergiebige, und im Allgemeinen wird man die Zeit von Mitte Mai bis Mitte Juli als die Zeit der geschlechtlichen Blüthe bezeichnen dürfen.

Die Statoblasten, welche den Winter überdauern haben, beginnen, sobald sich das Wasser hinreichend erwärmt hat, zu keimen und geben ungefähr Anfang Mai den ersten Kolonien den Ursprung. Diese vergrössern sich rasch im Wege der Knospung, auch werden schon jetzt neue Statoblasten erzeugt. Namentlich aber ist die geschlechtliche Thätigkeit in vollem Gange, so dass im Juni und Juli die Larven massenhaft ausschwärmen und neben den aus Statoblasten erwachsenen Kolonien eine geschlechtlich erzeugte Generation begründen.

Mitte Juli sind die meisten Larven ins Freie gelangt. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Statoblasten überwiegt von da an bei weitem und bleibt bis in den Herbst hinein die herrschende. Unter Umständen macht sich jedoch eine geschlechtliche Nachblüthe im Hochsommer bemerkbar: Am 28. August 1887 war die geschlechtliche Fortpflanzung der *Plumatella fungosa* im Teich von Heubude bei Danzig eine so rege, wie ich sie sonst nur bei Frühjahrskolonien beobachtet habe. Vermuthlich waren diese Stücke als Nachkommen der ersten Jahresgeneration, sei es aus Larven oder aus Statoblasten hervorgegangen.

### 1. Die Spermatozoen.

Taf. I, Fig. 1—51.

Die Spermatozoen entwickeln sich am Funiculus, jenem mesodermalen Strange, welcher das blinde Ende des Magens mit der Leibeshöhle verbindet, und an welchem unter Betheiligung ectodermaler Zellen auch die Statoblasten ihre Entstehung nehmen (Taf. VIII, Fig. 147, 152, f). Sie gehen aus Mesodermzellen hervor, welche den epithelialen Überzug des Funiculus bilden, aber ihre embryonale Natur noch nicht aufgegeben haben, was sich in ihrer compacteren Form, ihrer dichteren Häufung und in der starken Färbbarkeit ihres Plasmas ausspricht. Eine ballen- oder spindelförmige Ansammlung solcher Zellen bezeichnet die Stelle des jungen Hodens.

Da der Funiculus durch Abschnürung einer an der Oralseite der jungen Knospe auftretenden Zellenleiste des äusseren Knospenblattes gebildet wird (Braem, '88, S. 533; '90, S. 66 f.; Oka, '91, S. 141), so sind auch die männlichen Keimzellen schliesslich auf das äussere Blatt der Knospe zurückzuführen.

Der reife Hoden bedeckt den Funiculus oft in seiner ganzen Länge bis gegen die Cystidwand hin, wo der statoblastenbildende Keimstock seinen Anfang nimmt. Dieser selbst ist frei von Samenzellen. Das Abschwärmen der Spermatozoen beginnt an der Magenseite, da liegt der älteste Theil des Hodens, wie auch der älteste Theil des Funiculus selbst. Von da schreitet die Reifung nach abwärts fort, um die oberhalb des Keimstockes bezw. des ersten Statoblasten gelegenen Zellen zuletzt zu ergreifen (s. Braem, '90, Taf. XV, Fig. 176). Die gegentheilige Angabe von Allman ('56, S. 32) dürfte dadurch zu erklären sein, dass Allman die von Spermatozoen entblösten Restkörper für junge Samenzellen gehalten hat.

Nicht immer jedoch erscheint der Hoden in dieser Form. Oft bildet er nur eine rundliche Verdickung am Funiculus, welche eine verhältnismässig kurze Strecke desselben in Anspruch nimmt. Auch hat er nicht immer oberhalb des ältesten Statoblasten seine Stelle, obwohl dieses die Regel ist. Wie ich schon früher ('90, S. 115) erwähnt habe, kommt es vor, dass er an dem zwischen zwei Statoblasten eingeschalteten Stücke des Funicularstranges zur Entwicklung gelangt (s. die Textfigur), in welchem Falle die Hodenzellen ehemals in dem äusseren Blatte des Keimstockes selbst gelegen haben müssen. Daraus folgt, dass auch die Epithelzellen des Keimstockes, die ja in der That nur die Fortsetzung des Funicularepithels sind, die Fähigkeit haben, männliche Geschlechtsproducte zu liefern, wenn sie im weiteren Verlauf der Entwicklung in das Internodium zwischen je zwei Statoblasten zu liegen kommen, also von der Statoblastenbildung ausgeschlossen bleiben.

Wenn auch die Hodenreife natürlich eine gewisse minimale Altersstufe des zugehörigen Individuums voraussetzt, so ist sie doch im Übrigen keineswegs an ein bestimmtes Entwicklungsstadium desselben gebunden. Man kann bei völlig ausgebildeten Polypiden sehr junge Hoden und bei Knospen von mittlerem Alter schon reife Spermatozoen finden. Diese Ungleichheit kommt daher, dass die geschlechtliche Thätigkeit in einer bestimmten Entwicklungsperiode der Kolonie ihren Gipfel erreicht und später zu Gunsten der Statoblastenbildung zurücktritt. Zur Zeit der geschlechtlichen Vollkraft reifen die Samenzellen sehr schnell, und die Spermatozoen verlassen bereits den Funiculus, wenn sich das Individuum noch im Knospenstadium befindet. Dann aber tritt ein langsames Tempo in der Entwicklung ein, die geschlechtliche Kraft erlahmt, und das Individuum kann seine organische Ausgestaltung erreichen, ehe die Hodenzellen gereift sind. Schliesslich hört die Bildung von Spermatozoen überhaupt auf, und der Funiculus bringt lediglich Statoblasten hervor.

Wir sehen also, dass die Geschlechtsproducte — denn mit den Ovarien scheint es ähnlich zu sein — sich in hohem Grade von dem Einfluss der Einzelthiere befreit haben und in ihrer Entwicke-

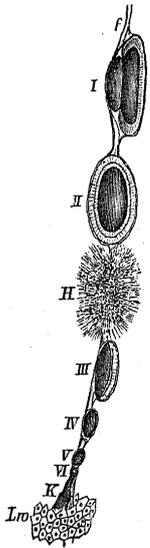


Fig. 1. Funiculus von Plumatella fungosa (Prail, 2. VII. 87); Vergr. 40.  
f Funicularstrang; I—VI ältester bis jüngster Statoblast; K Keimstock; Lro Zellen der Leibeswand; H Hoden.

lung vornehmlich durch den Zustand des ganzen Stockes bestimmt werden; so dass wir eher von einem geschlechtsreifen Stock als von geschlechtsreifen Einzelthieren werden sprechen können, wie ja die letzteren thatsächlich nicht mehr vollgültige Individuen, sondern in physiologischer Hinsicht Organe der höheren Individualität des Stockes sind. —

Indem ich mich nun zur Darstellung der Entwicklung der einzelnen Samenelemente wende, verweise ich behufs allgemeiner Orientirung zunächst auf die in den Figuren 1, 2, 3, Taf. I, wiedergegebenen Schnitte durch Hoden verschiedener Altersstufen.

Fig. 1 ist ein Längsschnitt durch einen sehr jungen Funiculus, der die ersten Anfänge der Hodenbildung erkennen lässt. Die aus dem äusseren Knospenblatt herstammenden embryonalen Mesodermzellen, die den Funiculus ursprünglich zusammensetzten, haben sich theilweise zu einem einschichtigen Epithel (f) verbunden, welches in Form einer langen Röhre oder eines Schlauches von dem Darm (D) nach der Leibeswand (bei Lro) hinzieht und eine directe Fortsetzung einerseits des äusseren Darmepithels und anderseits des inneren Epithels der Leibeswand darstellt. Dieses lang ausgezogene Rohr, an dessen Innenseite später eine homogene Membran und zahlreiche Muskelfasern auftreten (vgl. Fig. 2, f), repräsentirt den eigentlichen Funicularstrang. Seine Zellen haben bereits ihre embryonale Natur aufgegeben, um sich mit einer bestimmten Function an der Lebensarbeit des Individuums, dem der Funiculus angehört, zu betheiligen. Dem entspricht ihre abgeplattete Form, welche mit einer Abplattung und Verlängerung des Kerns Hand in Hand geht; auch ist der Nucleolus nicht so gross und deutlich, wie er in den embryonalen Zellen zu sein pflegt.

Im Gegensatz dazu ist in den anderen Zellen (Fig. 1, spg), welche kein regelmässiges Epithel bilden, der embryonale Typus vollkommen bewahrt geblieben. Diese Zellen erscheinen wie eine Wucherung jenes epithelartig veränderten Stranggewebes, sind aber thatsächlich der unveränderte, nur durch Theilung vermehrte Rest der ursprünglichen Funicularzellen, welche nicht alle zur Bildung des Stranges erforderlich waren und daher theilweise functionslos geblieben sind. Die embryonalen Zellen sind also nicht aus den Strangzellen, sondern umgekehrt sind diese aus den embryonalen Zellen als Producte einer besonderen Differenzirung hervorgegangen. Die embryonalen Zellen sind von runderlicher Form und haben einen grossen, kugeligen Kern mit stark färbbarer Membran, grossem, in der Regel ovalem Nucleolus und körnigem Chromatin zwischenein. Sie sind die Mutterzellen der Samenkörper.

Indem diese Zellen sich lebhaft vermehren, treten sie in Form von Knoten und Ballen am Funiculus hervor, wie aus dem Querschnitt Fig. 2 zu ersehen ist. Sie verlieren dabei grösstentheils ihre rundliche Form und werden mehr oder minder keulenförmig, wobei die plasmatischen Stiele der Keulen innerhalb jedes Ballens nach dem Centrum desselben convergiren und hier mit einander in fester Verbindung bleiben, während die verdickten Enden der Keulen frei nach aussen gerichtet sind. In diesen verdickten Enden befinden sich auch die Kerne.

Schliesslich geht aus einem derartigen Gebilde der reife Hoden hervor, der in Fig. 3 bei schwächerer Vergrösserung im Längsschnitt dargestellt ist. Die dem Funicularstrang (f) anhängenden Ballen bestehen in ihrem centralen Theil aus einer plasmatischen Masse (bl), welche ringsum mit Spermatozoen besetzt ist, deren Schwänze wie lange Cilienbüschel nach aussen strahlen.

Was für Wandlungen macht nun die einzelne Zelle des Hodens von dessen jüngstem Stadium an durch, bis schliesslich das fertige Spermatozoon aus ihr hervorgeht?

Ehe ich diese Frage auf Grund eigener Befunde zu beantworten suche, muss ich über die Angaben referiren, welche bisher darüber gemacht sind.

Allman ('56, S. 32) lässt den Hoden aus runden Zellen zusammengesetzt sein, deren jede mit einer Anzahl von Zellen zweiter Ordnung [Kernen] gefüllt ist. In den Zellen zweiter Ordnung und zwar aus dem Kern derselben [Kernkörperchen] entstehen die Samenfäden, welche durch Platzen der sie umgebenden Zellwände frei werden.

Reinhard ('82, S. 86 f.; '85) bestätigt das Verhandensein von vielkernigen Samennutterzellen, die in einkernige Tochterzellen zerfallen. Aus diesen entwickeln sich die Spermatozoen, die aus einem vorn zugespitzten Kopfe, einem langen Halstheil und einem  $3\frac{1}{2}$  mal längeren Schwanz bestehen. Der Schwanz bildet sich grösstentheils aus dem Plasma der Zelle, der Axenfaden des Schwanzes und der Hals wahrscheinlich aus dem Kern, der Kopf aus dem Kernkörperchen. Die Membran der Zelle scheint erhalten zu bleiben und den Kopf und Hals des Samenfadens zu überziehen, indem sie sich ihnen dicht anschmiegt.

Die ausführlichste Darstellung der Samenentwicklung rührt von Korotneff ('87) her. Die embryonalen, dem Funiculus lose angehefteten Zellen repräsentiren die Spermatogonien, welche sich einzeln vom Funiculus loslösen und durch Kernvermehrung in Spermatocysten verwandeln. Die Kerne dieser Spermatocysten rücken allmählich an die Peripherie und treten hier, von etwas Plasma umgeben, knospenförmig hervor, entweder einzeln, oder zu mehreren in einer Knospe. Im ersten Falle haben wir die Knospen als Spermatiden, im letzten als Spermatocysten zweiter Ordnung zu betrachten, welche erst durch einen abermaligen Knospungsprocess die Spermatiden liefern. In jedem Falle bleibt im Centrum der Spermatocyste eine hyaline Restmasse von der Spermatozoenbildung ausgeschlossen, welche allein in den einkernigen Knospen oder Spermatiden vor sich geht. In diesen schlägt sich auf dem Kern ein Quantum verdichteten Plasmas nieder, welches wie ein Napf die eine Kernhälfte umgibt und mit den sonst als „Nebenkern“ beschriebenen Körpern identificirt wird. Dieser Nebenkern wandelt sich im weiteren Verlauf in den Hals des Spermatozoons um, liefert aber auch den Axenfaden des Schwanzes. An der dem Nebenkern gegenüberliegenden Seite des Kerns bildet sich ebenfalls eine halbkugelige Membranverdickung, aber von innen her und vielleicht aus der Substanz des Nucleolus, der sich vorübergehend an diese Stelle der Kernwand begeben hatte, seitdem aber wieder nach der Mitte gerückt ist. Vermöge einer immer stärkeren Zusammenziehung des Kerns entsteht schliesslich der Spermatozoenkopf, vornehmlich aus jener inneren Membranverdickung, die zu einer Düte umgestaltet wird und in deren Höhlung auch der Nucleolus seinen Platz findet.

Ich selbst habe in meinen „Untersuchungen“ ('90, S. 115 f.), ohne die Befunde von Reinhard und Korotneff zu kennen, einige Angaben über die Spermatozoenbildung bei *Cristatella* gemacht. In einer Mutterzelle (Spermatoblast) wird nach voraufgegangenem Zerfall des Kerns eine Anzahl von Tochterkernen gebildet, die an der Peripherie das Plasma knospenförmig hervorwölben. Jede dieser einkernigen Knospen repräsentirt ein Spermatozoon. Der Schwanz entsteht aus dem Protoplasma. Der centrale Theil der Mutterzelle bleibt nach dem Abschwärmen der Spermatozoen als Restkörper zurück.

Kraepelin, der schon in einer vorläufigen Mittheilung ('86, S. 134) die Entwicklung des Spermakopfes aus dem Kern einer membranlosen Spermatide behauptet hatte, gab 1892 (S. 7 ff. und Erklärung zu Taf. I) eine genauere Darstellung seiner Befunde. Er bezeichnet die Hodenzellen durchweg als Spermatiden, es giebt also weder Spermatogonien noch Spermatocysten. Eine rapide Vermehrung dieser Zellen durch Theilung führt zur Bildung der „reifen“ Spermatiden, d. h. derjenigen Zellen, aus denen je ein Spermatozoon hervorgeht. Aus einer den Kern umgebenden calottenförmigen Ansammlung von wolkigem Protoplasma entsteht die Wandschicht des Spermatozoenhalses,

während der Axenfaden des Halses und des Schwanzes wahrscheinlich durch das aus dem Kern ausgeschossene chromatische Fadenknäuel gebildet wird. Aus dem Rest des Kernes entsteht, ähnlich wie es Korotneff beschreibt, der Kopf des Spermatozoons. Die äussere Schicht des Schwanzes ist plasmatischer Abkunft. Zuletzt zieht sich der vordere Theil des Samenkörpers aus der ihn umhüllenden Spermatide heraus; die zurückbleibenden Plasmamassen ballen sich zu Kugeln zusammen, welche am Funiculus haften und den sogenannten Restkörper darstellen. —

Halten wir diese verschiedenen Anschauungen gegen einander, so ergibt sich vor Allem ein Gegensatz zwischen Kraepelin und seinen sämtlichen Vorgängern. Während die letzteren aus jeder Ursamenzelle durch Zerklüftung des primären Kernes mit einem Mal eine grosse Anzahl von Tochterzellen entstehen lassen, welche ihrerseits erst die Spermatozoen liefern, leugnet Kraepelin ein derartiges Verhältnis. Nach ihm liefert die Ursamenzelle durch einfache, oft wiederholte Zweitheilung schliesslich die Samenzellen selbst, eine andere Vermehrungsart existirt nicht. Ich will gleich hervorheben, dass ich diese Ansicht im Gegensatz zu der, die ich selbst früher vertreten habe, bestätigen muss.

Eigene Befunde. Meine Untersuchungen sind am lebenden Gewebe und an Schnittpräparaten angestellt worden. Zur Conservirung wurde auch hier Sublimat verwandt. Die Schnitte waren theils in toto mit Karmin gefärbt worden, theils wurden sie nachträglich mit der von Auerbach ('91, S. 715 f.) angegebenen Mischung von Methylgrün und Säurefuchsin behandelt.\*) Dieses Gemisch ermöglicht eine sichere Unterscheidung zwischen der Chromosomensubstanz des Kerns und dem Plasma, sofern beide in ihrer Reinheit sich darstellen, wie es bei den Spermatiden der Fall ist. Die Chromosomensubstanz färbt sich blau, das Plasma je nach seiner Dichtigkeit in verschiedenen Nuancen roth.\*\*)

Man kann bei der Samenbildung deutlich drei Hauptphasen unterscheiden, die nach der üblichen Terminologie als das Spermatogonien-, Spermatocysten- und Spermatidenstadium zu bezeichnen wären.

Die Spermatogonien oder Ursamenzellen sind, wie schon erwähnt, anfangs von rundlicher Form (Fig. 1) und durchaus ähnlich den embryonalen Zellen der jungen Knospen. Je mehr sie sich aber am Funiculus häufen, desto mehr verändert sich in Folge des Raummangels ihre Form. Die Zellen werden dann keulenförmig (Fig. 2), wobei sie mit dem grössten Theil ihrer Peripherie nur lose aneinander gefügt sind, da nur das obere Ende, der Griff der Keule, den Zusammenhang mit dem Funiculus vermittelt.

Charakteristisch für alle diese Zellen ist der scharf umschriebene, grosse, kugelige Kern, dessen Durchmesser etwa von 0,0045 bis 0,0053 mm schwankt, und das ebenfalls grosse, ungefähr in der

\*) 3—4 Theile Methylgrün und 1 Theil Säurefuchsin in wässriger Lösung, darauf Auswaschen der Präparate in absolutem Alkohol; das Mengenverhältnis der beiden Bestandtheile der Mischung beruht auf mündlicher Angabe des Herrn Prof. Auerbach.

\*\*) So wenigstens glaube ich die Wirkungsweise des Farbstoffes, den ich auch bei geschlechtsreifen Individuen von *Hydra* und dem Polychäten *Ophryotrocha* versucht habe, deuten zu müssen. Wenn die Bestandtheile des Eikerns eine vorwiegend rothe Färbung annehmen, so sehe ich den Grund dafür nicht mit Auerbach in einer spezifischen Verschiedenheit männlicher und weiblicher Kernsubstanz, sondern in der Anwesenheit von plasmatischen Nährstoffen, welche das Blau der Chromosomen verdecken. Übrigens tritt auch bei gewissen Schleimsecreten, wie sie z. B. im Integument von *Ophryotrocha* vorkommen (in den dort befindlichen Blasen zellen, vgl. Braem, '93\*, S. 189 u. Fig. 2 u. 4), reine Blaufärbung ein.

Mitte des Kerns gelegene Kernkörperchen. Das letztere ist kugelig bis oval (Fig. 4—8) und zuweilen in doppelter Zahl vorhanden (Fig. 6). Nicht selten erkennt man in ihm einen kleinen, hellen Punkt, offenbar ein Bläschen (Fig. 7). Im Übrigen ist der Hohlraum des Kerns von äusserst feinen und zahlreichen Chromatinkörnchen erfüllt, welche sich einerseits an den Nucleolus, andererseits an die Kernwand eng anlehnen; namentlich an der Kernwand häufen sie sich zu einer wirklichen Chromatinschicht, und gerade davon rührt die scharfe Umrandung des Kerns her, welche sowohl bei der lebenden wie bei der conservirten und gefärbten Zelle ins Auge fällt.

Bei der lebenden Zelle zeichnen sich der Nucleolus und die übrigen geformten Bestandtheile des Kerns durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen aus. In Karminpräparaten färben sie sich tief roth, bei Anwendung des Auerbach'schen Gemisches nahezu blau (Fig. 39). In letzterem Falle kommt auch eine Differenzirung innerhalb des Plasmakörpers zum Vorschein, indem dieser, der sonst blass röthlich gefärbt ist, an einer Stelle eine viel dunklere Färbung zeigt. Diese dunklere Masse („Nebenkern“) ist nicht scharf begrenzt und wohl nur als eine Verdichtung des Plasmas anzusehen.

Die überaus rege Vermehrung der Spermatogonien geschieht im Wege karyokineticcher Theilung, und man findet die Theilungsstadien bald vereinzelt, bald gruppenweise unter den ruhenden Zellen. Solche Stadien sind in Fig. 9, 10, 11 dargestellt. Wahrscheinlich gehört auch Fig. 12 hierher, welche der Zellgruppe *a* in Fig. 2 entnommen ist; doch muss ich erwähnen, dass es in diesem wie in anderen Fällen, wo zugleich ältere Entwicklungsphasen im Hoden vertreten sind, schwer ist, über die Herkunft der betreffenden Zellen etwas ganz Sicheres auszusagen; in Fig. 2 liegt die Gruppe *a* so auf der Grenze zwischen den Spermatogonien und Spermatocyten (*spc*), dass die Möglichkeit, sie den letzteren zuzurechnen, nicht ausgeschlossen erscheint. Die Zahl der Chromosomen habe ich nicht feststellen können; ich verweise in dieser Beziehung auf die Figuren, die so genau, als ich vermochte, wiedergegeben sind.

Die Zellform, welche auf das Spermatogonienstadium folgt, und die ich dem Spermatocytenstadium anrechne, ist in den Figuren 13—22 dargestellt. Sie ist in allen Hoden mittleren Alters zahlreich vertreten und am Funiculus meist in ähnlicher Weise befestigt, wie die keulenförmigen Spermatogonien, d. h. in Bündeln. Oft aber lösen sich diese Bündel vom Funiculus ab, so dass sie demselben nur locker ansitzen oder frei in die Leibeshöhle zu liegen kommen. Sie nehmen dabei die Gestalt von rundlichen Ballen an, indem die Stiele der Keulen mit einander verbunden bleiben, die Zellen selbst aber nach allen Richtungen hin divergiren.

Im Allgemeinen sind die Spermatocyten gekennzeichnet durch den körnigen Zerfall jener chromatischen Grenzschicht des Kerns, welche den ruhenden Spermatogonien eigenthümlich war. Man hat den Eindruck, als ob diese Schicht in einzelne Stücke zerklüftet würde (Fig. 13), während das im Lumen des Kerns gelegene feinkörnige Chromatin sich theils zu größeren Körnern, theils zu zarten, von den Körnern ausgehenden Fäden verdichtet. Diese chromatischen Faserzüge treten allmählich deutlicher hervor, und man erkennt, dass sie ein die Körner verbindendes Netzwerk bilden, dessen Fäden vorwiegend in der Richtung auf den Nucleolus verlaufen, an den sich, wie früher, auch einige Körnchen unmittelbar anlehnen (Fig. 14, 15); später verliert sich jedoch die strahlenförmige Anordnung und der Verlauf der Fäden wird ein ganz unregelmässiger (Fig. 16). Der Nucleolus liegt jetzt nicht mehr in der Mitte des Kerns, sondern an der Peripherie, was in den Zeichnungen natürlich nur bei gewisser Lage der Zellen erkennbar ist. Auf Farbstoffe reagirt er in gleicher Weise wie das chromatische Netz und die Körnchen, wie diese wird er bei Anwendung des Gemisches von Säurefuchsin und Methylgrün blau (Fig. 40).

Durch die Zerklüftung der chromatischen Grenzschicht ist es bedingt, dass der Kern auf diesen Stadien gänzlich membranlos erscheint. Trotzdem ist der Kernraum deutlich gegen das Plasma abgesetzt, und man wird daher wenigstens für das letztere eine gewisse Festigkeit in der Umgebung des Kerns annehmen dürfen. Bemerkenswerth ist die Vergrösserung, welche der Kern während der Ausbildung des Fadennetzes erfährt: Von 0,005 mm im Stadium Fig. 13 wächst sein Durchmesser auf 0,007 mm im Stadium Fig. 16 heran.

Eine weitere Entwicklungsform des Spermatocyten ist in Fig. 18 dargestellt. Der Nucleolus ist unverändert geblieben, aber statt der durch das zarte chromatische Netz verbundenen Körnchen ist ein Knäuel von gröberen Fäden zu Tage getreten, die ihrerseits aus zahlreichen, dicht aneinander gereihten Körnchen zusammengesetzt sind. Sie verlaufen theilweise längs der Kernwand und stehen in enger Verbindung mit dem Nucleolus, wie auch aus der vom Schnitte getroffenen Zelle Fig. 19, die einem ähnlichen Stadium angehört, zu ersehen ist. Eine Übergangsbildung zwischen dem knäuel- und netzförmigen Stadium scheint in Fig. 17 vorzuliegen.

Ohne Zweifel wird man das Knäuelstadium (Fig. 18) als eine Vorbereitung zur kinetischen Zelltheilung zu betrachten haben. Ohne dieselbe in allen ihren Phasen vorführen zu können, verweise ich auf die Figuren 20, 21 und 22, wo man die einzelnen Chromosomen frei inmitten des Plasmakörpers der Zelle liegen sieht. Solche Zellen finden sich ziemlich oft, meist gruppenweise, in der Nähe der Spermatocytenhaufen. Sie sind immer von rundlicher Form, nie keulenförmig. Die Chromosomen sind kurz und dick, jedes besteht aus zwei in stumpfem Winkel mit einander verbundenen Körnern; ihre Zahl beträgt 6 oder 7. Weiteres habe ich über den Verlauf dieser Theilungen nicht beobachten können.

Das Spermatiden-Stadium, dasjenige, wo die Zellen, ohne fernere Theilungen durchzumachen, sich direct in den Samenfäden verwandeln, tritt uns von vorn herein in so charakteristischer Prägung entgegen, dass es schwierig ist, über seine Herkunft Rechenschaft zu geben. Fig. 3 stellt den Längsschnitt eines reifen Hodens bei geringer Vergrösserung dar. Der Funiculus (*f*), der an seiner Basis noch Spermatogonien (*spg*) trägt, ist umgeben von länglich runden Ballen, an deren Oberfläche die Spermatozoen gleich Knospen festsitzen. Denken wir uns die Schwänze derselben hinweg, so erhalten wir etwa das Bild, welches die Spermatidenmassen in ihrem frühesten von mir beobachteten Zustande darbieten, und welches in Fig. 23 bei starker Vergrösserung vorgeführt ist.

Wir constatiren, dass es sich um einen vielzelligen Körper von ansehnlichen Dimensionen handelt, der an dem einen Ende (bei *f*) mit dem Funiculargewebe zusammenhängt, während ringsum die Spermatiden befestigt sind. Nicht immer stehen jedoch diese Körper in unmittelbarer Verbindung mit dem Funiculus, zuweilen findet man sie ganz frei in der Nähe desselben. Auch ist ihre Grösse sehr verschieden, so dass die kleinsten von ihnen nur ein Viertel oder Fünftel der grössten ausmachen (vgl. für *Cristatella* Braem, '90, Taf. XV, Fig. 174 *f* u. *g*). Sie erinnern in hohem Grade an die bekannten „Polyplasten“ oder „Spermatosphären“ des Regenwurmhodens (Bloomfield, '80), und ich werde sie daher künftig mit den nämlichen Ausdrücken bezeichnen.

Diese Polyplasten sind vornehmlich die Ursache gewesen, dass alle Autoren bis auf Kraepelin eine Fragmentirung der Kerne einzelner Samenbildungszellen angenommen haben. Man setzte voraus, dass der vielkernige Polyplast aus einer einzigen Zelle entstanden sei, und supponirte in dieser letzteren eine entsprechende Kerntheilung, welche den Übergang vermitteln sollte. Dazu kam noch der Umstand, dass die Hodenzellen ausserordentlich leicht mit einander verschmelzen, so dass dann in der That vielkernige grosse Zellen entstehen, die das gesuchte Vermehrungsstadium vortäuschen. Auf diese Weise erklären sich die Samermutterzellen von Allman ('56, Taf. XI, Fig. 17 u. 24) und Reinhard

(82, Taf. VI, Fig. 1), die Spermatozysten erster und zweiter Ordnung von Korotneff ('87, Fig. 4 u. 5) und die in meiner früheren Arbeit ('90) gegebenen Bilder Taf. XV, Fig. 174 d, a. Ich selbst bin ferner durch die im Spermatozytenstadium auftretenden Kernstructuren in der Annahme einer Fragmentirung des Kerns bestärkt worden ('90, S. 115 und Taf. XV, Fig. 174 c). Kraepelin, der auf die Thatsache der Verschmelzung zuerst hingewiesen ('92, S. 9 f.), hat daraus mit Recht die Irthümlichkeit der bisherigen Angaben über die Vermehrungsweise der Hodenzellen gefolgert, hat aber seinerseits die von ihm behauptete Dichotomie nie oder höchstens im Spermatozytenstadium gesehen. Er erklärt schon die Spermatozyten in ihrer typischen Ausbildung ('92, Fig. 5, 30, 31) für Spermatozyten, die „je ein Spermatozoon erzeugen“, und deutet demnach das ganze Spermatozytenstadium ('92, Fig. 32—38) lediglich als eine Reihe von „Reifungserscheinungen“.

Die Frage nach der Entstehung der Polyplasten fällt im Wesentlichen zusammen mit der Frage nach der Entstehung des „Blastophor“, jenes mittleren Theiles, an welchem die einzelnen Spermatozyten befestigt sind (Fig. 23, b). Derselbe besteht durchweg aus einer körnigen, im conservirten Gewebe wie geronnen erscheinenden, im Leben wasserhellen, offenbar plasmatischen Substanz, welche sich direct in das Plasma der Spermatozyten (*sp*) fortsetzt. Kraepelin ('92, S. 10) lässt ihn „aus stielähnlichen, dem inneren Gewebe des Funiculus angehörenden Fasersträngen“ gebildet werden, was auf der erwähnten Verwechselung des Spermatozyten- und Spermatozytenstadiums beruht; doch scheint es, als habe er diesen Körper überhaupt nicht gehörig beachtet, da er den damit identischen „Restkörper“ erst beim Abschwärmen der Spermatozoen aus den dann zurückbleibenden Plasmamassen entstehen lässt ('92, S. 14). Dass der Blastophor nichts mit dem funicularen Bindegewebe zu thun hat, zeigt auf das deutlichste unsere Fig. 23, in der sich beide ganz klar von einander abheben. Auch der Kern  $\alpha$ , welcher zur Hälfte im Blastophor zu liegen scheint, liegt in Wirklichkeit unter demselben, indem sich das Epithel des Funiculus hier in ähnlicher Weise wie bei  $\beta$  eine Strecke weit an der Basis des Blastophor hinaufzieht, diesen nach Art einer kurzen Tüte umschliessend. Indessen soll nicht geleugnet werden, dass zuweilen, wenn ein Polyplast von seinem Anheftungspunkte sich löst, auch Kerne vom Funiculus mitgerissen und in den Blastophor eingelagert werden können. Auch die für *Lumbricus* gültige Angabe Bloomfield's ('80) und die auf *Branchiobdella* bezügliche Voigt's ('85), wonach die Spermatozyten aus einzelnen Zellen hervorgehen, die sich nach und nach in 2, 4, 8 u. s. w. Theilstücke spalten, welche ihrerseits durch das die Furchungshöhle erfüllende Plasma der Mutterzellen zusammengehalten werden, trifft in unserem Falle nicht zu. Ich glaube vielmehr mit Bestimmtheit behaupten zu können, dass die Samenzellen, gleich nachdem sie sich zum letzten Male getheilt haben, normalerweise mit einander verschmelzen, und dass das Product dieser Verschmelzung in der Spermatozyten resp. dem Blastophor sich uns darstellt. Der Blastophor würde also den nach innen gekehrten plasmatischen Stielen der Samenzellen (vgl. Fig. 2, 18), die Spermatozyten würden den kernhaltigen Kopfstücken derselben entsprechen.

Für diese Auffassung spricht der augenfällige Parallelismus, der sich alsdann zwischen Fig. 2 und 18 auf der einen, Fig. 3 und 23 auf der anderen Seite ergibt; ferner die Thatsache, dass die Samenzellen wirklich ausserordentlich leicht mit einander verschmelzen, und dass man die Producte solcher Verschmelzung nicht bloss in Zupfpräparaten, sondern auch auf Schnitten durch Thiere, die keinem anderen Insult als dem der Conservirung ausgesetzt waren, beobachten kann (s. Braem, '90, Taf. XV, Fig. 174 d, e); endlich der Umstand, dass auch bei Formen, die keine Spermatozyten bilden, eine gesetzmässige Vereinigung der Spermatozyten vorkommt, wie es durch Auerbach ('93; '95, S. 20 f.) für *Dytiscus* constatirt worden ist. Der genannte Autor vermuthet, dass dabei „ein

Stoffaustausch zum Zwecke einer völligen Ausgleichung etwaiger feinerer stofflicher Differenzen stattfinden möge“, und in unserem Falle hindert uns nichts, dasselbe Motiv als massgebend für die Bildung der Spermatozyten zu betrachten.

Was nun die Spermatozyten selbst anbelangt, so sind diese im Stadium Fig. 23 mit kugelförmigen Kernen versehen, die einen annähernd central gelegenen, rundlichen, ziemlich kleinen Nucleolus — selten zwei solche — und ein aus feineren und gröberen Körnchen bestehendes Chromatin besitzen, das sich am Rande zu einer starken Grenzschicht verdichtet. Die Kerne erinnern demnach sehr an die der Spermatozyten (Fig. 4—8), sind aber um Einiges kleiner. Ihr Durchmesser beträgt etwa 0,0043 mm. Diese geringe Grösse steht in auffallendem Gegensatz zu den erheblichen Dimensionen der Spermatozytenkerne (Fig. 16—19), und man könnte vermuthen, dass sie durch eine letzte im Spermatozytenstadium auftretende Theilung (Reductionstheilung?) herbeigeführt wurde.

Schwanz. Die nächste Veränderung, die an der Spermatozyte zum Ausdruck kommt, ist die Bildung eines langen, überaus dünnen Fadens, der an der distalen Seite der Zelle entspringt und sich im Innern derselben bis an die Peripherie des Kerns verfolgen lässt (Fig. 24 ff.). Dieser Faden, welcher im Leben schlängelnde Bewegungen zeigt, repräsentirt den Axenstrang des Spermatozoenschwanzes (Korotneff, Kraepelin). Seine Entstehung habe ich ebenso wenig wie die früheren Autoren direct zu beobachten vermocht; er ist plötzlich da, ohne dass Spuren eines allmählichen Wachstums zu finden sind. Kraepelin ('92, S. 10, 11), wie vor ihm schon Reinhard ('82, S. 86 f.; '85), nimmt an, dass der Faden ein Product des Kerns sei. Er glaubt, dass das Kernchromatin auf dem Stadium, wo es „in einem die Kernhöhle kreuz und quer durchziehenden Fadenetz angeordnet ist“ — etwa unserer Fig. 16 entsprechend — nach Art eines Nessel Fadens herausgepresst werde und nun als Schwanzfaden sich darstelle; durch diesen Substanzverlust sei auch die Kleinheit des Kerns auf den folgenden Stadien begreiflich. Um diese Ansicht zu widerlegen, weise ich darauf hin, dass ein Netzwerk von Fäden nicht plötzlich als einfache Geissel hervorgeschnellt werden kann; dass die Spermatozyten zu Anfang fadenlos sind (Fig. 23), die Kleinheit des Kerns aber schon da ist; endlich dass die Anwendung des Gemisches von Säurefuchsin und Methylgrün ergibt, dass der Schwanzfaden nicht aus Chromatin besteht: während sich nämlich das Kerngerüst im Stadium Fig. 16 blau färbt (Fig. 40), färbt sich der Schwanz des Samenfadens roth, und zwar der Axenstrang stärker als die Aussenschicht (Fig. 48). Ich halte daher mit Korotneff ('87, S. 336) den Axenstrang für plasmatischen Ursprungs. Erwähnt sei, dass nach den Befunden von Moore ('95, S. 294, 296) die Bildung des Schwanzfadens der Selachier vom Centrosoma ausgeht, eine Ansicht, die ich zwar nicht direct bestätigen kann, die aber sehr wohl auch in unserem Falle zutreffen könnte.

Der Axenstrang wird später vom Zellplasma umflossen, welches ihn scheidenförmig umgiebt (Fig. 28—31) und zum definitiven Schwanz vervollständigt (Korotneff, Kraepelin). Die beiden Bestandtheile bleiben während der ganzen Entwicklungsdauer deutlich erkennbar, erst im fertigen Spermatozoon scheint eine Vermischung stattzufinden (Kraepelin).

Hals. Im Stadium Fig. 24 sieht man beim lebenden Object eine Schicht körnigen Protoplasmas den Kern an der Aussenfläche gleichmässig umgeben. Andere Zellen zeigen, wie diese Schicht nach der distalen Seite, an welcher der Axenfaden entspringt, zusammenrückt (Fig. 25), um dann in Form einer halbkugelförmigen Schale allein diese Seite des Kerns zu bedecken (Fig. 26). In solchem Zustande ist die Bildung bereits von Korotneff beobachtet worden, der sie unter Hinweis auf die Mittheilungen von La Valette St. George als Mikrosomenhaufen oder als Nebenkern bezeichnet und für verdichtetes Plasma hält. Weiterhin häuft dieses Plasma sich immer mehr um die Basis des Schwanz-

fadens an (Fig. 27—31, *h*), den es wie ein lang ausgezogener Lampion umschliesst. So entsteht der Halstheil des Spermatozoons (Korotneff, Kraepelin). Ausserdem findet sich im Plasma stets noch ein kleiner runder Körper (*nk*), der sich durch stärkere Lichtbrechung von dem gewöhnlichen Plasma unterscheidet und sowohl in dieser Beziehung wie auch an Färbbarkeit mit dem Halstheil übereinstimmt. Korotneff ('87, S. 337) giebt an, dass er den Körper vom Halse sich abtrennen gesehen habe. Meine Beobachtungen (Fig. 41, vgl. Fig. 39) sprechen eher für ein ursprüngliches Vorhandensein dieses „Nebenkerns“; doch ist die Substanz beider Gebilde jedenfalls die gleiche.

Während bei der lebenden und namentlich bei der absterbenden Zelle die im Plasma vorhandenen Gegensätze gut zu beobachten sind, werden sie in Karminpräparaten fast ganz unterdrückt. Dagegen treten sie deutlich hervor bei Anwendung des Auerbach'schen Gemisches: Je nach ihrer Dichtigkeit färben sich die verschiedenen Bestandtheile des Plasmas mit hellerem oder dunklerem Roth, wie es Fig. 41—47 erkennen lassen.

Kopf. Bald nachdem das der Aussenfläche des Kerns anliegende Plasma sich behufs Bildung des Halses nach einer Seite zusammengezogen hat, zieht sich das der Innenfläche der Kernwand anliegende Chromatin in ähnlicher Weise nach der entgegengesetzten Seite zusammen. Es bildet daselbst eine schalenförmige Verdickung (Fig. 29, 38, 45), die dann dreieckig wird, wobei sie mit einer nach aussen gerichteten Spitze die Rundung des Kerns durchbricht (Fig. 30, 32, 43, 44, 46). Diese Verdickung ist die Anlage des Spermakopfes, der aus dem Kern der Spermatide hervorgeht. Korotneff ('87, S. 337) glaubt, dass die Verdickung durch das Kernkörperchen begründet werde, das sich auf einem gewissen Stadium der Kernwand anschmiegen und einen Theil seiner Substanz dort zurücklassen soll. Indessen ist die Verdickung viel zu voluminös, um aus einem so winzigen Bruchstück entstehen zu können, auch habe ich den Nucleolus nie in der angegebenen Lage getroffen. Korotneff's Ansicht erklärt sich wohl einfach daraus, dass er das wandständige Chromatin übersehen hat, wie es bei der Beschränkung auf lebendes Material kaum anders sein konnte. Schon Kraepelin ('92, S. 12) hat angenommen, dass die Verdickung aus dem extranucleolären Chromatin hervorgehe, und einen positiven Beweis dafür erblicke ich in der Thatsache, dass im Verlauf dieser Bildung alles wandständige Chromatin verschwindet. Besonders klar zeigt das die Auerbach'sche Doppelfärbung; nur eine rothe Grenzlinie deutet in Fig. 43—46 die Kernwand an, während in Fig. 42 die blauen Chromatinkörnchen noch ringsum sichtbar sind. Übrigens muss, da die Verdickung völlig homogen ist, das körnige Chromatin nicht bloss zusammengedrückt, sondern nach vorausgegangener Schmelzung ganz eigentlich zusammengeflossen sein. Ausserdem möchte ich aus der Wirkung des Auerbach'schen Gemisches schliessen, dass während der Kopfbildung ein letzter Rest von plasmatischer (erythrophiler) Nährsubstanz aus dem Kern ausgeschieden wird; auf den früheren Stufen zeigte das Kerngerüst noch einen Anflug von Violett, jetzt erscheinen sowohl der Nucleolus als die Verdickung in reinem Blau.

Bezüglich der weiteren Entwicklung habe ich die Befunde Korotneff's und Kraepelin's fast nur zu bestätigen. Schon im Stadium Fig. 44 ist der Kern erheblich kleiner geworden, sein Durchmesser beträgt nicht viel mehr als die Hälfte des früheren (Fig. 23, 41, 42). Der Nucleolus liegt noch unverändert inmitten des Kerns, oft aber sehen wir ihn schon jetzt, ja noch zeitiger, derjenigen Seite der Kernwand anliegen, an welcher das Halsstück befestigt ist (Fig. 29, 30, 38). Zwischen ihm und der gegenüberliegenden chromatischen Verdickung spannt sich dabei eine miuder stark färbbare Brücke von Chromatinsubstanz aus, die, wie ich glaube, auf ein Hinüberfliessen der Substanz des Nucleolus nach der Verdickung hindeutet. Anfangs ist der Nucleolus noch gut zu erkennen (Fig. 38), später hebt er sich nicht mehr scharf von der Brücke ab (Fig. 45, 46, 32—34). Es schien mir, dass

er allmählich die Gestalt eines Ringes annimmt (Fig. 32—34) und in die Wandschicht der Brücke übergeht. Diese selbst wird mehr und mehr stiel förmig, wobei sie sich gleichzeitig verkürzt, und aus gewissen Formen des Kerns (Fig. 46) ist zu schliessen, dass ihr eine selbständige Contractilität inneohnt. Zuletzt vereinigt sich die Brücke nebst dem Nucleolus vollkommen mit der Verdickung, die sich inzwischen spießförmig verlängert hat, und alle zusammen bilden alsdann den Spermakopf (Fig. 31, 49). Dieser, der folglich sämtliche Chromosomensubstanz des Kerns in concentrirtester Form umfasst, ist in Fig. 35—37 in seiner definitiven Gestalt wiedergegeben; er hat eine Länge von 0,003, eine Dicke von 0,0014 mm. Das ursprüngliche Kernlumen ist bis auf einen im Kopfe befindlichen kegelförmigen Hohlraum zusammengeschrumpft, indem es sich gleichzeitig mit der Verkürzung der Brücke immer mehr verengerte. So ist das obere Ende des Halses bis unmittelbar an die Eingangspforte der Kopföhle gelangt, die es auf diese Weise verschliesst. Hier würden wir auch das Centrosoma zu suchen haben, wenn wir mit Moore annehmen, dass von ihm die Bildung des Centralfadens ausging (s. oben S. 11).

Korotneff ('87, S. 337) giebt an, dass der Nucleolus als geformter Bestandtheil im Innern des Kopfes erhalten bleibe, was ich nach meinen Beobachtungen nicht bestätigen kann. Dasselbe gilt von der Bemerkung Kraepelin's ('92, S. 14), dass die Chromatinkappe des Kopfes stets am distalen, vom Blastophor abgekehrten Ende der Spermatide, der Halstheil dagegen am proximalen Ende gebildet werde, dass also schliesslich eine Drehung des Kerns um 180° stattfindet. Eine ähnliche, von mir selbst herrührende Äusserung, wonach sich der Schwanz anscheinend „aus der nach innen gewandten Hälfte“ der Samenzelle bilden sollte ('90, S. 115 f.), beruht auf einer Verwechslung verschiedener Stadien (Fig. 177, a. a. O. Taf. XV, gehört dem Spermatozoonstadium an).

Ist die Ausgestaltung des Spermatozoons vollendet, so zieht sich dasselbe aus dem Plasma der Spermatide heraus und wird theils passiv durch die Strömung der Leibeshöhle, theils activ mittels der Bewegungen des Schwanzes in der Leibeshöhle umhergetrieben. Über sein Aussehen (Fig. 37) wäre nur noch zu sagen, dass die Lichtbrechung am stärksten im Kopfe, minder stark im Schwanz, bei weitem am schwächsten im Halstheil ist, was vielleicht mit den feinen Querfalten desselben zusammenhängt; Hals und Schwanz sind durch eine sehr deutliche Grenzlinie geschieden (Reinhard, Korotneff, Kraepelin). Das zurückbleibende Plasma der Spermatiden verschmilzt mit dem zugehörigen Spermaphor zu einem „Restkörper“, der, wie es scheint, nach und nach in der Leibeshöhle resorbirt wird. Dem gleichem Schicksal fällt schliesslich der grösste Theil der Spermatozoen anheim.

Über die Beziehungen der Spermatozoen zu den Eiern lasse ich weiter unten (S. 19 ff.) einen besonderen Abschnitt folgen.

## 2. Die Eier.

### Taf. II.

Die Eier findet man an der Oralseite der Cystide erwachsener Individuen unterhalb der Duplicaturbänder und oberhalb der jüngsten Tochterknospen (s. Braem, '90, Taf. III, Fig. 44 und 45, *ov*). Sie sind zu traubenförmigen Ovarien vereinigt (Taf. II, Fig. 54), welche mit schmaler Basis an der Leibeshöhle entspringen und frei in die Leibeshöhle hineinragen. Die Ovarien bringen die Traubenform um so stärker zum Ausdruck, je älter sie sind und je mehr Eier sie enthalten. In grossen Ovarien zählt man etwa ein Dutzend Eier, ohne damit die Maximalgrenze erreicht zu haben.

Die Eier entstehen aus Zellen des mesodermalen Epithels der Leibeshöhle (*m* der Figg.) und

stammen demzufolge von Zellen des äusseren Blattes der Knospen her, aus deren oberem Abschnitt, wie ich früher gezeigt habe ('88, S. 506 f.; '90, S. 29, VI), die Leibeswand ihren Ursprung nimmt. Die Eier sind also gleicher Abkunft wie die Spermatozoen, beide gehen auf das äussere Blatt einer Primärknospe zurück, und zwar auf den oral gelegenen Theil dieses Blattes. Erst im Lauf der weiteren Entwicklung werden die Zellen von hier an verschiedene Orte verlagert, auf den Funiculus, wo sie die Spermatozoen, und auf die Leibeswand, wo sie die Eier bilden.

Die Stelle, wo das Ovarium gebildet wird, unterscheidet sich zunächst nicht von anderen Regionen der Leibeswand, an denen das Mesoderm seinen embryonalen Charakter bewahrt hat. Erst wenn einige Zellen sich vergrössern und abrunden, wobei Kern und Kernkörperchen schärfer hervortreten, während gleichzeitig die benachbarten Epithelzellen diese rundlichen Zellen überziehen und nach Art eines Follikel epithels umschliessen, ist das Ovarium histologisch als solches gekennzeichnet.

Da die vom Darm resorbierten Nährstoffe zunächst in die Leibeshöhlenflüssigkeit übergeführt werden, welche ihrerseits die Rolle des Blutes spielt, so können die Organe des Bryozoenkörpers nur durch Vermittelung des Leibeshölenepithels ernährt werden. Diese Vermittelung übernimmt dasselbe auch in Gestalt des Follikels, und so wächst das Ei auf Kosten des Blutes, das durch die Follikelzellen ihm zuströmt.

Je mehr das Ei anschwillt, um so weiter ragt es über die Fläche des Epithels in das Innere des Körpers vor; und da an der Leibeswand noch andere Zellen zu Eizellen sich umwandeln, so schieben diese das ältere Ei vor sich her und weiter in die Leibeshöhle hinein. Dadurch wird die Traubenform des Ovariums bedingt, in welchem stets die ältesten Eier den unteren Zipfel der Traube einnehmen, während die jüngsten im Stiel der Traube, zunächst der Leibeswand, gelegen sind.

Die Reihenfolge, in der die Umbildung der Epithelzellen zu Eiern vor sich geht, ist eine fest bestimmte. Wie Fig. 54 und 55 zeigen, erfolgt der Nachschub der jüngeren Eizellen nur von einer Seite her, während an der anderen Seite die Epithelzellen sich nicht an der Eibildung beteiligen. In der Richtung, in der die Eibildung stattfindet, sieht man die Eier genau nach dem Alter geordnet, auf das älteste Ei folgen in regelmässiger Abstufung die jüngeren.

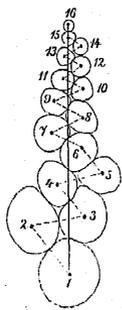


Fig. II. Schema der Eizellenfolge.

Das ist indessen nicht so zu verstehen, als ob das ganze Ovarium eine einzige Zellreihe bildete, in der man geradeswegs vom jüngsten bis zum ältesten Ei fortschreiten könnte. Die Eier liegen vielmehr im Querschnitt des Ovariums gewöhnlich zu mehreren neben und zwischen einander, so dass man vom jüngsten bis zum ältesten Ei eine vielfach gebrochene Zickzacklinie zu beschreiben hätte, wie solches in der beige gedruckten Figur schematisch angedeutet ist. Dieser Umstand rührt daher, dass die Eier auf einem Zellfelde entspringen, welches für mehrere Reihen von Keimzellen Raum bietet. Wollte man aber die Mittelpunkte aller Eier eines Ovariums auf die Ovarialaxe (Linie 1—16 der Textfigur) projectiren, so würden dieselben sich hier ihrem Alter nach aufreihen und man würde so den von allen Zufälligkeiten entkleideten Grundriss des Ovariums zur Anschauung bringen. Allerdings kann es vorkommen, dass einzelne gleichalterige Eier um den nämlichen Platz streiten, immer aber wird das Princip, wonach jedes jüngere Ei sich hinter das ältere setzt, gewahrt bleiben.

Sehen wir von der Existenz gleichalteriger Eier der Einfachheit wegen ab, so können wir uns jedes Ovarium zu einer Kette aufgelöst denken, in welcher die Eier vom ersten bis zum letzten perlschnurartig neben einander gereiht uns entgegen treten.

Wenn wir nun mit A das Primärindividuum bezeichnen, an dessen Oralseite das Ovarium entsprungen ist, mit B die Tochterknospen, die in centripetaler Folge, nach der Formel  $A \dots B^2 B^1 B$  (die Buchstaben B rückläufig zu lesen), aus diesem Primärindividuum hervorgingen; wenn somit  $B^2$  oder, allgemein ausgedrückt,  $B^n$  die jüngste der Tochterknospen darstellt, welche dem Individuum A zunächst und dicht unterhalb des Ovariums gelegen ist; so erfolgt der Nachschub an jungen Eiern stets in der Richtung von  $B^n$  nach A, daher denn das älteste Ei am nächsten an A, das jüngste am nächsten an

B liegt. Wir erhalten die Formel  $A \ o \ o^1 \ o^2 \ o^3 \ \dots \ o^n \ B^n$ , worin o die erste,  $o^n$  die letzte und jüngste Eizelle bezeichnet. Den Grund dieser Gesetzmässigkeit werden wir in einem späteren Kapitel (S. 25) einsehen lernen.

In Fig. 54 und 59 ist die Knospe  $B^n$  ihrer Lage nach angedeutet, in Fig. 59 wird sie durch  $B^1$  repräsentirt. Das Polypid A liegt ausserhalb des Bereichs der Figuren, auf der entgegengesetzten Seite des Ovariums.

Wir wenden uns nun zur Betrachtung der einzelnen Eizelle.

Auf den frühesten Stadien, bei einem Durchmesser von 0,009—0,01 mm (Fig. 63 u. 64), unterscheidet das Ei sich an Grösse noch kaum von den benachbarten Epithelzellen. Charakteristisch ist nur die rundliche Form und vor Allem der grosse, kugelförmige Kern mit dem ebenfalls grossen und runden Kernkörperchen; dies sind die ersten Merkmale, durch welche das Ei sich kennzeichnet. Der Kernsaft ist von Chromatinkörnchen durchsetzt, die sich besonders eng an die Membran anlehnen, ja diese selber zu bilden scheinen.

Eigenartige Verhältnisse zeigt Fig. 62, wo man ein Ei inmitten der Epithelzellen sieht. Auffällig ist nicht nur die längliche Form des Nucleolus, sondern namentlich der Umstand, dass die Kernmembran körnelig und von zahlreichen Poren durchsetzt ist. Der Kern ist in Folge dessen viel weniger scharf begrenzt, als es sonst Regel ist. Er übertrifft den Umfang der nächstliegenden Mesodermkerne um ein Bedeutendes, und da die Grösse der Zellen ungefähr gleich ist, so sehen wir den Plasmakörper des Eies auf eine schmale Zone der Peripherie beschränkt. Offenbar ist der Kern auf Kosten des Plasmas gewachsen; man hat den Eindruck, als wäre die Kernmembran einer gewöhnlichen Epithelzelle in einzelne Brocken aufgelöst worden, die nach aussen zu vordrängen und einem Theile des Plasmas in das Innere des Kerns Zutritt gestatteteten. In der That möchte ich annehmen, dass hier der Kern gerade im Begriff ist, sich dem Plasma gegenüber in dasjenige Volumverhältnis zu setzen, welches die Eizelle als solche charakterisirt. Es würde also ein vorübergehender Entwicklungszustand vorliegen, dem alsbald wieder die normale Verdichtung der Kernwand folgen würde. Man könnte dieses Stadium zwischen Fig. 63 und 64 einordnen, was auch den Dimensionen entsprechen würde.

Das Ei wächst nun heran und bewahrt in der Regel noch einige Zeit die bei Fig. 63 und 64 angegebenen Merkmale.

Keimfleck. Wenn das Ei einen Durchmesser von ungefähr 0,013 mm, der Kern einen solchen von 0,009 mm erreicht hat (Fig. 61,  $\alpha$ ), besitzt der Nucleolus häufig bereits einen hellen, stark lichtbrechenden Punkt, dessen Konturen sich überaus scharf abzeichnen. Derselbe bleibt auch in den älteren Zellen nachweisbar (Fig. 56, 65—68, 70, 75, 80<sup>a</sup>). Zuweilen finden sich zwei solche Punkte neben einander (Fig. 61  $\beta$ , 69, 72, 79), auf späteren Stadien zählte ich bis zu vier Punkten in einem Nucleolus (Fig. 73) und vermuthlich können sie sich noch mehr häufen; mitunter fehlen sie gänzlich (Fig. 74, 81). Sie sind allem Anschein nach Flüssigkeitsbläschen, welche im Nucleolus

auftreten und auf dem Höhepunkt ihrer Entwicklung an die Peripherie rücken, um da ihren Inhalt nach aussen zu entleeren. Für das Letztere spricht ausser dem zeitweiligen Fehlen des Bläschens der Umstand, dass dieses nicht selten am äussersten Rande des Nucleolus beobachtet wird (Fig. 69), wobei es die Substanz des Nucleolus etwas hervorwölbt. (V I)

In Fig. 61 hat der Nucleolus des älteren Eies noch die Gestalt einer Kugel, und das kann bis zu diesem Stadium als Regel gelten. Aber schon vorher zeigt sich mitunter eine Veränderung. Bereits in dem sehr frühen Stadium Fig. 62 hatten wir eine solche zu constatiren. Was damals Ausnahme war, wird nun häufiger. Der Nucleolus beginnt sich hühnereiförmig zu verlängern (Fig. 56, 66—70), womit eine Differenzirung seiner Substanz Hand in Hand geht. Das spitze Ende des Ovals erscheint blasser als der übrige Theil, der seine frühere Färbbarkeit beibehält. Das helle Bläschen liegt gewöhnlich in dem blasseren Theil (z. B. Fig. 56, 65, 68, 69), kann aber auch in dem dunkleren auftreten (Fig. 78), oder in beiden vorhanden sein (Fig. 72, 76, 79), oder überhaupt fehlen (Fig. 71, 74, 81).

Zuweilen ist der Gegensatz der beiden Nucleolus-Hälften lediglich in der verschiedenen Färbbarkeit derselben ausgesprochen (Fig. 56b, 68, 69). In anderen Fällen wird er durch eine Einschnürung bezeichnet, die den Nucleolus in einen grösseren, dunkeln und einen kleineren, hellen Abschnitt zerlegt (Fig. 56a, 65, 75, 79). Dass hinsichtlich der Färbbarkeit auch das umgekehrte Verhältnis vorkommt, lehrt in auffälliger Weise Fig. 76, wo der hellere Theil bei weitem der grössere ist. Die Einschnürung kann nun zu einer völligen Abschnürung führen, so dass der Nucleolus doppelt erscheint und von zwei neben einander liegenden Kugeln gebildet wird (Fig. 71, 77) oder bei gegenseitiger Entfernung der Theilstücke in zwei räumlich getrennte Nucleoli zerfällt (Fig. 73).

Die häufigste Form des Nucleolus ist die in Fig. 56a, 65, 75 u. ö. dargestellte, wo die beiden Theile durch eine Einschnürung geschieden sind, und wo der dunklere Theil zugleich der grössere ist. Selten ist der Nucleolus dreitheilig wie in Fig. 78, wo das mittelste Stück dunkler ist als die beiden seitlichen.

Man erkennt, dass die verschiedenen Formzustände des Keimflecks nicht unvermittelt dastehen, sondern sich leicht aus einander ableiten lassen. Das Stadium, wo in dem eiförmig verlängerten Keimfleck zwei verschieden färbbare Abschnitte auftreten, erscheint als der Beginn einer fortschreitenden Differenzirung, die mit der völligen Zweitheilung ihren Gipfel erreicht. Indessen ist es nicht möglich, diese Veränderungen als charakteristisch für bestimmte Stufen der Eibildung hinzustellen, weil häufig gerade dem älteren Ei die primitivere Form des Nucleolus eigen ist. So kann z. B. bei sehr jungen Eiern (Fig. 65, 71) ein typisch zweigetheilter Nucleolus vorkommen, während bei solchen, die ihre definitive Grösse erlangt haben, der Nucleolus manchmal fast homogen erscheint. Dies lässt vermuthen, dass der Keimfleck im Stande ist, unabhängig vom Wachsthum des Eies seine Gestalt zu verändern, und dass die Zweitheiligkeit auf der Bildung eines pseudopodienartigen Fortsatzes beruht, der sich bald mehr bald weniger deutlich vom Hauptkörper abgliedert und auch hinsichtlich seiner Substanz bald mehr bald weniger von demselben verschieden ist. Schliesslich würde die Pseudopodienbildung zur völligen Klüftung des Nucleolus führen können. (V II)

Die Plumatellen gehören mit zu den ersten Thieren, bei denen das Vorkommen eines zweitheiligen Keimflecks behauptet worden ist. Im Jahre 1839 schreibt Siebold ('39, S. 7 f.), er habe „in den Eiern von *Plumatella campanulata* Lam. [= *Pl. repens*], als sie sich noch innerhalb der Röhren am unteren Ende des Leibes der einzelnen Polypen befanden, ein deutliches Keimbläschen mit gedoppeltem Keimflecke erkannt“. Danach wäre Siebold der erste gewesen, der Eier von Süswasserbryozoen gesehen hat; doch hat er es leider unterlassen, seine Angabe bildlich zu illustriren,

und da er weder über den Ort der Entstehung noch über das fernere Schicksal der Eier richtige Vorstellungen hat (vgl. '48, S. 46 ff.), so bleibt der Werth seiner Behauptung fraglich. Vierzig Jahre später hat Reinhard ('82, S. 88) das Ei von *Plumatella fungosa* einem sorgfältigen Studium unterzogen. Er beschreibt und zeichnet den Keimfleck in seinen verschiedenen Zuständen von der rundlichen bis zur zweitheiligen und selbst dreilappigen Form, hat Eier mit zwei getrennten Nucleolen, von denen der eine wiederum zweitheilig sein kann, beobachtet und hat auch das helle Bläschen gesehen. Einen typisch eingeschnürten Nucleolus hat neuerdings Davenport ('91, Taf. XI, Fig. 93) dargestellt. Kraepelin ('92, S. 19) hat bei „erst halb erwachsenen Eiern . . . mehrfach eine Zweitheilung des Keimbläschens [!] resp. des Keimflecks beobachtet, ohne dass er zu sagen vermag, ob dieser Vorgang auf die Ausstossung von Richtungskörperchen [!] zurückzuführen ist.“ — Die verschiedene Färbbarkeit der beiden Theile erwähnt keiner dieser Autoren. (Über ähnliche Formen des Keimflecks bei anderen Thieren s. V III.)

Hinsichtlich der Lage des Keimflecks ist zu bemerken, dass man denselben ziemlich oft am äussersten Rande des Kerns trifft (Fig. 74, 81), der Kernhaut mitunter so eng anliegend, dass es den Anschein hat, als ob er darauf entlang kröche.

Im Übrigen zeigt der Kern während des Wachsthums der Eizelle keine nennenswerthen Veränderungen. Er besitzt eine stark färbbare Grenzmembran und ein feinkörniges Chromatingerüst, in dem hin und wieder auch gröbere Elemente auftreten.

Um so merkwürdiger sind die Vorgänge, die sich im protoplasmatischen Theile des Eies abspielen.

Schon auf frühen Stadien sieht man rings um den Kern einen lichten Hof (Fig. 68—71, 77, 56), der anfangs schmal ist und später breiter wird. Er ist nach aussen zunächst nicht scharf begrenzt, sondern geht in das dunklere Protoplasma allmählich über, so dass der Eindruck entsteht, als ob dieses in der Nähe des Kerns verflüssigt würde. Dann aber tritt ungefähr in der Mitte des Plasmamantels eine concentrische Grenzlinie auf, welche die hellere Zone sehr scharf von der dunkleren Rindenschicht scheidet (Fig. 77—80, 54).

Diese beiden Plasmaschichten sind bei allen reifen Eiern vorhanden. Erst im Stadium der Überreife wird ihre Grenze verwischt, was den Beginn des Verfalls im Ei anzeigt (Fig. 73).

Vor oder nach der deutlichen Trennung der beiden Schichten treten im Plasma rundliche, aus homogener Substanz bestehende Klümpchen auf, die anfangs klein und blass (Fig. 70, 78, 79), später grösser und dunkler erscheinen (Fig. 73—76, 80, 81). Sie sind sehr zahlreich und verschieden an Form und Grösse. Auch bei alten Eiern finden sich neben den grössten Körnern, die etwa das Volumen des halben Nucleolus erreichen, kleinere bis herab zu solchen, die sich kaum von den Granulationen des gewöhnlichen Protoplasmas unterscheiden. Die kleineren Körnchen sind nahezu kugelförmig, die grösseren erfahren eine Abplattung zur Linsenform, meist so, dass die Abplattungsebene tangential zur Eiperipherie gelegen ist. Ihr Lichtbrechungsvermögen ist dem des Nucleolus ungefähr gleich, an Färbbarkeit stimmen sie meist mit dem helleren Theile des letzteren überein. Niemals finden sich bläschenförmige helle Punkte in ihnen. Um sie herum tritt das Plasma der Rindenschicht etwas zurück, und es entsteht dadurch ein schmaler, lichter Hof, der den Eindruck erweckt, als ob jedes Körnchen der grosse Nucleolus eines sehr kleinen, membranlosen Kerns wäre. Ich muss es dahingestellt lassen, ob der Hof einer Flüssigkeitsschicht entspricht, welche die Körnchen umgiebt, oder ob er durch Zusammenziehung des Protoplasmas erst bei der Conservirung gebildet wird.

Schon Allman ('56, S. 33 u. Taf. XI, Fig. 27) hat das Ei mit den beiden Zonen, deren

äussere er als „Dottermembran“ deutet, ziemlich gut dargestellt. Auch die Körnchen scheint er gesehen, aber für die Kerne von Furchungskugeln gehalten zu haben (56, Taf. XI, Fig. 28). Reinhard (80, S. 209) spricht von „eiförmigen Klümpchen“, die „sich aus dem Protoplasma im peripherischen Theile des Eies bilden.“ In seiner ausführlichen Arbeit (82, S. 88 f.) bestätigt er diese Angabe, die er durch gelungene Zeichnungen illustriert. Ferner hat er bei älteren Eiern die Zonenbildung beobachtet; in der äusseren Zone liegen die Körnchen, die innere erscheint als ein den Kern umgebender heller Raum, der schliesslich durch den anwachsenden Kern verdrängt werden soll. Ich selbst habe dieser Dinge in meinen „Untersuchungen“ (90, S. 114 f.) gedacht, wo ich die Frage nach dem Ursprung der Körnchen offen liess, es aber für möglich hielt, dass sie Abkömmlinge des legitimen Kerns sein könnten; in ähnlichem Sinne hat sich später Kraepelin (92, S. 19) geäussert. Jetzt, nachdem ich die Bildung der Körnchen genauer verfolgt habe, scheint mir diese Möglichkeit ausgeschlossen; gerade die frühesten Zustände bieten dafür nicht den geringsten Anhalt. Unzweifelhaft nehmen die Körnchen im Plasma der Rindenschicht ihren Ursprung, wo sie als blasse Kügelchen auftauchen und allgemach anwachsen. Sie scheinen aus der Substanz des Plasmas zusammenzufließen, und die von vorn herein scharf umrandeten Tröpfchen scheinen dann fest zu werden, wobei sie zugleich eine stärkere Färbbarkeit gewinnen. Immerhin bleibt es möglich, dass sie dem Nucleolus stofflich verwandt sind. (V IV, a)

Über ihr Verhalten während der Embryonalentwicklung wird weiter unten zu sprechen sein. Hier sei nur erwähnt, dass die körnerführende Rindenschicht von der Furchung ausgeschlossen bleibt, dass also nur der Kern mit der anliegenden Plasmaschicht der eigentlich embryobildende Theil des Eies ist. Der letztere ist demnach als Ei im engeren Sinne zu betrachten, als secundäres Ei im Gegensatz zum primären, welches beide Plasmaschichten umfasst.

Obwohl die Körnchen zuerst in der äusseren Zone auftreten und auch im erwachsenen Ei diesen Platz zu behaupten pflegen, so finden sie sich doch auf den vorgertickten Stufen der Eibildung häufig in der inneren Plasmaschicht (Fig. 74—76). Ausserdem giebt es Fälle, wo sie an der einen Seite des Eies noch peripher liegen, während sie nach der anderen zu immer weiter nach innen rücken, bis sie schliesslich am entgegengesetzten Pole unmittelbar an den Kern grenzen, so dass der Eindruck entsteht, als ob sich die ganze körnerführende Schicht einseitig zusammengezogen habe. Eine solche Contraction würde auch Bilder wie Fig. 81 verständlich machen, wo die Körnchenzone zwar schon rings von der Peripherie abgertickt, aber erst an einem Punkte in die Nähe des Kerns gelangt ist. Im weiteren Verlaufe würde sich dann etwa das Stadium Fig. 75 ergeben. Ohne über die Ursachen und die Folgen dieser Verlagerung etwas Sicheres sagen zu können, glaube ich dieselbe doch als eine Alterserscheinung auffassen zu müssen, da ich die Furchung immer nur an Eiern mit äusserer Körnchenzone vollzogen fand. Auch das Stadium Fig. 73, welches unzweifelhaft ein degeneratives Verhalten zur Schau trägt, lässt das Eindringen der Körnchen aus der äusseren in die innere Zone erkennen.

Ausser der Karminfärbung habe ich auch bei den Eiern die Färbung mit dem Auerbach'schen Gemisch (s. oben S. 7) versucht, jedoch ohne besonderen Vortheil. Das Kerngerüst und der Nucleolus färben sich roth-violett, die Körnchen vorwiegend roth, aber im Alter gleichfalls mit einem Anflug von Violett.

Als Mikropyle deutete ich eine feine, die Rindenschicht durchsetzende Öffnung, welche bis an die innere Protoplasmaschicht, also das Ei im engeren Sinne, heranreicht. Ich habe sie nur im Längsschnitt erkennen können, in der Weise, wie es in Fig. 75 und 76 bei *mi* dargestellt ist.

Die reifen Eier von Plumatella haben einen Durchmesser von ca. 0,04 mm, der Kern einen solchen von ca. 0,02 mm.

## B. Die Embryonalentwicklung.

Die Eier der Plumatellen, wie der Phylactolämen überhaupt, furchen sich nicht nur im Innern des Mutterleibes, sondern unter dem Schutze eigens für diesen Zweck bestimmter Organe. Da letztere wenig durchsichtig und die Eier klein sind, so ist es unmöglich, die Entwicklung am lebenden Thier zu verfolgen. Man muss also darauf verzichten, die Entwicklungsvorgänge selbst zu beobachten, man kann sie nur indirect durch Vergleichung von mehr oder weniger differenten Einzelstadien erschliessen. Dadurch ist der Einbildungskraft, welche die Lücken von Stadium zu Stadium ergänzen muss, ein weiterer Spielraum gegeben, als dem Naturforscher lieb sein kann.

Dazu kommt, dass wegen der festen Verbindung des Eies und seiner schützenden Hüllen eine Trennung beider auch im Wege der Nadelpräparation nicht angänglich ist. Man ist vielmehr auf die Herstellung von Schnittserien angewiesen, und so ist selbst die Erkenntnis des Einzelstadiums an die Combination von zahlreichen Durchschnittsbildern gebunden.

Bei der Auswahl der zu schneidenden Stücke ist man ferner in hohem Grade von der Gunst des Zufalls abhängig, da wegen der Undurchsichtigkeit des Uterus und der Kleinheit der Eier gerade die ersten und wichtigsten Entwicklungszustände nur ungefähr zu beurtheilen sind. Ich verfuhr dabei in der Weise, dass ich mit dem Rasirmesser dünne Scheiben aus dem Stocke herauschnitt, und zwar senkrecht zum Podium desselben, parallel den dicht gedrängt aufstrebenden Individuen. Diese Scheiben wurden alsdann gefärbt und in Nelken- oder Cedernholzöl auf die gewünschten Embryonalstadien durchsucht. Unter der Lupe wurden die letzteren mit der Nadel herauspräparirt und dann nochmals mit stärkeren Systemen geprüft. Schien das Stadium geeignet, so wurde es stets aus Cedernholzöl in Paraffin übergeführt und später geschnitten.

Eine Orientirung der ersten Furchungsstadien ist nur auf Grund der Formen des Uterusschlauches möglich. Da aber die Lage des Eies im Uterus eine sehr verschiedene ist und erst durch die Schnitte selbst festgestellt werden kann, so hat der Beobachter wenig Hoffnung, dass gegebenen Falls die gewünschte Schnittrichtung zu Stande kommt.

Alles dieses erschwert natürlich die Untersuchung ungemein, und je mehr Eigenthümliches gerade die ersten Furchungsvorgänge am Plumatella-Ei darbieten, um so weniger wird man sich wundern, wenn in den folgenden Angaben noch manches Fragwürdige unbeantwortet geblieben ist.

### 1. Die Befruchtung.

Wenn die reifen Spermatozoen vom Funiculus abschwärmen, werden sie von dem Strom der die Leibeshöhle erfüllenden Flüssigkeit erfasst und unfehlbar auch mit den Eiern in unmittelbare Berührung gebracht. Auf diese Weise ist jedem Ei die Gelegenheit zur Befruchtung geboten.

Da eine Übertragung des Samens von einer Kolonie auf die andere ausgeschlossen erscheint, so ist eine Kreuzbefruchtung in diesem Sinne unmöglich. Selbst wenn die von Cori beschriebene Excretionsöffnung\*) wirklich vorhanden und für den Austritt der Spermatozoen geeignet wäre, wenn die letzteren ferner ohne Schaden eine Zeit lang im Wasser zu leben vermöchten (was nicht der Fall ist), so würde doch immer eine Öffnung fehlen, durch die sie in eine andere Kolonie eintreten könnten. Die Befruchtung wird also stets eine Selbstbefruchtung in Bezug auf die Kolonie als Ganzes sein. Eine Kreuzbefruchtung könnte man nur in Bezug auf die einzelnen Individuen der Kolonie zugeben, insofern die Spermatozoen aus dem einen Cystid leicht in das andere gelangen und dort die Befruchtung ausführen können. Immerhin wird das befruchtungsfähige Ei nach Massgabe der räumlichen Verhältnisse mehr Aussicht haben, von den Spermatozoen des benachbarten als von denen eines entfernt gelegenen Hodens befruchtet zu werden, falls nicht etwa ein höherer Grad von Wahlverwandtschaft gerade die Vereinigung von Geschlechtsproducten verschiedener Abkunft unterstützt.

Der Behauptung von Cori ('91, S. 14), „dass die Bildung des Samens früher als die der Eier erfolgt,“ kann ich nicht beipflichten. Trüfe sie für den Stock als Ganzes zu, so würde das nur die Sterilität desselben begünstigen. Aber auch bei der einzelnen Knospe fällt die männliche Reife mit der weiblichen zusammen; neben dem reifen, unbefruchteten oder selbst kürzlich befruchteten Ovarium habe ich den zugehörigen Hoden immer in functionsfähigem Zustande gefunden.

Die Befruchtung selbst habe ich nicht beobachtet, auch habe ich weder Richtungsspindeln noch Richtungskörper mit Sicherheit constatiren können. Allerdings war es zuweilen möglich, gewisse im Umkreise des gefurchten Eies auftretende Körper als Richtungszellen zu deuten, aber ich vermag dieser Deutung nicht einmal den Werth einer Wahrscheinlichkeit beizulegen. Dagegen glaube ich mit Bestimmtheit, dass an den im Ovarium befindlichen Eiern eine Befruchtung überhaupt nicht vollzogen wird; Spuren derselben hätten mir sonst nicht entgehen können. Unter keinen Umständen

\*) Anlässlich der neuesten Publicationen über diesen Punkt will ich bemerken, dass ich meine früheren Angaben über den anatomischen Bau des vermeintlichen „Nephridiums“ ('90, S. 51 ff.) vollkommen aufrecht halte. Ich habe die betreffenden Schnittserien, die ganz ohne Tadel sind, wiederum durchgesehen und bin dadurch in meiner alten Auffassung nur bestärkt worden. Auch die Existenz einer äusseren Öffnung bleibt mir nach wie vor fraglich.

Was den letzteren Punkt betrifft, so weise ich nochmals darauf hin, dass die Bestätigung, welche Verworn ('87), der sogenannte „Entdecker“ der Öffnung, durch Cori ('91, '93) erfahren hat, keine Bestätigung ist, da Cori die Öffnung bei demselben Object (*Cristatella*) an einer ganz anderen Stelle gesehen haben will. Hat Cori die Öffnung gesehen, so ist er und nicht Verworn der Entdecker derselben. Indessen hat Cori in keinem von seinen Schnitten die Öffnung zu zeigen vermocht, einen einzigen ausgenommen ('91, Fig. 3 = '93, Fig. 14; die halb schematische Figur '91, Fig. 1 ~ '93, Fig. 12 kommt hier nicht in Betracht), bei dem ich mich nicht des Verdachtes erwehren kann, dass gerade an der entscheidenden Stelle eine Verletzung des Präparates stattgefunden hat; denn wäre die Öffnung wirklich eine so klaffende, so könnte sie, selbst bei starker Verengerung, in keinem gut gelungenen Medianschnitte verborgen bleiben.

In letzter Zeit hat sich auch Oka ('95, '95a), der die Hohlräume der Lophophorregion sonst ebenso auffasst wie ich, hinsichtlich der Öffnung zu Cori's Ansicht bekannt. Auch er bringt jedoch keine entscheidenden Bilder; wirklich sehen thut man bei ihm die Öffnung nur in schematischen und halb schematischen Zeichnungen, denen keine Beweiskraft zukommt. Oka's Untersuchungen sind an *Pectinatella* gemacht worden, die eine Mittelstellung zwischen *Cristatella* und *Plumatella* einnimmt. Daraufhin habe ich nochmals Präparate von *Plumatella fungosa* angefertigt, aber nicht mehr an denselben erkennen können als früher.

Schwerer wiegt für mich die Angabe Cori's ('93, S. 636), dass er die Entleerung des Organs am lebenden Thiere beobachtet habe. Dies wäre schlagend, wenn man nicht gerade in solchen Fällen, sofern sie vereinzelt bleiben, mit der Möglichkeit einer Täuschung zu rechnen hätte.

vermag sich das Ei im Ovarium zum Embryo zu entwickeln: nur im Uterus, dem sogenannten Oöcium, geht seine Entwicklung von statten; hier dürfte auch der Ort sein, wo es normalerweise befruchtet wird. Ob die Ovarialeier, welche Kraepelin, '92, Fig. 58—61, abgebildet und als „Furchungsstadien“ gedeutet hat, correct wiedergegeben sind, mag dahingestellt bleiben; Furchungsstadien sind es gewiss nicht.

Die Vermuthung, dass erst beim Übergange des Eies in das Oöcium die Befruchtung zu Stande kommt, wird dadurch bestärkt, dass man im Ovarium sehr häufig die Spuren einer versuchten aber nicht vollzogenen Befruchtung entdecken kann.

An der Peripherie der Eier finden sich oft eigenthümliche Körper, welche einzeln oder in Mehrzahl dem Ei dicht anliegen (Taf. II, Fig. 54, *sp*) und von Karmin stark gefärbt werden. Sie bestehen aus zwei deutlich geschiedenen Theilen. Der weitaus grössere (Fig. 74, *b*) ist rundlich und mehr oder weniger abgeplattet, etwa 0,003 mm hoch und 0,005 oder 6 mm breit; übrigen wechselt die Form bedeutend; zuweilen ist dieser Theil kappenartig gewölbt, zuweilen mit einer mittleren Vertiefung versehen, zuweilen erscheint er rosettenförmig. Er ist dem Ei mittels eines scheibenförmigen, dünnen Basalstückes (Fig. 74, *b*) wie mit einer Kittmasse angeheftet, und dazwischen erkennt man einen kleinen, stark lichtbrechenden Punkt, genau im Centrum der Trennungsfäche gelegen (Fig. 74; Fig. 82, *k*).

So ungefähr ist der Körper auch von Kraepelin ('92, S. 20) beschrieben worden. Kraepelin sieht darin das Umwandlungsproduct eines Samenfadens während oder nach der Befruchtung, ohne jedoch seine Auffassung zu begründen oder auf die Deutung der einzelnen Theile sich einzulassen\*). Indessen wäre schon aus den Angaben seiner Vorgänger zu entnehmen gewesen, dass es sich hier in der That um ein Spermatozoon handelt, und zwar um ein solches, das die Befruchtung nicht ausgeführt hat.

Reinhard, in seiner russischen Arbeit ('82, S. 87 f.), theilt mit, dass er öfters die Samenfäden am Ovarium sich anheften gesehen habe und dass dieselben dabei ihre Gestalt sehr stark veränderten. Seine Abbildungen ('82, Taf. VI, Fig. 8) machen es wahrscheinlich, dass wir in den oben beschriebenen Körpern solche veränderten Samenzellen vor uns haben, zumal er hinzufügt, dass er den Übergang derselben in das Innere des Eies nie habe beobachten können.

Einen Schritt weiter führen uns die Angaben Korotneff's ('87, S. 338 f.). Korotneff sah, wie Kopf und Hals des Samenkörpers den Follikel durchdrangen und sich an der Aussenfläche des Eies anlegten, wobei der Hals „ein klumpenartiges Aussehen“ gewann, während der Schwanz abgeworfen wurde. Die Figur, welche zur Illustration dieses Verhältnisses dient, ist auf unserer Tafel I, Fig. 50, reproducirt worden. Sie legt den Schluss nahe, dass das Hauptstück der an der Eiperipherie auftretenden Körper den Hals des Spermatozoons, der darunter befindliche Punkt den Kopf repräsentirt. Den letzteren hat Korotneff ebenso wenig wie Reinhard in das Ei übergehen gesehen, ein Umstand, der ihn zu der Vermuthung veranlasst, dass lediglich der Nucleolus, den er sich im Innern des Kopfes gesondert vorstellt, in das Ei Aufnahme finden möge.

Die Zweifel, denen unsere Deutung vielleicht noch begegnen könnte, werden vollends beseitigt durch die Wirkung, welche das Auerbach'sche Gemisch (s. oben S. 7) auf die fraglichen Körper

\*) In einer während des Druckes erschienenen Mittheilung ('96) hat er diese Ansicht sogar widerrufen. Er ist zu der Überzeugung gekommen, dass die fraglichen Körper Phagocyten sind, welche in die Ovarialeier einwandern [Verwechslung mit den Körnchen der äusseren Zone] und dieselben verzehren.

ausübt. Wie Fig. 51, Taf. I, zeigt, färbt sich der in der Mitte gelegene Punkt mit reinem Blau, alles Übrige dagegen wird roth. Dieser Contrast lässt in dem Punkte zugleich die typische Form des Spermakopfes, die übrigens auch in Karminpräparaten erkennbar bleibt, auf das deutlichste hervortreten. Es ist demnach sicher, dass jene Körper nichts Anderes sind als die wohl erhaltenen Köpfe und stark contrahirten Häuse von Spermatozoen, die keine Befruchtung ausgeführt haben; denn dass der Kopf als Ganzes das befruchtende Element darstellt, wird sowohl durch Beobachtungen an anderen Thieren, als auch dadurch bewiesen, dass er durchweg und nicht etwa nur theilweise aus reiner Chromosomensubstanz besteht.

Was das dem Ei anliegende scheibenförmige Basalstück (Fig. 51, 74, b) betrifft, so halte ich dieses für ein Product des Eies selbst, eine Ausscheidung, vermöge deren das Ei sich gegen das vorzeitige Eindringen des Spermakopfes zu schützen suchte.

Trotz alledem bleibt noch die Annahme möglich, dass die in Form jener Körper gleichsam conservirten Spermatozoen später, d. h. beim Uebertritt des Eies in das Oöcium, die Befruchtung vermitteln könnten; Bestimmtes jedoch vermag ich darüber nicht anzugeben.

Die Überführung des Eies in den Uterus geschieht, wie ich im folgenden Abschnitt des näheren zeigen werde, in der Art, dass das im Ovarium befindliche Ei mit dem in die Leibeshöhle vorspringenden Ende des knospenförmigen Uterus in Berührung tritt, mit ihm verwächst und nach und nach vom Uterus gänzlich umschlossen wird. Da dieser Vorgang ohne Zweifel nur kurze Zeit in Anspruch nimmt, so ist wenig Aussicht vorhanden, das Ei während der Anheftung zu überraschen und die alsdann stattfindende Befruchtung zu beobachten.

## 2. Das Oöcium.

Das Ei durchläuft seine Entwicklung zum Embryo in einer sackartigen Umhüllung, welche in der Nähe des Ovariums der Leibeshöhle ansitzt und als Uterus oder Oöcium bezeichnet wird.

Metschnikoff ('71) hat diese Bildung auf eine „eigenthümliche Knospe“ zurückgeführt, die „in Form einer gewöhnlichen Bryozoenknospe“ entstehen und das mit ihr sich verbindende Ei allmählich umwachsen soll. Dem gegenüber haben Reinhard ('80, S. 210) und Kraepelin ('86, S. 134) das Oöcium für eine blosse Wucherung des Follikels erklärt, während Korotneff 1889 in einer russisch geschriebenen Arbeit die Ansicht Metschnikoff's in der Hauptsache bestätigte. Gleichzeitig gab Korotneff im Text eine gute Skizze des jugendlichen Oöciums sowie des dazu gehörigen Ovariums und der nächst benachbarten Polypidknospe, die erste bildliche Darstellung dieser Art. Ich selbst habe im folgenden Jahre, ohne die Mittheilung Korotneff's zu kennen, eine ähnliche Zeichnung in die Erklärung zu Taf. XV meiner „Untersuchungen“ eingefügt und das Oöcium als eine in der Nähe des Ovariums entspringende, lediglich zur Umhüllung des Embryo dienende Knospenanlage gedeutet, die sich von einer gewöhnlichen Polypidknospe durch ganz bestimmte Merkmale unterscheidet. Auch Kraepelin ('92, S. 21 f.) hat seine frühere Auffassung neuerdings geändert und meiner Deutung sich angeschlossen.

Das Oöcium nimmt seine Entstehung immer in unmittelbarer Nachbarschaft des Ovariums, und zwar etwas oberhalb desselben, zwischen dem Ovarium und dem übergeordneten Polypide. In Fig. 59 (Taf. II), welche zur Veranschaulichung dieses Stellungsverhältnisses dienen mag, ist das Primärpolypid nicht gezeichnet, es liegt ungefähr da, wo der Buchstabe *A* steht, rechts in der Figur. Auch das aus ihm oder vielmehr aus seiner ursprünglichen Anlage hervorgegangene Tochterpolypid *B* ist schon weit entwickelt, so dass in der Figur nur die Mündungszone desselben Platz finden konnte.

Es hat seinerseits wieder die Doppelknospe *CD* erzeugt, während die noch auf jugendlichem Stadium befindliche Knospe *B'* als zweite Tochterknospe zu *A* gehört, also mit *B* verwistert ist. In unserem Falle ist mit *B'* die Zahl der aus *A* hervorgehenden Tochterknospen erschöpft, was weiter noch an embryonalem Material von der Knospenanlage *A* übrig ist, kommt der Eibildung zu Gute. Wir sehen, dass sich an der Analseite von *B'* das Ovarium (*Ov*) entwickelt hat, und oberhalb desselben liegt ein Gebilde, das man beim ersten Anblick für eine dritte Tochterknospe von *A* halten könnte und das auch wirklich die Stelle einer solchen vertritt. Dies ist das Oöcium (*Oö*), die Uterus-Anlage, welche eines der Ovarial-Eier aufzunehmen und bis zum Abschluss der Embryonalentwicklung zu beherbergen bestimmt ist.

Wir würden also für die aus der Knospenanlage *A* hervorgegangenen Knospen *B* mit Einschluss des Ovariums und des Oöciums folgende Formel anzusetzen haben:

$$A \overbrace{Oö \quad Ov \quad B' \quad B}$$

Unter den Tochtergebilden der Knospe *A* ist *B* das älteste, *Oö* das jüngste. Um der Altersfolge gerecht zu werden, würde man demnach *A B B' Ov Oö* zu lesen haben.

Da die Zahl der Tochterknospen eine sehr verschiedene und eine viel grössere sein kann, als in unserem specielleren Falle, so würde die Formel behufs allgemeiner Geltung so zu fassen sein:

$$A \overbrace{Oö \quad Ov \quad B^1 \quad . . . \quad B^2 \quad B^1 \quad B}$$

wobei man ebenfalls wieder, um das Altersverhältnis auszudrücken, von *B* bis *Oö* rückwärts zu lesen hätte. Die Knospen *B* können sich ihrerseits im Sinne der Hauptformel, d. h. wie *A*, fortpflanzen.

Das Oöcium schaltet sich also gewissermassen in die Reihe der Tochterknospen als die jüngste und letzte derselben ein: Nach Ort und Zeit seiner Entstehung könnte es für eine Knospe gelten. Und selbst seine Form und Bildung scheint diese Auffassung zu rechtfertigen.

Wie Fig. 59 zeigt, ist das Oöcium ein zweischichtiger, von beiden Blättern der Leibeshöhle gebildeter Sack, welcher der bei *B'* sichtbaren Anlage einer normalen Knospe nicht unähnlich erscheint. Was jedoch eine auffällige Verschiedenheit zwischen ihnen bedingt, das ist der Zustand des äusseren Knospenblattes, des Mesoderms. Dieses besteht beim Oöcium aus einem plasmaarmen Plattenepithel, welches durchaus den Charakter des gewöhnlichen Leibeshöhlenepithels bewahrt hat, wie man es überall in den älteren Theilen der Cystide beobachtet. Bei der Knospe dagegen besteht es aus hohen, kubischen bis cylindrischen Zellen, die reich an Plasma, stark färbbar und augenscheinlich noch jugendfrisch sind. Dadurch sind die beiden Gebilde so bestimmt charakterisirt, dass man auch ohne Kenntniss der übrigen Umstände die Bedeutung eines jeden richtig abzuschätzen vermag.

In Fig. 57 ist ein Schnitt durch eine sehr jugendliche Oöcium-Anlage wiedergegeben. Die Ectodermzellen (*ec*) der Leibeshöhle haben sich stark verlängert und das mesodermale Epithel (*m*) beulenartig hervorgewölbt. Das letztere ist ganz unverändert geblieben, während es bei der gewöhnlichen Knospe gerade auf diesem Stadium eine bedeutende Dicke zeigt. Auch das Ectoderm hat nicht die embryonale Beschaffenheit, welche für die Zellen des inneren Knospenblattes charakteristisch ist. Es ist weniger färbbar als diese, sein Plasma erscheint sogar etwas heller als bei dem benachbarten Ectoderm der Leibeshöhle. Die Verlängerung der Zellen ist sichtlich auf Kosten ihrer Dicke erfolgt, und alles das ruft den Eindruck hervor, dass wir es mit einem schon stark gealterten Gewebe zu thun haben. Bemerkenswerth ist auch, dass die Fasern der Tunica muscularis (*tm*) stellenweise

tief in den Ectodermpropf einschneiden, was namentlich an der dem Ovarium abgekehrten Seite der Fall ist (in Fig. 57 rechts) und was bei der gewöhnlichen Knospe nie vorkommt.

Fig. 58 zeigt im Wesentlichen dieselben Verhältnisse. Die Ectodermzellen haben sich noch mehr verlängert, die Kerne liegen ganz in der Nähe des mesodermalen Überzuges. Am entgegengesetzten Ende ist eine kleine Einbuchtung sichtbar, die erste Andeutung des Einstülpungslumens.

In Fig. 59 bei *Oö* und in Fig. 60 ragt dieses Lumen bereits tief in die Oöciumanlage hinein. Bei der Knospenanlage mündet es niemals mit einer so breiten Öffnung nach aussen.

In der stärker vergrösserten Fig. 84, Taf. III, ist der ganze ectodermale Zellpropf, der die Oöciumanlage begründete, in Gestalt einer kugeligen Beule in das Innere der Leibeshöhle gerückt. Der Hals des Oöciums ist tief eingeschnürt und von Muskelfasern (*fm*) umgeben.

In Fig. 83, von der ich bereits in der Erklärung zu Taf. XV meiner „Untersuchungen“ (‘90) eine Skizze gegeben habe, ist das Lumen des Oöciums nach aussen zu abgeschlossen, aber man erkennt noch die ehemalige Verbindung. Später wird dieselbe durch Verwachsung der hier gelegenen Zellen völlig verwischt.

Fig. 83 ist das letzte Stadium, in dem ich das Oöcium für sich allein, d. h. ohne ein in ihm sich entwickelndes Ei, beobachtet habe. Niemals ist es im Stande, sich aus eigenem Vermögen weiterzubilden, seine Weiterbildung ist immer bedingt durch die Verbindung mit einem Ei. Das Oöcium ist daher keineswegs, wie Metschnikoff glaubte, eine „gewöhnliche Bryozoenknospe“: Von Anfang an ist es vielmehr durch charakteristische Eigenheiten vor der normalen Knospenanlage ausgezeichnet.

Gleichwohl müssen wir das Oöcium nach der ganzen Art seines Auftretens zu den Knospen rechnen. Nicht bloss der Ort und die Zeit seiner Entstehung, sondern auch sein Ursprung aus beiden Blättern der Leibeshöhle sowie seine Form spricht für die Knospennatur. Es ist eine Knospe, die von vorn herein zur Erzeugung eines normalen Individuums nicht mehr fähig ist, die aber trotzdem für den Organismus nicht werthlos ist, sondern eine wichtige Rolle in demselben zu spielen hat.

Es fragt sich nun, auf welche Weise das Ei in das Oöcium hineingelangt.

Metschnikoff (‘71) glaubte, dass die Eier sich zur Zeit ihrer Reife vom Ovarium loslösten und von der die Leibeshöhle erfüllenden Flüssigkeit dem Oöcium zugeführt würden. Diese Annahme beruht jedoch offenbar auf dem Irrthum, dass das Oöcium eine gewöhnliche Knospe sei und an beliebiger Stelle entstehen könne. Um vom Ovarium bis zu einem mehr oder minder entfernten Punkte der Kolonie zu gelangen, musste das Ei in der Leibeshöhle beweglich sein. Und da es thatsächlich vorkommt, dass Eier vom Ovarium abfallen und im Leibesraume umhertreiben, so konnte Metschnikoff seine Erklärung leicht für die richtige halten. Sie verliert aber ihren Werth, sobald die Voraussetzung, dass jede beliebige Knospe als Oöcium fungiren könne, hinfällig wird und man vielmehr erkennt, dass das Oöcium in unmittelbarer Nachbarschaft des Ovariums seine Entstehung nimmt.

Korotneff hat, wie er mir mündlich mittheilte, in seiner russischen Arbeit (‘89) die Ansicht geäußert, dass das Ei vermöge amöboider Bewegungen in das Oöcium hineinkrieche und sich dort zwischen den beiden Blättern desselben festsetze. Ich kann dieser Meinung deshalb nicht beistimmen, weil ich nie etwas gesehen habe, was zu ihren Gunsten gedeutet werden könnte. Im Gegentheil muss ich gerade den reifen Eiern eine amöboide Beweglichkeit absprechen, und selbst wenn sie bestünde, wäre es schwer denkbar, dass das Ei gleichsam absichtlich seinen Platz am äussersten Ende des Ovariums verlassen und dem Oöcium zustreben sollte. Es müsste in diesem Falle zunächst unterhalb des Follikel epithels über die jüngeren Eier hinweg nach der Leibeshöhle kriechen, dann die beiden

Blätter der letzteren gewaltsam trennen und zwischen ihnen hindurch nach dem Oöcium wandern, um erst an dessen distalem Ende sich definitiv niederzulassen.

In der Erklärung zu Figur 171 auf Tafel XV meiner „Untersuchungen“ (‘90) habe ich behauptet, dass das Oöcium auf einer gewissen Stufe seiner Entwicklung in unmittelbare Berührung mit dem Ovarium trete und dass dann die Befestigung des zunächst gelegenen Eies am Oöcium und die Loslösung desselben vom Ovarium vor sich gehe. Dies scheint mir auch jetzt noch das Richtige zu sein.

In Fig. 83, Taf. III, ist das Oöcium schon so weit entwickelt, dass die Verbindung mit einem Ei als nahe bevorstehend zu erachten ist. Obwohl das Ovarium in ziemlicher Entfernung von dem Oöcium seinen Ursprung genommen hat, so sind doch die distalen Theile beider Gebilde einander fast bis zur Berührung genähert, wesentlich dadurch, dass die jüngeren Eier die älteren vor sich her- und in die Leibeshöhle hinein-, zugleich aber dem Oöcium entgegen geschoben haben. Dies ist kein zufälliges, sondern ein ganz constantes Verhalten, da die Eibildung, wie früher (S. 15) betont, stets in der Richtung von der Knospe B<sup>n</sup> gegen die Hauptknospe A resp. das davor gelegene Oöcium erfolgt. (In Fig. 83 sind die Knospen lediglich ihrer Lage nach durch die entsprechenden Buchstaben bezeichnet. Das Polypid A war bereits ausgewachsen und fand in der Figur keinen Raum, die Knospe B<sup>n</sup> lag dicht bei dem Ovarium, war aber durch den Schnitt nur seitlich getroffen. Ein vergleichender Blick auf Taf. II, Fig. 59 wird die Situation klar machen.) Es ist also durch die Entwicklungsweise des Ovariums unmittelbar bedingt, dass eine Annäherung des ältesten Eies an den unteren Theil des Oöciumsackes stattfindet, und eben dies macht es erklärlich, warum jedes Ovarium eine so grosse Zahl von Eiern hervorbringt, obwohl stets nur eines derselben zur Weiterbildung gelangt; denn mit jedem neuen Ei, das sich entwickelt, werden die älteren Eier weiter in die Leibeshöhle hineingeschoben und die Wahrscheinlichkeit eines Zusammenstosses mit dem Oöcium wird immer mehr zur Gewissheit.

In Fig. 83 ist das älteste Ei, welches noch nicht seine volle Grösse erreicht hat und in dessen Plasma die chromatischen Körnchen erst vor Kurzem sichtbar geworden sind, dem Oöcium bis auf die Entfernung von 0,002 mm nahe gerückt. Das Oöcium seinerseits scheint dem Ei mit einer leichten Hervorwölbung namentlich seines ectodermalen (inneren) Blattes entgegen zu kommen, was auf gewisse innere Beziehungen zwischen beiden Gebilden schliessen lässt.

Denken wir uns das Ovarium nur noch ein wenig gewachsen, so kann es, zumal bei den Bewegungen des Thieres, nicht fehlen, dass das älteste Ei direct an das Oöcium stösst. Dies ist der Augenblick, wo aller Wahrscheinlichkeit nach eine dauernde Verbindung zwischen Ei und Oöcium sich herstellt. Das Ei verwächst mit dem Oöcium, löst sich dagegen von dem Ovarium los und tritt, nachdem es befruchtet worden, in die ersten Stadien der Furchung ein.

Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht die Situation an und für sich auf das deutlichste: Der bezeichnete Weg ist der einzige, auf dem das Ei nach Massgabe der Verhältnisse in das Oöcium gelangen kann. Dass das Ei unmöglich längs der Leibeshöhle, zwischen den beiden Blättern hindurch, in das Oöcium hineinkriechen kann, das lehrt die Betrachtung der Fig. 83 wie auch von Fig. 84 und 59, wie mir scheint, ohne Weiteres.

Aber auch die folgenden Zustände der Entwicklung bestätigen das Gesagte. Wir wollen sie uns, ohne das Detail zu erschöpfen, in den Grundzügen vor Augen führen.

In Fig. 86<sup>a</sup> sieht man ein Ei kurz nach der Anheftung an das Oöcium. Die erste Furchungsspindel hat sich gebildet. Das Ei ist vom äusseren Blatte (*m'*) des Oöciums umschlossen, ohne Zweifel

mittels amöboider Bewegungen, die den Zellen des Mesoderms in ausgiebigem Maasse eigen sind. Die Zellen des inneren Blattes (*ec'*) sind da, wo sie das Ei berühren, von einander gewichen und haben sich innig dem Ei angefügt, als ob sie es gleichfalls umhüllen wollten.

In Fig. 91—95, Taf. IV, ist das Ei vierzellig. Das Oöcium ist bedeutend gewachsen, namentlich das äussere Blatt ist plasmareicher geworden; nur im Umkreise des Eies hat es die Form des früheren Plattenepithels bewahrt, gegen den Hals des Oöciums hin werden die Zellen dicker, fast kubisch. Es ist, als habe das Oöcium durch die Verbindung mit dem Ei neue Lebensimpulse gewonnen, etwa wie bei den phanerogamen Pflanzen durch die Befruchtung des Eies auch die Samenkospe zu weiterer Entwicklung angeregt wird. Die Einstülpungsöffnung, durch welche das Lumen des Oöciums mit der Aussenwelt communicirte, hat sich geschlossen.

Ein 16-zelliges Embryonalstadium enthält Fig. 101, wo das Oöcium noch mehr verlängert, sein äusseres Blatt noch stärker entwickelt ist. Das innere Blatt hat sich vom Ectoderm der Leibeshöhle abgeschnürt und zwischeneinander sind Muskelbildungen aufgetreten.

In Fig. 114, Taf. V, ist ein typisches Blastulastadium nebst dem zugehörigen Oöcium wiedergegeben. Die Zellen des äusseren Blattes des letzteren sind sämtlich cylindrisch, auch in der Umgebung des Embryo, wo sich das Plattenepithel länger behauptet hatte. Das innere Blatt hat mit dem äusseren nicht gleichen Schritt gehalten, seine Zellen sind schwächtiger, weniger gut genährt, im Umkreise des Embryo fehlen sie gänzlich.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung atrophirt das innere Blatt des Oöciums bis zum völligen Schwunde. Um so kräftiger bleibt das äussere, das, der Ausdehnung des Embryo entsprechend, zu wachsen fortfährt. Endlich, etwa im Stadium der Fig. 124 auf Taf. VI, erreicht es den Höhepunkt seiner Entwicklung. Von da an folgt es nur passiv dem Wachsthum des Embryo, seine Zellen platten sich ab und verlieren an Dicke, was sie an Fläche gewinnen. Das ganze Oöcium wird membranös, und es bleibt so bis zum Abschluss der Embryonalentwicklung (Taf. VII, Fig. 141). Die Larve gelangt durch eine Öffnung, die an der Stelle, wo sich ursprünglich die Einstülpungsöffnung des Oöciums befand, von neuem durchbricht, ins Freie, und das leer gewordene Oöcium geht rasch der völligen Auflösung entgegen.

So viel einstweilen über den Entwicklungsgang und die Function des Oöciums. Das Oöcium ist eine modificirte Knospe, welche auf einem frühen Stadium mit einem Ei sich verbindet, dasselbe umwächst und unter vorzugsweiser Betheiligung ihres äusseren Blattes, bei allmählicher Rückbildung des inneren, einen Uterus darstellt, der den Embryo bis zu dessen Geburt umhüllt und endlich den Geburtsact selber vermittelt.

Noch eines Umstandes, der für die Knospennatur des Oöciums spricht, muss hier gedacht werden. Wie ich in meinen „Untersuchungen“ (’90, S. 40) mitgetheilt habe, kommt es bei *Plumatella fungosa* zuweilen vor, dass zwischen Mutter- und Tochterknospe, bald nachdem sie sich von einander getrennt haben, eine Scheidewand auftritt, welche eine in die Leibeshöhle vordringende Querfalte des Mesoderms darstellt. Ich verglich diese Scheidewand den Septen von *Cristatella*, von denen ich gezeigt hatte, dass sie als unvollständig entwickelte Cystidtheile zu deuten seien. Besonders häufig treten nun solche Septen oberhalb der Oöcien auf, zwischen diesen und den übergeordneten Polypiden (A), und ich betonte bereits in der früheren Arbeit (’90, Taf. III, Fig. 56, Erklärung), dass mit dem Wachsthum des Oöciums sich auch das Septum vergrössere und dass ich auch hier die Septenbildung als eine unterdrückte Cystidbildung auffasse. Ich brauche nicht zu versichern, dass ich diese Auffassung noch jetzt für zutreffend halte, ja dass ich darin eine wichtige Stütze für meine Auffassung

des Oöciums selbst sehe: Von dem ehemaligen Polypocystid ist nicht bloss das Polypid, sondern auch das Cystid erkennbar geblieben, in einer Form, die wir bei den gewöhnlichen Knospen von *Plumatella* nur ausnahmsweise beobachten, die aber bei anderen Phylactolämen die Regel bildet.

Man findet das Septum, welches erst auf den späteren Stadien der Oöciumentwicklung sichtbar wird — auch darin herrscht Übereinstimmung mit der Cystidbildung —, auf Taf. VI in Fig. 124 und 129, auf Taf. VII in Fig. 131, 133, 139 und 141 bei *s* dargestellt.

Die Art und Weise, wie sich das Ei am Oöcium befestigt, wird nun durch einen Umstand, den wir bisher nicht erwähnt haben, noch besonders beleuchtet. Es kommt nämlich vor, dass die freien Enden des Oöciums und des Ovariums auch auf späteren Stufen der Embryonalbildung in unmittelbarem Zusammenhang stehen. Nicht immer wird das mit dem Oöcium verwachsene Ei sogleich vom Ovarium getrennt, das Ei kann vielmehr im Ovarium verbleiben, und selbst wenn es ganz vom Oöcium umschlossen ist, kann zwischen dem äusseren Blatte des letzteren und dem Epithel des Ovariums ein fester Zusammenhang bestehen.

In der Textfigur III ist ein derartiger Fall zur Anschauung gebracht. Oberhalb des vierzelligen Embryo (*Em*) ist das Oöcium mit dem Ovarium verwachsen. Das Oöcium hat sich gleichsam in das Ovarium hineingedrängt, es hat, nachdem es mit dem ältesten Ei in Berührung getreten war, das Ei umwuchert und sich selbst an Stelle des Eies dem Ovarium eingefügt. Ja es ist mir sogar wahrscheinlich, dass die den Embryo umgebenden Mesodermzellen gänzlich dem äusseren Blatte des Oöciums, sondern zum Theil dem Follikelepithel des Ovariums entstammen, welches auf diese Weise selbstthätig bei der Uterusbildung mitwirkt.

Auch auf späteren Stadien lässt sich die Verbindung von Uterus und Ovarium zuweilen noch nachweisen; so in Fig. 85 (Taf. III), welche direct auf einen Fall wie den eben besprochenen zurückführbar ist. Der Embryo (*Em*) ist bereits schlauchförmig, das Oöcium demgemäss grösser geworden; sein unteres Ende hat sich allmählich von dem Ovarium entfernt, aber das Follikelepithel haftete an dem äusseren Blatte des Oöciums und die Zellen spannen sich langsam zu einer Schnur (*f*) aus, die auch jetzt noch eine Verbindung zwischen dem Ovarium und dem Oöcium herstellt.

Diese Beispiele zeigen, dass thatsächlich eine Verwachsung des Oöciums mit dem distalen Ende des Ovariums stattgefunden haben muss, und nichts liegt näher, als hierin den Weg zu sehen, auf dem das Ei in das Oöcium gelangt war.

Nicht immer aber scheint die Verbindung sich bis zu dem in Fig. 83 und 84 dargestellten Stadium des Oöciums zu verzögern. Es scheint, dass die Verwachsung manchmal viel früher erfolgt, ja dass sie von vorn herein besteht, indem Ovarium und Oöcium verbunden aufwachsen. In Fig. III, wo sich der Embryo im Vierzellenstadium befindet, ist die ganze Oralseite des Oöciums mit der Ovarialanlage verschmolzen, wie wenn diese nur einen Theil des Oöciums selbst wäre. In Fig. 86<sup>a</sup>, wo das am Oöcium befestigte Ei die erste Furchungsspindel gebildet hat, ist dieses Ei sogar der einzige Repräsentant des Ovariums. Das Oöcium hat sich gerade da eingestülpt, wo sich die Ovarialanlage entwickelte, die ihrerseits nur das eine Ei, welches im Oöcium Aufnahme finden konnte, zur Reife

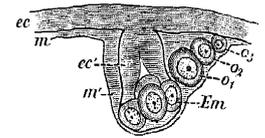
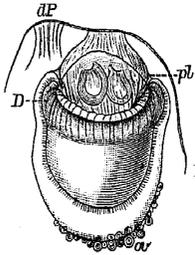


Fig. III. Mit dem Ovarium verwachsenes Oöcium von *Plumatella fungosa* (Preil, 7. VI. 89.), nach Schnitten combinirt; Vergr. etwa 300. Die Zeichnung ist schematisirt in Bezug auf die Eizellen, die in Wirklichkeit nicht so regelmässig geordnet sind.

*ec, m* Ectoderm, Mesoderm der Leibeshöhle; *ec', m'* Ectoderm, Mesoderm des Oöciums; *Em* Embryo; *o, o'* ältestes, o, jüngstes Ei des Ovariums.

gebracht hat. In diesem Falle liegt uns also ein Gebilde vor Augen, welches Ovarium und Oöcium in einer Person ist; die das Ei umhüllenden Mesodermzellen sind echte Follikelzellen.

Ganz ähnlich verhält es sich mit Fig. IV, wo der Embryo fast schon in seiner definitiven Form uns entgegentritt. Auch hier hat das Oöcium die ganze Ovarialanlage mit sich emporgehoben, die an seinem unteren Ende durch eine Menge von Eizellen (*ov*) repräsentirt wird. Auch hier ist das freie Ende des Uterus ein echtes Ovarium, und man sieht, dass thatsächlich die Embryonalhülle nicht lediglich vom Oöcium, sondern zu einem beträchtlichen Theil auch von den in das Oöcium eingetragten Follikelzellen gebildet wird.



Damit dürfte so ziemlich Alles erschöpft sein, was man billigerweise an Belegen für die Verwachsung des Oöciums mit dem Ovarium und die dabei stattfindende Überführung des Eies aus dem einen ins andere erwarten kann. Es bleibt uns noch übrig, auf die genetischen Beziehungen zwischen Oöcium und Ovarium einen Blick zu werfen.

Dass solche Beziehungen vorliegen, ist offenbar. Nicht allein, dass beide Organe fast gleichzeitig und in bestimmter gegenseitiger Orientirung ihre Entstehung nehmen, sie sind auch durch ein unverbrüchliches Zahlengesetz an einander gebunden: Neben jedem Ovarium entwickelt sich stets nur ein Oöcium, dieses eine aber ist der nie fehlende Begleiter des Ovariums, wie das Ovarium der nie fehlende Begleiter des Oöciums ist. Beide bilden ein zusammengehöriges Ganzes und sinken vereinzelt zu gänzlicher Bedeutungslosigkeit für die Erhaltung der Art herab.

Der Gedanke liegt nahe, dass dieses innige Wechselverhältnis nicht auf der secundären Anpassung heterogener Organe, sondern auf einem ursprünglichen Zusammenhang von Oöcium und Ovarium beruhen möge.

Ein solcher ergibt sich auf Grund der Deutung, dass das Oöcium eine modificirte Knospe sei.

Jede Knospe ist an ihrem freien Ende durch den mesodermalen Funicularstrang mit der Cystidwand verbunden. Der Funiculus spaltet sich an der Oralseite der Knospe von deren äusserem Blatte ab. Er liefert, wie wir gesehen haben, die männlichen Keimzellen, die also gleich dem Funiculus selbst ursprünglich in der oralen Partie des äusseren Knospenblattes gelegen waren. Die Reifung der Samenzellen beginnt an dem der Knospe zugewendeten Ende des Funiculus, von da schreitet sie nach dem anderen Ende fort, um den der Leibeswand benachbarten Teil des Hodens zuletzt in Angriff zu nehmen.

Wenn wir dieses Verhältnis der männlichen Keimzellen zur Knospe mit dem der weiblichen Keimzellen zum Oöcium vergleichen, so zeigt sich zunächst in dem Punkte Uebereinstimmung, dass die Keimzellen beidemal in constanter Gemeinschaft mit einem knospenartigen Gebilde auftreten. Wie der Hoden von einer dazu gehörigen Polypidknospe, so wird das Ovarium stets von einer Oöciumanlage begleitet. Sodann herrschen gleiche räumliche Beziehungen: Auch das Ovarium hat seinen Platz an der oralen Seite des Oöciums, auch im Ovarium reifen die dem Oöcium nächstgelegenen Zellen zuerst, die am weitesten entfernten zuletzt. Verschieden scheint auf den ersten Blick die Art der Verknüpfung der zu einander gehörigen Organe. Der Hoden entwickelt sich am Funiculus, das Ovarium frei an der Leibeswand. Es besteht eine ursprüngliche Verbindung zwischen dem Hoden

Fig. IV. Im Oöcium befindlicher Embryo von *Plumatella fungosa* (Preil, VI. 87); Vergr. 60. Copie nach Braem, '90, Taf. XV, Fig. 178.

*D* Duplicatur des Embryo; *pl* Placenta; *ov* Ovarium, an der Oöciumwand haftend; *dP* degenerirendes Polypid.

und der Knospe, nicht so, wenigstens nicht als Regel, zwischen den Eiern und dem Oöcium. Aber eine Verbindung findet auch hier statt, und zwar so nothwendig, dass ohne sie das Ovarium zwecklos bleibt. Nur im Falle einer directen Verbindung des Ovariums mit dem Oöcium wird die Entwicklung eines Eies überhaupt möglich, die Erhaltung der Art beruht auf dieser Verbindung. Wenn daher die letztere auch meistens erst secundär in die Erscheinung tritt, so kann sie doch kein secundärer Erwerb sein, sondern sie muss von Anbeginn, so lange die Art existirte, bestanden haben.

Thatsächlich verbindet sich auch, selbst rein äusserlich betrachtet, das Ovarium keineswegs immer erst secundär mit dem Oöcium. Wir wissen von der Besprechung der Figuren III, IV und 86<sup>a</sup> her, dass eine ursprüngliche Verbindung der beiden Organe vorkommt. Ja es ist sehr wohl möglich, dass derartige Fälle häufiger sind als die anderen, obwohl diese dem Beobachter, der nach den ersten Entwicklungszuständen des Oöciums sucht, naturgemäss mehr in die Augen fallen. Nichts hindert uns also, gerade solche Beispiele, wie sie uns in Fig. III vorliegen, für die urbildlichen zu halten, jene aber, wo das Ovarium von dem Oöcium getrennt entsteht, für die abgeleiteten und secundären.

Ist dem so, dann machen es uns die Figuren 86<sup>a</sup> und 85, sowie III und IV leicht, das Ovarium als eine dem rudimentär gewordenen Funiculus des Oöciums angehörige Bildung aufzufassen. Das Ovarium hätte sich ehemals, wie der Hoden noch jetzt, an dem Funiculus eines regelrechten Individuums entwickelt, das in die Furchung eintretende Ei hätte aber die Ausgestaltung des Polypides beeinflusst und mehr und mehr in den Dienst der Embryonalbildung gezogen; der Embryo hätte sich gewissermassen wie ein Parasit verhalten, er hätte das Polypid schliesslich zum Absterben gebracht und wäre dann durch die natürliche Mündung desselben nach aussen gelangt.

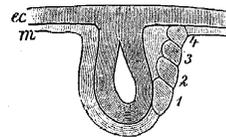


Fig. V. Schema der Funicularbildung. *ec*, *m* Ectoderm, Mesoderm der Leibeswand; 1, 2, 3, 4 Zellen des Funiculus, der in Form einer Leiste an der Oralseite des äusseren Knospenblattes auftritt und die männlichen Keimzellen liefert; die Zahl der Zellen ist willkürlich angenommen.

Was dieser Ansicht im Besonderen zur Stütze dient, ist der Umstand, dass das Ovarium aus demselben Gewebe und an derselben Stelle seinen Ursprung nimmt, wie der Funiculus und die Hodenzellen. Der Funiculus bildet sich, wie es die Textfigur V darstellt, an der Oralseite der Knospe aus Zellen des äusseren Knospenblattes. Die Zelle 1 der Figur liefert die ältesten, die Zelle 4 die jüngsten Samenkörper. Genau so wie hier die männlichen können nach Fig. III (S. 27) die weiblichen Keimzellen gelagert sein. Die Zellen *o*<sub>1</sub>, *o*<sub>2</sub>, *o*<sub>3</sub> entsprechen ganz den Zellen 2, 3, 4 unserer Textfigur, während die Zelle 1 durch den vom Oöcium umschlossenen Embryo *Em* vertreten wird, welcher vordem als Ei die Lage der Zelle 1 hatte. Die Textfigur kann also als Schema für die Bildung der Keimzellen beiderlei Art gelten.

Freilich nur für die ersten Stadien derselben; denn während die Entwicklung des männlichen Individuums ihren gewohnten Gang geht, so dass die Funicularbildung durch die Reifung des Hodens in keiner Weise gestört wird, ist die Entwicklung des weiblichen Individuums zu Gunsten der Entwicklung des Embryo dergestalt modificirt worden, dass von einer eigentlichen Funicularbildung keine Rede mehr sein kann. Indessen kommen auch hier noch auf späteren Stadien Verhältnisse vor, welche zwanglos als Reminiscenz an die einstige Funicularbildung aufgefasst werden können; so in dem Fall der Figur 85, wo die Follikelzellen resp. die Zellen des äusseren Oöciumblattes zu einem langen Strang ausgesponnen sind, den wir geradezu als Funiculus bezeichnen dürfen. Meistens aber

wird nach der Aufnahme des ältesten Eies durch das Oöcium die Funiculus-ähnliche Verbindung zwischen dem distalen Ende des Oöciums und der Leibeswand sehr bald gelöst, indem entweder die Ovarialzellen an dem Oöcium haften bleiben, wobei sich denn ihre Zugehörigkeit zum äusseren Blatte desselben deutlich genug ausspricht (Fig. IV, S. 28), oder, und dies ist die Regel, indem zwischen dem in das Oöcium aufgenommenen Ei und seinen jüngeren Geschwistern eine Trennung erfolgt, so dass das Ovarium oral vor dem Oöcium an der Leibeswand festsetzt (Taf. III, Fig. 87).

Dass in den Fällen einer räumlich getrennten Entstehung von Ovarium und Oöcium das erstere ganz allein der Leibeswand, nicht dem Oöcium angehört, halte ich für eine rein secundäre Erscheinung, die um so weniger von Bedeutung ist, als ein principieller Gegensatz zwischen Knospe und Leibeswand überhaupt nicht besteht. Beide greifen vielmehr auf das innigste in einander und ergänzen sich wechselseitig. Aus der polypoiden Knospe geht sowohl der Darm als die Leibeswand des Individuums hervor, und die embryonalen Zellen der Leibeswand liefern wiederum neue Knospen. Ich darf davon absehen, dieses Verhältnis, das ich in meinen früheren Arbeiten wiederholt betont habe und auf das ich auch im Folgenden noch zurückkommen werde, hier des näheren auseinander zu setzen.

Ich fasse am Schluss des Abschnittes mein Urtheil dahin zusammen, dass das Oöcium nebst dem Ovarium als ein weibliches Individuum zu betrachten ist, das die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme verloren hat und ganz und gar in den Dienst der Embryonalbildung getreten ist. Das Oöcium ist der polypoid Leib, das Ovarium der Rest des Funiculus dieses Individuums. (Vv.)

### 3. Das 2-Zellen-Stadium.

Taf. III, Fig. 86—90.

Um keine Stufe der Embryonalbildung habe ich mich mehr bemüht als um die der ersten Klüftung und um keine mit geringerem Erfolg. Fast alle frühesten Stadien, die ich nach dem äusseren Schein für zweizellig halten konnte, erwiesen sich beim Schneiden als weiter entwickelte Bildungen, in der Regel als vierzellig. Ich habe im Ganzen nur zwei Eier im Stadium der ersten Furchungsspindel und zwei im Stadium der vollendeten Zweitheilung gefunden. Diese Seltenheit lässt darauf schliessen, dass das Zweizellenstadium ein schnell vergängliches ist und dass die zweite Furche sehr bald auf die erste folgt; wobei auch noch in Betracht kommt, dass unter den vier einschlägigen Stadien sich keines befindet, welches den Kern im Zustand der Ruhe, als Kugel, zeigt.

Die beiden Eier mit erster Furchungsspindel sind in Fig. 86 und 87 abgebildet. Fig. 86 zeigt die Spindel im Längsschnitt, Fig. 87 im Querschnitt. Der erste Fall war mir bereits zur Zeit der Veröffentlichung meiner „Untersuchungen“ (‘90) bekannt, wo ich ihn auf Taf. XV, Fig. 171, in einem Combinationsbilde dargestellt und auf S. 115 und 117 kurz besprochen habe.

Wir sehen vor Allem, dass der Gegensatz der beiden Zonen, die wir im Plasma der Ovarialeier unterscheiden konnten, auch während der Furchung bestehen bleibt. Die Kernmembran hat sich aufgelöst, und das Plasma der inneren Zone hat sich mit dem Kernwasser gemischt. Die äussere, körnchenführende Zone ( $\alpha_2$ ) ist von dieser wechselseitigen Durchdringung ausgeschlossen geblieben, sie grenzt sich scharf gegen die innere Zone ab und lässt schon dadurch erkennen, dass sie nur indirect von der Furchung betroffen wird. Wir werden das secundäre Ei, bestehend aus der inneren Zone und dem Kern, fortan einfach als Ei, das ursprüngliche Ei dagegen, welches

beide Zonen umfasst, stets als das primäre bezeichnen, es sei denn, dass jede Missdeutung ausgeschlossen wäre.

**Kern und innere Zone.** Nach Auflösung der Kernmembran hat sich im Ei die Kernspindel entwickelt, deren Äquatorialplatte aus fünf primären Chromosomen besteht (Fig. 87, I). Im Umkreise der Spindel, namentlich an den Polen derselben, sind überall die charakteristischen Plasmastrahlen bemerkbar. Dieselben verlieren sich ganz allmählich an der Peripherie des Eies, wo eine dünne Schicht festeren Plasmas der äusserst feinen Membran sich anlagert. Die chromatische Substanz des Eies ist jedoch bei der Spindelbildung nur zum Theil verbraucht worden: ein anderer Theil liegt in Körnchenform im Plasma zerstreut, wo er vorzugsweise die eine Seite des Eies in Beschlag nimmt. Die stärkste Anhäufung der Körnchen liegt in der Verlängerung der Äquatorialplatte der Spindel, also in der Richtung der ersten Furchungsebene. Sie entspricht, wie die Vergleichung mit späteren Stadien lehrt, dem vegetativen Pole des Eies, ihr gegenüber hat der animale Pol seine Stelle. Der letztere, d. h. die körnchenarme Seite des Eies, ist dem freien Ende des Oöciums zugekehrt. In Fig. 86 ist das Ei in der Äquatorialebene, senkrecht zur Polaxe, getroffen, daher man die einseitige Anordnung der Körnchen hier nicht gewahr wird. Diese Körnchen, welche ein inactives Material des Eies darstellen, gleichen durchaus denen der äusseren Zone, nur dass sie bei weitem kleiner sind.

Das Plasma des Eies zeigt eine lockere, feinkörnige Beschaffenheit. Offenbar ist es reich an Flüssigkeit, daher es auch nur schwach gefärbt wird. An der Peripherie dagegen liegen die Theilchen dichter beisammen, und in dieser Grenzschrift ist auch die Färbbarkeit eine grössere.

Die äussere Zone des primären Eies grenzt einerseits an das Ectoderm, andererseits an das Mesoderm des Oöciums. Von dem Mesoderm ( $m'$  der Figuren) ist sie deutlich geschieden, eine Verschmelzung findet nicht statt. Wahrscheinlich entsprechen die Mesodermzellen am freien Ende des Oöciums den ehemaligen Follikelzellen, welche sich, als das Ei mit dem Oöcium verwuchs, dem äusseren Blatte des letzteren angliederten. Wir wissen bereits, dass ein strenger Gegensatz zwischen dem äusseren Oöciumblatte und dem Follikel, ja dem Ovarium überhaupt, nicht besteht, dass vielmehr beide ursprünglich Eins sind, wie denn im Fall der Figur 86 das Ei sich wirklich von vorn herein im Oöcium entwickelt hat.

Viel inniger ist die Verbindung der Zone mit dem inneren Oöciumblatte ( $ec$ ). Hier findet im eigentlichen Sinne eine Verwachsung statt, die Grenze des primären Eies wird undeutlich, obwohl sie nicht ganz verschwindet. Es scheint, dass es ein wesentlicher Beruf der äusseren Zone ist, den Anschluss des Eies an das Ectoderm des Oöciums zu vermitteln. Dabei wird, wie spätere Stadien lehren, die Zone nach und nach resorbirt, und diess lässt mich glauben, dass die lebhafteste Thätigkeit, welche das Oöcium nunmehr entfaltet, eben darauf beruht, dass es die Zone verzehrt und von ihren Säften gleichsam befruchtet wird.

In der äusseren Zone sind auf diesem Stadium die chromatischen Körnchen, die wir bereits im Ovarialei entstehen sahen, noch unverkennbar. Sie sind jetzt bedeutend grösser als früher und nicht mehr rundlich, sondern von unregelmässiger Form, gelappt und gebuchtet. Ihre Färbbarkeit ist unvermindert geblieben, aber sie ist keine so gleichmässige mehr, die meisten Körnchen erscheinen fleckig (z. B. Fig. 87, I,  $\alpha$ ), hier dunkler, da heller. Ausserdem beobachten wir nun in der äusseren Zone unzweifelhaft deutliche Kerne, welche neben und zwischen den Chromatinschollen gelegen sind und von denen früher keine Spur zu entdecken war. Dieselben sind nicht alle von gleichem Bau, sondern verschieden an Grösse und Bildung. Einige, und das sind die kleineren, besitzen einen wohl ausgeprägten Nucleolus und haben ungefähr die Dimension der gewöhnlichen

Oöciumkerne (Fig. 87, I u. II,  $\delta$ ). Andere, welche z. Th. um das Mehrfache grösser sind (Fig. 87, I,  $\beta$ ; 90, III,  $\beta$ ) haben keinen besonderen Nucleolus, sondern ihr Chromatin ist in zahlreiche gröbere oder feinere Körnchen zersprengt. Aber der Gegensatz zwischen beiden Kernformen ist kein unvermittelter. Man findet Kerne, in denen zahlreiche Chromatinbrocken zu einer centralen Gruppe vereinigt sind (Fig. 90, III u. V,  $\gamma$ ), so dass der Eindruck entsteht, als ob durch Zusammenziehung des vielkörnigen Chromatins ein einzelner Nucleolus geschaffen werden sollte, oder als ob der Nucleolus eines Kernes der ersten Art in Auflösung begriffen wäre.

Andererseits zeigen diese Kerne mannigfache Beziehungen zu den Chromatinschollen. Zuweilen sind sie unmittelbar mit ihnen verbunden, als ob sie daran festgeleimt wären (Fig. 90, II,  $\alpha'$ ; 89). Sodann giebt es Übergangsformen, welche die Charaktere beider in sich vereinigen. Diese Zwitтерgebilde haben im Allgemeinen das Ansehen der Chromatinschollen, lassen aber in ihrem Innern dunklere Concremente erkennen, welche zahlreich (Fig. 87, I,  $\beta'$ ; 90, VII,  $\beta$ ; 88) oder vereinzelt (Fig. 87, II,  $\delta'$ ; 90, II,  $\delta'$ ) sein können und demnach zu den Kernen der einen oder der anderen Art überleiten. Wie sehr diese Körper den Kernen verwandt sind, geht auch daraus hervor, dass sie nicht selten auf der einen Seite völlig den letzteren gleichen, während auf der anderen das diffuse Chromatin sich erhält, wie es z. B. in Fig. 90, VI bei  $\beta$  der Fall ist.

Es tritt nun vor Allem die Frage an uns heran, wie die Kerne in die äussere Zone gelangt sind und wo sie herkommen. Nur zwei Fälle scheinen mir möglich: Entweder sind sie aus dem Ectoderm des Oöciums in die Rindenschicht des primären Eies hineingewuchert, oder sie sind direct aus den Chromatinschollen, als Differenzierungsproducte derselben, hervorgegangen. Im letzten Falle würden die Zwischenformen von Kernen und Chromatinkörnern ohne Weiteres als Stadien der Metamorphose verständlich sein, im ersten würde man etwa an eine allmähliche Resorption der Körner durch die eingewanderten Kerne zu denken haben.

Die Einwanderung von Ectodermzellen würde nothwendig an derjenigen Stelle erfolgen müssen, wo das primäre Ei dem Ectoderm des Oöciums unmittelbar anliegt. Dabei würde natürlich die beiderseitige Grenze bis zur Unkenntlichkeit verwischt werden, sie würde aufhören zu existiren. Schon dies entspricht nicht den Thatsachen. Trotz der engen Verbindung des inneren Oöciumblattes mit dem primären Ei ist die Stelle, wo beide aneinandergefügt sind, noch sehr wohl zu ermitteln. In Fig. 87, II lassen sich die beiden Punkte  $a$  und  $b$  mit Bestimmtheit als diejenigen erkennen, wo das Ectoderm ( $ec'$ ) des Oöciums endigt und das primäre Ei beginnt. Auch in Fig. 90, wo die erste Theilung bereits vollendet ist und die zweite sich anbahnt, ist die Grenze des primären Eies noch wahrnehmbar (s. besonders Schnitt VII), und selbst im vierzelligen Stadium ist das zuweilen der Fall (Taf. IV, Fig. 91, I). Schwerlich können daher die Kerne der Rindenschicht dem Oöcium entnommen sein.

Zu demselben Resultat führt die Erwägung, dass die Kerne nicht nur in der Nähe des Ectoderms, sondern ebenso auch an der entgegengesetzten Seite der Eiperipherie vorhanden sind. Die Ectodermzellen hätten also, bevor sie sich in der äusseren Zone festsetzten, dieselbe vollständig umwuchern müssen, was in der kurzen Zeit, die seit der Anheftung des Eies an das Oöcium vergangen ist, nicht möglich erscheint, um so weniger, als auch sonst nichts darauf hindeutet, dass die Ectodermzellen gleich denen des Mesoderms amöboide Bewegungen auszuführen im Stande sind.

Es bleibt somit nur die Annahme übrig, dass die Kerne der Rindenschicht durch directe Umwandlung aus den Chromatinkörnern hervorgegangen sind. In diesem Falle erklären sich leicht die mannigfaltigen Zwischenformen, denen wir bereits unsere Aufmerksamkeit zugewandt haben. Wir

sahen, dass die Körner sich seit Beginn der Furchung vergrössert hatten, was wohl auf eine Quellung ihrer Substanz zurückzuführen sein wird. Gleichzeitig beobachteten wir gewisse Differenzierungen, die ihre Färbbarkeit alterirten und die Körner ungleich schattirt und gesprenkelt erscheinen liessen (Fig. 87, I,  $\alpha$ ). Das Fleckigwerden deutet auf eine Localisation der chromatischen Substanz der Körner, die uns weiterhin als jene dunkeln Kerne entgetreten, in denen schon deutlich festere Chromatinkrümmchen zu unterscheiden sind (Fig. 87, I,  $\beta'$ ) und aus denen schliesslich die typischen Kerne (Fig. 87, I,  $\delta$ ) hervorgehen mögen. Dass die Metamorphose nicht immer gleichmässig über das ganze Korn sich erstreckt, sondern zunächst eine partielle sein kann, lehren Bilder wie Fig. 90, VI,  $\beta$ .

Wahrscheinlich ist es mir, dass die grössten Körner nicht nur je einen Kern, sondern im Wege akinetischer Theilung deren mehrere liefern. Vielleicht liegen in Fig. 90, IV u. V,  $\epsilon$  solche Theilungen vor. Jedenfalls findet man später nicht mehr so grosse Kerne in der Umgebung des Eies wie gegenwärtig.

Dass der Schmelzungsprocess in den Körnern nicht immer genau auf demselben Stadium der Eientwicklung erfolgt, lehrt die Vergleichung von Fig. 86 mit 90. Während im letzten Falle, bei Beginn der zweiten Klüftung, noch eine grosse Zahl von Körnern vorhanden ist, finden sich in Fig. 86, die im Anfang der erstmaligen Furchung steht, deren nur wenige, die meisten haben bereits die Metamorphose zu Kernen durchgemacht.

Vorausgreifend will ich erwähnen, dass diese Kerne mitsamt der äusseren Zone nur eine passive Rolle bei der Entwicklung spielen und früher oder später zu Grunde gehen. —

Wie die Richtung der ersten Furchungsspindel schon andeutet, nimmt nun die erste Furche ihren Verlauf durch die beiden Pole des Eies, ist also eine Meridionalfurche. Sie theilt das Ei in zwei quantitativ und qualitativ nahezu gleiche Zellen.

Von den beiden zweizelligen Stadien, welche mir vorliegen, zeigt das eine die Kernsubstanz regellos im Plasma zerstreut, daher dieses Stadium weniger instructiv erscheint als das andere, wo sie in jeder Furchungszelle sich abermals zur Spindel geordnet hat. Das letztere Stadium ist in Fig. 90 in acht auf einander folgenden Schnitten dargestellt. Die Spindeln findet man im II. und III. und im VII. und VIII. Schnitt. Auch hier scheinen in jeder Äquatorialplatte fünf primäre Chromosomen zu liegen. Ein beträchtlicher Theil der chromatischen Substanz ist in Form einzelner Körnchen im Plasma zerstreut, und zwar so, dass die Hauptmasse der Körnchen in den einander zugewandten Hälften der Furchungskugeln sich vorfindet, was nach ihrer anfänglichen Lagerung am vegetativen Pole leicht verständlich ist. Die Furchungskugeln sind eingebettet in der äusseren Zone des primären Eies, die ungetheilt geblieben ist und in der man die Körner und Kerne nebst mannigfachen Zwischenformen erkennt.

Nach Ablauf der zweiten Klüftung tritt uns der Embryo in vierzelliger Form entgegen.

#### 4. Das 4-Zellen-Stadium.

Taf. III, Fig. 90 — Taf. IV, Fig. 96.

Die zweite Furche, welche das Vierzellenstadium anbahnt, stellt sich zur ersten Furche ungenau senkrecht und verläuft ebenfalls meridional. Wie bedeutend jedoch die Abweichungen von dieser Richtung sein können, lehrt die Divergenz der Furchungsspindeln in Fig. 90, sowie der

Umstand, dass die Zellen des Vierstadiums meist in den Ecken eines stark verzogenen Vierecks gelegen sind.

Auf solche Schwankungen in der Furchungsrichtung werden auch die Grössenunterschiede zurückzuführen sein, welche zwischen den Furchungskugeln zuweilen bemerkbar sind. Des öfteren kommt es vor, dass eine Zelle etwas grösser ist als die übrigen (Taf. IV, Fig. 91<sup>a</sup>, 95<sup>a</sup>), doch konnte ich keine Beständigkeit in diesem Verhältnis nachweisen, es schien mir mehr ein zufälliges zu sein.

So rasch die Entwicklung über das zweizellige Stadium hinweggeht, so lange verweilt sie im vierzelligen. Das letztere begegnet daher dem Beobachter ausserordentlich häufig, bei weitem am häufigsten unter allen, deren Werth lediglich nach der Zahl der Furchungskugeln bemessen wird. Ich habe 19 Schnittserien dieses Stadiums gezeichnet und damit noch lange nicht das ganze Material erschöpft, das ich z. Th. auf der Suche nach anderen Stadien gesammelt hatte.

Was nun bei Betrachtung der Schnitte vor Allem auffällt, ist, dass die vier Furchungskugeln von einander nicht völlig getrennt sind, sondern in unmittelbarem Zusammenhang stehen, derart, dass das Plasma der einen direct in das der anderen übergeht. Dieser Zusammenhang findet an dem der Oöciummündung zugekehrten, vegetativen Ende der Zellen statt. Hier sind die Zellen, wie Beeren am Stiel einer Traube, an einem gemeinsamen Mittelstücke befestigt, das in verschiedener Weise, bald mehr, bald weniger deutlich entwickelt sein kann, aber nie gänzlich fehlt. In dem Schnitt Fig. 95, Taf. IV, sind alle vier Zellen gleichzeitig getroffen, sie gruppieren sich, wie das zugehörige Combinationsbild Fig. 95<sup>a</sup> erkennen lässt, in Form eines ziemlich regelmässigen Vierecks um das Mittelstück. In Fig. 91, I sind nur zwei Zellen getroffen, und zwar die einander diagonal gegenüberliegenden Zellen 2 und 3 der Fig. 91<sup>a</sup>, daher das Mittelstück hier noch schärfer hervortritt.

Während in den bisher erwähnten Fällen die Furchungskugeln annähernd ihre normale Stellung in den Ecken eines Quadrates behaupten, finden in anderen Fällen bedeutende Verschiebungen statt, vermöge deren die Zellen sich in mannigfaltiger Weise gegen einander orientieren können. In Fig. 92<sup>a</sup> und 96<sup>a</sup> z. B. liegen sie in den Ecken eines Tetraeders, ein Verhältnis, das augenscheinlich der Raumersparnis zu Gute kommt und vielleicht durch den Druck der Oöciumwand bedingt war. In Fig. 93<sup>a</sup> liegen die Zellen fast in einer Ebene, aber sie bilden zusammen nicht die Form eines Quadrats, sondern die eines Trapezes. Zwei Zellen, nämlich 1 und 2, die in dem Schnitt Fig. 93 genauer dargestellt sind, bezeichnen die Basis des Trapezes; sie sind nur durch das Mittelstück verbunden, im Übrigen liegen sie weit von einander entfernt, während die Zellen 3 und 4 sowohl mit ihnen als auch gegenseitig in unmittelbarer Berührung stehen.

Je mannigfaltiger die Anordnung der Zellen im Vierstadium sein kann, um so weniger wird man ihr im einzelnen Falle eine principielle Bedeutung beimessen dürfen. In der Regel wird sie ihren unmittelbaren Grund in der Richtung der Furchungsspindeln des Zweistadiums haben, deren Längsachsen, wie bereits mit Bezug auf Fig. 90 betont wurde, ganz erheblich divergieren können. Ohne Zweifel kann aber die Divergenz der Furchungsspindeln eine ebenso mannigfaltige sein wie die Lage der Zellen im Vierstadium selbst, und es wäre demnach die Frage nach der Ursache der Verlagerung nur um eine Stufe zurückdatirt. Indessen wurde schon angedeutet, dass möglichenfalls in den von der Oöciumwand ausgehenden Druckwirkungen die eigentliche Erklärung für die jeweilige Anordnung der Furchungszellen zu suchen sei. Die wuchernden Oöciumzellen werden auf das in ihrer Mitte befindliche Ei nicht ganz ohne Einfluss bleiben, und wie einerseits sicherlich die Gewebe des Oöciums der Eiform nachgeben, so wird andererseits auch die letztere bis auf einen gewissen Grad von

jenen Geweben alterirt werden. Das Ei wird sich den Raumverhältnissen des Oöciums fügen, und so werden Verschiebungen im Plasma des Eies resp. der Furchungskugeln vorkommen, die dann wiederum auf die Richtung der Spindeln und die Lage der jüngeren Furchungskugeln einwirken. In keinem Falle sind jedoch diese Einflüsse für den weiteren Entwicklungsgang des Eies von wesentlicher Bedeutung. Es bedarf nur des Hinweises auf die Druckversuche, welche Driesch ('92) mit den Eiern von Seeigeln angestellt hat, um ins Gedächtnis zu rufen, dass der jugendliche Organismus selbst viel gewaltsameren Eingriffen gegenüber sich zu behaupten und dieselben in kurzer Zeit unmerkbar zu machen weiss.

Fragen wir nun, auf welche Weise die Bildung des Mittelstückes, das den gemeinsamen Knotenpunkt der vier Zellen darstellt, vor sich gegangen ist, so erscheint nur die eine Antwort möglich, dass die beiden ersten Furchen das Ei nicht vollständig geklüftet haben, sondern dass sie an einer Stelle, eben da, wo das Mittelstück sich befindet, den ursprünglichen Zusammenhang des Eiprotoplasmas bestehen liessen. In der That giebt es nichts, was dieser Annahme widerprüche. Ja ich würde dieselbe für mehr als eine blosser Annahme halten, wenn ich mich nicht bezüglich des Zusammenhanges der Zellen auf dem Zweistadium mit einem „non liquet“ bescheiden müsste. Denn die beiden Fälle, auf die ich mich in Wirklichkeit nur berufen kann, liegen für die Entscheidung der Frage so wenig günstig, dass ein sicheres Erkennen hier nicht möglich ist. In dem S. 33 erwähnten Stadium, wo das Chromatin im Plasma aufgelöst ist, ohne dass es bereits zur neuen Spindel oder zum ruhenden Kern zusammengetreten wäre, kann man eine Verbindung der Zellen wahrnehmen, doch sind die Grenzen hier überhaupt so undeutlich, dass ich die Bilder nicht für beweisend zu halten vermag. In Fig. 90 auf Taf. III aber, wo das Präparat sonst ganz eindeutige Bilder giebt, ist der Schnitt V fast genau in die Theilungsebene gefallen, ein Verhältnis, das gerade in Bezug auf den fraglichen Punkt das denkbar ungünstigste ist. Immerhin lässt auch diese Figur die Möglichkeit eines directen Zusammenhanges bestehen, so dass durchaus kein Bedenken gegen die Richtigkeit der oben gegebenen Erklärung vorliegt. (V VII)

Ich halte dieselbe vielmehr auch aus dem Grunde für wahrscheinlich, weil theils in dem Mittelstücke selbst, theils in den unmittelbar daran grenzenden Theilen der Furchungskugeln jene chromatischen Körnchen gelegen sind, welche wir schon zu Anfang der Entwicklung im ungefurchten Ei (Fig. 86, 87; vgl. S. 31, oben) constatirt hatten. Sie lagen als passives Material im Plasma der vegetativen Seite des Eies. Ihre jetzige Anhäufung im Mittelstücke lässt vermuthen, dass eben sie durch ihren Widerstand das Vorrücken der Furchen verhindert und den ursprünglichen Zusammenhang des Plasmas erhalten haben. Wir werden demnach das Mittelstück als die Region des vegetativen Poles zu deuten haben.

Obwohl diese Körnchen sich ausserhalb der Kerne befinden, so treten sie doch zu den Kernen in directe Beziehung. Die Körnchenmasse entsendet vom Mittelstücke her gleichsam vier Arme in die Zellkörper hinein (Fig. 93<sup>a</sup>, 95<sup>a</sup>), um sich daselbst schliesslich in unmittelbarer Nähe der Kerne anzuhäufen (Fig. 92, 93). Man findet dann in der Regel, dass die Kernmembran nach der Seite der Körnchen zu äusserst dünn erscheint, während sie an der gegenüberliegenden Seite ganz scharf markirt ist (Fig. 93). Zuweilen ist sie in der Nähe der Körnchen sogar vollständig aufgelöst, so dass nur ein Stück der Kernkugel erhalten bleibt und die Körnchen theilweise in das Lumen derselben hineinragen. Dies ist z. B. in Fig. 92 bei der rechts gelegenen Zelle der Fall, und noch deutlicher in Fig. 96, wo die Zelle 4 des Combinationsbildes 96<sup>a</sup> im Schnitt wiedergegeben ist. Ich glaube, dass dieses Verhältnis nur dahin verstanden werden kann, dass die Substanz der Körnchen behufs Ernährung

des Kerns in den letzteren übergeführt wird, ein Vorgang, der einerseits mit einer Auflösung der Körnchen, andererseits mit einer solchen der Kernmembran Hand in Hand geht, sich also im Wege der Verflüssigung beider Theile vollzieht. Obwohl ich demnach die Körnchen als passives Nährmaterial betrachte, so habe ich doch Anstand genommen, sie schlechthin als Dottersubstanz zu bezeichnen, weil die besonderen Beziehungen zum Kern ihnen eigenthümlich sind. (V VI)

Wenn die Anwesenheit der chromatischen Körnchen den Zusammenhang der Furchungskugeln in erster Linie bedingt, so liegt es nahe, die verschiedenartige Ausbildung des Mittelstückes als eine Folge der wechselnden Häufigkeit jener Körnchen zu betrachten. Je dichter die Körnchen beisammenliegen, um so grösseren Widerstand werden sie der Furchung entgegensetzen, je weniger ihrer sind, um so rascher werden die Zellen sich trennen. Wir finden daher das Mittelstück bald als eine von den Zellen selbst unterscheidbare Bindebrücke entwickelt, bald auf einen zwischen den Zellen gelegenen Verschmelzungspunkt beschränkt. Ich glaube sogar, dass mitunter schon während des Vierstadiums die vollständige Sonderung der Furchungskugeln durchgeführt wird.

Wir haben bisher lediglich die Vorgänge, welche sich an dem eigentlichen Ei abspielen, erörtert, ohne die äussere Zone zu berücksichtigen. Eine scharfe Sonderung derselben von dem umgebenden Ectoderm, dem inneren Blatte des Oöciums, ist auf dem Vierstadium nur selten noch möglich. Ein sicheres Zeichen, dass die Zone der Auflösung entgegengieht, ist der Umstand, dass wir die Furchungskugeln an ihrem peripheren Ende unmittelbar an das mesodermale Blatt des Oöciums grenzen sehen (Fig. 91, I; 92—95), hier ist also die äussere Zone des primären Eies vollständig geschwunden resp. verdrängt worden. In den Zwischenräumen der Furchungskugeln finden wir vornehmlich Zellen, welche dem Ectoderm des Oöciums anzugehören scheinen, dem sie in jeder Beziehung gleichen. So in dem Schnitt Fig. 93, wo die mit *ec''* bezeichneten Zellen zwischen den Zellen 1 und 2 des zugehörigen Gesamtbildes Fig. 93<sup>a</sup> gelegen sind. Nehmen wir an, dass die Zellen *ec''* direct von den weiter oberhalb befindlichen Zellen *ec'* des inneren Oöciumblattes abstammen, so ergibt sich als Rest der äusseren Zone des primären Eies nur die von diesen Zellen umschlossene Plasmamasse welche ihrerseits den vierzelligen Embryo da, wo er nicht an die Wand des Oöciums grenzt, einhüllt. In dieser allem Anschein nach flüssigen Masse würden auch die Körner der äusseren Zone bis auf einzelne kernähnliche Bildungen, die auf den Nachbarschnitten sichtbar sind, aufgelöst sein. Im Hinblick darauf, dass jene Körner von vorn herein nicht immer gleich zahlreich sind, wird man diese Auffassung gelten lassen. Dennoch scheint es mir möglich, dass wenigstens die am Boden des Oöciumsackes gelegenen Kerne ihren Ursprung den Körnern der äusseren Zone verdanken, die wir bereits im zweizelligen Stadium die Form von Kernen annehmen sahen. Mit Bestimmtheit behaupten kann ich das in Bezug auf Fig. 93 nicht, wohl aber glaube ich, dass wir im Allgemeinen diese Möglichkeit anzuerkennen haben und dass sie in vielen Fällen wirklich realisiert ist. In Fig. 91, I sind zwei einander diagonal gegenüberliegende Zellen samt dem Mittelstücke durchschnitten. Oberhalb derselben erkennt man noch ganz deutlich die ursprüngliche Grenze der äusseren Zone. In der Zone liegen kernartige Gebilde, welche unzweifelhaft durch Umwandlung der früheren Körner entstanden sind und auf die wir später, beim 16-zelligen Stadium, ausführlich zurückkommen werden. Unterhalb der Embryonalzellen findet sich nur ein solches Gebilde, ausserdem aber drei typische Kerne, die den Kernen des inneren Oöciumblattes zum Verwechseln ähnlich sind. Alle liegen sie eingebettet in einer durch keinerlei Zellgrenzen unterbrochenen plasmatischen Masse, welche mit Sicherheit aus der äusseren Zone des primären Eies herzuleiten ist. Und da wir schon auf dem Zweistadium nicht umhin konnten, eine Umbildung der Körner der äusseren Zone zu typischen Kernen anzunehmen, so liegt

es nahe, auch diese Kerne als Producte einer solchen Umbildung anzusprechen, statt sie — was ja nicht absolut ausgeschlossen erscheint — auf eine Einwucherung von Zellen des inneren Oöciumblattes zurückzuführen.

## 5. Das 8-zellige Stadium.

Taf. IV, Fig. 97—100.

Dem achtzelligen Stadium bin ich in vier Fällen begegnet, welche in Fig. 97, 98, 99<sup>a</sup> und 100<sup>a</sup> in Combinationsbildern dargestellt sind. Fig. 97, 99<sup>a</sup>, 100<sup>a</sup> geben das Stadium in der Ansicht vom vegetativen Pole, Fig. 98 giebt es halb von der Seite wieder.

Fig. 97 zeigt, dass die dritte Furche äquatorial gerichtet ist. Wir haben es hier mit einem Kranze von vier dem vegetativen Pole benachbarten Zellen und einem von vier dem animalen Pole benachbarten Zellen zu thun. In den anderen Fällen sind die Furchungskugeln weniger regelmässig gruppiert, was im Hinblick auf ihre wechselnde Stellung im Vierstadium nicht auffällig erscheinen kann. Principiell werden wir das achtzellige Stadium bereits als Blastula zu betrachten haben, obwohl es noch nicht zur Bildung einer wirklichen Furchungshöhle gekommen ist.

Der Mangel der Furchungshöhle ist durch die Existenz jenes Mittelstückes bedingt, das die Zellen des Vierstadiums mit einander verband und das sich auch jetzt noch nachweisen lässt. In Fig. 97 ist es freilich als ein von den Furchungskugeln abgegliederter Theil nicht mehr vorhanden, und daraus dürfte in diesem Falle die regelmässige Anordnung der Zellen zu erklären sein. Gleichwohl sind auch hier die um den vegetativen Pol gelagerten Zellen in ihrem gemeinsamen Centrum mit einander verschmolzen, und diese Verbindung ist eben der Rest des noch nicht vollständig resorbierten Mittelstückes. Besonders deutlich zeigt sich das Mittelstück in Fig. 99<sup>a</sup>, wo alle acht Zellen an ihm wie Trauben am Stiel festsitzen. Dass der Zusammenhang nicht auf Täuschung beruht, lehrt der zugehörige Schnitt Fig. 99. Ähnlich verhalten sich Fig. 100 und 100<sup>a</sup> und Fig. 98. Das Mittelstück liegt als Nährmaterial in dem Hohlraum des durch die Furchungszellen gebildeten halbkugelförmigen Napfes. Die chromatischen Körnchen, die wir früher im Mittelstücke beobachteten, sind jetzt im Allgemeinen weniger grob, sie sind offenbar zum Theil aufgelöst, und man sieht sie an vielen Stellen direct in die Embryonalzellen übergehen.

Im Umkreise der Embryonalzellen finden sich ausser den Zellen des Oöciums die nämlichen Kernformen wieder, die wir bereits im zwei- und im vierzelligen Stadium beobachtet haben und mit Wahrscheinlichkeit aus der äusseren Zone des primären Eies herleiten konnten. Es sind das einerseits Gebilde nach Art der in Fig. 91, II bei  $\alpha$  dargestellten, welche sich deutlich von den Kernen des inneren Oöciumblattes unterscheiden, andererseits typische Kerne, die denen des letztgenannten Blattes gleichen. Ein sicheres Urtheil über die Herkunft jedes einzelnen von ihnen ist jetzt noch weniger möglich als früher, im Allgemeinen würde ich nur das damals Gesagte zu wiederholen haben.

## 6. Das 16-zellige Stadium.

Taf. IV, Fig. 101—104.

Dieses Stadium, das ich in sechs Fällen beobachtet habe, ist hinsichtlich der Analyse vielleicht das schwierigste unter allen. Auf ihm findet der vollständige Zerfall des Mittelstückes und die

Emancipation der Furchungskugeln von dem letzteren statt, und diese Vorgänge beeinträchtigen die Klarheit des mikroskopischen Bildes in hohem Grade.

Über die Furchen, welche das 16-zellige Stadium herbeiführen, lässt sich nur so viel sagen, dass sie radial verlaufen, d. h. gegen das Mittelstück zu convergiren; eine genauere Angabe ist, wegen der wechselnden Lage der Zellen in diesem und den vorhergehenden Stadien, unmöglich. Die Furchung hat demnach eine Vergrößerung des schon im achtzelligen Stadium gebildeten halbkugelförmigen Napfes zur Folge, in dessen Innerem das Mittelstück sich befindet. Der Napf ist nun etwas tiefer geworden, er nähert sich einigermassen der Kugelform, indem seine Ränder sich über dem Mittelstück enger zusammengezogen haben. In Fig. 101<sup>a</sup> sieht man das Stadium im Combinationsbilde wiedergegeben. Der Schnitt Fig. 103, II geht quer durch die Mitte, Fig. 103, IV durch die Mündung des Napfes.

Im Übrigen zeigen sich in der Gruppierung der Zellen mancherlei Unregelmässigkeiten. Die Zellen sind nicht immer lückenlos an einander gefügt, zuweilen bleibt zwischen ihnen ein Raum frei, so dass die Wandung des Napfes an dieser Stelle durchbrochen ist. Hier dringen dann Zellen aus der Umgebung des Embryo, also Gebilde, die aus der äusseren Zone des primären Eies oder vom inneren Blatte des Oöciums herkommen, zwischen die Furchungskugeln ein. Das ist z. B. der Fall in Fig. 103, III, wo die Zellen 7 und 11 ziemlich weit von einander entfernt sind und wo sich einige Kerne dicht an die Zelle 7, zwischen ihr und dem Mittelstück, angeschmiegt haben. Im vorhergehenden Schnitt ist diese Lücke durch die Zelle 5 ausgefüllt, im folgenden wird sie durch die Zellen 16 und 11 wenigstens annähernd überbrückt. Ähnliches gilt für Fig. 104, III. Die Zellen 8 und 9 liegen weit auseinander, aber in den folgenden Schnitten, von denen nur noch die beiden nächsten wiedergegeben sind, sieht man, dass sich andere Embryonalzellen (Fig. 104, IV u. V, Zelle 10, 12, 13) wie ein Dach über den Zwischenraum hinwölben.

Dergleichen Unregelmässigkeiten sind leicht zu erklären, wenn man die vorhergehenden Stufen der Entwicklung in Betracht zieht. Im vierzelligen Stadium waren die Furchungskugeln in den Ecken eines meist stark verzogenen Vierecks angeordnet, in dessen Schwerpunkt das Mittelstück lag. In der Regel berührten die Zellen einander mit ihren seitlichen Flächen, zuweilen aber blieb zwischen ihnen eine Lücke (Fig. 91, I; 93; 94), welche zunächst von der Substanz der äusseren Zone, dann auch von den Zellen des inneren Oöciumblattes ausgefüllt wurde. Fast immer war eine solche Lücke unterhalb des Mittelstückes zu constatiren, und diese wird im weiteren Verlauf der Entwicklung nur allmählich verschwinden können, da sie ja keineswegs leer, sondern von zelligen Elementen, die nicht dem Embryo angehören, occupirt ist. Als Reste dieser Lücke werden auch die im 16-zelligen Stadium bestehenden Zwischenräume zu deuten sein.

Hinsichtlich der Grösse der Zellen ist jetzt immer ein deutlicher Unterschied zu erkennen. Die im Bereich der Mündung des halbkugelförmigen Embryo gelegenen Zellen sind an der einen Seite sehr viel grösser als an der anderen (Fig. 101; 103, III, IV). Meist sind es vier paarweise über einander geschichtete Zellen, die sich in solcher Art vor den übrigen auszeichnen; so in Fig. 103 die Zellen 7 und 8, 15 und 16, in Fig. 104 die Zellen 1 und 2, 5 und 6. Schon beim vierzelligen Stadium sind derartige Differenzen erwähnt worden (S. 34, oben), aber sie waren nicht hinlänglich constant, um etwas Bestimmtes darüber sagen zu können. Immerhin ist es mir wahrscheinlich, dass die jetzt offenkundig gewordenen Verhältnisse schon in jenen Differenzen angebahnt waren. In mehreren Fällen war damals zu constatiren, dass eine Zelle an Volumen den Vorrang vor ihren Geschwistern behauptete. Es liegt nahe, in ihr die Mutterzelle der soeben erwähnten vier grösseren Zellen zu erblicken.

Bezüglich der Kerne sei bemerkt, dass sie nicht selten zwei deutliche Nucleolen enthalten (Fig. 104, II, Zelle 5), eine Thatsache, die auch für das vier- und das achtzellige, sowie für die später zu besprechenden Stadien gilt.

Das Mittelstück zeigt Spuren eines rapiden Verfalls, seine Substanz ist gelockert, augenscheinlich fast flüssig. Es ist noch nicht immer möglich, die Furchungskugeln an der Innenseite scharf gegen das Mittelstück abzugrenzen (Fig. 103, III; 104, III), aber die Verbindung beschränkt sich auf einen ganz engen Raum und in den meisten Fällen hat sie vollständig aufgehört. Sicher kommt während der nächsten Theilung die Emancipation der Zellen zum Abschluss. (VII)

Im 16-zelligen Stadium treten nun in der Umgebung des Embryo, namentlich an der Stelle, wo die Halbkugel sich über dem Mittelstück öffnet, eigenthümliche kernartige Gebilde zu Tage, welche dieses Stadium in sehr auffälliger Weise charakterisiren. Sie sind im Fall ihrer typischen Ausprägung (Fig. 104, IV, a; 102, d, e) vollkommen kugelförmig, ihr Durchmesser beträgt knapp 0,004 mm. Die Wandung der Kugel wird von einer äusserst zarten, aber deutlich sichtbaren Membran gebildet, die an der einen Seite durch Auflagerung chromatischer Substanz nach innen zu bis auf 0,0005 mm verdickt ist. Diese Verdickung ist auf das Gebiet einer Kugelkappe beschränkt, die sich der Halbkugel nähert und deren Ränder sich manchmal scharf gegen den nicht verdickten Theil der Membran absetzen. Wenn die Verdickung von der Fläche gesehen wird, so verdeckt sie durch ihre starke Färbung den Körper, in dem sie liegt, und derselbe erscheint dann ungefähr wie der Nucleolus einer Zelle. Sieht man die Verdickung von der Seite, so gewährt sie das Bild eines Halbmondes oder einer Sichel. Da dieser Fall natürlich am häufigsten ist, so findet man in den Figuren vorwiegend die Sichelform.

Das Innere des Körpers, der ja eigentlich eine Blase ist, erscheint hell. Es enthält keine färbbaren Bestandtheile, mit Ausnahme eines im Centrum gelegenen ründlichen Körnchens (Fig. 102, d, e), welches durch Karmin ebenso dunkel gefärbt wird wie die Substanz der Wandverdickung. Dieses Körnchen, das als Nucleolus zu bezeichnen ist, zeigt sich nicht immer mit gleicher Deutlichkeit, zuweilen treten statt seiner zwei kleinere und minder scharf umschriebene Fleckchen auf (Fig. 104, IV, a), mitunter fehlt es auch ganz.

Während bei Anwendung des Karmins die festen Bestandtheile der fraglichen Körper lediglich als chromatophil zu erkennen sind, ergiebt sich bei Anwendung des Auerbach'schen Gemisches (vgl. S. 7) noch ein anderes Resultat. Es zeigt sich, dass der Nucleolus entschieden erythrophil, die Wandverdickung ebenso entschieden cyanophil ist, während die Blasenwand selbst fast ungefärbt bleibt. Fig. 53 auf Taf. I dient zur Illustration dieses Verhältnisses. Die Wandverdickung scheint also aus Chromosomensubstanz zu bestehen, und dies macht die Kernnatur der Körper fast zur Gewissheit.

Wo kommen nun diese Körper her, was bedeuten sie, und welchem Schicksal gehen sie entgegen?

Um die erste Frage zu beantworten, müssen wir auf das vierzellige Stadium zurückgreifen, denn hier zeigen sich jene Körper zuerst, obwohl nicht regelmässig. Nur in vier oder fünf Fällen konnte ich sie daselbst beobachten. Sie erscheinen vereinzelt in unmittelbarer Nähe der Furchungszellen, in einer Region, welche der Lage nach mit der äusseren, körnchenhaltigen Zone des primären Eies zusammenfällt. Meistens fand ich 1 bis 2 solcher Körper, z. B. in Fig. 92, wo die beiden überhaupt vorhandenen auf demselben Schmitte liegen. Am zahlreichsten sind sie in Fig. 91, I und II, wo zum wenigsten 6 in vollkommen charakteristischer Ausbildung zu erkennen sind. Es ist wichtig, dass hier die Grenze der äusseren Zone des primären Eies dem Oöcium gegenüber noch

deutlich geblieben ist und dass die Körperchen sämtlich innerhalb dieser Zone liegen. Besonders klar tritt das im Schnitte I oberhalb der linken Furchungszelle zu Tage. Auch im Schnitte II ist das Plasma um die links von der Furchungskugel gelegenen Körperchen deutlich abgegrenzt, und zwar so, dass jedes der letzteren seinen eigenen Plasmahof zu besitzen scheint. Zwei andere Körperchen ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) nähern sich in ihrer Bildung den das Ei umgebenden Zellkernen, indem ihr Inhalt dunkler geblieben und die Wandverdickung noch nicht so scharf ausgeprägt ist.

Unter den vier achtzelligen Stadien finde ich einmal 1 und einmal 3 derartige Körperchen in der Umgebung der Furchungszellen, ebenfalls in einer Lage, dass sie aus der äusseren Schicht des primären Eies ableitbar erscheinen.

Auf dem 16-zelligen Stadium fehlen die Körperchen, so weit meine Erfahrung reicht, niemals, daher sie für dieses Stadium geradezu typisch sind. Ich zählte ihrer in den verschiedenen Fällen 6 bis 20, wobei sich als Durchschnitt die Zahl 16 ergab. Man sieht sie stets in nächster Nähe der Furchungszellen, sowohl ausserhalb von denselben (Fig. 103, I, V), als auch zwischen ihnen (Fig. 103, II; 104, III, IV). Entschieden am stärksten häufen sie sich an der Mündung des durch die Furchungszellen gebildeten halbkugelförmigen Napfes (Fig. 101; 104, IV u. V, links), wo sie dicht beisammen liegen und von wo sie bis tief in das Lumen des Napfes eindringen.

Da wir die Körperchen in den früheren Stadien auf die äussere Zone des primären Eies beschränkt fanden, so müssen wir annehmen, dass sie von hier aus in die zwischen den Furchungszellen bestehenden Lücken und in den Hohlraum des Napfes hineingerückt sind. Dies setzt einen allmählichen Zerfall der äusseren Zone voraus, der uns auf späteren Stadien durch das gänzliche Fehlen der Zone bestätigt wird.

Wie aber sind die Körperchen, die sich nun so ausserordentlich vermehrt haben, entstanden?

Schon ihr Verhalten gegen die verschiedenen Farbstoffe sowie ihre Ähnlichkeit mit den Kernen der Spermatozoen führen auf die Vermuthung, dass wir es mit umgewandelten Kernen zu thun haben. Diese Vermuthung wird zur Gewissheit, indem wir sehen, dass sich alle Übergänge zwischen der oben geschilderten typischen Form der Körperchen und den in der Umgebung der Embryonalzellen gelegenen Kernen auffinden lassen. Nicht selten treffen wir auf Gebilde, die es zweifelhaft machen, ob wir sie als einfache Kerne oder als jene Körperchen ansprechen sollen. In Fig. 102, *a*, *b* sehen wir Kerne von der Art, wie sie bisher überall im Umkreise des Embryo zu finden waren und wie sie auch noch im 16-zelligen Stadium daselbst vorkommen. Sie sind von rundlicher oder abgeplatteter Form, enthalten einen deutlichen Nucleolus und eine grosse Zahl chromatischer Körnchen, die in der Nähe der Kernmembran am dichtesten liegen. Daneben aber treten auch Bildungen auf, die sich durch theilweise Verdickung und stärkere Färbbarkeit der Membran auszeichnen, wobei eine gleichmässige Rundung bemerkbar wird (Fig. 103, IV, *a*). Sonst ähneln diese Körperchen den gewöhnlichen Kernen, doch sind sie ein wenig kleiner, so dass ihre Rundung vielleicht als Folge einer Contraction der Membran anzusehen ist. Die Verdickung zieht sich über den grössten Theil der Membran hin und verläuft unmerklich in dieser letzteren. Es existirt keine deutliche Grenze zwischen dem verdickten und nicht verdickten Theil der Membran.

Ferner gewahrt man Kerne, in denen die Wandverdickung zugenommen und sich mehr auf die eine Seite der Halbkugel concentrirt hat (Fig. 103, I, *a*; 102, *d*; Taf. I, Fig. 52). Je mehr dies der Fall ist, um so mehr nähert der Kern sich der Kugelform, um so mehr schwinden auch in seinem Innern die chromatischen Körnchen. Es scheint, als ob diese aufgelöst worden wären und sich an

der Kernwand in Form jener chromatischen Verdickung niedergeschlagen hätten. Der Nucleolus liegt nun in einem hellen, von homogener Flüssigkeit erfüllten Hohlraum. Im weiteren Fortschritt beschränkt sich die Verdickung immer entschiedener auf die eine Seite der Kernkugel, wo sie sich dann scharf gegen den unverdickten Theil der Membran absetzt (Fig. 104, IV, *a*; 102, *e*; Taf. I, Fig. 53).

Mit diesem Stadium sind die Kerne gleichsam auf dem Gipfel ihrer Differenzirung angelangt. Sie verfallen jetzt einer allmählichen Zersetzung, in deren Verlauf sie noch eine Zeit lang sichtbar bleiben, um dann spurlos zu verschwinden.

Zunächst beginnt der Nucleolus zu zerfallen, die Kernhaut wird undeutlich (Fig. 103, II, *a*) und nur die chromatische Verdickung bleibt übrig (Fig. 103, II, *b*; 102, *f*, *g*). Endlich löst sich auch diese in dem umgebenden Plasma auf. Auch Fig. 102, *c* halte ich für einen Zustand der Entartung.

So kommt es, dass auf späteren Embryonalstadien nur noch wenige Reste der sichelförmigen Körperchen zu entdecken sind, worauf ich an geeigneten Orten besonders hinweisen werde.

Was die Herkunft der im Umkreise der Furchungszellen gelegenen Kerne betrifft, aus denen wir die beschriebenen Körperchen entstehen sahen, so ist nur zweierlei möglich. Entweder entstammen die Kerne den Zellen des inneren Oöciumblasses, oder sie sind mit jenen Kernen identisch, die im Beginn der Entwicklung aus den in der äusseren Zone des primären Eies befindlichen Körnern hervorgingen (vgl. S. 32 f.). Ich halte das Letztere für gewiss. Entscheidend scheint mir Taf. IV, Fig. 91 zu sein, wo im vierzelligen Stadium der Umriss der äusseren Zone noch vollkommen deutlich ist und innerhalb dieser Zone die ersten sichelförmigen Körperchen auftreten. Solche Bilder lassen sich nur unter der Voraussetzung erklären, dass jene Körperchen durch Umwandlung der in der äusseren Zone befindlichen Kerne entstanden sind.

Dieser Process der Umwandlung nimmt also auf den folgenden Stadien seinen Fortgang und erreicht im 16-zelligen Stadium seinen Höhepunkt.

Schon in Fig. 91, II beobachten wir, dass sich an einigen Stellen das Plasma rings um die Kerne zellig abzugrenzen beginnt. Dadurch wird eine Zerklüftung der äusseren Zone eingeleitet, die im 16-zelligen Stadium (Fig. 101; 103, II, V; 104, III—V) noch stärker hervortritt. Nach dem Princip des kleinsten Widerstandes werden die Kerne mitsamt ihrem Plasma in die zwischen den Furchungszellen bestehenden Lücken hineingedrängt, und vorzugsweise häufen sie sich über der durch die napfförmige Wölbung des Embryo gebildeten Höhle an (Fig. 101). Hier treten sie in Beziehung zu dem in Auflösung begriffenen Mittelstücke, welches mehr und mehr von den Furchungszellen resorbirt wird und in Fig. 101 nur noch als wolkige Masse sichtbar ist. Je mehr die Kerne entarten, um so mehr vereinigen sich mit dem Mittelstücke, so dass man die Reste direct in dem letzteren eingebettet findet (Fig. 103, II, III). Ohne Zweifel tragen sie gleich dem Mittelstücke zur Ernährung der Embryonalzellen bei. Noch auf späteren Stadien, so Taf. V, Fig. 105, II und 119, Taf. VI, Fig. 124, sieht man zuweilen einzelne von Plasma umgebene Sichelkerne im Lumen des Embryo liegen, wo man sie denn als Überbleibsel des Mittelstückes und der äusseren Zone zu deuten hat. (VIV, *b*)

Bemerkenswerth ist, dass wir auf solchen Stadien, wo die Sichelkörperchen in das Mittelstück übergegangen sind, im Umkreise der Embryo keine Spur von der äusseren Zone entdecken können. Der Embryo liegt dann frei in einem Hohlraum, der nur von dem äusseren Blatte des Oöciums umschlossen wird.

## 7. Das 24-zellige Stadium. (Blastula.)

Taf. V, Fig. 105—108.

Da im 16-zelligen Stadium die Emancipation der Furchungskugeln von dem Mittelstücke zum Abschluss gelangt und auch die äussere Zone mehr und mehr schwindet, so treten uns von jetzt an die einzelnen Zellen in schärferer Abgrenzung entgegen.

Nicht alle hier in Betracht kommenden Stadien zeigen genau die oben angegebene Zellenzahl. Unter den zehn Stadien, die mir in Schnitten vorliegen, ist etwa die Hälfte 24-zellig, wobei auch solche Fülle mitgerechnet sind, in denen nur eine ungefähre Bestimmung auf 23—25 Zellen möglich war; die anderen Stadien haben ca. 20 bis 22, eines hat 26 Zellen. Nimmt man an, dass von den Zellen des 16-Stadiums die eine Hälfte sich durchschnittlich früher theilt als die andere, so ergibt sich als Resultat das Stadium von 24 Zellen. Da aber auch in der einzelnen Hälfte die Theilung nicht ganz gleichzeitig ablaufen wird, so werden mannigfaltige Zwischenstufen eintreten können.

Auf dem Stadium, welches in Fig. 105, I und II, im Sagittal- und Medianschnitt dargestellt ist, besitzt der Embryo noch die Napfform, die sich gegenüber dem 16-zelligen Stadium nur mehr vertieft hat. In dem Hohlraum des Napfes (Schnitt II) liegen in Gestalt wolkiger Plasmamassen die Reste des Mittelstückes und der äusseren Zone nebst einigen Sichelkernen. Die am Grunde des Napfes befindliche Zelle gehört wahrscheinlich der zur Papierfläche parallelen Seitenwand an, von der sie durch den Schnitt theilweise abgetrennt wurde. Im Umkreise des Embryo ist von der äusseren Zone nichts mehr sichtbar. Die Embryonalzellen sind verschieden an Grösse, einige am Rande des Napfes gelegene überragen die anderen bedeutend.

Dies ist das einzige Stück, wo ich den Hohlraum des Napfes noch weit geöffnet fand. In allen übrigen Fällen war der Hohlraum bereits geschlossen. Die Furchungszellen bilden dann ungefähr eine Kugel (Fig. 106), die jedoch meistens schon etwas in die Länge gezogen ist, und zwar so, dass die Hauptaxe mit der Längsrichtung des Oöciums zusammenfällt (Fig. 107). Manchmal liegen die Zellen so dicht, dass ein wirkliches Lumen zwischen ihnen nicht constatirt werden kann und man die ganze Bildung als „Morula“ charakterisiren möchte. Gewöhnlich aber ist ein kleines Lumen vorhanden und dann in der Typus der Blastula deutlich ausgeprägt (Fig. 106—108). Immer sind die Zellen an Grösse beträchtlich verschieden. Die grössten Zellen liegen den kleinsten genau gegenüber, dazwischen findet nach aufwärts und abwärts ein allmählicher Übergang statt (Fig. 106, 107). So lässt sich ein grosszelliger Pol von einem kleinzelligen unterscheiden. Wir werden zunächst nur aus morphologischen Gründen diesen dem animalen, jenen dem vegetativen Pol anderer Thierformen zu vergleichen haben, eine Auffassung, die aber auch durch die weiteren Entwicklungsvorgänge bestätigt wird.

Schon im ungeklüfteten Ei hatten wir eine Seite, welche durch stärkere Einlagerung körniger Bestandtheile hervorragte, als die vegetative bezeichnen können (vgl. S. 31). An dieser Seite, welche der Ursprungsstelle des Oöciums zugekehrt war, blieben die Furchungszellen vermöge des Mittelstückes in Zusammenhang, und es ist anzunehmen, dass die Constituenten des grosszelligen Poles der Blastula aus jenem körnchenreichen, schwerer sich klüftenden Plasma des Eies hervorgegangen sind. Dafür spricht auch die Lage der grossen Zellen, welche in der Regel ebenfalls nach der Mündung des Oöciums schauen, obwohl dies z. B. in Fig. 106, wo ein durch das Oöcium geführter Querschnitt fast in der Polaxe des Embryo verläuft, wenigstens nicht genau zutrifft. Doch kommt das angegebene

Verhältnis aufs schärfste zum Ausdruck, sobald sich der Embryo in die Länge streckt. Die Streckung vollzieht sich stets in der Richtung der Polaxe, und schon in Fig. 107 sehen wir den vegetativen Pol dem Ursprung, den animalen dem Ende des Oöciums zugewandt. Wir werden daher den vegetativen Pol gelegentlich auch als den vorderen oder oberen, den animalen als den hinteren oder unteren Pol des Embryo bezeichnen.

In welcher Weise die geschlossene Blastula zu Stande kommt, ist wohl nicht schwer sich vorzustellen. Je weiter die Resorption der aus den Resten des Mittelstückes und der äusseren Zone bestehenden Binnenmasse, welche in Fig. 105 noch deutlich sichtbar ist, vorschreitet, um so mehr wird sich die Mündung des Napfes zusammenziehen, theils dadurch, dass sich die Embryonalzellen gegen einander verschieben, theils dadurch, dass die neuen Theilungsproducte in der Richtung des kleinsten Widerstandes, also ebenfalls nach der Mündung zu, abgesetzt werden. Von dem Quantum der resorbirbaren Masse wird es abhängen, ob dieser Vorgang früher oder später zum Ziele führt. Nach Fig. 105 scheint es, dass die grossen Zellen des vegetativen Poles nicht aus dem ganzen Umkreise der Napfmündung herkommen, sondern dass sie ursprünglich an einer Seite derselben gelegen sind; ein Umstand, der uns wieder die Thatsache ins Gedächtnis ruft, dass schon im vierzelligen Stadium zuweilen eine Zelle die übrigen an Grösse übertraf: Es könnte sein, dass diese Zelle vorwiegend an der Bildung des vegetativen Poles theilhaftig wäre.

Nochmals mag erwähnt werden, dass die Constituenten dieses Stadiums nicht in allen Fällen so regelmässig geordnet sind wie in Fig. 106—108, dass aber auch sonst die typischen Unterschiede in der Grösse und in der polaren Gruppierung der Zellen hervortreten.

## 8. Das 32-zellige Stadium. (Gastrula.)

Taf. V, Fig. 109—112.

Auch hier, wie im vorigen Kapitel, ist die angegebene Zahl der Zellen nur als die durchschnittliche zu betrachten. In Wirklichkeit handelt es sich bei neun möglichst genau geprüften Stadien um eine Zahl von ca. 30 bis ca. 36 Zellen.

Von den erwähnten Stadien zeigen drei den Typus der Morula, d. h. sie entbehren eines deutlichen Hohlraumes. Die Zahl der Zellen ist 30—34.

In Fig. 109, I und II, ist eins dieser Stadien in zwei auf einander folgenden Längsschnitten dargestellt. Der obere Pol ist etwas vertieft bezw. abgeflacht. Über ihm sieht man im Schnitte I ein dunkles Körnchen nebst einem Plasmawölkehen, welche vielleicht als Reste der nicht völlig resorbirten äusseren Zone zu betrachten sind, möglichenfalls aber auch von dem inneren Oöciumblatte herkommen. Während nämlich das äussere Blatt des Oöciums noch rege fortwuchert, beginnt das innere allmählich zu atrophiren, und die Spuren dieses Zerfalls zeigen sich zuerst am unteren Ende, in der Nähe des Embryo, für dessen Ausdehnung also auf doppelte Weise Raum geschafft wird. Die beiden isolirt gelegenen Zellen *cc'* im Schnitte II sind solche atrophirende Bestandtheile des Oöciums. Den Fortgang der Degeneration erkennt man überall auf den späteren Stadien, ohne dass darauf jedesmal ausdrücklich hingewiesen werden soll.

In Fig. 109 sind die am oberen, also vegetativen Pole gelegenen Furchungszellen tief in das Innere des Embryo eingesunken, so dass sie in einem räumlichen Gegensatz zu den übrigen,

peripher angeordneten Zellen stehen. Solcher centralen Zellen sind vier vorhanden, je zwei liegen in einem Schnitte. Sonst ist nur zu bemerken, dass der Grössenunterschied zwischen den Zellen hier nicht so charakteristisch hervortritt wie auf Stadien, die bereits eine deutliche Höhlung besitzen.

In Fig. 110 sind ebenfalls die Zellen des oberen Poles einwärts gerückt, zwei davon liegen gänzlich im Inneren. Ein drittes, ähnlich beschaffenes Stadium ist nicht abgebildet; auch da sind 4—5 centrale Zellen vorhanden.

Die sechs anderen Stadien mit entsprechender Zellenzahl sind hohle, etwas längliche Blasen, in deren Lumen jedoch stets einzelne isolirte und offenbar degenerirende Zellen erkennbar sind, in zwei Fällen 4, in einem 3, in zweien 2 und in einem 1 Zelle. Zwei dieser Stücke sind in Fig. 111 und 112 dargestellt.

In Fig. 111 ist das Lumen noch relativ klein. Es liegen darin zwei deutliche Zellen, in welchen Kern und Plasma gut erhalten geblieben sind. In einer dritten Zelle, welche die beiden ersten zum Theil verdeckt und die daher nicht gezeichnet ist, hat sich der Kern zu einem dunklen Ballen zusammengezogen. Zwei andere im Lumen enthaltene Körper, von denen man den kleineren am oberen Pole des Embryo in der Figur erkennt, scheinen plasmatischer Natur zu sein; vielleicht sind sie als Reste des Mittelstückes und der äusseren Zone aufzufassen.

In Fig. 112 erscheint der Embryo grösser, sein Lumen geräumiger, obwohl die Zahl der Zellen kaum vermehrt ist. Im Innern ist hier nur eine Zelle vorhanden, von kugelförmiger Form und wenig grösser als die Kerne der wandständigen Zellen. Der Kern ist bis auf ein unregelmässig gestaltetes Körnchen, das im Wesentlichen dem Nucleolus entsprechen dürfte, geschwunden. Solche Spuren des Verfalls sind an den Binnenzellen fast stets bemerkbar, und in der That gehen die letzteren ihrer völligen Auflösung entgegen. Korotneff ('89, Fig. 9, Erklärung), der diese Zellen auf späteren Stadien beobachtet hat, spricht von einer „fettigen Degeneration“ derselben.

Ihrem Ursprung nach halte ich die im Lumen des Embryo gelegenen Zellen für identisch mit jenen, die wir in Fig. 109 und 110 vom vegetativen Pole nach dem Centrum vorgerückt sahen. Ich fasse diese Einwanderung der Zellen als Folge einer Art Epibolie auf, die in engem Zusammenhang stehen dürfte mit dem durch die fortschreitende Resorption des Mittelstückes bedingten Verschluss der oberen Öffnung des anfangs napfförmigen Embryo (Fig. 105; vgl. oben S. 43). Ich nehme an, dass im weiteren Verlauf dieser Epibolie die einwärts gekehrten Zellen der Fig. 109, I und II, mehr und mehr von den Nachbarzellen umwachsen werden und dann derart ins Innere zu liegen kommen, wie es bei den beiden mittelsten Zellen der Fig. 110 der Fall ist. Die in Fig. 109 seitlich gelegenen Zellen  $\alpha$ ,  $\beta$  werden alsdann zu Zellen des vegetativen Poles, die von ihnen umschlossenen Zellen aber zu Binnenzellen, welche sich nun von einander und von den wandständigen Zellen allmählich loslösen (Fig. 111) und der Rückbildung anheimfallen (Fig. 112).

Die Zahl der Binnenzellen ist nicht constant, sie schwankt in den neun Beispielen dieses Stadiums zwischen 1 und 4—5, wobei jedoch die obere Grenze häufiger als die untere erreicht wird. Fraglich bleibt es, ob auch in den Fällen, wo schon im 24-zelligen Stadium eine vollkommen geschlossene Blase mit freiem Lumen vorhanden ist, wie in Fig. 107 und 108, doch noch vegetative Zellen in das Innere verlegt werden. Ich halte dies nicht für wahrscheinlich, glaube wenigstens nicht, dass es in der beschriebenen Weise geschieht. Immerhin ist es möglich, dass noch auf späteren Stadien einzelne Zellen der Wand in die Furchungshöhle hineinfallen, wofür Anzeichen vorliegen.

Die Thatsache, dass die Binnenzellen in wechselnder Zahl auftreten und dass sie an dem

organischen Aufbau des Thieres sich nicht betheiligen, ruft den Gedanken wach, dass wir es in ihnen mit einer rudimentären Bildung zu thun haben könnten. Wie diese Bildung zu deuten sei, das wird durch die fernere Entwicklung und durch die Vergleichung mit marinen Bryozoenformen, wie mir scheint, sehr nahe gelegt. Ich sehe in der Anlage der Binnenzellen die primäre Gastrulation des Thieres, in den Zellen selbst das primäre Entoderm. Die Gründe für diese Auffassung werde ich in den Anmerkungen (V VIII) darlegen.

Ein unserer Fig. 110 vergleichbares Stadium von *Cristatella* hat Davenport, '91, Taf. XI, Fig. 94 abgebildet. Zwei Zellen mit wohl erhaltenen Kernen liegen im Innern des Embryo, dem vegetativen Pole dicht angefügt. Zwei andere Zellen mit gleicher Orientierung befinden sich laut Erklärung der Figur im nächsten Schnitte, eine davon zeigt Spuren von Degeneration. Davenport glaubt, dass aus diesen vier Zellen das Epithel der Leibeshöhle hervorgehe, sieht also in ihnen die Urzellen des Mesoderms. Meinen Beobachtungen an *Plumatella* zufolge muss ich dagegen annehmen, dass die erwähnten Zellen lediglich das functionslose Entoderm repräsentiren, dessen Rückbildung bereits durch den Zerfall der einen Zelle angebahnt wird. Das wirkliche Mesoderm wird auch bei *Cristatella* vermuthlich bedeutend später zur Anlage gelangen. — Korotneff's ('89) Fig. 5, welche eine „excentrisch“ gelegene Höhle in der „durch Segmentirung entstandenen Morula“ zeigt, dürfte ebenfalls diesem Stadium angehören.

## 9. Die Pseudo-Blastula.

Taf. V, Fig. 113—116.

Während man sich bisher meist erst durch Schnitte darüber Auskunft verschaffen konnte, mit welchem Stadium man es zu thun hatte, ist es von jetzt ab leicht, bei Anwendung von Aufhellungsmitteln schon am unzerschnittenen, bloss durch Nadelpräparation isolirten Oöcium den Charakter des Stadiums zu erkennen. Es ist daher nicht mehr vom Zufall abhängig, ob und wie viele Belegstücke man für das eine oder das andere Stadium auftreibt, und so fällt auch von jetzt ab der Grund weg, über die Zahl derselben besondere Angaben zu machen; denn sobald der Beobachter diese Zahl ganz nach seinem Bedarf regelt, ist sie nicht mehr im Stande, von der Häufigkeit oder der Dauer des betreffenden Stadiums einen Begriff zu geben.

Nachdem der Embryo die Form einer hohlen, in der Richtung der Polaxe verlängerten Blase gewonnen hat (Fig. 107, 112), wird sein Lumen in Folge von weiteren Zelltheilungen immer geräumiger, er selbst grösser. Er hat das Ansehen eines kurzen, an beiden Enden geschlossenen Schlauches (Fig. 113—115). Sonst besteht im Wesentlichen der früher geschilderte Typus.

Die Wand des Schlauches ist nach wie vor einschichtig. Die Zellen des oberen, vegetativen Poles sind rundlich-kubisch bis cylindrisch, die des unteren bilden ein Plattenepithel (Fig. 114, II), daher der Gegensatz zwischen den beiden Zellsorten stets deutlich hervortritt (vgl. die Querschnitte Fig. 116, I und II). Dieser Gegensatz ist jedoch nicht nur in der Form der Zellen begründet, sondern die vegetativen Zellen sind an und für sich erheblich grösser und plasmareicher als die übrigen. Im Lumen des Embryo sind immer einige Binnenzellen oder Spuren von solchen bemerkbar.

Das Oöcium (Fig. 114, I) ist gleich dem Embryo in lebhaftem Wachstum begriffen. Das äussere Blatt ( $m'$ ) zeigt überall den Charakter eines kräftigen Cylinderepithels, während es zu Beginn der Entwicklung (Taf. III, Fig. 83, 87) durchaus plattenförmig erschien. Die Wandlung trat zuerst

in der Halsregion des Oöciums ein, weiter abwärts, namentlich in der Umgebung des Embryo, bestand das ursprüngliche Verhältnis bis etwa zum 16-zelligen Stadium fort (Taf. IV, Fig. 101). Dann begann auch in diesem Theile die Wucherung (Taf. V, Fig. 105), und jetzt ist der Unterschied völlig ausgeglichen: Offenbar haben die Zellen in dem Augenblick ihre Thätigkeit aufgenommen, wo der Embryo sich der Blasenform näherte, wo also durch die Bildung resp. Erweiterung seines Lumens ein rascheres Wachstum und ein grösseres Raumbedürfnis bedingt war. — Das innere Blatt (Fig. 114, *ec'*) hat sich von seinem ectodermalen Mutterboden gänzlich abgeschnürt und ist durch die dazwischengetretene Muskelschicht (*tm*) von demselben getrennt worden.

Das hier geschilderte Embryonalstadium ist schon in früheren Untersuchungen ziemlich richtig beschrieben und abgebildet worden; so von Korotneff '89, Fig. 6, von mir '90, S. 116, Fig. I, von Kraepelin '92, Taf. II, Fig. 69. Korotneff und Kraepelin bezeichnen es schlechthin als Blastula, eine Auffassung, die ich nicht theilen kann, da ich bereits im vorigen Stadium die Gastrulation constatirt habe. Indem ich die Binnezellen als das primäre, der Rückbildung anheimfallende Entoderm deute, kann ich dem gegenwärtigen Stadium nur den Werth einer secundären oder Pseudo-Blastula beilegen. Das Stadium entspricht einer Gastrula, deren inneres Blatt rudimentär geworden ist, kann also vergleichend-embryologisch nicht mit der Blastula identificirt werden.

## 10. Die Bildung des Mesoderms und der Leibeshöhle.

Fig. V, Fig. 117 — Taf. VI, Fig. 124.

Auf dem Stadium Taf. V, Fig. 115 hat der Embryo die Zahl von etwa 74 Zellen erreicht. Die Wand ist hier noch überall einschichtig. Nun beginnen am vegetativen Pole jene Veränderungen, welche zur Bildung einer zweiten, inneren Wandschicht, des Mesoderms, und zur Entstehung der Leibeshöhle hinführen.

Die Anlage des Mesoderms erfolgt in der Weise, dass die Theilungsproducte der plasmareichen Zellen des oberen Poles nicht mehr neben einander, sondern über einander zu liegen kommen, also zum Theil in den Hohlraum der Blase hineingedrängt werden.

In Fig. 117 — 72 wandständige Zellen — sind die ersten Spuren dieses Vorgangs kenntlich geworden. Die vegetativen Zellen  $\mu$  liegen nicht auf gleichem Niveau mit den übrigen, sondern sind nach innen gerückt, sie repräsentiren die ältesten Mesodermzellen. Ob sie die einzigen sind, welche in solcher Orientirung auftreten, ist nicht möglich zu sagen, da nur die mittleren Schnitte hiefür massgebend sein können, während jene, welche die Wand des Embryo im Schrägschnitt oder gar von der Fläche zeigen, keine sichere Auskunft geben. Alle Bilder jedoch, in denen das Mesoderm sich deutlich in seiner frühesten Anlage darstellt, sprechen dafür, dass die Anlage von zwei einander gegenüberliegenden Punkten des vegetativen Poles, etwas unterhalb der Scheitelzelle, ihren Ausgang nimmt, und dass folglich in dieser Beziehung eine bilaterale Symmetrie zu flüchtigem Ausdruck kommt, was freilich nicht so zu verstehen ist, als ob das ganze Mesoderm auf zwei Zellen zurückgeführt werden könnte, da jene Zellen vielmehr nur den Ort bezeichnen, wo demnächst andere ihresgleichen von den Wandzellen gebildet werden. (VIX)

In Fig. 119 — 73 Zellen — sieht man eine Mesodermzelle im Zustande der Theilung, und zwar einer fast beendeten Theilung; eine darübergelegene, im nächsten Schnitte sichtbare Wandzelle enthält nämlich ebenfalls eine Chromosomenplatte und dürfte als Stammzelle zu betrachten sein. An

der entgegengesetzten Seite, rechts, ist die Wand einschichtig geblieben, aber die cylindrische Form der dort befindlichen Zellen lässt auf eine baldige Einwucherung von Mesodermelementen schliessen.

Ein späteres Stadium — 139 Zellen — ist in Fig. 118 durch zwei Querschnitte vertreten, die in der Nähe des unteren und des oberen Poles geführt sind. Das Mesoderm ist mehrzellig geworden; in Schnitt II ist der untere Theil der Anlage sichtbar, deren Bilateralität hier besonders deutlich zu Tage tritt.

Die Wucherung greift nun rasch um sich, und bald ist der Embryo an seinem oberen Ende von einer Schicht plasmareicher Zellen ausgekleidet (Taf. VI, Fig. 120, 121). Diese Zellen sind innig mit denen der äusseren Schicht verbunden und nicht schärfer von ihnen abgesetzt als von einander, daher sie lediglich als eine Verdickung jener Schicht erscheinen. Auch bilden sie nicht überall eine einfache Lage, sondern hie und da häufen sie sich, so dass der Embryo am vegetativen Pole zuweilen ganz von ihnen erfüllt wird. Nie aber greift die mesodermale Wucherung über das Gebiet der vegetativen Zellen hinaus, der untere Theil des Embryo bleibt stets einschichtig.

In jedem Falle, bald früher, bald später, treten die Mesodermzellen an ihrer unteren Grenze, nämlich da, wo die Wand des Embryo einschichtig wird, in unmittelbare Berührung und bleibenden Zusammenhang (Fig. 122). Die Verbindung wird durch die immer stärkere Häufung der Zellen herbeigeführt, vielleicht auch befördert durch eine Art amöboider Beweglichkeit, die ihnen wenigstens in der fertigen Kolonie unzweifelhaft eigen ist. Auf diese Weise entsteht oberhalb der Pseudoblastulahöhle ein zweiter, allseitig geschlossener, von Mesodermzellen umgebener Hohlraum, die Leibeshöhle. Dieselbe kann entweder sogleich vorhanden sein, nachdem die dem unteren Pole genäherten Mesodermzellen zu einer queren Scheidewand sich vereinigt haben, oder sie kann, wenn das Mesoderm in Folge lebhafter Wucherung eine dichte Masse geworden war, durch Auseinanderweichen der Zellen gebildet werden. Welcher von beiden Fällen häufiger ist, wird kaum zu entscheiden sein, da ein principieller Gegensatz zwischen ihnen offenbar nicht besteht, es vielmehr nur darauf ankommt, ob der Zusammenstoss der gegenüberliegenden Zellen früher oder später, schneller oder langsamer vor sich geht. Für Fig. 122 dürfte der zweite Fall zutreffen, bei dem in Fig. 121 wiedergegebenen Stadium sowie bei Korotneff's ('89) Fig. 9 könnte der erste vermuthet werden.

Ist die Leibeshöhle sichtbar geworden resp. als besonderer Hohlraum von der Pseudoblastulahöhle abgegrenzt, so erweitert sie sich in Folge des Wachstums der Wände ziemlich rasch. Sie übertrifft an Ausdehnung bald die Pseudoblastulahöhle (Fig. 123, 124), deren Wand zwar ebenfalls noch fortwachsen kann, aber stets nur in langsamem Tempo und kurze Zeit. Schliesslich erlischt das Wachstum in dem hinteren, nicht von Mesoderm ausgekleideten Theile des Embryo gänzlich, und dieser Theil geht der Rückbildung entgegen.

In dem vorderen Abschnitt, welcher die Leibeshöhle enthält, ordnen sich die eingewucherten Zellen zu einer regelmässigen Epithelschicht an, welche in einfacher Lage dem äusseren Epithel angefügt ist und sich auch schärfer als zuvor von demselben abgrenzt. Ursprünglich einander völlig gleich, differenziren sich die beiden Zellschichten allmählich in der Weise, dass die innere da, wo sie der äusseren aufliegt, in Folge der stärkeren Abplattung ihrer Constituenten dünner wird. Nur auf der Grenze zwischen den beiden Hohlräumen des Embryo behalten die Zellen vorläufig ihre gedrungene Form. In Fig. 124 ist der Unterschied bereits deutlich, doch wird er späterhin noch weit auffälliger.

Auf allen diesen Stadien trifft man in der Regel auch die Binnezellen noch an, zuweilen sogar in grösserer Zahl, bis gegen zehn. Letzteres erklärt sich daraus, dass noch während der Mesodermbildung einzelne Zellen des vegetativen Theiles entarten und ausgesondert werden. So sieht

man in Fig. 120 innerhalb der mesodermalen Verdickung einen runden Körper, welcher bereits von einem kleinen Hohlraum umgeben ist und ohne Zweifel sehr bald in die Pseudoblastulhöhle gelangen wird, um daselbst in die Reihen der Binnenzellen zu treten. Es kann aber auch geschehen, dass ein solcher inmitten des Mesoderms entstandener Körper in die Leibeshöhle geräth, wie das z. B. in Fig. 123 der Fall ist. Immerhin ist dies seltener, meist bleibt die Leibeshöhle von derartigen Einschlüssen frei (Fig. 124). Nicht unmöglich wäre es übrigens, dass auch durch secundären Zerfall der Binnenzellen deren Zahl sich vermehrte.

Wenn wir die hier geschilderten Stadien, insbesondere Fig. 120, 122, 124, mit einander vergleichen, so ergibt sich, dass der ganze obere Theil des Embryo, welcher die Leibeshöhle enthält, aus den Zellen des vegetativen Poles hervorgeht und lediglich etwa dem oberen Drittel der einschichtigen Pseudoblastula entspricht (vgl. z. B. Taf. V, Fig. 114). In diesem Theile findet also jetzt ein weit intensiveres Wachstum statt als in dem unteren, dessen Hohlraum, die Pseudoblastulhöhle, als solche bestehen bleibt, aber doch bald von der Leibeshöhle an Ausdehnung übertroffen wird. Damit hängt es zusammen, dass der Unterschied zwischen den im oberen und den im unteren Abschnitt gelegenen Zellen der äusseren Schicht mehr und mehr verwischt wird, und dass ferner die Mesodermzellen in der Richtung der Hauptaxe des Embryo ihren grössten Durchmesser gewinnen, indem sie durch das Wachstum der äusseren Schicht gleichsam in die Länge gezogen werden.

Mit dem starken Wachstum des Embryo geht Hand in Hand das des Oöciums. Das Oöcium wächst vornehmlich in seinem unteren Theile, welcher ursprünglich das Ei umschloss. Allmählich aber beginnt der Embryo gegen den oberen, von Ectoderm ausgekleideten Theil des Oöciums anzudrängen, und hier, an der Grenze von beiden oder dicht unterhalb dieser Stelle, tritt nun eine feste Verbindung zwischen dem Embryo und dem Oöcium ein.

Wenn auch der Embryo schon zuvor ziemlich dicht der Oöciumwand anlag — in den Figuren erscheint der Zwischenraum in Folge der Conservirung vielleicht etwas grösser als es beim lebenden Object der Fall sein würde —, so hatte doch nirgends von einer eigentlichen Verwachsung die Rede sein können. Das früheste Stadium, auf dem eine solche zu constatiren war, ist Fig. 123. Der obere Theil des Oöciums ist gegen den unteren, in welchem der Embryo liegt, noch mittels des ectodermalen (inneren) Epithels (*ec'*) abgeschlossen. An diese ectodermale Scheidewand hat sich der Embryo mit seiner vegetativen Kuppe eng angelehnt, derart, dass eine sichere Grenze zwischen ihm und den ectodermalen Oöciumzellen nicht mehr zu ziehen ist. Indessen persistirt die Verwachsung nicht in ihrem ganzen gegenwärtigen Umfange. Wir sehen, dass an dem unteren Rande der Verwachsungsstelle die Zellen der äusseren Embryonalschicht sich erheblich vergrössert haben und über das Niveau der Nachbarzellen hinausragen. Sie liegen dicht unter der Stelle, wo das innere Epithel des Oöciums anfängt, dem äusseren (*m'*) unmittelbar auf. Nur in dieser ringförmigen Zone, welche durch die mit *pl* bezeichneten Zellen gebildet wird, persistirt die Verwachsung. Oberhalb, an dem vegetativen Pole selbst, wird sie durch die immer weiter um sich greifende Rückbildung des inneren Oöciumblattes binnen Kurzem beseitigt. Alsdann ist der fortwachsenden Kuppe des Embryo der Weg ins Freie geöffnet, und wir finden daher auf späteren Stadien den Embryo nicht mehr auf den unteren Theil des Oöciums beschränkt, sondern sehen ihn auch in den oberen, mit Resten des ectodermalen Epithels ausgekleideten Raum hineinragen.

Es soll nicht behauptet werden, dass die Verwachsung stets in der hier beschriebenen Weise beginnt. Immerhin bleibt dieser Fall bedeutsam, weil er das früheste Stadium betrifft, auf dem die

Verwachsung zu constatiren war. Zuweilen findet dieselbe erheblich später statt, wie sie denn z. B. in Fig. 129 und 131 noch nicht nachweisbar ist. Es ist klar, dass in solchen Fällen der Embryo sich von vorn herein mit einer ringförmigen Erhebung seines Epithels an dem Oöcium befestigt.

In Fig. 124 ist das innere Blatt (*ec'*) des Oöciums schon stark reducirt. Die am weitesten abwärts gelegenen Zellen hängen nur noch mittels dünner Fäden zusammen. Der Durchbruch des Embryo steht daselbst unmittelbar bevor. Die Verwachsung des Embryo mit dem Oöcium beschränkt sich auf einen Kranz grosser Zellen (*pl*), welche jenen entsprechen, die in Fig. 123 an der Peripherie der Verwachsungsstelle gelegen waren. Diese Zellen sind jetzt scheinbar tiefer getücht, ein Umstand, der lediglich in den Wachstumsverhältnissen, namentlich in dem Scheitelwachsthum des Embryo seinen Grund hat. Der Embryonalscheitel selbst liegt frei im Oöcium.

Der Zellenkranz, welcher die Anheftung des Embryo am Oöcium vermittelt, ist von Kraepelin ('86; '92, Taf. II, Fig. 73—76) und Korotneff ('87\*; '89, Fig. 10—12) auf späteren Stadien gesehen und als „Placenta“ bezeichnet worden. Er hat jedoch einzig den Zweck, dem Embryo innerhalb des Oöciums eine bestimmte Lage zu sichern.

Frühe Stadien der Mesodermbildung sind von Reinhard ('82, Taf. VI, Fig. 22), Korotneff ('89, Fig. 7—9), mir selbst ('90, S. 116, Fig. II u. Taf. XV, Fig. 172) und Kraepelin ('92, Taf. II, Fig. 70, 71) dargestellt worden. Reinhard, Korotneff und Kraepelin bezeichnen die Mesodermbildung als Gastrulation. Die beiden ersten halten in Folge dessen das Leibeshöhlenepithel für das eigentliche Entoderm, nehmen also einen radicalen Functionswechsel an; Kraepelin ('92, S. 23) hält es gleichwohl für das Mesoderm und glaubt an den vollständigen Ausfall der Entodermanlage, was ihn jedoch nicht hindert, das Mesoderm im Wege „der bekannten Form der von bestimmten Zellen des Epiblasts ausgehenden Gastrulation“, also der Invagination, entstehen zu lassen. Im letzten Punkte stimmt er mit Reinhard ('82, S. 89) überein. Aus Korotneff's und meinen Befunden geht die Unrichtigkeit dieser Deutung hervor; das Mesoderm wird nicht durch Einstülpung, sondern durch polare Wucherung gebildet.

Dass auch Davenport trotz richtiger, aber lückenhafter Beobachtung zu einer irrthümlichen Ansicht über die Mesodermbildung gelangt ist, wurde schon früher erwähnt (S. 45).

## 11. Weiteres bis zur Bildung der Polypide.

Da der Embryo rasch heranwächst, so ist für die folgenden Stadien eine schwächere Vergrösserung als bisher gewählt worden. Um aber die Vergleichung mit den früheren Bildern zu erleichtern, ist die zuletzt besprochene Fig. 124, Taf. VI, auch bei der jetzt angewandten Vergrösserung gezeichnet worden (Fig. 124<sup>a</sup>). Nach demselben Maassstab ist ferner in Fig. 125 eine Pseudoblastula wiedergegeben.

Wir hatten gesehen, dass der Embryo nach Entstehung der Leibeshöhle zwei von einander getrennte Hohlräume aufweist, die Leibeshöhle selbst und die Pseudoblastulhöhle. Von diesen Höhlen bleibt nur die eine, nämlich die Leibeshöhle, definitiv bestehen, so dass uns der Embryo nach einiger Zeit als eine zweischichtige Blase entgegentritt, deren inneres Blatt, das Mesoderm, dem äusseren dicht anliegt (Fig. 128).

Schon in meinen „Untersuchungen“ ('90, S. 116) habe ich die Frage erörtert, ob „der hintere Theil der äusseren Blase [die Pseudoblastulawand] einer Rückbildung anheimfällt oder ob die innere demnächst bis zum Ende der äusseren vordringt“, eine Frage, die ich damals nicht zur Entscheidung

bringen konnte. Es scheint nun, dass beide Fälle vorkommen, dass aber der erste als der häufigere zu betrachten ist.

In Fig. 126 und 127 ist die Pseudoblastulhöhle noch vollkommen deutlich. Das nämliche trifft scheinbar auch bei Fig. 134, Taf. VII, zu, doch könnte es sein, dass hier der hintere Hohlraum in Folge einer durch Contraction des inneren Blattes bewirkten Trennung der beiden Schichten entstanden wäre.

Unzweifelhaft wird nun in vielen Fällen durch Abschnürung des die Pseudoblastulhöhle enthaltenden, hinteren Theiles des Embryo dieser Hohlraum beseitigt.

In Fig. 130 und 133 ist der Abschnürungsvorgang selbst sichtbar. In Fig. 133 hat sich die Pseudoblastulawand stark zusammengezogen, die Zellen sind nicht mehr platt, sondern rundlich. An der Einschnürungsstelle sind die einander gegenüberliegenden Zellen der Wandschicht in directe Berührung getreten. In dem Hohlraum des so gebildeten Zipfels liegen die Binnenzellen, welche durch die Abschnürung gleichfalls entfernt werden. In Fig. 130 hängen die beiden Theile des Embryo nur noch mittels eines dünnen Stranges zusammen, welcher durch Verschmelzung der gegenüberliegenden Wandschichten entstanden ist, jetzt aber nur eine einzige Reihe von Zellen erkennen lässt. Auch in einer Zeichnung von Davenport ('91, Taf. XII, Fig. 100) ist der Beginn der Abschnürung angedeutet.

In Fig. 136 hat sich die Abschnürung bereits vollzogen. Man sieht den abgeschnürten Theil, welcher hier eine beträchtliche Grösse erreicht hat, in zerknittertem Zustande im Oöcium liegen. Zwischen diesem Restkörper und dem Embryo deuten einige Zerfallsproducte die Stelle des degenerierten Verbindungsstranges an. In der geräumigen Pseudoblastulhöhle befinden sich zahlreiche Binnenzellen.

In anderen Fällen geht die Abschnürung nicht in so augenfälliger Weise vor sich. In Fig. 131 ist das mesodermale Epithel bis tief in den unteren Zipfel des Embryo vorgedrungen, andererseits hat sich daselbst das äussere Blatt stark contrahirt. In Folge dessen ist die Pseudoblastulhöhle auf einen geringen, immerhin aber deutlich sichtbaren Raum beschränkt worden, welcher von Binnenzellen erfüllt ist. In Fig. 131<sup>a</sup> sind diese Verhältnisse bei stärkerer Vergrösserung wiedergegeben. Zweifellos ist auch hier eine Rückbildung des hintersten Theiles des Embryo zu erwarten. In Fig. 129, Taf. VI, ist die Pseudoblastulawand zu einer soliden Zellmasse eingeschrumpft, welche nicht als Ganzes abgeworfen, sondern einem allmählichen Zerfall entgegengeführt wird. Die zu äusserst gelegenen Zellen sind bereits in der Loslösung begriffen.

Nicht immer jedoch ist eine derartige Rückbildung mit Sicherheit nachweisbar. Es geschieht ziemlich oft, dass die beiden Embryonalblätter schon frühzeitig am hinteren Pole eng aneinandergesetzt sind, ohne dass Spuren von abgeworfenen oder entartenden Zellen zu finden wären. So ist es z. B. in Fig. 128. Will man nicht aus dem Umstande, dass der untere Zipfel des Oöciums ganz leer erscheint, auf einen totalen Schwund der hintersten Embryonalzellen schliessen, so wird man annehmen müssen, dass die Pseudoblastulhöhle einfach durch Contraction des äusseren und Vorwuchern des inneren Blattes verdrängt wurde.

Trifft das Letztere zu, so würde eine auffällige Verschiedenheit in der Entwicklungsweise zu constatiren sein, die ich mir nur aus dem verschiedenen Grade der Rudimentarität des primären Entoderms zu erklären vermöchte. Denn allerdings scheint mir die Rückbildung der Pseudoblastulawand eine Folge der Rückbildung des Entoderms zu sein. Wie das primäre Entoderm, so geht auch der dazu gehörige Theil der embryonalen Wandschicht, das primäre Ectoderm, zu

Grunde. Die Pseudoblastulhöhle repräsentirt uns ja eigentlich den Hohlraum der Gastrula, einer Gastrula, deren inneres Blatt nur in Form einzelner degenerirender Zellen, der Binnenzellen, vertreten ist. Durch die Rückbildung dieses ganzen Abschnittes wird also thatsächlich die primäre Gastrula dem Verfall überliefert, und der zurückbleibende Embryo umfasst nur die am Blastoporus, d. h. auf der Grenze der beiden primären Keimblätter gelegenen und folglich indifferenten Zellen, nebst der aus eben diesen Zellen hervorgegangenen Mesodermanlage.

Wird nun, wie es mitunter geschieht (s. oben S. 44), das Entoderm überhaupt nicht mehr angelegt, so könnte es sein, dass auch das zugehörige Ectoderm gleichsam unterdrückt oder doch nicht in der Weise differenzirt würde, dass es durch Rückbildung wieder zerstört werden müsste. Es würde also ein völliger Ausfall der primären Gastrulation und der durch sie angebahnten Differenzirung eingetreten sein, und die Pseudoblastulawand würde ohne Weiteres in den Embryonalkörper übergeführt werden können.

Die „Placenta“, die wir zuletzt im Stadium der Fig. 124 betrachtet hatten, sehen wir jetzt in Folge von Zelltheilungen immer breiter werden. In Fig. 130 liegen im Querschnitt des Ringes 3 bis 4, in Fig. 136 etwa 7 Zellen, doch ist die Zahl hier in Wirklichkeit etwas grösser, nämlich 8 bis 12 Zellen. Zuweilen, so in Fig. 127, tritt im Plasma eine grobe Körnelung auf, was schon Korotneff ('87<sup>a</sup>) bemerkt hat. Dass die Placenta auf späteren Stadien eine minder kräftige Ausbildung zeigen kann als auf früheren, habe ich oben (S. 48 f.) erwähnt. In Fig. 129 und 131 ist sie nicht nachweisbar so dass entweder ein frühzeitiger Zerfall eingetreten ist oder die Befestigung überhaupt noch nicht stattgefunden hat.

Nachdem sich der Embryo mittels der Placenta an einer bestimmten Stelle des Oöciums fixirt hat, wächst er sowohl in seinem oberen wie in seinem unteren Theile fort. Durch das Wachstum nach oben dringt er in den ursprünglich von Ectoderm ausgekleideten, vorderen Abschnitt des Oöciums vor, den er bereits in Fig. 128 grösstentheils ausfüllt. Dieses stark ausgeprägte Scheitelwachsthum des Embryo habe ich in meinen „Untersuchungen“ ('90, S. 121 f.) als eine Art Knospung gedeutet, und es ist in der That der bei *Paludicella* und den übrigen Gymnolämen vorkommenden Cystidknospung zu vergleichen, da der ganze oberhalb der Placenta gelegene Theil des Embryo in die Cystidwand des definitiven Stockes direct übergeht; eine Auffassung, die auch dadurch gestützt wird, dass dieser Theil sich alsbald durch eine dicht über der Placenta einschneidende Ringfurche (Fig. 134—139, *rf*) von dem unteren absetzt, was wohl als Folge einer durch das Scheitelwachsthum bedingten, von oben her gegen die Placentarzone gerichteten Druckes zu betrachten ist.

In dem oberen Theile des Embryo werden auch, wie Fig. 136 zeigt, die ersten bleibenden Polypide angelegt, ein Vorgang, den wir im nächsten Kapitel genauer besprechen werden.

Das Oöcium ist noch in fortwährender Ausdehnung begriffen, die aber nicht mehr ausschliesslich auf Zellvermehrung, sondern grösstentheils auf Abplattung der Zellen beruht, um so mehr, je älter das Stadium. Von Fig. 133 oder 34 ab dürften Theilungen überhaupt nicht mehr vorkommen: Das Oöcium deckt seinen Bedarf aus dem vorhandenen Material. Seine Wandung wird daher immer dünner, bis sie zuletzt ein Plattenepithel von äusserster Feinheit darstellt (Fig. 140—142).

Diese Veränderung gilt jedoch lediglich für die mesodermale Schicht des Oöciums. Das innere, ectodermale Blatt, dessen Rückbildung schon früher begonnen hatte, ist grösstentheils atrophirt. In Fig. 126 bis 130 ist es noch an den Wänden der vorderen Oöciumkammer nachweisbar (*ec*), später schwindet es daselbst völlig und nur an der Stelle, wo das Oöcium an der Leibeswand festsetzt, bleibt eine Lage von Ectodermzellen erhalten (Fig. 131 ff.). Der untere Theil des Oöciums, von der

Placenta abwärts, besteht von Anbeginn nur aus der Mesodermschicht. Hier findet sich niemals ein inneres Epithel. Wenn Korotneff ('89, Fig. 10—12) ein solches zeichnet, so beruht das auf ungenauer Beobachtung.

Als zweischichtige Blase mit einfachem Hohlraum ist der Embryo von Reinhard ('82, Taf. VI, Fig. 24) und von Kraepelin ('92, Taf. II, Fig. 72) dargestellt worden.

## 12. Die polypoiden Knospen.

Noch während der Mesodermbildung sind die am oberen Pole gelegenen Embryonalzellen bedeutend grösser als die am unteren Pole. Hat sich aber das Mesoderm zu einem regelmässigen Epithel angeordnet, so pflegt dieser Unterschied eine Zeit lang zurückzutreten (Taf. VI, Fig. 124 u. 126), was vielleicht als Folge der durch die Mesodermbildung bedingten Erschöpfung der Zellen des oberen Poles anzusehen ist. Bald jedoch zeigt sich am oberen Pole das Übergewicht von neuem, und zwar jetzt unter Beteiligung beider Keimschichten, der inneren wie der äusseren. Beide erscheinen daselbst erheblich verdickt, sie bilden zwei kräftige Epithelien von kubischen bis cylindrischen Zellen.

In diesem obersten Abschnitt des Embryo treten nun, in der Regel fast gleichzeitig, zwei stärker verdickte Stellen auf, als erste Andeutung der polypoiden Knospen (Taf. VII, Fig. 130, A). Dieselben befinden sich stets unterhalb des Embryonalscheitels an zwei einander gegenüberliegenden Punkten der Wandung. Sind sie an Alter verschieden, so ist meistens die jüngere dem Embryonalscheitel näher gerückt als die ältere (Fig. 131, 132), jedoch erreicht sie ihn nie. Ich habe dies schon in meinen früheren Untersuchungen ('90, S. 116) angegeben und betone es nochmals im Gegensatz zu der Darstellung Korotneff's ('87<sup>a</sup>), wonach die „eine Knospe am apicalen Pole der Planula“ entstehen soll.

In Fig. 130<sup>a</sup> ist die linke Knospenanlage der Fig. 130 bei stärkerer Vergrösserung wiedergegeben.

Wie bei anderen Bildungen, so schwankt auch bei den Knospen die Zeit des ersten Auftretens in ziemlich weiten Grenzen. Während z. B. in Fig. 130 beide Anlagen deutlich erkennbar sind, gilt das für Fig. 133 noch nicht, und in Fig. 134 ist nur ein sehr kleiner Fortschritt bemerkbar. Es lässt sich daher im Allgemeinen nur so viel behaupten, dass die Entstehung der Knospen in die durch die Figuren 130 und 134 begrenzte Entwicklungsperiode fällt.

Indem die zunächst in Form einer stärkeren Wandverdickung auftretende Knospe sich an der Peripherie allmählich zusammenzieht, wird die Verdickung mehr und mehr einwärts gebogen und stellt nun einen flachen, mit der Mündung nach aussen gekehrten Napf dar (Fig. 134, A, rechts, und Fig. 135). Dieser Napf vertieft sich vermöge der fortgesetzten Zusammenziehung seines Randes zu einem kurzen, in die Leibeshöhle hineinhängenden Sacke (Fig. 136) und wächst gleichzeitig in Folge der Wucherung seiner Zellen. Die ersten Knospen entstehen also durch typische Einstülpung der Embryonalwand, wie schon Metschnikoff ('71) richtig bekannt hat.

Die Mündung des Sackes ist jetzt in der Regel geschlossen, aber nicht durch Verwachsung, sondern nur durch enge Zusammenfügung der randständigen Zellen. Mitunter sieht man daher das Lumen der Knospe durch einen engen Kanal mit der Oöciumhöhle communiciren (Fig. 137). In dieser Beziehung unterscheiden sich die während des Embryonallebens gebildeten Knospen von den späteren, deren Hohlraum erst secundär mit der Aussenwelt in Verbindung tritt; ein rein morphologischer Unterschied, welcher in der geschützten Lage des Embryo seine Erklärung findet. Physiologisch

betrachtet herrscht in beiden Fällen das gleiche Verhältnis, da ja der Embryo selbst im Lumen einer allseitig geschlossenen, erst bei der Geburt sich öffnenden Knospe — des Oöciums — gelegen ist.

Durch ihre polypoiden Gestalt heben die Knospen sich scharf von der Embryonalwand ab, der sie ursprünglich selbst angehörten. Sie stellen uns nun in bestimmter Umgrenzung diejenigen beiden Zellbezirke vor Augen, von denen in der künftigen Kolonie alle und jede Neubildung ausgeht. Alle Organe und Knospen, die in dem vorderen, die künftige Kolonie repräsentirenden Theile des Embryo von jetzt ab gebildet werden, sind in den beiden primären Knospenanlagen samt und sonders enthalten. Denn wenn auch die Embryonalwand selbst, so weit sie in diesem Theile gelegen ist, direct in die Kolonie übergeht, so stellt sie doch nur ein relativ kleines Stück der letzteren, und zwar ein Stück der Leibeswand dar; wogegen der grössere Theil der Leibeswand, die Polypide mit ihren Anhangsorganen, die Statoblasten, die Geschlechtsproducte, die Tochter- und Enkelknospen, aus dem Material der Primärknospen ihre Entstehung nehmen.

Die Primärknospen sind demnach die beiden Evolutionscentren, aus denen, bis auf einen geringen Rest der Leibeswand, die gesamte Kolonie sich entwickelt; und die Anlage dieser Knospen ist eigentlich nur der morphologische Ausdruck einer an der vorderen Kuppe des Embryo Platz greifenden Differenzirung, vermöge deren ein Theil beider Keimschichten definitiv den Charakter der Leibeswand annimmt, während ein anderer Theil, nämlich der, welcher die Knospen liefert, seine embryonale Natur bewahrt und zu weiteren Differenzirungen fähig bleibt. Die Knospung beruht also im Grunde auf einer Localisation des embryonalen Zellmaterials, und dies gilt nicht nur von der Bildung der ersten, sondern aller Knospen. Denn innerhalb einer jeden Knospe schreitet die Differenzirung in der Weise fort, dass wiederum nur ein Theil des vorhandenen Materials zum Aufbau des definitiven Individuums verwerthet wird; ein anderer Theil wird in embryonaler Form an bestimmter Stelle ausgesondert und localisirt, und diese Localisation, die sich unter beständiger Zellvermehrung vollzieht, ist eben die Bildung der neuen Knospen.

Die weitere Entwicklung der Primärknospen verläuft nun genau so, wie es bei den späteren Knospen der Fall ist und wie ich es in meinen „Untersuchungen“ ('90) ausführlich geschildert habe.

Aus dem unteren, d. h. am weitesten eingestülpten Abschnitt jeder Knospenanlage entsteht das Polypid, also der Darmtractus und die Tentakelkrone nebst dem Nervensystem: „Untersuchungen“, S. 45—46. Die Orientirung der Polypide ist eine solche, dass die dem Embryonalscheitel zugewendete Seite jeder Knospe zur Analseite, die andere Seite zur Oralseite wird. In Folge dessen sind später, wenn die Knospen weit gegen den unteren Pol herabhängen (Fig. 140), die Analseiten der Polypide einander zu-, die Oralseiten dagegen abgekehrt. In Fig. 137 ist die Stelle des Afters durch einen Knick, vermöge dessen das Lumen der Knospe oberwärts gegen das innere Knospenblatt vorspringt, bereits kenntlich geworden, und in Fig. 138 ist an der entsprechenden Stelle ein kurzer Bruchsack zu Tage getreten, welcher die Anlage des Afterdarms und des Magens darstellt. Indem das geschlossene Ende dieses „Analschlauches“ gegen das primäre Lumen der Knospe durchbricht, entsteht der continuirliche Darmtractus (Fig. 140). Wie ich schon mehrfach betont habe ('90, S. 48, 57, 102; '92; '93, S. 4), halte ich die Bildung des Analschlauches für eine secundäre, in jeder neuen Knospe sich wiederholende Gastrulation, durch welche aus dem indifferenten Material des inneren Knospenblattes diejenigen Elemente ausgesondert werden, die das definitive Entoderm, nämlich die resorbirenden Darmtheile, liefern. Alles, was sonst aus dem inneren Knospenblatte hervorgeht, ist als Ectoderm zu bezeichnen. Die Principien, welche zu dieser Auffassung führen, Gründe und Gegengründe, habe ich in dem Aufsätze „Was ist ein Keimblatt?“ ('95) erörtert.

Aus der mittleren Region der Knospe entsteht die Tentakelscheide (Fig. 140, *ts*), jener zweischichtige dünne Mantel, welcher das Polypid mit dem Cystid verbindet und, je nach dem sich das erstere zurückzieht oder hervorstülpt, bald mehr dem einen, bald mehr dem anderen anzugehören scheint. Beim eingezogenen Polypid umhüllt er die Tentakelkrone (Fig. 140, 142), und seine Schichten liegen dann so, wie die Blätter der Knospe, aus der sie hervorgingen. Beim ausgestreckten Polypid umhüllt er den Darm etwa bis zum Magen, und seine Schichten haben die umgekehrte Lage: das Ectoderm befindet sich aussen, das Mesoderm innen.

Der oberste Theil der polypoiden Knospe, der Halstheil, geht in die Leibeswand über, indem die an der Umbiegungsstellē gelegenen Zellen sich durch rege Vermehrung nach allen Seiten hin ausbreiten: „Untersuchungen“, S. 18—32. Auf diese Weise wird aus dem Material der Knospenanlage selbst das „Cystid“ gebildet und für die Unterkunft der immer grösser werdenden Polypide gesorgt. Vorläufig zwar, d. h. bis zum Ende des Larvenstadiums, treten die Cystide noch nicht typisch hervor, weil der untere Abschnitt des Embryo Raum genug bietet. Die neuen Zellen stauen sich nämlich in der Leibeswand an, wo sie dicht gedrängt bei einander liegen, wie das weiterhin (S. 57 f.) noch zu schildern sein wird. Wenn sich aber bei Verwandlung der Larve der untere Abschnitt einrollt, so entfalten sich die Cystide rasch und jedes Polypid hat seine eigene Behausung.

Durch Abspaltung einer an der Oralseite der Knospe auftretenden Zellenleiste entsteht aus dem äusseren Knospenblatte der Funiculus: „Untersuchungen“, S. 66—67. In Fig. 139 und 140 ist derselbe bei *f* sichtbar.

Hat sich der Funiculus von der Knospe abgelöst, so wird er an seinem zur Embryonalwand hinführenden Ende zweischichtig, indem daselbst beide Blätter zu seiner Verlängerung beitragen. So entsteht ein zapfenförmiger Keimstock, der später durch Strobilation in einzelne Theile zerschnürt wird, welche die Statoblasten darstellen: „Untersuchungen“, S. 68—81. Im Stadium der Fig. 140 sind die Keimstöcke beider Knospen schon angelegt.

In ähnlicher Weise wie der Funiculus bilden sich die freien Muskeln, vor Allem die, welche als Retractoren und Rotatoren das Polypid in Bewegung setzen. Sie entstehen aus einzelnen Zellen des äusseren Knospenblattes, welche beim Wachstum der Knospe zu langen, contractilen Fäden (Fig. 141, 142, *r*) ausgesponnen werden: „Untersuchungen“, S. 61—63.

Das äussere Knospenblatt liefert endlich auch die Geschlechtsproducte: den Samen, der am Funiculus, und die Eier, die an der oralen Cystidwand ihre Entstehung nehmen.

So geht aus der einzelnen Knospe ein vollständiges Individuum, das Polypocystid mit allen seinen Organen, hervor.

Ausserdem aber entwickeln sich aus der nämlichen Anlage auch die jüngeren Knospen, wie denn schon der Keimstock eigentlich als eine strobilirende Knospe zu betrachten ist.

Die Tochterknospen entstehen an der Oralseite der Mutterknospe aus dem Zellmaterial des Halses der letzteren. Die erste (Fig. 140, *B*) tritt schon zu einer Zeit auf, wo der Halstheil noch nicht in die Leibeswand übergegangen ist, sie lässt also auf das deutlichste ihren Ursprung aus der Primärknospe erkennen. An dieser, mit der sie zur „Doppelknospe“ verbunden ist, bildet sie einen kurzen, zweischichtigen Bruchsack, der später, wenn das Cystid sich weiter entwickelt hat, nach der äusseren Wand verlegt wird (Fig. 142, *B*). Hier wiederholen sich dann dieselben Vorgänge, welche bei der Primärknospe zu beobachten waren und welche die Ausbildung einer zweiten Individuengeneration zur Folge haben. Die Entwicklung dieser zweiten Generation findet jedoch erst in der

postembryonalen Periode ihren Abschluss; zur Zeit wo die Larve sich festsetzt, ist nur die erste Generation (*A*) völlig ausgestaltet.

In der Regel wird noch im Embryo eine zweite Tochterknospe (*B*<sup>1</sup>) angelegt, welche nun nicht mehr direct am Halse der Mutter, sondern an der daraus hervorgegangenen Cystidwand, zwischen dem Primärpolypid und der ältesten Tochterknospe, auftritt. Bei der Niederlassung der Larve befindet sie sich noch in sehr jugendlichem Stadium (Taf. VIII, Fig. 151, 152, *B*<sup>1</sup>).

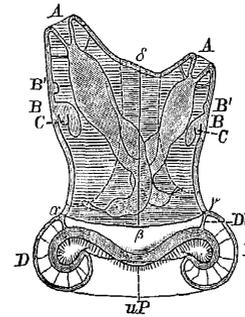


Fig. VI. Stadium aus der Verwandlung der Larve in den festsitzenden Stock, nach Braem, '90, Taf. XV, Fig. 168, VII. Die bleibenden Theile sind durch Querstreifung hervorgehoben.

*A* die beiden Primärindividuen; *B* erste, *B'* zweite Tochterknospe; *C* Enkelknospe; *D* Duplicatur des Embryonalcystids; *Db* Duplicaturbänder; *uP* unterer Pol des Embryonalcystids; *a β γ* Grenze zwischen dem der Rückbildung unterworfenen Embryonalcystid und den bleibenden Cystiden; *δ β* angenommene Grenze zwischen den beiden definitiven Cystiden; die *punktirten Bogenlinien* bezeichnen die ungefähre Grenze zwischen dem unteren Theil der Cystide *A*, welcher schon vor Anlage der polypoiden Knospen vorhanden war, und dem oberen Theil, welcher aus den polypoiden Knospen selbst hervorging.

Auf die zweite Tochterknospe kann späterhin eine dritte (*B*<sup>2</sup>), vierte (*B*<sup>3</sup>) und selbst eine fünfte (*B*<sup>4</sup>) folgen, welche immer wieder zwischen dem Primärpolypid und dessen jeweilig jüngster Tochter sich einschalten, also aus dem zuletzt entwickelten Theile des ersten Cystides hervorgehen; und da alle diese Knospen sich ihrerseits auf gleiche Weise entwickeln und durch Knospung vermehren, so ergiebt sich, dass nicht bloss die beiden ersten, sondern auch alle übrigen Individuen des Stockes, nebst sämtlichen Statoblasten und Geschlechtsproducten, aus dem Zellmaterial der Primärknospen gebildet werden.

Es könnte auffallen, und ich habe es früher selbst betont ('90, S. 116), dass der Satz, jedes Cystid gehe mitsamt dem zugehörigen Polypid aus der polypoiden Knospenanlage hervor, hinsichtlich der Primärknospen eine Einschränkung erleidet. Denn allerdings ist ja ein Theil der definitiven Leibeswand schon entwickelt, ehe die Primärknospen sichtbar werden, und diesen Theil finden wir auch in den beiden ersten Cystiden wieder: er bildet das mittelste Stück der Kolonialwand, welches in der Textfigur VI durch dichtere Streifung bezeichnet ist. Jedes Primäreystid besteht also aus zwei ursprünglich verschiedenen Theilen, einem basalen Abschnitt, welcher schon vor der Knospenbildung vorhanden war, und einem distalen, welcher sich aus den Knospen selbst entwickelt hat.

Es wäre jedoch falsch, wenn man hieraus auf einen principiellen Unterschied in der Bildungsweise der ersten und der folgenden Knospen schliessen wollte. Auch die späteren Knospen (*B*, *B*<sup>1</sup>) liegen anfangs in einem Cystid, welches nicht aus ihnen selbst, sondern aus dem Zellmaterial der Mutterknospe herkommt. Dieser dem Mutterthier angehörige Theil der Leibeswand ist es, den wir jenem basalen Abschnitt der beiden ersten Cystide zu vergleichen haben. Hier wie dort beginnen die polypoiden Knospen sich erst auf einer gewissen Entwicklungsstufe an der Cystidbildung zu betheiligen, nämlich erst dann, wenn der vorhandene Raum für sie nicht mehr ausreicht: Das junge Thier wächst gleichsam aus seiner Wiege heraus, die es nun selbständig zu seiner definitiven Behausung ausbaut.

Während aber bei den Primärknospen diese Wiege lediglich als Unterkunftsraum für die Knospen selbst dient, hat sie bei den späteren Knospen ausserdem eine andere Bedeutung: sie ist hier gleichzeitig ein Theil des mütterlichen Cystides, gehört also schon einem älteren Individuum

an. Wenn nun die Tochterknospe ihr eigenes Cystid entwickelt, so tritt dieses alsbald in einen morphologischen Gegensatz zu der Knospenwiege, die uns immer nur als ein Theil des Muttercystides gilt, obwohl dasselbe auch jetzt noch den hinteren Abschnitt des neu gebildeten Polypides beherbergt (vgl. Braem, '90, Taf. III, Fig. 43—45). Bei den Primärknospen fehlt ein derartiger Gegensatz, denn die Wiege hat hier den einzigen Zweck, die Anlage der polypoiden Knospen zu ermöglichen, sie steht in keiner Beziehung zu einem älteren Individuum. In Folge dessen erscheint sie uns nur als der basale Abschnitt des neuen Cystides, während sie eigentlich die Stelle des Muttercystides vertritt, insofern dieses eben bei den späteren Knospen die Function einer Wiege ausübt; ein rein äusserlicher, um nicht zu sagen zufälliger Unterschied, der den Entwicklungsgang der Knospe selbst in keiner Weise beeinflusst. —

Nachdem ich den regulären Verlauf der Knospenbildung geschildert habe, ist schliesslich noch einer Besonderheit zu gedenken. Zuweilen tritt nämlich die erste Knospe sehr früh und in ungewöhnlicher Stellung auf. In Fig. 129, Taf. VI, hat sie bereits die Form eines geschlossenen Sackes, obwohl das innere Embryonalblatt noch ganz dünn erscheint, während es sonst in der Knospenregion ein kubisches Epithel bildet. Auch liegt die Knospe ausserordentlich weit vom Scheitel entfernt, ungefähr in der Mitte zwischen den beiden Polen. Der Unterschied von dem normalen Verhalten ist so auffällig, dass ich gezweifelt habe, ob diese Knospe nicht etwa als eine verfrühte Anlage zu betrachten sei, die später der Rückbildung anheimfällt. Indessen dürfte durch die weitere Entwicklung ein Ausgleich zu Stande kommen. Dafür spricht wenigstens Fig. 131 auf Taf. VII, wo wir die erste Knospe mehr nach oben gerückt sehen und wo sich rechts auch die Anlage der zweiten zeigt. Auch hier ist aber das äussere Knospenblatt noch ziemlich dünn, und man wird eine künftige Erstarkung desselben annehmen müssen.

Diese beiden Fälle dienen zugleich als Beleg, wie weit die Primärknospen hinsichtlich des Zeitpunktes ihrer Entstehung differiren können. In der Regel fand ich die Differenz minder erheblich. —

Von bildlichen Darstellungen, welche das eine oder andere Entwicklungsstadium der Primärknospen anschaulich machen, sind ausser den schon erwähnten noch folgende anzuführen: Korotneff, '89, Fig. 10 u. 11; Braem, '90, Taf. XV, Fig. 173; Davenport, '91, Taf. XI, Fig. 99 u. 96; Taf. XII, Fig. 104; Kraepelin, '92, Taf. II, Fig. 73—76. Was Korotneff's Fig. 10 betrifft, so glaube ich nicht, dass die als „Polypidknospen“ bezeichneten Falten der Embryonalwand richtig gedeutet sind. Nie sah ich die Knospen so weit geöffnet und so nahe an die Placenta herabgerückt. Ich muss annehmen, dass Korotneff die oben (S. 51) erwähnte Ringfurchung misskannt hat.

### 13. Weitere Ausgestaltung des Embryo.

Wir haben bei der Darstellung der Knospenentwicklung bis auf die letzten Phasen der Embryonalbildung vorausgreifen müssen. Inzwischen sind auch in den übrigen Theilen des Embryo Wandlungen eingetreten, die jetzt nachträglich aufgeführt werden sollen.

Im Stadium Taf. VII, Fig. 137 sind die ersten Andeutungen der Tunica muscularis kenntlich geworden, jener aus äusseren Quer- und inneren Längsfasern bestehenden Muskelhaut, welche später überall zwischen den beiden Blättern der Leibeswand, ausgenommen an den Knospungspunkten, gelegen ist. Sie tritt nicht gleichzeitig an der ganzen Peripherie des Embryo auf, sondern zeigt sich zuerst in der Region der Placenta (Fig. 137), von wo sie nach abwärts gegen den unteren Pol des Embryo fortschreitet (Fig. 138, 139). Hier verzögert sich ihre Entwicklung am allerlängsten,

und selbst auf so weit gediehenen Stadien wie Fig. 140 und 41 ist sie im Centrum der Polfläche noch nicht zum Abschluss gelangt. Etwas früher geschieht dies im oberen, polypidtragenden Theile des Embryo, was natürlich mit der Einschränkung zu verstehen ist, dass an den Punkten, wo sich die Kolonie im Wege der Knospung vervollständigt, auch die Muskelschicht in beständiger Neubildung begriffen bleibt.

Während die freien Muskeln der Leibeshöhle nach Ansicht aller Autoren, welche das Thema überhaupt berührt haben, aus Zellen des inneren Epithels resp. der äusseren Knospenschicht ihren Ursprung nehmen, giebt es bezüglich der Fasern der Tunica nur wenige bestimmte lautende Angaben. Metschnikoff ('71, S. 508) sagt allgemein, dass „die Muskeln des gesammten Körpers“ aus dem äusseren Knospenblatte hervorgehen. Ich selbst habe in verschiedenen Publicationen ('88, S. 507; '90, S. 28, 60, 103 u. ö.) den Satz Metschnikoff's im Detail und mit ausdrücklichem Hinweis auf die Tunica muscularis bestätigt, und auch Davenport ('91, S. 94 f.) stimmt dem zu. Dessen ungeachtet behauptet Kraepelin ('92, S. 23), „alle bisherigen Autoren, von Metschnikoff bis Braem, nehmen an, dass beide Lagen der Muskelschicht dem Epiblast [d. i. dem inneren Knospenblatte] entstammen“, eine Angabe, die ich mit anderen ihresgleichen bereits in meiner polemischen Schrift gegen Kraepelin (Braem, '93, S. 4 f.) zurückgewiesen habe. Sie ist nicht nur falsch in Bezug auf Metschnikoff und mich, sondern falsch auch insofern, als sie den Eindruck erweckt, dass noch zahlreiche andere Autoren in demselben Sinne sich ausgesprochen hätten. Vielleicht um nicht ganz mit seinen missverstandenen Vorgängern zu brechen, meint dann Kraepelin, „dass zwar die äussere Muskellage, die Ringfaserschicht, als directe Umformung der tieferen Theile der Ectodermzellen sich zu erkennen giebt, dass aber die Längsfaserschicht ebenso deutlich von den Zellen des inneren Epithels (Mesoderms) sich ableitet.“

A priori wird man wohl diese Ansicht von dem doppelten Ursprung der Musculatur nicht für wahrscheinlich halten, es sei denn, dass man mit Kraepelin ('92, S. 42) an eine nahe Verwandtschaft zwischen Bryozoen und Cölenteraten glaubt. Ich selbst finde nach wiederholter Beobachtung keinen Grund, irgend etwas an meiner früheren Auffassung zu ändern. Ich muss jedoch zugeben, dass es mir gerade auf den frühesten Stadien, wo sich die Tunica muscularis zwischen den beiden Blättern des Embryo eben anlegt, nicht gelungen ist, ihre Herkunft aus dem einen oder dem anderen Blatte ganz unzweideutig zu demonstrieren. Sobald nämlich die einzelnen Fasern als solche erkennbar werden, sind sie bereits aus dem Mutterblatte herausgetreten und bilden eine besondere Schicht zwischen den beiden Hauptblättern, wie das in Fig. 141<sup>a</sup> und <sup>a</sup>, Taf. VIII, bei starker Vergrösserung wiedergegeben ist. Beweisend scheint mir dagegen der Umstand, dass bei der Knospenbildung, da, wo die Zellen des Knospenhalses nach und nach in die Leibeswand übergehen, sich zu gewisser Zeit eine Zellschicht vom äusseren Knospenblatte abspaltet und allmählich bis zu den fertigen Fasern der Tunica verfolgen lässt (Taf. II, Fig. 59, B), wie ich das schon in meiner früheren Arbeit ('90, S. 60) betont habe. Auch die Ringfasern des Darms, besonders des Magens, welche Kraepelin ebenfalls vom inneren Knospenblatte herleitet, sieht man auf Stadien, wo ihre Bildung noch nicht vollendet ist, deutlich genug aus dem äusseren Blatte hervorgehen.

Mit der Ausbildung der Tunica muscularis geht eine sehr auffällige Verdickung der beiden anderen Schichten Hand in Hand. Insbesondere nehmen die Zellen des Ectoderms eine lang gestreckte Cylinderform an, und zwar zunächst unterhalb der Placenta, wo auch die Muskelschicht am ersten vollendet ist (Taf. VII, Fig. 138 u. 39), später jedoch überall. Es ist dies einerseits bedingt durch die jetzt stattfindenden energischen Contractionen der Leibeswand, denen es z. B. zuzuschreiben ist, dass das Stadium Fig. 138 erheblich kleiner ist als das Stadium Fig. 137, obwohl dieses ein wenig jünger ist; andererseits ist überhaupt durch die Musculatur ein festigendes Element in

die Leibeswand hineingekommen, welches der ferneren Ausdehnung derselben Schranken zieht und eine Stauung der Zellen, bei fortdauernder Zellvermehrung, zur Folge hat. Daher auch der strenge Parallelismus zwischen der Ausbildung der Tunica muscularis und der Verdickung der Leibeswand: von der Placenta schreiten sie beide allmählich bis zum unteren Pole des Embryo fort, wo noch auf späten Stadien (Fig. 140, 141) die ursprüngliche Dicke des Integuments bewahrt bleibt, bis endlich auch da eine Änderung eintritt (Taf. VIII, Fig. 142). Oberhalb der Placenta kommt die Verdickung schon früher zum Abschluss, obwohl sie etwas später beginnt. Hier bilden die Ectodermzellen kein regelmässiges Epithel wie im unteren Abschnitt (Fig. 141<sup>a</sup>), sondern sie häufen sich derart, dass sie in welligen Falten an der Oberfläche hervortreten (Fig. 141 u. 141<sup>a</sup>), ein Umstand, der die ausserordentliche Dehnbarkeit dieses Theiles bedingt und so für die Verwandlung der Larve von grösster Bedeutung ist.

Die Verdickung erstreckt sich natürlich auch auf die innere Schicht, wenngleich sie an der äusseren viel mehr ins Auge fällt. Überall, wo sie stattfindet, zieht sie weitere Veränderungen im Zellkörper nach sich. An der Oberfläche beider Blätter, an der des inneren durchweg und an der des äusseren von der Placenta abwärts, erfolgt die Ausscheidung eines in Karmin schwach färbaren Stoffes, welcher in Form von kugeligen bis länglichen Tropfen dem freien Ende der einzelnen Zellen aufsitzt. Bei schwacher Vergrösserung hat man den Eindruck, als ob eine zusammenhängende Cuticula gebildet würde (Taf. VII, Fig. 138—141), bei stärkerer sieht man deutlich die einzelnen, unverschmolzenen Tropfen (Taf. VIII, Fig. 141<sup>a</sup> u. <sup>d</sup>). Diese setzen sich überall scharf von den Zellen ab, sind aber nicht völlig homogen wie reines Chitin, sondern lassen eine feinkörnige Structur erkennen, wie wenn sie aus verdünntem Protoplasma beständen. Ich halte sie für chitinisiertes Protoplasma und stelle mir vor, dass ein Theil der chitinbildenden Zellsubstanz selbst in Form eines Secretes aus der Zelle hervordrang, so dass dieses Secret nicht als todttes Product der Zelle, sondern als belebter und zu selbstthätiger Differenzirung befähigter Stoff aufzufassen wäre.

Als das Resultat solcher Differenzirung glaube ich die Cilienbekleidung ansprechen zu müssen, die sich im Lauf der Entwicklung an allen den Stellen zeigt, wo das beschriebene Secret auftritt. In Fig. 140 sieht man schon vielfach Cilienbüschel aus der „Cuticula“ hervorbekommen, und in noch höherem Grade ist das in Fig. 141 der Fall, wo die Secrettröpfchen grossentheils von den Cilien emporgehoben worden sind, um dann vermuthlich ganz abgeworfen zu werden.

In die näheren Beziehungen zwischen Cilien und Tröpfchen ist es wegen der Zartheit und geringen Färbbarkeit dieser Gebilde schwer, einen klaren Einblick zu gewinnen. Was ich darüber mit einiger Sicherheit ermitteln konnte, ist Folgendes. Fig. 141<sup>a</sup>, welche das bei \* gelegene Stück der Fig. 141 unter starker Vergrösserung wiedergibt, zeigt, wie die Cilien neben und zwischen den Tröpfchen hervordringen, und zwar an der inneren Schicht (*M*) ziemlich spärlich, sehr zahlreich dagegen an der äusseren Schicht (*Ec*), so dass die den freien Enden der Ectodermzellen aufsitzenden Tröpfchen ringsum von Cilien umgeben sind. Noch deutlicher ist das auf Tangentialschnitten durch die Cilienregion zu erkennen (Fig. 141<sup>c</sup>). Da die Cilien überall zwischen den Tröpfchen sichtbar sind, so ist anzunehmen, dass die nämliche Zelle, die in der Mitte ihrer freien Fläche das Tröpfchen trägt, an der Peripherie dieser Fläche Cilien differenzirt, und dass beide Gebilde in einem genetischen Zusammenhang stehen. Die Secrettropfen selbst treten uns in Fig. 141<sup>a</sup> in verschiedenen Stadien der Ausbildung entgegen. Das jüngste Stadium ist ohne Zweifel die einfache Tropfenform (Fig. 141<sup>a</sup>,  $\alpha$ ). Alsdann zeigt sich in dem Tropfen eine deutliche Querscheidewand, welche ihn in zwei Abschnitte theilt, die wir als Kopf und als Stiel bezeichnen können (Stad.  $\beta$ ). Allmählich verschmälert

sich nun der Stiel, und der Tropfen gewinnt das Aussehen eines jugendlichen Hutpilzes (Stad.  $\gamma$ ). In einigen Fällen, wo der Stiel sehr dünn war, habe ich darin eine faserige Structur zu erkennen geglaubt und den Eindruck gehabt, als wenn eine grössere Zahl von Cilien in ihm gewissermassen verklebt wäre (Fig. 141<sup>b</sup>). Ich halte es in der That für wahrscheinlich, dass die Cilien sich aus dem Stiel entwickeln, indem dieser sich nach und nach in einzelne Fasern auflöst. Der Kopf des Tröpfchens haftet zuletzt an den Spitzen der Cilien (Stad.  $\delta$ ), bis er durch die Bewegung derselben entfernt wird.

Bei den Secrettropfen der inneren Schicht habe ich die Querscheidewand nicht nachweisen können. Jedenfalls sehe ich die Cilien auch hier als innerhalb der Secrettröpfchen entstandene Differenzirungen an. (*Vx*).

In dem oberen Abschnitt des Embryo, d. h. in dem bleibenden Theile der Leibeswand, findet die Cilienbildung nur an der inneren Schicht statt (Fig. 141<sup>d</sup>, *M*). Die äussere Schicht bleibt cilienlos, und auch die Abscheidung der Tröpfchen fehlt hier. Dagegen wird ein Secret im Innern der Zellen, und zwar in dem keulenförmig verdickten äusseren Ende derselben gebildet. Dieses Secret färbt sich nur wenig, so dass der distale Theil der Zelle bis gegen den Kern hin hell bleibt, während der basale Theil das Roth des gewöhnlichen Plasmas zeigt. Das Secret ist meist mit Plasma vermischt, lagert sich aber auch in Gestalt einzelner Tropfen in der Zelle ab (Fig. 141<sup>d</sup>), um so mehr, je älter der Embryo wird. Zuweilen sind mehrere, kleine, undeutlich begrenzte Tröpfchen in einer Zelle vorhanden, zuweilen ist nur ein einziger Tropfen da, der deutlich begrenzt sein kann, so dass die Zelle das Aussehen jener Blasen Zellen gewinnt, die im Ectoderm von *Cristatella* so häufig sind, aber auch bei der ausgebildeten Plumatella vorkommen. Über die Bedeutung dieses Secretes kann kein Zweifel sein, wenn man bedenkt, dass schon wenige Minuten nach der Niederlassung der Larve die Oberfläche des jungen Stöckchens mit einer Chitinschicht bedeckt ist, während die Blasen Zellen dann auf einmal verschwunden sind: Das Chitin bildet sich frühzeitig im Innern der Zellen, damit es bei plötzlich eintretendem Bedarf vorhanden sei und rasch nach aussen abgelagert werden könne. (*Vxi*).

Neben diesen histologischen Veränderungen sind nun auch solche von morphologischer Wichtigkeit zu verzeichnen, an erster Stelle die Ausbildung der larvalen Duplicatur.

Wie oben (S. 57 f.) erwähnt, hebt die Verdickung der äusseren Embryonalschicht in einer dicht unterhalb der Placenta gelegenen Zone an, um sich von da zunächst gegen den unteren Pol hin fortzusetzen. Diese Zone, die anfangs nur als der obere Grenzwall jener Verdickung erscheint (Fig. 137 u. 38, *D*), tritt bald als ringförmige Falte nach aussen hervor (Fig. 139, *D*), eine Falte, die von beiden Embryonalblättern gebildet wird und in jeder Hinsicht eine Fortsetzung der Leibeswand darstellt. Die Falte wendet sich nun bei weiterem Wachstum aufwärts gegen den oberen Pol, den polypidtragenden Theil des Embryo wie ein Kragen umschliessend (Fig. 140, *D*) und endlich vollkommen einhüllend (Fig. 141, 142). Auf diesem Stadium hat sie bereits die charakteristische Form jenes Larvenorgans gewonnen, welches als Duplicatur bekannt ist. Die Entstehung desselben aus einer Ringfalte wurde zuerst von Metschnikoff ('71), dann von Reinhard ('80, S. 209; '82, S. 89), Korotneff ('87\*), mir ('90, S. 117) und Kraepelin ('92, S. 24) beobachtet.

In der Tunica muscularis, welche zwischen den beiden Blättern der Duplicaturwand entsteht, kommen vornehmlich die Ringfasern zu kräftiger Ausbildung. Sie ermöglichen eine starke Zusammenziehung, ja einen völligen Verschluss der vorderen Öffnung der Duplicatur (Fig. 141, 143), so dass der polypidtragende Theil des Embryo je nach Bedürfnis aus der Duplicatur hervortreten oder darunter verborgen werden kann. Das Letztere ist während des Larvenlebens die Regel. Die stärkste Erweiterung und gleich darauf die stärkste Zusammenziehung erfährt die Duplicatur bei der

Verwandlung der Larve in die festsitzende Kolonie. Sie wird alsdann nach hinten zurückgeschlagen und mitsamt dem ganzen cilientragenden Mantel in das Innere des vorderen, cilienlosen Abschnittes verlegt, welcher frei zu Tage tritt und für sich allein die künftige Kolonie darstellt.

Ausser den Fasern der Tunica sind noch die Duplicaturbänder (Fig. 141 u. 42, *Dl*) zu nennen, welche die Falte in ihrer Lage erhalten, und die freien Duplicaturmuskeln (Fig. 141 u. 42, *Dm*), welche den Abstand der beiden Wände der Falte reguliren. Sie entsprechen völlig den gleichnamigen Gebilden, die wir in der Duplicatur der einzelnen Individuen des Stockes vorfinden.

Überhaupt ist die Duplicatur der Larve ein Seitenstück zu der Duplicatur der Polypocystide. Beide sind Organe von wesentlich gleichem Bau, dazu bestimmt, gewisse retractile Theile, freilich solche von sehr verschiedenem Werthe, gegen äussere Einflüsse zu schützen. Wie das in dem Cystid verborgene Polypid mittels der Duplicatur von der Aussenwelt abgeschnitten werden kann, so auch der von der Larvenhaut umschlossene junge Stock. Ja die Larvenhaut selbst, d. h. der flimmernde Theil der Leibeswand nebst der ganzen Duplicatur, verhält sich zum Stocke wie ein Cystid zum Polypid, daher wir sie auch gelegentlich als Embryonalcystid bezeichnen werden. Natürlich ist die Entwicklung ganz verschieden, und ausserdem giebt es Unterschiede, die durch die Lebensweise bedingt sind: Die Oberfläche der frei beweglichen Larve ist mit einem locomotorischen Wimperkleide versehen, während die definitiven Cystide, welche der Locomotion entbehren, nur eine schützende Chitinschicht absondern.

Bei der larvalen Duplicatur ist die äussere, um vieles stärkere Wand vollständig bewimpert, die innere Wand ist cilienlos. Es wird als ein wichtiges Motiv für die Bildung der Duplicatur zu betrachten sein, dass mittels derselben der Flimmermantel den vorderen, unbewimperten Abschnitt des Embryo umgreift, und dass erst auf diese Weise eine allseitige Bewimperung hergestellt wird. Erwägt man, in welchem Grade bei festsitzenden Thieren die Erhaltung der Art von der Wahl des Aufenthaltsortes abhängt, und wie sehr eine geeignete Wahl durch die Schwimffähigkeit der Larve bedingt ist, so wird man in der Vervollständigung des Flimmermantels die vornehmste Aufgabe der Duplicatur erkennen müssen.

In nothwendigem Zusammenhang mit der Entwicklung der Duplicatur steht die Auflösung der Placenta, ein Vorgang, der in Fig. 141 bereits vollendet ist. Die ersten Spuren davon sind schon im Stadium Fig. 139 bemerkbar, wo die obersten Zellen rechter Hand, mit breitem Grunde an dem Oöcium haftend, sich aus dem tiefer gelegenen Gewebe gleichsam herausziehen. Viel deutlicher sieht man den Trennungsprocess in Fig. 140, namentlich auf der linken Seite. Hier wird es klar, dass die Placenta vollständig abgeworfen wird, dass also nicht etwa bloss eine Loslösung vom Oöcium stattfindet. Reste der abgeworfenen Zellen lassen sich noch auf späteren Stadien an der Innenseite des Oöciums nachweisen, nach und nach jedoch schwinden sie gänzlich. Dass sie, wie Korotueff ('87<sup>a</sup>) annimmt, für die Ernährung des Embryo von besonderer Bedeutung wären, glaube ich nicht; die Placenta hat ihre Aufgabe, dem Embryo eine bestimmte Lage innerhalb des Oöciums zu sichern, erfüllt und wird nun, da sie die weitere Entwicklung zu hemmen droht, beseitigt. In welcher Weise ihr Fortbestand die Ausbildung der Duplicatur hindern würde, lehrt ein Blick auf Fig. 140.

Das an Stelle der Placenta auftretende junge Gewebe geht ohne Zweifel aus Zellen hervor, welche ursprünglich zwischen den die Anheftung vermittelnden Zellen gelegen waren, aber erst beim Verfall der letzteren zu regerer Thätigkeit gelangen.

Im Stadium der Fig. 141, d. h. nach Vollendung der Duplicatur, stellt sich der Embryo bereits unter der Form der Larve dar. Neue Organe werden nicht mehr gebildet, die weitere Ent-

wicklung beruht auf dem Wachsthum der einzelnen Theile und auf der Ausgestaltung der Polypide, bei gleichzeitigem Fortgang der Knospung. Das Wachsthum währt noch geraume Zeit und führt zu einer bedeutenden Grössenzunahme des Embryo, wie die Vergleichung von Fig. 141 und 142 erkennen lässt. Immerhin ist auch in Fig. 142 das Wachsthum nicht abgeschlossen, wenigstens nicht für die Mehrzahl der Fälle. In Fig. 142 hat der Embryo eine Länge von 0,88, eine Breite von 0,55 mm, während die entsprechenden Dimensionen der frei schwimmenden Larve im Mittel 1,2 und 0,6 mm betragen. Die Variabilität ist jedoch in dieser Beziehung eine so grosse, dass die kleinsten Larven sogar noch etwas hinter dem Stadium der Fig. 142 zurückstehen, ohne dass ihre Entwicklungsfähigkeit dadurch beeinträchtigt wäre. Ich werde diese Verhältnisse im 15. Kapitel genauer darlegen, wo auch noch andere Anomalien in der Bildung der Larven zu erörtern sein werden. Im Allgemeinen kann man sagen, dass der Geburtsact, mit dem das Embryonalleben zum Abschluss gelangt, ungefähr um die Zeit erfolgt, wo die Polypide zu selbständiger Nahrungsaufnahme fähig geworden sind.

#### 14. Die Geburt des Embryo.

Das Ausschwärmen der Larven findet, wie schon früher (S. 3) erwähnt wurde, im Juni und Juli statt, ohne sich streng auf diese Monate zu beschränken. Seinen Höhepunkt dürfte es ungefähr um die Zeit der längsten Tage erreichen. Merkwürdigerweise erfolgt es fast ausschliesslich des Nachts. Gleich nach Sonnenuntergang brechen die Larven in Menge hervor, und des Morgens zählt die Nachkommenschaft einer grösseren Kolonie nach mehreren Hunderten. Am Tage herrscht Ruhe, erst gegen Abend beginnen wieder vereinzelt Larven den mütterlichen Stock zu verlassen.

Obwohl ich den Vorgang selbst nicht genau beobachten konnte, so glaube ich doch mit Bestimmtheit, dass der Embryo durch eine an der Mündung des Oöciums entstehende Öffnung ins Freie gelangt. Ich habe diese zuerst von Nitsche ('72, S. 469) geäusserte Ansicht schon früher ('90, S. 118) vertreten, und seitdem ist sie mir vollends zur Gewissheit geworden. Zu ihrer Rechtfertigung ist anzuführen, dass kein anderer Weg die Befreiung der Larve so leicht und einfach vermitteln würde wie der bezeichnete, dass die Knospennatur des Oöciums einen Durchbruch an derjenigen Stelle, wo er auch bei normaler Entwicklung der Knospe erfolgt wäre, am natürlichsten erscheinen lässt, und endlich die Thatsache, dass in vorgerückten Stadien eine sichtliche Verdünnung der mütterlichen Kolonialwand eben an dieser Stelle zu constatiren ist (Taf. VII, Fig. 140 u. 41). Das Letztere ist freilich nicht immer der Fall, da durch die Zusammenziehung der kräftigen Muskelschicht oft gerade eine Verdickung der betreffenden Gewebe bewirkt wird. Nach Durchbruch der Öffnung mag der Embryo durch Contractionen der Uteruswandung, vielleicht auch activ durch bohrende Bewegungen der Duplicatur, nach aussen befördert werden. Die Ansicht Reinhard's ('80, S. 210) und Kraepelin's ('86; '92, S. 25), wonach eine seitliche Ruptur des Oöciums stattfinden und der Embryo durch die Mündung des abgestorbenen Nachbarpolypides nach aussen gelangen soll, wird schon dadurch entkräftet, dass in vielen Fällen ein solches im Zerfall begriffenes Polypid garnicht vorhanden ist. Überdies ist der Weg, den der Embryo dann zu nehmen hätte, häufig noch durch ein besonderes, zwischen dem Oöcium und dem Primärpolypid befindliches Septum (Fig. 139 u. 141, *s*), welches auf unterdrückte Cystidbildung zurückzuführen ist, abgesperrt (s. oben S. 26 f.). Auch habe ich bei Kolonien, welche in partu conservirt und von reifen Embryonen erfüllt waren, nie eine Larve ausserhalb des Oöciums angetroffen.

Es ist Thatsache, dass in der Regel ein grosser Theil der Polypide eines trächtigen Stockes im Absterben begriffen ist. Nitsche ('72, S. 469) hat dies durch das Raumbedürfnis der Embryonen erklären wollen: Der heranwachsende Embryo soll auf das Nachbarpolypid einen Druck ausüben und so den Tod desselben herbeiführen. Mir scheint, dass dergleichen mechanische Ursachen hier kaum von Bedeutung sind. Weder habe ich mich je von einem Raummangel im Umkreise der Embryonen überzeugen können, noch ist es verständlich, wie dadurch das Absterben der Polypide bewirkt werden sollte, da dieses in eingezogenem Zustande erfolgt, während das lebende Thier, das seine Tentakelkrone hervorstreckt, einen ungleich geringeren Theil des Cystides beschlagnahmt. Auch dass die Polypide so häufig erhalten bleiben, obwohl die räumlichen Verhältnisse im Allgemeinen dieselben sind, giebt zu denken. Endlich ist zu betonen, dass zur Zeit, wo im Oöcium die Embryonalentwicklung beginnt, der betreffende Mutterpolyp schon erwachsen ist, dass also bei streitenden Interessen nicht dieser, sondern der Embryo erdrückt werden würde.

In Wirklichkeit ist das Absterben der Polypide nur die Folge eines allgemeinen Absterbens der Kolonie, welche von der in ihr keimenden Brut gleichsam verzehrt wird. Je mehr die Embryonen an Umfang und Zahl zunehmen, je grösser die Menge der ausschüpfenden Larven wird, um so grösser wird auch die relative Häufigkeit der entartenden Polypide, und wenn die geschlechtliche Production anscheinend ihren Gipfel erreicht hat, zeigen sich an dem mütterlichen Organismus die Spuren eines allgemeinen Verfalls. Grosse Stücke der Kolonie beginnen sich zu verfärben und abzulösen, und an Orten, wo noch vor Kurzem eine tüppige Fauna gelebt hatte, finden sich dann neben den jungen Stöckchen nur kümmerliche Reste der älteren.

Wie erklärt sich dieses plötzliche Absterben, das mit der Entwicklung der Larven so augenscheinlich zusammenhängt? Der Umstand, dass die degenerirenden Polypide ganz in das Innere des Stockes verlegt werden und hier in verhältnismässig kurzer Zeit bis zur Unkenntlichkeit zusammenschrumpfen, lässt vermuthen, dass ihre Substanz für den Stock selber von Wichtigkeit ist und gewissermassen eine Umschmelzung erfährt, durch die sie für andere Zwecke brauchbar gemacht werden soll. So seltsam das scheint, so findet doch ohne Zweifel Ähnliches bei den Gymnolämen statt, wo in engem Anschluss an die zu „braunen Körpern“ entartenden älteren Polypide mannigfaltige Neubildungen auftreten. Ich selbst habe das bei der Süsswasserform *Paludicella* beobachtet, die ich Monate lang in fast reinem Wasser erhalten konnte: Trotz des Mangels an Nahrung wuchs und knospte der Stock, indem die fertigen Polypide allmählich abstarben und in der Leibeshöhle so zu sagen verdaut wurden, wodurch immer von neuem die nothwendigen Nährstoffe gewonnen wurden. Das ging so weit, dass die Polypide schliesslich nicht mehr zur vollen Entfaltung gelangten, sondern schon halberwachsen der Entartung anheimfielen; gleich als ob an den Knospungspunkten ein Zug auf die im Organismus aufgehäuften Stoffe gewirkt hätte, dem dieselben um so weniger Widerstand leisten konnten, je älter die betroffenen Theile waren.

Wie hier die Entwicklung der Knospen, so wird auch die Bildung der Geschlechtsproducte, und bei lebendiggebärenden Formen sehr allgemein die Aufzucht der Embryonen, durch den Zerfall älterer Individuen unterstützt. Das Letztere dürfte nun auch bei *Plumatella* zutreffen, wo schon Nitsche ('72, S. 470) aus morphologischen Gründen die degenerirenden Polypide den „braunen Körpern“ verglichen hat. Der Stock wird die Ansprüche der heranwachsenden Larven nur bis zu einem gewissen Stadium im Wege der gewöhnlichen Nahrungsaufnahme befriedigen können. Von da ab wird er die alten Bestände angreifen, indem er ein Glied nach dem andern zu Gunsten der Brut opfert. Vermöge

des seltsamen Vorrechts, welches der Embryo im Mutterleibe geniesst, zehren die jüngeren Organismen den älteren auf, der so mit dem eigenen Leben das der Nachkommen bezahlt.

Dasselbe Verhältnis tritt uns im Kleinen und fast schematisch vereinfacht bei manchen Eiern entgegen, die sich nur mit Hilfe von Nährzellen entwickeln. Anfangs ist die Nährzelle noch im Stande, sowohl sich selbst als das Ei ausreichend zu versorgen; dann aber überwiegen die Ausgaben immer mehr, und die Nährzelle deckt den Mangel in der Weise, dass sie ihr eigenes Plasma der Eizelle zum Opfer bringt; ein Vorgang, den ich in meiner Abhandlung über *Ophryotrocha* ('93<sup>a</sup>, S. 197—203) ausführlich dargelegt habe.

## 15. Die Larve.

Von dem Augenblick der Geburt bis zu ihrer endgültigen Niederlassung schwimmt die Larve lebhaft umher, hie und da, wenn sie auf einen Fremdkörper stösst, anhaltend, und augenscheinlich bemüht, einen zur Festsetzung geeigneten Ort ausfindig zu machen. Sie bewegt sich meist geradlinig, den hinteren Pol voran, die Mündung nach hinten gekehrt, und unter Linksdrehung der Hauptaxe (vom Beobachter aus gerechnet). Diese Bewegung kann jedoch willkürlich modificirt werden, indem nicht nur ein Stillstand, sondern auch eine Umkehr erfolgen oder eine Änderung des Verhältnisses zwischen fortschreitender und drehender Bewegung eintreten kann; so sieht man zuweilen einzelne Larven ermüdet am Boden liegen, andere mit senkrecht gestellter Axe im Wasser kreiseln, um dann wieder schleunig ihren Weg fortzusetzen.

Das Schwimmvermögen kommt auf Rechnung des Cilienkloides, das die ganze Aussenseite der Larve bis zur Cystidmündung bedeckt. Die längsten Cilien befinden sich auf der Scheitelplatte des hinteren Poles, von wo der Cilienschlag anscheinend dirigirt wird. Die Wimpern wirken wie kleine Ruder, welche die Larve in der Richtung des Scheitels vorwärts schieben; sie arbeiten jedoch nicht alle zu gleicher Zeit, sondern gruppenweise und in bestimmtem Rythmus. Von der Scheitelplatte schreitet die Erregung in meridionalen Längslinien fort, wodurch eine Streifung entsteht, die sowohl bei lebenden als auch bei plötzlich getöteten Individuen, hier besonders auf Querschnitten, ins Auge fällt. Betrachtet man die Larve von der Mündung, so zeigt sich ausserdem, dass die Erregungswelle von links nach rechts fortrückt, also der Axendrehung entgegengesetzt ist.

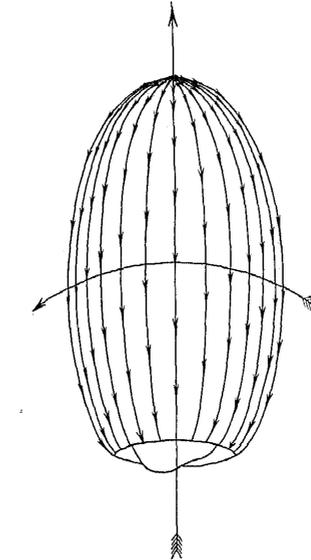


Fig. VII. Schema des Cilienschlages der Larve. Der beim Schwimmen vorwärts gerichtete „untere“ Pol (Scheitelplatte) ist nach oben, die Mündung der Larve nach unten gekehrt.

Die kleinen Pfeile bezeichnen die in Meridianlinien fortschreitenden Erregungswellen, die Spitzen der Pfeile geben die Stellen an, wo eine gewisse Erregungsphase zu gleicher Zeit auftritt; die grossen Pfeile bezeichnen die Bewegungsrichtung der Larve.

Daraus folgt, dass die Längswellen nicht gleichmässig neben einander hergehen, sondern in der Weise ablaufen, wie es in der Textfigur VII durch die Pfeilspitzen bezeichnet ist. Einem solchen Verhalten würde auch die charakteristische Bewegung der Larve entsprechen.

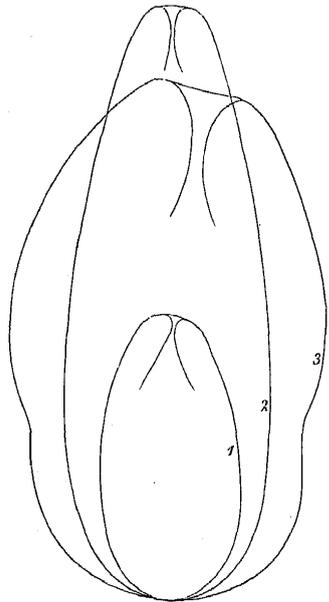


Fig. VIII. Umrisse dreier durch Einwerfen in Sublimat getöteter Larven, Vergr. 60. Die Mündungen sind nach oben gekehrt.

Die Stelle des hinteren Poles, welche soeben „Scleritelplatte“ genannt wurde, ist jetzt in der Regel durch eine Verdickung gekennzeichnet (Taf. VIII, Fig. 144 und 145). Wie ich 1890 (S. 119) angab, ist hier zwischen den beiden Blättern der Leibeshaut ein kräftig entwickeltes fibrilläres Gewebe eingeschaltet, welches der Tunica muscularis anzugehören scheint. Trotz der Bedenken Kraepelin's (92, S. 25) habe ich mich von der Richtigkeit dieser Deutung nur noch mehr überzeugt. Nicht bloss das rasche Anschwellen jener Schicht während der Festsetzung spricht für die Muskelnatur, sondern auch der Umstand, dass bei der frei schwimmenden Larve statt der Verdickung zuweilen eine ebenso auffällige Verdünnung eintritt (Fig. 143), was nur durch die Thätigkeit reichlich vorhandener Muskeln erklärbar ist. Ob auch nervöse Elemente vorkommen, die eine Art Centralorgan für die Wimperbewegung darstellen, kann ich auch jetzt nur als Vermuthung äussern.

In einem früheren Kapitel (S. 61) wurde bereits erwähnt, dass die Grösse der Larven in ungewöhnlichem Grade variirt, und zwar auch bei Nachkommen ein und desselben Stockes und unter Absehung von allen Abnormitäten, d. h. solchen Larven, die mehr oder weniger als zwei ausgebildete Polypide besitzen. Unter den Larven, die ich aus einigen typisch fungoiden Stöcken erhielt, welche Ende Juni 1896 in

einem kleinen Tümpel in der Nähe von Breslau gesammelt waren, hatten

- die kleinsten eine Länge von 0,8, eine Breite von 0,4 mm (Textfig. VIII, 1);
- die grösste eine Länge von 1,65, eine Breite von 0,65 mm (Textfig. VIII, 2);
- eine Larve mit drei Polypiden war 1,45 mm lang, 1,00 mm breit (Textfig. VIII, 3).

Als Mittel aus 24 Messungen, denen auch einige Königsberger Exemplare zu Grunde lagen, ergab sich eine Länge von 1,16, eine Breite von 0,56 mm.

Die Schwankungen in der Grösse der Larven beruhen in erster Linie auf wirklichen, constitutionellen Verschiedenheiten, in geringerem Maasse darauf, dass die Larven nicht alle auf gleichem Stadium geboren werden.

Wenn wir das Stadium nach der Anzahl der Tochterknospen beurtheilen, so ist als typisch der Fall hinzustellen, dass jedes der beiden Hauptpolypide mit seinen Sprossen die Formel  $A B^1 B C$  verkörpert. Als Illustration dieses Falles kann Fig. 151, eine Larve nach eben erfolgter Festsetzung, dienen: Die erste Tochterknospe  $B$  ist mit der Enkelknospe  $C$  zur Doppelknospe vereinigt, die zweite Tochterknospe  $B^1$  steht im knopfförmigen Stadium. Daneben kommt aber auch die Formel  $A B$  vor, also der Fall, dass neben jedem Hauptpolypid erst eine Tochterknospe deutlich entwickelt ist, wie es der Embryo Fig. 142 zeigt. Dieser Fall ist bei weitem seltener und die dahin gehörigen Larven sind meistens durch ihre Kleinheit gekennzeichnet, obwohl das lange kein zulässiges Merkmal ist. Unter 34 Larven traf der erste Fall, mit geringen Schwankungen im Alter und in der Grösse des Knospen, bei 26 zu, der zweite bei 8. Von den Larven der ersten Art waren einige sehr gross, andere standen

tief unter dem Durchschnitt. Von denen mit der Formel  $A B$  waren fünf ausgesucht klein und erhoben sich wenig oder gar nicht über das Minimalmaass; die drei anderen hatten schon die Verwandlung durchgemacht, konnten aber auch so als kleinere Exemplare erkannt werden.

Sonst ist in Betreff der Organisation der Larve noch zu erwähnen, dass am Funiculus der Primärpolypide je eine deutliche Statoblastenanlage vorhanden zu sein pflegt. Geschlechtsproducte finden sich in der Regel noch nicht, nur die Eier sind mitunter schon sichtbar. Ich beobachtete sie bei fünf ziemlich kleinen Larven (ca. 1 mm lang, 0,6 mm breit), die ich am 30. Juni 1888 aus einem rasenförmigen, an einem Nupharblatt angesiedelten Stocke des Preiler Teiches erhielt\*). Unmittelbar über der zweiten Tochterknospe kann man auf Schnitten die Ovarien erkennen, die aus einer wechselnden Zahl junger, aber deutlich differenzirter Eizellen bestehen. Die Formel ist überall  $A O v B^1 B C$ . Es scheint, dass sämtliche Larven des Stockes Eier besessen haben, da diese fünf Individuen die einzigen waren, welche zur Untersuchung gelangten.

Nach dieser Schilderung des normalen Verhaltens der Larven müssen wir noch der garnicht seltenen Abnormitäten gedenken, zu denen ich alle die Formen zähle, bei denen mehr oder weniger als zwei zu selbständiger Nahrungsaufnahme befähigte Polypide vorhanden sind. Nur bei dem kleineren Theil dieser Fälle hat man es mit wirklichen Missbildungen zu thun, nämlich da, wo die Polypide verkümmert oder im Wachstum so zurückgeblieben sind, dass eine selbständige Ernährung und eine Weiterentwicklung zur Kolonie ausgeschlossen erscheint.

Vor Allem ist wichtig, dass statt zweier Primärpolypide mitunter auch eins, drei und selbst vier, und zwar in völlig normaler Ausbildung, vorkommen. Damit ist bewiesen, dass für die Zahl dieser Polypide keinerlei phylogenetische Momente in Betracht kommen, dass vielmehr lediglich die durchschnittliche Grösse der Larven massgebend ist, wie ich es bereits 1890 (S. 132, Anm. 2, Schluss) als möglich hinstellte. Theoretisch wird, so lange die Blätter der Leibeshaut überall einen embryonalen Charakter tragen, jede Stelle zur Knospenbildung befähigt sein; in Wirklichkeit aber werden nur soviel Knospen gebildet werden, als in dem Embryo, dessen Grösse wieder von der des Muttercystides abhängt, bequem Platz finden können. Begreiflich, dass bei der annähernden Constanz des verfügbaren Raumes auch die Zahl der Knospen annähernd gefestigt ist; ebenso begreiflich aber, dass diese Festigung keine vollkommene ist, sondern dass mit dem Raum und den individuellen Anlagen der Embryonen gelegentlich auch die Zahl der Primärknospen wechselt. (VXII)

Über die Häufigkeit solcher abnormer Larven kann ich natürlich keine ganz genauen Angaben machen. Zur Zeit der grössten Ergiebigkeit der Kolonien standen mir, so oft ich wollte, Exemplare mit einem und drei Polypiden zur Verfügung. Ich schätze sie auf 1—2% der gewöhnlichen Larven.

Bei den Larven mit einem gut entwickelten Primärpolypid habe ich merkwürdigerweise keine auffällige Kleinheit constatiren können. Die Thiere waren zum Theil von mehr als Durchschnittsgrösse, das Exemplar Fig. 143, Tafel VIII, misst 1,22 mm in der Länge, 0,8 in der Breite. Die Mündung des Polypides liegt im Centrum der späteren Kolonialwand. Von vier genau untersuchten Larven dieser Art standen drei auf dem Stadium  $A B^1 B C$ , eine im Stadium  $A B C$ . Mehrfach

\*) Obwohl diese Kolonie, die ich leider nicht aufbewahrt habe, in meinen Notizen als *Plum. fungosa* bezeichnet ist, könnte es sich doch vielleicht um eine dichte *Plum. repens* gehandelt haben. Eine Menge gleichzeitig gesammelter, aus Larven hervorgegangener Stückchen, bei denen ebenfalls die frühe Bildung der Eier nachweisbar ist, zeigt deutlich die *repens*-Form. Ich bemerke aber, dass die erwähnten fünf Larven bei der Zählung im vorigen Abschnitt mit berücksichtigt sind und auf Seiten der vollständigeren Knospenformel stehen. Hier mag auch erwähnt werden, dass bei einer Larve von *Plum. emarginata*, die ich geschnitten habe, für beide Hauptpolypide die Formel  $A B$  (B sackförmig) zutrifft.

befestigten sich solche Larven an den Aquariumwänden, wo sie sich als junge Stöckchen mehrere Tage lang hielten. Fig. 146 ist am ersten Tage nach der Festsetzung aufgenommen.

Einigemal beobachtete ich Larven, deren einziges Primärpolypid sich noch im Knospenstadium befand: Formel  $\widehat{A B}$  (Fig. 144). Obwohl sie nicht unter dem Minimalmaass gewöhnlicher Larven standen, so war doch der Theil, welcher die künftige Kolonie repräsentirte, auffallend dürftig entwickelt, so dass man hier fast schon von einer Missgeburt reden möchte. Selbst wenn solchen Larven die Verwandlung gelingen sollte, dürften sie kaum die Kraft haben, sich bis zu der Stufe weiterzubilden, wo die Erwerbsfähigkeit eintritt.

Ich hebe hervor, dass in all diesen Fällen die Einzahl der Polypide ursprünglich war und nicht etwa auf dem Fehlschlagen des anderen Polypides beruhte. Im Allgemeinen habe ich da, wo mehrere Primärpolypide vorhanden waren, dieselben auf nahezu gleichem Stadium gefunden. Nur selten begegnete mir der Fall, dass von zwei Primärindividuen das eine im Knospenstadium verblieben war, während das andere seine volle Ausbildung erlangt hatte.

Die Larven mit drei Primärindividuen gehörten durchweg zu den grösseren, namentlich war der eingestülpte Theil stark entwickelt. Immer fand ich die Hauptpolypide ausstreckbar und so in den Ecken eines Dreiecks angeordnet, dass die Analseiten gegen die Mitte gekehrt waren. Bei drei Stücken, die ich geschnitten habe, trifft einmal für sämtliche Polypide die Formel  $A B^1 \widehat{B C}$  zu, einmal die Formel  $A B$ ; das dritte Stück nimmt eine mittlere Stellung ein, mit der Formel  $^I A \widehat{B C}$ ,  $^{II} A B^1 B$ ,  $^{III} A B$ . Aus einer Larve dieser Art ist der Stock Fig. 147 hervorgegangen, welcher am dritten Tage nach der Verwandlung skizzirt wurde.

In dem einen Fall, wo ich vier Polypide beobachtete, die alle ausstreckbar waren, lagen dieselben in den Ecken eines Quadrates, zwei höher, zwei tiefer, die Analseiten nach der Mitte gerichtet. Die Knospenformel war  $^I A B$ ,  $^{II} A B$ ,  $^{III} A B$ ,  $^{IV} A$ .

Im Allgemeinen scheint es, als ob bei gehäufter Primärknospenbildung die Bildung der Tochterknospen etwas verzögert würde. Das spricht sich nicht nur in den angegebenen Formeln aus, sondern auch darin, dass die Tochterknospen hier weniger weit entwickelt sind, als es sonst bei Hauptpolypiden von gleicher Grösse die Regel ist.

Dem Fall der vier Polypide steht als anderes Extrem der Fall einer gänzlichen Unterdrückung desjenigen Theiles, welcher die bleibende Kolonie liefert, gegenüber. Er ist auf Taf. VIII, Fig. 145 zur Anschauung gebracht. Die Larve, welche munter umherschwamm, ist gleichsam eine taube Nuss, in der die Anlage des künftigen Organismus verkümmert ist. Das Embryonalcystid ist gut und sogar ungewöhnlich kräftig entwickelt, es hat eine Länge von 1,24, eine Breite von fast 1 mm; aber die Kolonie selbst wird nur durch das dunkle Zäpfchen repräsentirt, das in einer besonderen Falte der inneren Wand der Duplicatur gelegen ist; von Polypiden ist keine Spur zu erkennen. Hat diese Larve auch nur den Werth einer Missbildung, so ist sie doch insofern interessant, als sie zeigt, in wie hohem Grade das Embryonalcystid von der Entwicklung der bleibenden Kolonie unabhängig ist. Auch sonst besteht zwischen beiden keineswegs eine strenge Proportionalität, da bei Larven von sehr verschiedenen Dimensionen die Zahl und Grösse der Polypide übereinstimmen oder sogar in umgekehrtem Sinne verschieden sein kann.

## 16. Die Verwandlung der Larve und die weitere Entwicklung des Stockes.

Die Zeit des freien Umherschwärmens der Larven ist eine sehr verschiedene, sie kann wenige Minuten oder auch viele Stunden dauern. Einzelne Larven befestigen sich fast unmittelbar nach der Geburt, die meisten thun es im Laufe der Nacht oder am frühen Morgen, andere treiben sich noch am folgenden Tage umher. Länger als 24 Stunden dürfte sich keine Larve frisch erhalten, findet sie innerhalb dieser Zeit, oder ungefähr so, keine Gelegenheit zur Niederlassung, so geht sie zu Grunde.

Die Festsetzung geschieht vermöge einer Verwandlung, die sich in wenigen Minuten vollzieht und die ich in meinen „Untersuchungen“ ('90, S. 119 f. u. Taf. XV, Fig. 168) beschrieben habe. Die Larve schmiegt sich mit ihrem hinteren Pol an einen zur Niederlassung geeigneten Gegenstand an. Unter zunehmender Contraction des Embryonalcystids wird der polypidtragende Theil, der sich rasch erweitert, aus der Duplicatur hervorgeschoben. Die Duplicatur schlägt sich dabei wie der Rand eines Tellers zurück, das Embryonalcystid schrumpft zu einer Scheibe zusammen (vgl. Textfig. VI, S. 55), und endlich stülpt es sich derart um, dass seine wimpernde Aussenfläche nach innen gekehrt wird. Auf diese Weise kommt es ganz in das Innere des mächtig ausgedehnten wimperlosen Abschnittes der Larve zu liegen, welcher nach Absonderung einer Chitinschicht die bleibende Kolonialwand resp. die ersten beiden Cystide des Stockes darstellt. Damit ist die eigentliche Metamorphose beendet, die Polypide entfalten ihre Tentakelkronen und das Embryonalcystid geht seiner Auflösung entgegen. Es spielt nun gewissermassen die Rolle des Nahrungsdotters, indem es vom Stocke nach und nach resorbirt wird und demselben so über die erste, kritische Zeit seines Lebens hinweghilft.

Wenn sich die Festsetzung über Gebühr verzögert oder wenn die Larve inmitten derselben gestört wird, so tritt dennoch eine Schrumpfung des larvalen Cystides und eine Entfaltung der Primärindividuen ein; doch kommen dabei weder die charakteristischen Stadien der Metamorphose zur Anschauung, noch findet die vollständige Umkehr und Einziehung des larvalen Cystides statt: Schliesslich verkümmert das Thier. An solchen Larven wurde zuerst von Meyen ('28), später von P. J. van Beneden ('41) die Rückbildung des Flimmermantels und das Hervorkommen der Polypocystide beobachtet, während Nitsche ('76, S. 128 f.) bei eben fixirten Stöckchen auch die Einziehung des Flimmermantels in die definitive Leibeshöhle feststellte.

Die von Kraepelin ('92, S. 26) aufgeworfene Frage, wie bei der Verwandlung „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“, glaube ich schon im 13. Kapitel (S. 58 f.) hinreichend beantwortet zu haben. Es findet eben einfach eine Ausdehnung und Abplattung der unter der Duplicatur der Larve zusammengedrängten Zellen der definitiven Cystide statt, bei gleichzeitiger Ablagerung der im voraus gebildeten Cuticularsubstanz. Wenn Kraepelin „die Lösung des Räthsels“ darin gefunden zu haben meint, dass die Flimmerzellen des larvalen Cystides von der Umbiegungsstelle der Duplicatur an „mehr und mehr den Charakter von vacuolenträgenden Körperectodermzellen annehmen, mit anderen Worten, dass sie augenscheinlich nach Verlust der Flimmercilien durch Vacuolenbildung direct in Körperectodermzellen sich umwandeln“, so zeigt er nur, dass ihm der ganze Verwandlungsprocess unklar geblieben ist, wie er denn auch nach seinem eigenen Bekenntnis ('92, S. 27) „nicht in dem Besitze unzweifelhaft normal sich festsetzender Exemplare war“.

Auf Taf. XV, Fig. 169, meiner Untersuchungen vom Jahre 1890 habe ich das eingestülpte

Embryonalcystid in einem Querschnitt des Stockes wiedergegeben, wenige Minuten nach vollzogener Anheftung. Die Figur zeigt, dass der Flimmermantel mitsamt den Cilien in die Leibeshöhle verlegt ist, wodurch allein schon das eben erwähnte Raisonnement Kraepelin's hinfällig wird. Nun folgt eine immer stärkere Zusammenziehung und ein rascher Zerfall des Mantels, der zuletzt spurlos verschwindet und in der Leibeshöhle ohne Zweifel auf ähnliche Weise verdaut wird, wie wir es früher (S. 62 f.) von den Polypiden des alten Stockes behauptet haben. Die Kolonie wird also bei ihrer Niederlassung zugleich mit einem beträchtlichen Quantum von Nährmaterial versehen und dadurch für einige Zeit gegen äusseren Mangel gesichert. In einem grossen, dauernd gelüfteten Aquarium, das aber so gut wie gar keine Nahrung bot, habe ich die Kolonien fast acht Tage hindurch am Leben erhalten. Während dieser Zeit hoben sich die Primärindividuen deutlicher von einander ab, indem sich ihre Cystide verlängerten (vgl. Taf. VIII, Fig. 151 : 152); dagegen habe ich nie einen Fortgang der Knospung constatiren können.

Taf. VIII, Fig. 148 stellt das Embryonalcystid ungefähr eine Stunde nach der Verwandlung dar. Gegenüber der vorerwähnten Figur fällt es auf, dass sich der Kreis der Duplicaturbänder (*Db*) mehr zusammengezogen hat, das ganze Gebilde demzufolge weniger breit, aber höher geworden ist. Es bildet jetzt einen kurzen, oben geschlossenen Cylinder, innerhalb dessen die Duplicatur mit den noch deutlich sichtbaren Duplicaturmuskeln (*Dm*) als ein kleinerer, an beiden Seiten offener Cylinder steil emporragt. Nur ein von den Ectodermzellen *ec* abgeschiedenes Chitinhäutchen (*c*) lagert sich vor die untere Öffnung des Cylinders, dessen Höhlung von der inneren Wand (*iW*) der larvalen Duplicatur begrenzt wird. Diese Wand bildet ein enges, mit Längsfalten versehenes Rohr, durch das bei der Verwandlung die Polypocystide hervortraten. Das Rohr — man bemerkt darin einige von ihrer Basis getrennte Längsfalten — führt oben in einen schmalen, becherförmig gekrümmten Hohlraum, der von dem ectodermalen Flimmerepithel des Primärcystides bekleidet wird. Die Cilien sind grösstentheils noch gut zu erkennen, aber die Zellen zeigen bereits die deutlichen Spuren der Entartung. Sie sind vielfach geschrumpft und in ihrem Verbands gelockert, was namentlich an dem ehemals unteren Pole (*uP*) des Flimmermantels und an der äusseren Wand der Duplicatur ins Auge fällt.

In Folge dieser Entartung gerathen die Zellen mehr und mehr durcheinander, und schon am ersten Tage nach der Befestigung lässt sich der becherförmige Hohlraum kaum noch nachweisen.

Am zweiten Tage zeigt ein Medianschnitt des Stockes den Larvenmantel in Form von Fig. 149, die in demselben Maassstab entworfen ist wie Fig. 148. Kern und Plasma der Zellen sind geschrumpft, Zellgrenzen fast nirgends erkennbar; das Ganze ist zu einer Masse verschmolzen, in der nur mit Mühe die wesentlichen Theile des Larvenmantels zu sondern sind. Das mesodermale Blatt (*M*) hat noch am wenigsten gelitten, viel stärker das Ectoderm. Bei *Ec* sieht man die Region des Flimmerepithels, welches zuvor (Fig. 148) den becherförmigen Hohlraum umschloss und die Hauptmasse des Embryonalcystids bildete. Bei *D* liegt das innere Blatt der Duplicatur, die Region der Duplicaturmuskeln. Die Duplicaturbänder sind bei *Db* erkennbar und noch weiter nach innen verlegt als in Fig. 148. Unterhalb derselben beginnt der bleibende Theil der Leibeshöhle, die eigentliche Kolonialwand, und hier rücken die Ectodermzellen (*ec*) demnächst bis zum völligen Verschluss der unteren Öffnung zusammen. An dieser Stelle erfolgt alsdann eine Verwachsung der gleichnamigen Gewebe und damit eine Abschnürung des Larvenmantels, der also bis zu den Duplicaturbändern, diese einschliesslich, der Rückbildung anheimfällt.

In Fig. 150 ist die letzte Phase des Abschnürungsprocesses dargestellt. Die untere Öffnung ist verschwunden und die Leibeshöhle bildet ein zusammenhängendes Ganzes. Der Rest des Embryonal-

cystids bleibt an irgend einer Stelle der Leibeshöhle liegen, wo man ihn bis zu seiner völligen Auflösung nachweisen kann (Fig. 147, 152, *EC*).

Wann diese erfolgt, lässt sich nicht genau angeben. Bei den im Aquarium gehaltenen Thieren war sie am fünften Tage nach der Festsetzung noch nirgends vollendet. Selbst bei einer im Freien gefundenen *repens*-Kolonie von 7,6 mm Länge, bei der die Tochterindividuen B ausgewachsen, die Enkelpolypide C ausstreckbar waren — der Stock ist abgebildet in den „Untersuchungen“, Taf. I, Fig. 7, Stück 3 —, war der Restkörper noch vorhanden. In anderen Fällen konnte ich ihn schon bei jüngeren Exemplaren nicht mehr entdecken.

Die weitere Entwicklung des jungen Stockes vollzieht sich bekanntlich im Wege der Knospung, unter gesetzmässiger Folge der Neubildungen. Dabei entstehen zunächst jene Wachstumsformen, welche seit Van Beneden ('48, S. 19) unter dem Artnamen *Flabellum* zusammengefasst wurden, bis Jullien ('85, S. 23) sie als die geschlechtlich erzeugten Nachkommen von *Plumatella fungosa* erkannte. Ich habe eine Anzahl davon in meinen „Untersuchungen“ ('90, Taf. I, Fig. 4—6; Taf. II, Fig. 16—19) dargestellt, und man wird sich dort leicht im Speciellen über die Art der Verzweigung unterrichten können. Später kommt immer mehr der fungoide Typus zum Ausdruck.

Jede Knospe, d. h. jedes neue Polypocystid, geht aus dem Material einer älteren Knospe hervor, und sämtliche Knospen führen in letzter Instanz auf jene beiden Primärknospen zurück, deren Anlage schon während des Embryonallebens erfolgt war. Nur ein Theil des Materials einer jeden Knospe erzeugt also das an Ort und Stelle entstehende Individuum, ein anderer Theil dagegen bewahrt seine embryonale Natur und liefert nach und nach neue Knospen, die sich immer wieder nach Art der früheren fortbilden. So erschöpft sich allmählich die Produktionskraft des Stockes, die Spannkraft der Zellen erlischt, indem sie in thätigen Organen, in Lebensarbeit sich Bahn bricht. Mag auch der Stock meistens durch ungünstige äussere Verhältnisse oder den Parasitismus der Embryonen (vgl. S. 62) seinen Tod finden: selbst wo solche Einflüsse nicht in Betracht kommen, wird er schliesslich zu Grunde gehen, weil er die Grenze seiner Entwicklungsfähigkeit erreicht hat.

An und für sich wird das Erreichen dieser Grenze noch nicht den Tod, sondern nur den Stillstand der Lebensthätigkeit bedeuten, hervorgerufen durch eine tiefe Ermüdung der arbeitenden Zellen. Ein solcher Stillstand wird aber nothwendig den Tod aller derjenigen Theile nach sich ziehen, deren Leben auf der Arbeit des Ganzen beruhte. Indessen giebt es gewisse Knospen, welche schon früh ihre Beziehung zum Ganzen gelöst haben. Sie waren von vorn herein, durch ihre Entstehung am Funiculus, von der Aussenwelt abgeschnitten und dadurch gehindert, ihre Entwicklung im Stocke selbst zu vollenden, wo sie von einem bestimmten Stadium an unter dem Schutz einer derben Chitinhülle im Zustande völliger Ruhe verharren. Diese Dauerknospen oder Statoblasten gehören alsdann nur räumlich dem Stocke an, im Übrigen verhalten sie sich wie Fremdkörper. Ausgeschlossen von der Lebensgemeinschaft des Stockes haben sie auch an dem Tode desselben keinen Theil. Sie werden davon vielmehr nur insofern berührt, als sie nach dem Zerfall der Kolonialwand ins offene Wasser gelangen, wo ihnen die Möglichkeit zu weiterer Entwicklung geboten ist. Nach Beendigung der Ruheperiode, die bald längere, bald kürzere Zeit, meistens den Winter durch währt, erwachen die Zellen aus ihrem Schlaf und nehmen bei genügender Temperatur von neuem ihre Thätigkeit auf. Aus der verkapselten Knospe entsteht ein Polypocystid, welches die Schalen sprengt

und, nachdem es sich an einem im Wasser befindlichen Gegenstande befestigt hat, durch Knospung abermals zu einer Kolonie auswächst.

Ist das Absterben des alten Stockes wirklich auf eine Ermüdung des proliferirenden Zellmaterials zurückzuführen, so hat die Bildung der Statoblasten unter anderen den Erfolg, dass sie einem Theil der ruhebedürftigen Zellen diese Ruhe gewährt und ihn so für die Erhaltung der Art fernerhin nutzbar macht.

In anderer Weise wird die Erhaltung der Art durch die Geschlechtsproducte vermittelt. Während die Statoblasten als Ableger eines älteren Stockes diesen durch Zeit und Raum fortpflanzen und verbreiten, ihm vervielfältigen, ohne ihm neue Lebensimpulse zuzuführen, ist gerade das Letztere bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der Fall. Das Ei legt unter dem Einfluss der Befruchtung den Grund zu einem Organismus, der nicht sowohl als die Fortsetzung einer früheren Individualität, sondern als der Beginn einer neuen erscheint. Im Statoblasten conservirt sich, im Ei regenerirt sich der Stock. Die Statoblasten dienen dazu, den quantitativen Bestand der Art zu erhalten und eventuell zu vergrößern, die Geschlechtsproducte sollen ausserdem und vor Allem den qualitativen Bestand sichern. Die geschlechtliche Fortpflanzung ist der Jungbrunnen, aus welchem die ungeschlechtliche ihre Kraft schöpft.

## C. Vergleichendes.

### Die Eier.

I. (S. 16) Über contractile Vacuolen im Keimfleck verschiedener Thiere hat Balbiani ('65) berichtet. Er fand sie bei Würmern (*Prostomum*, *Vortex*), Arthropoden (*Geophilus longicornis*; *Phalangium opilio*), Mollusken (*Helix*) und Wirbelthieren (*Raja*; *Canis*). Auch La Valette ('66, S. 58) hat im Keimfleck einer Libelle die Bläschen auftreten und verschwinden sehen. Denselben Vorgang hat Häcker ('93, S. 282 ff.) bei *Echinus microtuberculatus* verfolgt, wo die Vacuole zur Zeit ihrer grössten Ausdehnung an die Peripherie rückt, um ihren Inhalt nach aussen zu entleeren.

II. (S. 16) Amöboide Formveränderungen des Keimflecks sind bei anderen Thieren mehrfach beobachtet worden. Balbiani ('65<sup>a</sup>) hat sie bei Spinnen (*Lepira*, *Salticus*, *Lycosa*) beschrieben, La Valette ('66, S. 58) bei einer Libelle, Metschnikoff ('67, S. 524 f.) bei *Lycosa* und *Carassius*, Auerbach ('74, S. 160 u. 168) beim Hecht; am genauesten sind sie von Al. Brandt ('74, S. 18 ff.) bei *Blatta* studirt worden; derselbe Forscher ('78, S. 179 ff.) hat sie auch bei anderen Insecten, ferner bei *Distomum cylindraceum*, *Ascaris nigrovenosa* und *Limnaeus* gesehen; Eimer ('75) fand sie beim Wels und beim Karpfen, O. Hertwig ('76, S. 350) bei *Rana* und *Pterotrachea*, R. S. Bergh ('79, S. 25) bei der Hydroide *Gonothryaea*, Knappe ('86, S. 515 f.) bei *Bufo variabilis*.

Über Theilung und Vermehrung von Nucleolen durch Einschnürung berichten Auerbach ('74, S. 79, 142 ff.; '91, S. 722), Al. Brandt ('78, S. 179), O. Hertwig ('78, S. 179, Anm.) und R. S. Bergh ('79, S. 27 u. 37).

III. (S. 17) Die mehr oder minder biscuitförmige Gestalt des Keimflecks, die für das reife Plumatella-Ei charakteristisch ist, findet sich auch bei anderen Thieren und namentlich bei Mollusken in weiter Verbreitung. Ich stelle hier die mir bekannt gewordenen Fälle zusammen, sowohl jene, in denen der Nucleolus eine blosse Einschnürung zeigt, als auch jene, in denen er aus zwei völlig gesonderten, aber aneinanderliegenden Theilen besteht.

Spongiae. *Myxilla rosacea* (Maas, '93, S. 364).

Vermes. *Lumbricus terrestris* (Claparède, '69, S. 618); *Sternaspis* und *Thalassema* (Vejdovsky, '81, S. 63, 65, und für *Thalassema* Taf. X, Fig. 9).

Brachiopoda. *Waldheimia cranium* (van Bemmelen, '83, S. 131).

Mollusca. *Unio* (Lacaze-Duthiers, '54, S. 186; v. Hessling, '59, S. 277; Flemming, '74, S. 260; O. Hertwig, '78, S. 198 f.), *Anodonta* (v. Hessling, '54, S. 411; Flemming, '74, S. 259), *Cyclas cornea* (Leydig, '55, S. 60; Stepanoff, '65, S. 15; Stauffacher, '94, S. 203 f.), *Tellina* (O. Hertwig, '78, S. 199), *Dreissena* (Flemming, '74, S. 259); — *Dentalium* (Lacaze-Duthiers, '57, S. 181; Fol,

'89, S. 126 ff.); — *Paludina* (Leydig, '50, S. 127); *Helix* (O. Hertwig, '78, S. 199), *Arion* (Platner, '86, S. 612 ff.).

Arthropoda. *Melolontha* (R. Wagner, '37, S. 559), eine unbestimmte Libelle (La Valette, '66, S. 57 f.).

Alle Autoren geben durch Wort oder Bild zu verstehen, dass die beiden Theile des Keimflecks in der Regel verschieden gross sind; die meisten (Wagner, La Valette, Flemming, Hertwig, Vejdovsky, Platner, Fol und Stauffacher) fügen hinzu, dass sich auch eine Verschiedenheit in der Substanz der Theile bemerkbar macht, indem der eine, und zwar gewöhnlich der kleinere, stärker lichtbrechend oder stärker färbbar erscheint als der andere. Der kleinere Theil ist nach Hessling ('54), Flemming, Hertwig und Stauffacher zugleich widerstandsfähiger gegen Säuren.

Eine solche qualitative Zweitheiligkeit liegt nach Hertwig ('77, S. 272; '78, S. 179 u. 191 ff.) auch bei *Asteracanthion*, *Sphaerechinus* und einigen Medusen, sowie bei *Ascidia intestinalis* (vgl. Floderus, '96, S. 207 ff.) vor, nur dass sie hier nicht unter der Form einer äusseren Verdoppelung auftritt.

Ich bemerke noch, dass der Keimfleck von *Fredericella* ebenso gebildet ist wie bei *Plumatella*.

IV, a. (S. 18) Die Körnchen im Plasma des *Plumatella*-Eies erinnern in vieler Beziehung an die Gebilde, welche unter dem Namen des „Dotterkerns“ bei den verschiedensten Thieren bekannt geworden sind. Indessen steht über den Ursprung und die Bedeutung desselben zu wenig fest, als dass diese Parallele für uns ein besonderer Gewinn wäre; auch wird sie dadurch einigermassen beeinträchtigt, dass die Körnchen in grosser Zahl auftreten, während der Dotterkern in der Regel nur einfach ist. Bezüglich der Geschichte des letzteren verweise ich auf die Arbeit von Henneguy ('93); über die wichtigsten Deutungen hat auch Floderus ('96, S. 226 ff.) berichtet.

In einigen Fällen sind jedoch dotterkernartige Körper schon früher in grösserer Menge beobachtet worden; so von Jijima ('82, S. 207) in den Eiern von *Nephelis*, von Voigt ('85, S. 358 f.) in denen von *Branchiobdella*, von Böhmig ('91, S. 320, 325) bei *Plagiostoma Girardi*. Böhmig hält sie für ausgestossene Chromatintheile, ohne doch einen Beweis dafür beibringen zu können. Er erwähnt auch (S. 318), dass „in der Umgebung des Kernes stets ein mehr oder weniger breiter heller Hof wahrnehmbar ist, der von einer sich wenig tingirenden Substanz gebildet wird“, und dass bei den älteren Eiern die Körnchen in der Nähe des Randes, d. h. in der äusseren Zone des Plasmas liegen. Über das weitere Schicksal der Körnchen machen diese Autoren keine Angaben.

Bei *Distomum Richiardi* sind nach Monticelli ('93, S. 122) ein oder zwei Dotterkerne vorhanden, welche eine Verdichtung des Plasmas darstellen, während sie nach Crety ('95) ausgewanderte Chromatintheile sind, die sich im Dotter vergrössern, um sich schliesslich als Nährsubstanz aufzulösen.

Bei dem typischen Dotterkern einer Spinne (*Tegenaria*) hat Balbiani ('93, S. 150) beobachtet, dass er von der Embryonalbildung ausgeschlossen bleibt.

Derselbe Autor ('83) hat beim Ei von *Geophilus longicornis* eine eigenthümliche Kernknospung beschrieben, die zur Folge hat, dass auf gewissen Stadien der Dotter von zahlreichen Nebenkernen durchsetzt wird. Einer dieser Nebenkern bleibt als Dotterkern zurück, während die anderen auswandern und eine Follikelhülle darstellen sollen.

b. Wenn wir die ganze Entwicklung der Körnchen im *Plumatella*-Ei überblicken, ihren Ursprung im Plasma, ihre Anhäufung in einer an der Furchung nicht theilnehmenden Rindenschicht, ihre Umwandlung zu Kernen, welche mit dem sie umgebenden Plasma schliesslich zwischen die

Furchungszellen eindringen und von denselben verzehrt werden, so drängt sich uns vor Allem der Vergleich mit den Testazellen der Ascidien auf.

Freilich haben die dreissig Jahre, in denen man sich mit dem Studium der Testazellen beschäftigt hat, die Frage nach dem Ursprung derselben so wenig zu klären vermocht, dass dieses Kapitel der Zoologie beinahe den Eindruck einer Tragikomödie macht. Neben der von Kowalewsky geführten Partei, welche die Testazellen ausserhalb des Eies, aus einwandernden Follikelzellen entstehen lässt, tritt eine ebenso starke Partei für den Ursprung innerhalb des Eies ein, und bei dem Wechsel von Rede und Gegenrede hängt es nun fast von dem Belieben des Fernerstehenden ab, welcher Meinung er folgen will.

Immerhin ist der intraovuläre Ursprung der Testazellen so gut verbürgt, dass man ernstlich damit zu rechnen hat, zumal die betreffenden Forscher sich sehr wohl der Anomalie ihrer Befunde bewusst waren. Kupffer '70, '72, Metschnikoff '72, Semper '75, Playfair Mc Murrich '82, Fol '83, Roule '83, '84, '85, Sabatier '84, Maurice et Schulgin '84, v. Davidoff ('89), Pizon '93\*) stimmen darin überein, dass die Testazellen im Ei selbst ihre Entstehung nehmen, und zwar nach Roule aus den „secundären Nucleolen“ des Kernes, welche die Kernwand durchsetzen und in das Plasma auswandern, nach Davidoff aus besonderen Kernknospen, die sich vom Keimbläschen abspalten, nach den übrigen Autoren durch freie Kernbildung inmitten des Plasmas, ohne sichtbare Betheiligung des Eikerns.

Ohne die eine oder die andere dieser Angaben für richtig erklären zu können, constatire ich nur, dass die Körnchen des *Plumatella*-Eies nach meinen Befunden auf dieselbe Weise entstehen, wie es die Mehrzahl der oben genannten Forscher für die Testazellen der Ascidien behauptet hat. So sehr ich von einer stofflichen Betheiligung des Kernes bei der Bildung der Körnchen überzeugt bin, so wenig kann ich zugeben, dass die letzteren aus dem Kern als geformte Bestandtheile hervorgehen. Von einem extraovulären Ursprung kann überhaupt nicht die Rede sein.

Weniger strittig als die Entstehung ist das fernere Schicksal der Testazellen. Nach v. Davidoff ('89, S. 134 u. 548, sowie Taf. XVIII u. XXIII) bleiben sie während der Furchung theils im Umkreise der Blastomeren liegen, theils dringen sie zwischen dieselben ein, so dass sie bis in die Furchungshöhle oder, bei *Clavellina*, selbst in die Darmhöhle gelangen können; später verschwinden sie, indem sie von den Entodermzellen des Embryo aufgenommen und verzehrt werden. In allen diesen Beziehungen verhält sich die Körnchenzone ähnlich, nur treten die Körner immer erst mit Beginn der Furchung in das Kernstadium ein, worauf denn unter Zerfall der Zone auch bei *Plumatella* eine Art von Zellen entsteht.

## Das Oöcium.

V. Zu der Auffassung, dass das Oöcium mitsamt dem Ovarium einer besonderen Individuenanlage entsprechen möge, bin ich allein durch das Studium der Phylactolämen geführt worden, und selbst der Wortlaut der obigen Darlegung (S. 28 ff.) stammt aus einer Zeit, wo ich durch den Ausblick auf andere Bryozoengruppen noch nicht beeinflusst war. Zu um so grösserer

\*) Nur der eingeklammerten Jahreszahl entspricht eine Angabe in unserem Litteraturverzeichnis; bezüglich der übrigen Zahlen verweise ich auf die Arbeit von Floderus ('96, S. 230 ff.), der eine sorgfältige Zusammenstellung der verschiedenen Ansichten über Follikel- und Testazellen gegeben hat.

Genugthuung gereichte es mir, als ich fand, dass bei einigen marinen Formen Verhältnisse bestehen, die jener Auffassung eine weitere Stütze bieten.

Behufs Orientirung über die verschiedenartigen Beziehungen, welche bei den viviparen Ectoprocten zwischen dem Embryo und den Individuen des Stockes vorkommen, verweise ich auf die kurze Zusammenstellung bei Prouho, '92, S. 624 ff. Prouho sieht, wie natürlich, den oviparen Zustand als den ursprünglichen, den viviparen als den abgeleiteten an; bei diesem unterscheidet er vier Fälle, von denen die beiden ersten für uns von besonderem Interesse sind, weil sie das, was bei den Phylactolämen nur noch andeutungsweise zu erkennen ist, in voller Klarheit zum Ausdruck bringen.

Der erste Fall findet bei *Alcyonidium duplex* statt, einer von Prouho neu beschriebenen Art, über deren Fortpflanzung er in derselben Arbeit ('92, S. 580 ff.) einiges Nähere mitgetheilt hat.

*Alcyonidium duplex* ist insofern getrennten Geschlechtes, als Hoden und Eier sich an dem Funiculus zweier verschiedener, aber in einem Cystid vereinigter Polypide entwickeln. Zur Zeit, wo ein Polypid, welches wir A nennen wollen, eben seine organische Ausgestaltung erreicht hat, zeigt sich an der Oralseite des selben Cystides eine Knospe, aus der ein jüngeres Polypid, B, hervorgeht. Lange bevor dieses erwachsen ist, treten an seinem Funiculus Eier auf, während an dem Funiculus von A die Hodenanlage sichtbar wird. Allmählich beginnt nun das Polypid A zu degeneriren, die Spermatogonienhaufen fallen vom Funiculus ab und zerstreuen sich in der Leibeshöhle, um daselbst ihre weitere Entwicklung durchzumachen. Wenn das weibliche Polypid B erwachsen ist und sein Funiculus ein von zahlreichen Eiern erfülltes Ovarium darstellt, sind von dem Polypid A ausser den Samenzellen nur noch einige „braune Körper“ vorhanden. Die reifen Eier lösen sich dann vom Funiculus ab und gelangen durch Vermittelung eines nur den weiblichen Polypiden eigenen „Intertentacularorgans“ in die Tentakelscheide, wo sie sich etwa zu sechs bis acht in der Nähe der Ausstülpungsöffnung befestigen und in die Embryonalentwicklung eintreten. Nach Ablauf derselben verlässt die Larve die mütterliche Kolonie durch die Ausstülpungsöffnung des betreffenden Polypides, das trotz der Function als Oöcium inzwischen seine gewöhnliche Lebensthätigkeit fortgesetzt hatte.

In vorstehendem Referat sind diejenigen Punkte, welche den Vergleich mit den Phylactolämen besonders begünstigen, durch den Druck hervorgehoben. Fast Alles, was wir bei *Plumatella* im Princip angenommen hatten, sehen wir bei *Alcyonidium duplex* erfüllt, und selbst minder wichtige Einzelheiten dienen zur Vervollständigung dieser Parallele. Ich will die gegenseitigen Beziehungen beider Formen durch Aufzählen ihrer Berührungs- und Differenzpunkte noch genauer zu präcisiren suchen.

Berührungspunkte.

1. Die Oöcien (d. h. das Oöcium von *Plumatella*, zusammen mit dem Ovarium als Anlage eines besonderen Individuums aufgefasst, und das weibliche Polypid von *Alcyonidium*) stehen einander in geschlechtlicher Hinsicht gleich. Ihr Funiculus dient als Ovarium; in ihrem Innern vollzieht sich die Embryonalentwicklung; durch ihre Mündung gelangen die Larven ins Freie.

2. Auch die Primärpolypide, in deren Cystiden sich die Oöcien entwickeln, stehen einander in geschlechtlicher Hinsicht gleich. Beide sind männlicher Art, ihr Funiculus liefert die Spermatozoen.

3. Die Oöcien haben den Primärpolypiden gegenüber die gleichen Lagebeziehungen. Dies ist um so bemerkenswerther, als die Orientirung von Mutter- und Tochterknospen bei den Gymnolämen sonst eine grundsätzlich andere ist als bei den Phylactolämen.

4. Ebenso stimmen die Zeitverhältnisse überein. Die Oöcien treten erst auf, wenn die (männlichen) Primärpolypide ihre organische Ausgestaltung erreicht haben.

5. Bei beiden Formen ist das Oöcium vor den gewöhnlichen Individuen des Stockes durch den Mangel eines eigenen Cystides ausgezeichnet: Es findet in dem Cystid des Primärpolypides Unterkunft.

6. Auch sonst ist eine Art Dimorphismus zwischen dem Oöcium und den gewöhnlichen Individuen zu erkennen; am stärksten bei *Plumatella* ausgeprägt, zeigt sich derselbe bei *Alcyonidium* darin, dass nur das weibliche Polypid ein Intertentacularorgan aufweist, wodurch es zur Aufnahme der reifen Eier befähigt wird.

Verschiedenheiten.

1. Bei den Phylactolämen liegen sowohl im Hoden wie im Ovarium die jüngsten Zellen stets in der Nähe der Leibeswand; Prouho ('92, S. 583) giebt an, dass bei *Alcyonidium* die jüngsten Eier immer dem Darm am nächsten liegen, aber seine Bilder, besonders Fig. 38, lassen eher das Gegentheil vermuthen. Es bleibt daher fraglich, ob dieser Unterschied, welcher von grosser Bedeutung wäre, in Wirklichkeit existirt.

2. Während das weibliche Polypid von *Alcyonidium* neben seiner Function als Oöcium die Fähigkeit selbständiger Nahrungsaufnahme bewahrt hat, ist das Oöcium bei *Plumatella* nur dem Geschlechtsleben dienstbar, in jeder anderen Beziehung aber entartet. In Folge dessen ist auch das Verhältnis zwischen Oöcium und Ovarium, d. h. zwischen dem Polypidkörper und dem Funiculus, bei *Plumatella* in hohem Grade gelockert.

3. Während das (männliche) Primärpolypid bei *Alcyonidium* bald nach dem Erscheinen des Oöciums degenerirt, kann es bei *Plumatella* erhalten bleiben; doch findet auch hier zuweilen eine Rückbildung statt.

4. Während das weibliche Polypid von *Alcyonidium* zahlreiche Embryonen enthalten kann, entwickelt sich in dem Oöcium von *Plumatella* immer nur ein Embryo.

Von diesen vier Differenzpunkten involvirt nur der erste, den wir jedoch nicht hinreichend verbürgt fanden, einen principiellen Unterschied. Die übrigen Unterschiede sind gradueller Natur und als Folgen einer mehr oder minder vorgeschrittenen, aber auf gleicher Bahn sich bewegenden Entwicklung anzusehen. In dieser Beziehung finden wir nun bereits bei den Gymnolämen, und zwar wiederum bei den Ctenostomen, Verhältnisse, die eine weitere Annäherung an die Phylactolämen darstellen. Sie sind durch Joliet entdeckt und in der erwähnten Übersicht von Prouho als zweiter Fall aufgeführt worden.

Nach Joliet ('77, S. 262 ff.) bilden sich bei *Valkeria cuscuta*, *Bowerbankia imbricata* und *Lagenella repens* die Geschlechtsorgane dicht neben einander am Funiculus, der Hoden am unteren, das Ovarium am oberen, dem Darm benachbarten Abschnitt desselben. Beide Organe reifen jedoch nicht gleichzeitig, vielmehr ist das Ovarium noch ganz jugendlich, wenn die Spermatozoen bereits umherschwärmen und das Polypid auf der Höhe seiner Entwicklung steht. Ist dieses Stadium erreicht, so stirbt das Polypid ab und entartet zu einem „braunen Körper“. Der Funiculus bleibt erhalten, aber von den Eiern jedes Ovariums gelangt nur eines zur Reife, während die übrigen atrophiren. Bald nach dem Absterben des Polypides kommt an der Stelle, wo der Funiculus an der Leibeswand haftet, eine Knospe zum Vorschein, welche sich rasch entwickelt, aber niemals ein vollständiges Polypid liefert: Die Arme verharren im Knospenzustand, der Oesophagus bleibt geschlossen, die im Rectum befindlichen Dotterkörner werden nie verbraucht. Dieses Polypid [das weder sich

auszustrecken noch Nahrung aufzunehmen vermag<sup>1)</sup> steht durch den Funiculus mit dem Ei und dem braunen Körper in Verbindung. Indem sich nun der zwischen dem Ei und dem jungen Polypid eingeschaltete Theil des Funiculus verkürzt, kommt das Ei in unmittelbare Berührung mit dem Polypid und gelangt nach einiger Zeit, auf einem Wege, den Joliet nicht feststellen konnte, in dessen Tentakelscheide. Hier findet die Embryonalentwicklung statt. Die Tentakelscheide dehnt sich dabei, um dem stark wachsenden Embryo Raum zu schaffen, immer mehr aus, und in demselben Maasse atrophirte die Anlage des Darms. Schliesslich gelangt der Embryo durch die Polypidmündung ins Freie.

Es ist klar, dass hier gerade in den Dingen, in denen bei *Alcyonidium* eine beträchtliche Abweichung von Plumatella zu constatiren war, eine viel grössere Ähnlichkeit mit letzterer Form besteht. Wie bei Plumatella hat das als Oöcium dienende Polypid zu Gunsten dieser Function jeder anderen entsagt, und wenn es auch einen höheren Grad morphologischer Ausbildung erreicht, so bleibt diese doch in physiologischer Hinsicht ohne Bedeutung. Auch durch die Einzahl der im Oöcium sich entwickelnden Embryonen ist Übereinstimmung mit den Phylactolämen geschaffen worden.

Dagegen sind auf der anderen Seite Differenzen vorhanden, welche bei *Alcyonidium* fortfielen. So ist namentlich zu beachten, dass bei *Valkeria* die Eier am Funiculus des Primärpolypides entstehen, während es bei Plumatella viel näher liegt, das Ovarium auf den Funiculus des Oöciums zurückzuführen.

Eine Abstammung der Plumatellen von *Valkeria* würde also nur unter der Voraussetzung anzunehmen sein, dass bei Plumatella das ganze Primärindividuum von *Valkeria*, Cystid und Polypid, unterdrückt wurde und dass lediglich das Ovarium übrig blieb. Da jedoch diese Voraussetzung sehr gezwungen erscheint, so glaube ich, dass die eigenartige Entwicklung des Oöciums bei *Valkeria* nur als Analogie mit Plumatella zu deuten ist, aber keinen verwandtschaftlichen Zusammenhang zu begründen vermag. Eher wäre ein solcher zwischen Plumatella und *Alcyonidium* denkbar. —

Neuerdings hat Harmer ('96, S. 113 f.) auf die Ähnlichkeit des von ihm bei *Lichenopora* beschriebenen „Embryophor“ mit dem Oöcium von Plumatella aufmerksam gemacht. Eine Verwandtschaft der Form und Function liegt allerdings vor, aber die Entstehung beider Gebilde scheint eine ganz verschiedene zu sein.

### Der Embryo.

VI. (S. 36) **Über das Verhalten des Kerns bei Aufnahme von Nährsubstanz** vergleiche Korschelt, '89, S. 8—25 u. S. 114. Korschelt beobachtete bei den Eiröhren von *Dytiscus*, dass von dem Nährfach aus Körnchenmassen in das Ei eindringen und sich in unmittelbarer Nähe des Keimbläschens anhäufen. An der Seite desselben, wo die Anhäufung stattfand, war die Membran aufgelöst und das Keimbläschen schickte pseudopodienartige Fortsätze in die Körnchenmasse hinein. Korschelt (S. 13) kann „die Anziehungskraft, welche der Kern auf die Körnchen ausübt, sowie seine auffallenden Gestaltveränderungen nur damit erklären, dass er entweder direct an der Assimilation beteiligt ist oder doch einen entschiedenen Einfluss auf die entsprechende Thätigkeit der Zelle ausübt.“

Ebenso beobachtete Knappe ('86, S. 518 ff.) bei den Eiern des Bidder'schen Organes von *Bufo* die Aufnahme chromatischer, im Plasma gelegener Kugeln durch den Kern, der seine scharfe Begrenzung einseitig verlor und mittels beweglicher Ausläufer die Kugeln umfloss.

VII. (S. 35, 39) **Die Bildung eines Mittelstückes**, welche auf einer unvollkommenen Trennung der Furchungszellen beruht, findet sich nach Wilson ('83, S. 738 ff.) auch bei *Renilla*. Die Furchung verläuft dort bis zum 16-zelligen Stadium nur äusserlich, alle Zellen stehen in unmittelbarem Zusammenhang mit einander („a polyplast or syncytium“). Alsdann trennen sie sich allmählich, so jedoch, dass die mittlere, ihnen allen gemeinsame Plasmamasse in der Furchungshöhle zurückbleibt, wo sie zuletzt resorbirt wird. Das Entoderm bildet sich durch Delamination.

Auch bei *Clavularia crassa* findet nach Kowalewsky und Marion ('83, S. 13 f.) die Durchfurchung erst etwa auf dem 16-zelligen Stadium statt.

VIII. In Bezug auf die **Gastrulation** der Phylactolämen sind theoretisch drei verschiedene Ansichten möglich.

1. Das Leibeshöhlenepithel ist das morphologische Entoderm, seine Bildung die eigentliche Gastrulation des Thieres. Daraus folgt, dass das Entoderm einen durchgreifenden Functionswechsel erfahren hat: Aus dem ursprünglichen Darmblatt ist im Lauf der Entwicklung das motorisch-germinative Blatt, das physiologische Mesoderm geworden.

2. Die ursprüngliche Gastrulation ist unterdrückt worden, das Leibeshöhlenepithel entspricht dem morphologischen Mesoderm.

3. Die ursprüngliche Gastrulation besteht in der Darmbildung der Primärpolypide und äussert sich erst, nachdem das Mesoderm in Form des Leibeshöhlenepithels zu Tage getreten ist.

Von diesen Ansichten hat die erste die zahlreichsten Anhänger, wenn man ausser den Vertretern der Leuckart-Nitsche'schen Theorie alle diejenigen dazu rechnet, welche wie Reinhard ('80, S. 89), Kafka ('87, S. 47), Korotneff ('89) und Jullien ('90) das Leibeshöhlenepithel schlechthin als Entoderm, oder wie Joliet ('85) als Ento-Mesoderm bezeichnen; doch ist sicher nur für den kleineren Theil der genannten Autoren der Ausdruck „Entoderm“ mehr als ein blosser Name gewesen. Die zweite Ansicht wird durch Barrois ('86, S. 65—73), Davenport ('91, S. 88—97) und Prouho ('92, S. 634—641) vertreten. Im Sinne der dritten hat Metschnikoff ('71) sich geäussert\*), auch ist sie von mir ('90, S. 122, Anm. u. S. 132, Anm. 2) als Hypothese erwogen worden.

Dieser dritten Auffassung steht die vergleichende Embryologie im Wege. Wenn wir nämlich den Fall, dass die Phylactolämenlarve nur ein Hauptpolypid besitzt, als typisch ansehen, so behauptet diese Auffassung eine vollständige Homologie zwischen dem Darm oder vielmehr dem Magen des Primärpolypides der Phylactolämen und dem primären Entoderm der Gymnolämen. Eine solche Homologie lässt sich aber schwer aufrecht erhalten, 1) weil die primäre Gastrulation der Gymnolämen auf einem sehr frühen Stadium erfolgt, jedenfalls vor der Mesodermbildung, 2) weil sie sich in wesentlich anderer Weise vollzieht, indem bei den Gymnolämen nur der Magenabschnitt aus dem inneren Gastralablatte hervorgeht, bei den Phylactolämen dagegen Eudarm und Magen gleichzeitig mittels derselben Einstülpung gebildet werden, 3) weil die primäre Darmanlage bei sämtlichen Gymnolämen der Rückbildung unterworfen ist, und 4) weil eine nahezu vollständige Übereinstimmung zwischen der Bildung des Hauptpolypides der Phylactolämen und der des ersten definitiven Polypides der Gymnolämen besteht.

Weit schwieriger und, wie mir scheint, unmöglich ist es, zwischen den beiden anderen Ansichten auf Grund der Vergleichung zu entscheiden.

\*) M. stellt den Darm der Primärpolypide der Phylactolämenlarve dem Darm der *Cyphonautes* zur Seite.

Schon Barrois ('82, S. 392 f.) hat betont, dass die Phylactolämen sich durch „das Fehlen des Entoderms“ eng an die marinen Cyclostomen anschliessen, und später haben Davenport ('91, S. 90 ff.) und Prouho ('92, S. 635 ff.) gezeigt, dass unter den Gymnolämen selbst eine allmähliche Annäherung an die Verhältnisse der Cyclostomen stattfindet. In besonders klarer Weise hat Prouho dargethan, wie diese Annäherung sich als eine Folge der fortschreitenden Entwicklung im Mutterleibe ergibt, und ich will seine Ausführungen hier im Auszuge hersetzen.

„Ein Cyphonautes besitzt ein ebenso echtes Entoderm wie eine *Pedicellina*-Larve; er setzt sich behufs der Verwandlung fest, und sogleich geht sein Darm durch Histolyse zu Grunde, worauf sich ein neuer Darm bildet, und zwar derart, dass das innere Blatt ausschliesslich vom Ectoderm der Larve sich herleitet. So ist es bei sämtlichen Gymnolämen; bei allen geht das Entoderm auf dieselbe Weise zu Grunde: es verschwindet, ohne in den bleibenden Stock überzugehen, entweder nachdem es sich differenziert hat — ovipare Formen —, oder schon vorher — bei allen viviparen Gymnolämen —, und bei diesen kann man eine interessante Rückbildung dieses Blattes nachweisen.

„Bei *Flustrella*, *Alcyonidium mytili* und wahrscheinlich noch anderen bildet das Entoderm einen Sack, der bis zu einem ziemlich vorgeschrittenen Entwicklungsstadium deutlich bleibt, aber noch vor dem Ausschlüpfen der Larven resorbiert wird.

„Bei *Bugula*, *Lepralia* u. a. verschwindet das Entoderm fast unmittelbar nach seinem Erscheinen und bevor die Larvenorgane gebildet sind.

„Bei den Cyclostomen (*Discopora*) kann man nicht mehr bestimmt sagen, ob das Entoderm sich überhaupt noch zu differenzieren beginnt.

„Das primäre Entoderm hat demnach eine ausgesprochene Tendenz, bei den Larven der Viviparen zu verschwinden.

„Setzen wir nun den Fall, dass bei gewissen Ectoprocten die Viviparität so weit gediehen wäre, dass der ausschlüpfende Embryo bereits die Organe des jungen Stockes besässe, und halten wir die Hypothese fest, dass die viviparen Bryozoen von den oviparen abstammen: so dürfen wir annehmen, dass bei jenen vollständig viviparen Formen die ontogenetischen Vorgänge im höchsten Grade vereinfacht sein werden.

„Nun, dieser angenommene Fall ist bei den Phylactolämen verwirklicht. Hier entwickelt sich aus dem Ei direct ein Cystid, ohne dass eine Histolyse dazwischentritt. Das primäre, wirkliche Entoderm, dasjenige, was bei den Oviparen den Larvendarm bildet, erscheint nicht mehr, und auf die Bildung des Ectoderms folgt die des Mesoderms, welches die Wände des Ectodermsackes [bei Prouho steht Entoderm] auskleidet.“

Ganz ähnlich sagt Davenport, '91, S. 94: „Dass das Entoderm die letzte Staffel der Degeneration bei den Phylactolämen erreicht, ist leicht verständlich, wenn man erwägt, dass die Larve sich in einem geschlossenen Öcium aufhält, in dem sie nach Art eines Parasiten ernährt wird.“

Gut. Wenn nun aber, wie beide Autoren behaupten, das primäre Entoderm nach und nach schwand, sollen wir annehmen, dass es im Wege eines allmählichen Functionswechsels in die Rolle des Mesoderms eintrat, oder dass es an und für sich, materiell, unterdrückt wurde?

Man sieht, hier grenzen die erste und zweite Auffassung eng an einander, und die Frage, welcher von beiden wir folgen sollen, wird durch die vorhandenen Angaben keineswegs gelöst. Gerade in den entscheidenden Fällen, bei *Bugula* und *Lepralia*, hat die Annahme eines Functionswechsels leichtes Spiel. Vigelius ('86, S. 522) meint, „dass die Mesodermanlage . . . bei *Bugula* . . . sich von den Hypoblastelementen gar nicht mehr trennt und von ihrer Entstehung ab mit diesen eine

zusammenhängende Zellenmasse darstellt“, die „morphologisch sowohl dem Hypoblast als dem Mesoblast entsprechen würde.“ Wenn nun aus dieser das primäre Entoderm repräsentirende Füllmasse in Wirklichkeit nur das mesodermale Epithel nebst einer Anzahl indifferenten Nährzellen hervorgeht, so wäre das wohl am ehesten so zu deuten, dass die Zellen, welche ursprünglich den Darmsack bildeten, ihre entodermale Natur zu Gunsten der mesodermalen geändert haben, dass also das primäre Entoderm zwar physiologisch, nicht aber morphologisch geschwunden ist.

Ich weiss nicht, ob Davenport und Prouho sich des principiellen Gegensatzes dieser Anschauungen bewusst gewesen sind, und wenn ich trotzdem ihre Namen zur zweiten Ansicht gestellt habe, so geschah es mehr, weil der Geist ihrer Ausführungen dafür spricht, als weil sie es klar gesagt haben. Prouho scheint allerdings der morphologischen Auffassung zu huldigen, wenn aber Davenport ('91, S. 90) die vier Zellen, aus denen nach seiner Meinung bei *Cristatella* das Mesoderm entsteht, den vier Entodermzellen der Gymnolämen homolog setzt, so statuirt er damit unzweifelhaft einen Functionswechsel. Wie flüchtig die Grenze zwischen den beiden Anschauungen ist, zeigt auch das Beispiel Kraepelin's ('92, S. 23), der das Leibeshöhleepithel als „Mesoderm“, seine Bildung aber als „Gastrulation“ auffasst und sich gleichzeitig „rückhaltlos“ an Davenport anschliesst.

Ich halte es, wie erwähnt, für unmöglich, hier auf Grund blosser Vergleichung ins Reine zu kommen, weil gerade über den Ursprung des Mesoderms der Gymnolämen noch keine genügende Klarheit herrscht. Indessen sind meine oben mitgetheilten Befunde wohl hinreichend, um es für die Phylactolämen zur Gewissheit zu machen, dass thatsächlich das primäre Entoderm der Rückbildung unterliegt, dass mithin diejenigen Zellen, welche bei *Membranipora*, *Flustrella*, *Alcyonidium*, *Paludicella* und anderen Gymnolämen das später entartende innere Gastrulablatt liefern, bei den Phylactolämen ebenfalls unterdrückt werden.

Zur Rechtfertigung meiner Deutung will ich nur noch die Übereinstimmung in der Zahl der Zellen, welche durch die Gastrulation nach innen verlegt werden, betonen: In einigen Fällen konnte ich mit Bestimmtheit vier solcher Zellen nachweisen, eine Zahl, die für sämtliche Gymnolämengruppen — bis auf die Cyclostomen, die sich in anderer Weise entwickeln, — charakteristisch ist. Im Übrigen mag es genügen, dass gerade die Forscher, die in neuerer Zeit am genauesten über den Gegenstand nachgedacht haben, zu Folgerungen gelangt sind, welche mir jene Deutung fast in den Weg legten. Davenport ('91, S. 95) hat seine Zustimmung gewissermassen im Voraus ertheilt, indem er mit Bezug auf die degenerirenden Zellen Korotneff's — meine Binnenzellen — erklärt, dass, „wenn sie regelmässig vorkommen sollten, er geneigt wäre, sie als das entartete Entoderm zu betrachten.“

Damit könnte nun wohl die Entodermfrage der Bryozoen im Grosseu und Ganzen als gelöst gelten, wenn nicht die Cyclostomen ein Hindernis bildeten.

Während man diese Gruppe noch vor Kurzem für die den Phylactolämen am nächsten stehende halten durfte, ist sie neuerdings durch die Untersuchungen von Harmer ('93, '96) in hohem Grade isolirt worden. Ja es scheint, als ob sich die Keimblattbildung hier in ganz anderer Weise vollzöge als bei den übrigen Vertretern der Klasse, in einer Form, die ich gelegentlich ('95, S. 439, S. 13 d. Sep.) als „directe Differenzirung“ oder „Differenzirung an Ort und Stelle“ bezeichnet habe. Der einzige Fall, wo Harmer ('93, S. 217) eine Art von Invagination zu finden vermocht hat, ist sehr unsicher und dem Autor selbst fraglich geblieben. Sodann, wo ist bei den Cyclostomen das degenerirende Entoderm? Harmer hat sich über die Bedeutung der Keimschichten in der Schrift über *Crisia* ausgesprochen ('93, S. 225): „I am inclined to regard the inner layer of the Cyclostome embryo as mesodermic rather than endodermic . . . . The peculiar character of the early development of *Crisia*

suggests that a representative of this rudimentary structure [i. e. the alimentary canal, das primäre Entoderm] is likely to be found in the primary embryo only, and that the secondary embryos, formed by budding from the primary one, are no more likely to possess an alimentary canal than is a young zoecium formed at the growing-point of an old colony.“ Verstehe ich recht, so meint Harmer dies im Sinne eines Funktionswechsels: Er will für die innere Schicht des primären Embryo den Vergleich mit dem Entoderm zulassen, während er die innere Schicht der secundären Embryonen, die doch von jener direct abstammt, für mesodermal hält. Um dieser Consequenz zu entgehen, scheinen mir seine Befunde nur zwei Wege offen zu lassen.

1. Wenn sich die weitere Entwicklung der secundären Embryonen in der Weise vollzieht, wie Ostroumoff ('87) es geschildert hat, so könnte man annehmen, dass nach Bildung der die Furchungshöhle erfüllenden mesenchymatösen Zellmasse ein Theil dieser Zellmasse, der dann als entodermal zu betrachten wäre, zu Grunde ginge, ein anderer aber, der mesodermale, das definitive Leibeshöhlenepithel lieferte, etwa so, wie es nach Vigelius ('86, '88) bei *Bugula* der Fall ist.

2. Oder der primäre Embryo geht nicht vollständig in den secundären Embryonen auf (Harmer, '93, S. 222 f., nimmt dies an, doch scheint das Gegentheil nicht ausgeschlossen zu sein), sondern es bleibt ein Restkörper übrig, der der Entartung anheimfällt. Der primäre, proliferirende Embryo von *Crisia* (Harmer, '93, Fig. 11) wäre alsdann einem Embryo von *Plumatella* im Stadium Taf. VI, Fig. 124 oder Taf. VII, Fig. 130 und 131 zu vergleichen. Der Restkörper würde dem zerfallenden hinteren Abschnitt bei *Plumatella* entsprechen, der Pseudoblastulawand mit den (entodermalen) Binnenzellen. Der knospende Theil würde in dem vorderen, die Leibeshöhle enthaltenden Abschnitt der *Plumatella*-Embryonen sein Gegenstück finden, und die abgeschnürten secundären Embryonen würden als junge Cystide zu betrachten sein, in denen sich nach der Festsetzung auch die Polypide entwickelten. Wenn man sich also eine Phylactolämenlarve mit zwei oder mehr Primärknospen in ebenso viele Tochterlarven mit je einer Knospe getheilt dächte, so würde die Cyclostomenlarve einem solchen Theilstücke vergleichbar sein. Die Bildung der Füllmasse hätte in diesem Falle nur die Bedeutung einer mesodermalen Wucherung, wie sie z. B. auch bei den Winterknospen von *Paludicella* eintritt.

**IX. Mesodermbildung.** Die spärlichen und unzureichenden Angaben, welche über den Ursprung des Mesoderms der Gymnolämen vorliegen, lassen eine Vergleichung von vorn herein gegenstandslos erscheinen. Wenn ich dennoch mit einigen Worten darauf eingehe, so geschieht es nur, um die Aufmerksamkeit der Beobachter auf diesen Punkt hinzulenken.

Nach den vorhandenen Angaben scheint es, als ob in der Mesodermbildung der Phylactolämen und Gymnolämen ein bemerkenswerter Unterschied bestände. Bei den Phylactolämen wird das Mesoderm durch eine von den Zellen des vegetativen Poles ausgehende Wucherung gebildet, lange nachdem die Entodermelemente, im typischen Falle vier Zellen, sich abgesondert haben; bei den Gymnolämen dagegen sollen gewisse Theilungsproducte der vier Entodermzellen selbst das Mesoderm liefern.

Wenn nun auch eine völlige Übereinstimmung in dieser Beziehung nicht zu erwarten sein wird, so wäre doch eine so greifbare Verschiedenheit befremdlich; um so mehr, als die Endoprocten sich gut mit den Phylactolämen in Einklang bringen lassen, da nach Hatschek ('77, S. 507) die beiden Mesodermzellen von *Pedicellina* an dem sich schliessenden Gastrulamunde ihre Entstehung nehmen. (Über *Loxosoma* vgl. Harmer, '85, S. 288; Harmer konnte den Ursprung der Mesodermzellen nicht beobachten, sah sie aber ebenfalls in der Nähe des Blastoporus auftreten.)

Prüft man jedoch die betreffenden Angaben über die Gymnolämen genauer, so scheint auch hier eine Annäherung an die Verhältnisse der Phylactolämen nicht ausgeschlossen zu sein.

Nach Barrois ('80, S. 17 f.) sollen sich bei *Lepralia unicornis* zur Zeit, wo neun oder zehn Entodermzellen vorhanden sind, diese in eine entodermale und eine mesodermale Gruppe scheiden. Dies wird durch eine Figur illustriert, deren medianer Theil in unserer Textfigur IX wiedergegeben ist. Es ist klar, dass hier ein sehr inniger Zusammenhang der Mesodermzellen mit dem vegetativen Pole besteht, so dass sich die Absonderung der entodermalen Zellmasse *end* nur etwas früher zu vollziehen brauchte, nämlich auf einem Stadium, wo das Mesoderm noch in der vegetativen Wandschicht gelegen wäre, um im Wesentlichen den Typus der Phylactolämenentwicklung herzustellen.

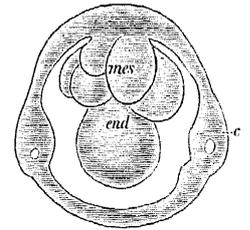


Fig. IX. *Lepralia unicornis*. „Embryon arrondi (de profil) montrant la division des cellules de l'endoderme en une masse irrégulière encore adhérente à l'exoderme. *c* couronne; *end* endoderme proprement dit [3 oder 4 Zellen]; *mes* mésoderme [6 Zellen].“

Wenn dann, wie Barrois weiter beschreibt, die Mesodermzellen die entodermale Masse umwüchsen und nach Zerfall der letzteren das Leibeshöhlenepithel und das äussere Knospenblatt, welche Barrois anders ableitet, bildeten, so könnte man unter diesem Gesichtspunkte vielleicht auch die Angaben von Vigelius ('86, '88) betrachten, wonach bei *Bugula* aus dem inneren Gastrulablatte eine „Füllmasse“ entstehen soll, die später zum Theil das bleibende Mesoderm liefert.

Ich selbst ('96) habe bei *Paludicella* einige Zellen, welche sich frühzeitig vom Entoderm abspalten, als Mesodermzellen gedeutet, möchte aber diesen Befund, so lange ich ihn nicht durch reichlicheres Material erhärten kann, noch nicht für gesichert halten.

**X. (S. 59) Die Bildung der Cilien innerhalb eines belebten Secretropfens der Zelle** ist ein Vorgang, der vielleicht noch in anderen Fällen seine Analogie findet. Vielleicht sind die Erscheinungen der „Biocrystallisation“ grösstentheils in ähnlicher Weise zu erklären, nachdem man sie vergeblich auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen versucht hat.

Ich denke dabei zunächst an die Kalkrädchen der Auricularien, deren Bildung neuerdings durch Chun (95, S. 70 ff.) genauer verfolgt wurde. Eine vielkernige Zelle oder ein Syncytium beginnt einen hellen Secretballen abzuschneiden, der mit zunehmender Grösse immer deutlicher die Gestalt des Rädchens annimmt; im Wege eines allmählichen Wachstums bildet sich zuerst die Nabe, dann spriessen die Speichen hervor, endlich entsteht der Radkranz. Wie der Entwicklungsgang lehrt und wie Chun selbst nachdrücklich hervorhebt, sind hier mechanische Bildungsursachen nirgends erkennbar, vielmehr ist die Form des Rädchens augenscheinlich das Werk vitaler Gestaltungskraft. Diese Gestaltungskraft kann nun lediglich in dem Secretballen enthalten sein, in dem ich ein Seitenstück zu den Secrettropfen sehe, welche bei *Plumatella* die Cilien bilden. Ohne Zweifel besteht der Ballen seiner Hauptmasse nach von vorn herein aus der Kalksubstanz des definitiven Rädchens, dieselbe wird aber durchtränkt und beherrscht von lebendem Protoplasma, welches die Form des Rades ihr aufzwingt. Ist die Form geschaffen, so tritt die Erstarrung der Kalkmasse ein, und dann wird auch das überschüssige Plasma auf irgend eine Weise entfernt werden. (Sollte vielleicht die im Umkreise des fertigen Rades auftretende Zeichnung, welche Chun S. 73 erwähnt, durch austretende Plasmotropfen bedingt sein?)

Auch die Bildung der Nesselkapseln wird durch Abscheidung einer Secretkugel eingeleitet,

aus der sich sowohl die Kapsel selbst als auch der spiralig eingerollte Nesseladen entwickelt. Neuere Beobachtungen sprechen dafür, dass der Nesseladen zunächst äusserlich an der Secretkugel hervorsprosst, dann aber allmählich ins Innere der Kapsel verlegt wird. Der ganze Vorgang, mag er nun so oder anders ablaufen, ist schwer zu begreifen, so lange man die gestaltenden Kräfte nur von aussen her, von der umgebenden Zelle, auf die Secretmasse wirken lässt; begreiflicher wird er, wenn man sich vorstellt, dass die gestaltenden Kräfte in der Secretmasse selbst liegen, nämlich in Form von Plasma, welches die Kapselsubstanz durchsetzt; natürlich wird dieses Plasma hier so gut wie in den anderen Fällen nicht isolirt, sondern in organischem Zusammenhang mit der secretbildenden Zelle zu denken sein.

**XI. (S. 59) Entleerung der Blasenellen.** Offenbar spielen sich in dem bleibenden Ectoderm von *Plumatella* bei der Verwandlung der Larve ganz ähnliche Vorgänge ab, wie sie bei *Cristatella* beim Übergang der Zellen von der oberen Decke zur Sohle zeitlich stattfinden. Auch da tritt eine Umwandlung der Blasenellen zu Zellen mit äusserem Secret ein, nur vollzieht sich dieselbe viel langsamer, vgl. „Untersuchungen“, S. 27 f.

**XII. (S. 65) Der Einfluss des Raums auf die Zahl der Primärpolypide** zeigt sich auch bei vergleichender Betrachtung der verschiedenen *Phylactolämen*larven.

Bei *Fredericella*, wo die Cystidrohren am engsten sind, hat die Larve nur ein Primärpolypid (Braem, '95, S. 503, Erklärung zu Fig. 3). Das nämliche ist nach Allman ('56, S. 35) bei der *Fredericella*-ähnlichen *Plumatella fruticosa* der Fall.

Bei den übrigen *Plumatellen*, deren Cystide geräumiger sind, sind zwei Polypide Regel. Ebenso soll es nach Dumortier und Van Beneden (laut Kraepelin, '87, S. 131) bei *Lophopus* sein.

Von *Pectinatella* sind die Larven leider noch nicht beschrieben.

Für *Cristatella* mit ihrer sehr weiten Leibeshöhle und entsprechend grossen Larven wird die Zahl der Hauptpolypide von Kafka ('87, S. 36) auf vier, von Korotneff ('89, Fig. 16, 17, 19 nebst Erklärung) auf fünf angegeben; eine Zeichnung von Jullien ('90, Fig. 15 der Tafel) lässt vier ausstreckbare und zwei halberwachsene Polypide erkennen. Ich selbst habe 1890 (Taf. IV, Fig. 59 nebst Erklärung) an der Hand einer noch unfertigen Larve versucht, sämtliche Polypide auf eine Primärknospe zurückzuführen, ein Versuch, der auch durch Korotneff's ('89) Fig. 15 unterstützt wird; ich betonte aber schon damals die Möglichkeit, dass die drei ältesten Polypide „auch unabhängig von einander entstanden und in demselben Sinne als Primärindividuen zu betrachten sein könnten, wie die beiden ersten Knospen der *Alcyonellalarve*.“ Jetzt möchte ich eine solche gehäufte Primärknospenbildung für das Wahrscheinlichste halten und annehmen, dass drei oder mehr Hauptpolypide bei *Cristatella* die Regel bilden.

**XIII. „Selbst die Beziehung [der *Phylactolämen*larven] zu anderen Larven derselben Klasse** ist noch nicht klar. In den „Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires“ ['77], S. 91, vergleicht Barrois die Duplicatur (bourrelet annulaire) der *Phylactolämen*larve mit dem Cilienkranz bzw. dem Gürtel (couronne) der *Entoprocten*- und *Cyclostomen*larve. Den Rest des Embryonalcystids stellt er dem ‚aboralen‘ Pol, den Theil, welcher die Polypide trägt, dem ‚oralen‘ Pol der genannten Typen zur Seite. Später ['82, S. 392; '86, S. 64 ff.], nachdem er bei *Pedicellina*, *Discopora* u. a. constatirt hat, dass die Larve sich mit dem oralen Pol festsetzt, die definitiven Polypide aber die Aboralseite einnehmen, nachdem er ferner bei den *gymnolämen* *Ectoprocten* eine in vieler Hinsicht ähnliche Um- und Rückbildung eines Theiles des Larvenkörpers wie bei den *phylactolämen*

beobachtet hat, ändert er demzufolge seine Auffassung und sieht die Mündung des Embryonalcystids einer *Alcyonella* als Aboralseite, die Basis als Oralseite an, d. h. in letzter Instanz als die Stelle, wo sich vordem der Gastrulamund befand. So wenig auch Barrois an der Richtigkeit dieser Homologie zweifelt, so bleibt es doch ungewiss, ob man die Situation, welche die Larve bei der Festheftung einnimmt, unbedingt als massgebend für die Vergleichung der verschiedenen Typen ansehen darf. Ja die Thatsache, dass die *Phylactolämen*larve zunächst am polypidalen Pol zweischichtig wird, dass durch eine Wucherung und theilweise Einwanderung der hier gelegenen plasmareicheren Zellen das innere Blatt der Larve gebildet wird, scheint mir ein directer Beweis zu sein, dass wir hier den ‚oralen‘ Pol in Barrois' Sinne zu suchen haben. . . . Es würden demnach die Seiten homolog sein, auf denen sich in beiden Fällen die Primärpolypide befinden [die Primärpolypide der *Phylactolämen* und der Larvendarm der *Gymnolämen* sind gemeint], und die Larve würde sich bei den *Phylactolämen* mit dem ‚aboralen‘ statt wie bei den *Gymnolämen* und *Entoprocten* mit dem ‚oralen‘ Pol festsetzen. Ich möchte dazu bemerken, dass es mir möglich scheint, der Festsetzung der letzteren beiden Gruppen phylogenetisch einen ganz anderen Werth beizumessen als der definitiven Festsetzung der *Phylactolämen*larve. Vielleicht haben wir die Befestigung des *Phylactolämen*embryo im Öcium als den entsprechenden Vorgang aufzufassen und als eine innere Festsetzung jener äusseren der *Gymnolämen* und *Entoprocten* gegenüberzustellen, welche im Lauf der Zeit in den Kreis der embryonalen Entwicklung einbezogen wurde.“

So habe ich mich in den „Untersuchungen“ ('90, S. 122, Anm.) über diesen Gegenstand geäussert.

Derselbe ist inzwischen von Davenport ('91, S. 92 ff.) ausführlich behandelt worden, und der Verfasser ist zu Schlüssen gelangt, die von den meinigen wesentlich abweichen.

Darin stimmt Davenport mit mir überein, dass der obere, polypidtragende Pol der *Phylactolämen*larve der vegetative, dem Gastrulamunde entsprechende sei. Diese Thatsache ist auch durch den in der vorliegenden Arbeit geführten Nachweis einer primären Gastrulation der *Phylactolämen* ausser Zweifel gestellt.

Dagegen bezweifelt Davenport (S. 96), dass der vegetative Pol der „orale“ in Barrois' Sinne sei; Barrois' habe unter „oralem“ Pol vielmehr lediglich den verstanden, der z. B. bei *Cyphonautes* den Mund trägt und mit dem die Larve sich festsetzt. Davenport bestreitet jedenfalls, dass der Mundpol der *Gymnolämen*larve der Seite des Gastrulamundes entspreche, und er glaubt sich berechtigt, diesen letzteren an die Aboralseite, wo die definitiven Polypide entstehen, zu verlegen. So kommt er zu demselben Endresultate wie Barrois: *Gymnolämen*- und *Phylactolämen*larven setzen sich mit dem oralen Pole fest, während am aboralen Pole in beiden Fällen die bleibenden Polypide sich bilden.

Da es nun aber feststeht, dass bei den *Entoprocten* „die Seite der Larve, welche den Mund und den After trägt, d. h. ihre Oralseite, der des Blastoporus entspricht“ (Davenport, S. 104), so schliesst Davenport weiter, dass die Anheftung hier mit dem entgegengesetzten Pole erfolgt wie bei den *Ectoprocten*, mit dem aboralen anstatt mit dem oralen; so dass zwischen *Ento*- und *Ectoprocten* eine scharfe Cäsur besteht, während ich eine solche Cäsur zwischen die *Entoprocten* und *Gymnolämen* auf der einen und die *Phylactolämen* auf der anderen Seite verlegt hatte. —

Gegenüber der Annahme Davenport's, dass ich mit Unrecht den „oralen“ Pol von Barrois als den Mundpol der *Gastrula* aufgefasst habe, beschränke ich mich darauf, diejenigen Stellen anzugeben, aus denen hervorgeht, dass Barrois thatsächlich diese Ansicht vertritt. Man vergleiche Barrois, '77, S. 63, oben (*Cyclostomen*), S. 108—110 u. S. 126 (*Alcyonidium*); vier grosse [Entoderm-]

Zellen bezeichnen den oralen Pol der Blastula; S. 126: „En même temps, on constate une invagination de la face orale; c'est le stade Gastrula“, S. 215 f. (*Flustrella*), S. 259 („Nous arrivons enfin graduellement à ramener toutes les formes de Bryozoaires à un type unique composé d'une gastrula à deux faces opposées séparées par la couronne, l'une (aborale) beaucoup plus volumineuse opposée à la bouche, . . . l'autre (orale) portant à son centre l'ouverture buccale“), sowie die Erklärung der Tafeln; ferner Barrois, '80, S. 15 f. und Fig. 2, 2<sup>a</sup> nebst Erklärung (*Lepvalia*). Von anderen Forschern, die sich in gleichem Sinne geäußert haben, nenne ich Ostroumoff ('87, S. 181), der die Ausdrücke animaler und vegetativer, aboraler und oraler, Scheitel- und Gegenpol, pallear und basaler Pol paarweise synonym setzt, und Harmer ('87, S. 446), der von *Aleyonidium* sagt: „A un stade plus avancé, j'ai observé l'existence d'une forte dépression, le blastopore, situé exactement au milieu de la face orale et se continuant avec une cavité quelque peu irrégulière, entourée de plusieurs grandes cellules hypoblastiques.“

Wenn aber Davenport trotz dieser Angaben die Identität des Mundpoles der Larve und des Mundpoles der Gastrula bezweifeln sollte, so ist diese nach dem Erscheinen seiner Arbeit auch noch durch Prouho in der bündigsten Weise bestätigt worden, und zwar für *Aleyonidium* (Prouho, '92, S. 611 f.), *Hypophorella* (S. 614) und *Membranipora* (S. 615); so dass es nunmehr als feststehend zu gelten hat, dass sowohl bei den Entoprocten wie den gymmolämen Ectoprocten 1) die Seite des Larvenmundes, mit welcher die Festsetzung erfolgt, der Seite des Gastrulamundes (Oralseite) entspricht, und demgemäss 2) die definitiven Polypide an der Aboralseite münden.

Da nun bei den Phylactolämen der obere Pol der Larve den Mundpol der Gastrula und folglich den oralen Pol im Sinne von Barrois darstellt, so ergibt sich, dass hier im Gegensatz zu den übrigen Bryozoen 1) die Festsetzung der Larve mit der Aboralseite stattfindet, und 2) die definitiven Polypide an der Oralseite ihre Entstehung nehmen.

Eine Übereinstimmung zwischen Phylactolämen und Gymmolämen zeigt sich darin, dass die definitiven Polypide ganz und gar Neubildungen sind, wobei das primäre Entoderm nur als Nährmaterial in Betracht kommt; bei den Entoprocten dagegen geht der Larvendarm direct in das definitive Polypid über, indem er nach der Aboralseite verlagert wird.

Nachdem wir festgestellt haben, in welcher Weise die verschiedenen Bryozoenlarven gegen einander zu orientiren sind, fragt es sich, wie weit sonst eine Vergleichung möglich ist.

Über die Ento- und Mesodermbildung ist in den Abschnitten VIII und IX gesprochen worden.

Die Rückbildung des unteren, die Pseudoblastulahöhle (Taf. VI, Fig. 126, *Psbli*) enthaltenden Abschnittes des Phylactolämenembryo findet, so viel ich sehe, bei den Gymmolämen kein Seitenstück, man müsste denn die Rückbildung des aboralen Scheibenorgans, welche durch Prouho ('90, S. 438 f., 454) für *Flustrella* verbürgt wird, als solches betrachten. Es ist aber bemerkt worden (S. 50), dass diese Rückbildung bei *Plumatella* keine beständige zu sein scheint, da manchmal das mesodermale Blatt frühzeitig bis zum äussersten Ende des Embryo vordringt. So oder so ergibt sich alsdann ein Stadium, wo der Embryo einen zweischichtigen, rings geschlossenen Sack darstellt, dessen Wände von den beiden definitiven Keimschichten gebildet werden, wenn sie auch zum Theil noch die Larvenorgane liefern.

Auf diesem Stadium (Taf. VI, Fig. 128) scheint mir der Embryo einer Gymmolämenlarve, gleich nach ihrer Festsetzung, zu entsprechen: Das primäre Entoderm rückgebildet oder in Rückbildung begriffen, die Anlage der ersten Knospen bevorstehend, der Organismus selbst einem Cystid gleichwerthig.

Diese Parallele ist schon von anderen Forschern bemerkt worden; zuerst und mit aller Bestimmtheit von Nitsche, in dessen denkwürdiger Mittheilung vom Jahre 1872. „Ich glaube“, heisst es dort S. 471 f., „dass . . . die Aleyonellenlarve lediglich parallelisirt werden kann dem primären Zoöcium, in das sich der Cyphonautes verwandelt. Der Cyphonautes ist dagegen gleichzustellen dem zweischichtigen Zellsack, den wir in dem Inneren des Aleyonellenoöcium finden zu einer Zeit, wo derselbe noch keine Polypide zu Knospen begonnen hat. In letzterem haben wir vor uns die einfache Cystidform, welche als solche keine selbständige freie Existenz erlangt und daher auch keine Ernährungsorgane entwickelt. Erst wenn sie durch Polypidknospung zu einem Polypocystid geworden ist, erlangt sie die Freiheit, schwärmt eine kurze Zeit und sucht während dieser Frist eine passende Wohnstätte. Der Cyphonautes und überhaupt die bis jetzt . . . bekannt gewordenen Larven der chilostomen Bryozoen schlüpfen schon als blosse Cystide aus den Oöcien, resp. dem Mutterleibe, führen ein etwas längeres freies Leben und werden zu diesem Behufe mit besonderen Locomotionsorganen, Sinnesorganen und bald mehr (*Membranipora*), bald weniger (*Bugula*, *Bicellaria*) ausgebildeten Organen zur Nahrungsaufnahme versehen. Schon während dieses Cystidstadiums suchen sie sich ihren definitiven Wohnsitz auf, um erst nach erfolgter Festsetzung sich durch Knospung eines Polypides in ihrem Innern umzuwandeln in die Polypocystidform. Der Hauptunterschied zwischen einer Larve einer chilostomen Bryozoe und der einer phylactolämen besteht also darin, dass die erstere sich erst nach Durchmachung eines Schwärmstadiums und nach ihrer Anheftung, letztere dagegen schon im Innern des Oöcium in ein Polypocystid — welches nun erst als solches schwärmt — umwandelt. — Der Cyphonautesdarm ist also meiner Ansicht nach ein Organ sui generis, ein provisorisches Larvenorgan, in keiner Weise zu vergleichen den Polypidmägen der Aleyonellenlarven, welche nicht Organe des Embryo, sondern seiner Descendenten darstellen“. — In gleichem Sinne hat sich dann Prouho geäußert. Er bezeichnet den Zustand einer *Flustrella*-Larve kurz nach ihrer Verwandlung als „état de cystide“ ('90, S. 436 f.) und vergleicht damit später den Zustand des Phylactolämenembryo vor Entwicklung der Polypide ('92, S. 637).

Der Unterschied, dass bei den Gymmolämen um diese Zeit auch die Rückbildung einiger Larvenorgane stattfindet, die bei den Phylactolämen nicht mehr auftreten, erklärt sich, wie Davenport ('91, S. 92 f.) und Prouho ('92, S. 636 f.) gezeigt haben und wie auch aus Nitsche's eben citirten Worten hervorgeht, aus der verschiedenen Dauer des embryonalen Lebens: Jene Organe werden naturgemäss fortfallen, sobald das Larvenleben, um dessen willen sie nöthig waren, selbst unterdrückt wird.

Unter dem gleichen Gesichtspunkte wäre es auch verständlich, wenn von der Festheftung der Gymmolämenlarve bei den Phylactolämen nichts mehr zu finden wäre. Thatsächlich sehen wir aber, dass auch der Phylactolämenembryo sich festsetzt und dass diese Festsetzung auf demselben morphologischen Stadium und mit dem nämlichen („oralen“) Körperpole erfolgt, wie bei den Gymmolämen. Es ist von Bedeutung, dass auf dem frühesten Stadium, wo ich den Embryo im Oöcium befestigt fand (Taf. VI, Fig. 123), die Befestigung an der ganzen oberen Kuppe des Embryo sich vollzogen hatte. Wenn auch später nur der äusserste Rand der Verwachsungsfläche als ringförmige Placenta bestehen bleibt, so scheint doch in Fig. 123 kein bloss zufälliges Verhalten vorzuliegen, da nach Jullien ('90, S. 375 f.) und Davenport ('91, S. 70) die Verwachsung der oberen Kuppe bei *Cristatella* die Regel ist, was ich selbst für *Fredericella* bezeugen kann. Ich glaube demnach in Übereinstimmung mit meiner früher geäußerten Vermuthung, dass die Befestigung des Phylactolämenembryo im Oöcium der definitiven Festsetzung der Gymmolämenlarve homolog ist.

Um einem möglichen Einwande zu begegnen, hebe ich ausdrücklich hervor, dass die Festsetzung der Phylactolämen-Larve nur physiologisch, keinesfalls aber morphologisch mit der der Gymnolämen vergleichbar ist: sie erfolgt nicht nur auf einem viel späteren Stadium, sondern, wie oben (S. 84) gezeigt worden, auch am entgegengesetzten Körperpole, was jede Homologie ausschliesst. Andererseits scheint es mir wohl verständlich, wenn bei dem längeren Aufenthalte des Embryo im Oöcium oder dem als solches fungirenden Polypide, trotz der allmählichen Unterdrückung der Larvenorgane doch die ursprüngliche Festheftung sich erhielt, da diese dem Organismus auch unter den neuen Verhältnissen von Vortheil war.

Auf dem Cystidstadium (Fig. 128) werden wir theoretisch jeder Stelle der Leibeswand die Fähigkeit zur Knospung zuschreiben dürfen, da überall die beiden zur Knospung nöthigen Keimschichten in embryonalem Zustande vorliegen. Wir sehen denn auch, dass der Ort, wo die Knospen entstehen, in bedeutendem Grade wechselt, dass die älteste Knospe zuweilen weit vom oberen Pole entfernt (Fig. 129), die jüngere meist in der Nähe desselben auftritt (Fig. 131). Wie der Ort, so schwankt auch die Zahl der Knospen, sowohl bei den Phylactolämen im Ganzen (vgl. Abschnitt XII), als auch bei *Plumatella fungosa* selbst (s. oben S. 65). Es kann daher an und für sich nicht wunder nehmen, wenn bei den Gymnolämen die erste Knospe sogar am unteren Pole, dem „aboralen“, erscheint. Ja es versteht sich insofern beinahe von selbst, als hier der „orale“ Pol in Folge der Anheftung auf einer festen Unterlage schlechterdings von der Knospung ausgeschlossen ist, während an der gegenüberliegenden Seite das Polypid den freiesten Raum zu seiner Entfaltung findet. Aber es fragt sich, warum bei den Phylactolämen nicht ebenfalls dieser Ort für die Knospung gewählt wurde, sondern warum nun der „orale“ Pol an seine Stelle trat.

Man kann über die Frage in verschiedener Weise philosophiren. Ohne Zweifel lassen sich in der Entwicklung der Phylactolämen, so wie sie sich nun im Laufe der Zeit gestaltet hat, eine Reihe von Thatsachen aufdecken, die zum Beweise der Zweckmässigkeit der Knospung am oberen Pole ins Feld geführt werden können. Immer aber bliebe noch zu beweisen, dass bei anderer Lage der Knospen nicht eine ebenso zweckmässige Modification der Entwicklung auf andere Art hätte erzielt werden können.

Ich möchte glauben, dass der Wechsel des Knospungspunktes einfach darauf beruht, dass mit der Festsetzung des Embryo im Oöcium der Grund fortfiel, dass die Knospen nicht am oralen Pole gebildet wurden. Denn ich stelle mir vor, dass, *ceteris paribus*, doch der orale Pol insofern mehr zur Knospung prädisponirt war, als er den Ort darstellte, welcher von Hause aus zur Entodermbildung berufen war. Wie zur Bildung des primären Entoderms, so sollte man denken, wird auch zur Bildung des sekundären in erster Linie die vegetative Kuppe des Organismus befähigt sein, und da bei den Phylactolämen das Hindernis schwand, welches diese Befähigung bis dahin gehemmt hatte, so begann sie nunmehr ihr Recht geltend zu machen. Die Primärknospe, nehme ich an, entstand bei den Ur-Phylactolämen genau am vorderen Pole, und erst als bei einigen Arten die Raumverhältnisse günstiger wurden, und in dem Cystid mehrere Primärindividuen Platz finden konnten, wurden dieselben, behufs besserer Ausnutzung des Raumes, unterhalb des oralen Poles angelegt.

Auch die Befestigung im Oöcium, die ja ursprünglich mit dem oralen Pole geschah, könnte als Ursache dafür angesehen werden, dass dieser Pol bei der Knospung das Übergewicht gewann; unter der Voraussetzung nämlich, dass an der Befestigungsstelle eine reichlichere Ernährung der embryonalen Keimschichten stattfand, was man ja für die Placenta behauptet hat. Ich halte jedoch diese Voraussetzung nicht für zutreffend; erstens, weil ich nicht glaube, dass die Placenta überhaupt

als Ernährungsorgan eine Rolle spielt, und zweitens, weil es unter dem gedachten Gesichtspunkte nicht verständlich wäre, wie bei *Plumatella* aus der flächenhaften Placenta die ringförmige sich entwickeln konnte, da diese eine Beziehung zur Knospung nicht mehr erkennen lässt. —

So weit halte ich eine Vergleichung der Phylactolämen- und Gymnolämenentwicklung für möglich und fruchtbar; sie weiter auszudehnen scheint mir vergeblich, es sei denn, dass man die Polypidbildung, die wesentlich übereinstimmt, ins Auge fasste. Die Bildung der embryonalen Duplicatur und die Verwandlung der Phylactolämenlarve halte ich für Vorgänge eigener Art, die wenigstens morphologisch nicht näher mit den Gymnolämen vergleichbar sind. Nur soviel kann man sagen, dass der polypidtragende Theil der Phylactolämenlarve ungefähr der Region des Saugnapfs (*sac interne*) der Gymnolämen entspricht und dass er in ähnlicher Weise von der Duplicatur umgeben wird, wie bei den Gymnolämen von einem Theile des Mantels. Bei der Verwandlung besteht das Gemeinsame, dass die locomotorischen Larvenorgane in das Innere des Stockes eingestülpt und daselbst in der Leibeshöhle verdaut werden.

**XIV. Die Knospungfolge.** Während die Bildung der Polypide bei den Ectoprocten im Grossen und Ganzen gleichartig verläuft und auch die Knospung auf demselben Princip, dem der Doppelknospe, beruht, herrscht hinsichtlich der Orientirung der Knospen und Polypide ein durchgreifender Unterschied: Bei den Phylactolämen liegt der embryonale Zellcomplex, welcher die jüngeren Knospen liefert, an der Oralseite des Primärpolypides, bei den Gymnolämen dagegen an der Analseite desselben; oder, wenn wir die primäre Knospunganlage (Taf. VII, Fig. 131, A) als Ganzes nehmen und die Bildung der einzelnen Polypocystide als eine Art Segmentirung dieser Urknospe auffassen, so schnürt sich das erste Segment — das erste Polypocystid — bei den Phylactolämen an der Analseite der Urknospe ab, bei den Gymnolämen dagegen an der Oralseite.

Man kann diesen Unterschied auf die verschiedene Orientirung der Primärindividuen gegenüber dem Podium zurückführen. Bei den Phylactolämen wenden die Primärpolypide dem Podium ihre Oralseite zu, die Analseite ab (Taf. VIII, Fig. 151), bei den Gymnolämen ist das Umgekehrte der Fall (vgl. Prouho, '90, Fig. 29); diejenige Seite nun, welche dem Podium aufliegt, ist offenbar für die Bildung der neuen Knospen am besten geeignet, weil sie es den Knospen möglich macht, sich ebenfalls an der Unterlage zu befestigen; so ergiebt sich ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der Orientirung der Primärpolypide und der Lage des proliferirenden Zellcomplexes, wobei sich nur fragt, welches von Beidem die Ursache und welches die Folge ist. Mag man jedoch das eine oder das andere für wahrscheinlicher halten, in jedem Falle besteht zwischen Phylactolämen und Gymnolämen in dieser Beziehung ein ebenso schroffer Gegensatz, wie hinsichtlich der Entstehung der Primärpolypide an verschiedenen Körperpolen.

In meinen „Untersuchungen“ ('90, S. 130 ff.), wo ich diese Dinge zuerst besprochen habe, habe ich auch darauf hingewiesen, dass bei den Phylactolämen die Tochterknospen B<sup>1</sup> B<sup>2</sup> B<sup>3</sup> u. s. w. in ähnlicher Weise auf einander folgen, wie bei den Gymnolämen die Hauptknospen A B C D, nämlich so, dass die jüngere an der Analseite der älteren auftritt, z. B. B<sup>1</sup> an der Analseite von B. Ich wagte die Hypothese, dass bei *Paludicella* eine dem Primärpolypid (A) der Phylactolämen entsprechende Bildung an der Spitze der Hauptaxe unterdrückt worden sei, wodurch in der That eine Homologie zwischen jenen Knospen wäre ermöglicht worden. Indessen ist es wohl jetzt ausser Zweifel, dass diese Hypothese nicht zutrifft. Wir werden daher in der Folge der Schwesterknospen B<sup>1</sup> B<sup>2</sup>, C<sup>1</sup> C<sup>2</sup> u. s. w. lediglich eine Analogie mit der Knospungfolge der Gymnolämen zu erkennen haben,

während in der Bildung der Hauptreihe  $\overline{A \ B \ C \ D}$  u. s. w. die oben betonte Gegensätzlichkeit — orale Folge bei Phylactolämen, anale bei Gymnolämen — auf das strengste gewahrt bleibt\*).

Um so mehr verdient es bemerkt zu werden, dass bei den Entoprocten die Knospenfolge in allem Wesentlichen mit der der Phylactolämen übereinstimmt. Auch hier liegt der embryonale Zellcomplex, welcher durch Segmentirung die Knospen liefert, an der Oralseite des Primärindividuums, und die Reihenfolge der jüngeren Individuen lässt sich direct durch die Formel der Phylactolämen veranschaulichen. Bei *Pedicellina* ist die Formel der Hauptknospen  $\overline{A \ B \ C \ D \ E}$  u. s. w., da aber an den Punkten, wo sich die Einzelthiere vom Hauptstolo abzweigen, auch Zwischenknospen auftreten können, so entsteht etwa die Formel

$$\overline{A \ B^1 \ B \ C^1 \ C \ D \ E},$$

die sich ganz wie bei den Phylactolämen fortgesetzt compliciren kann. Bei *Urnatella* (vgl. Davenport, '93) herrscht im Wesentlichen dasselbe Verhältnis, nur ist einerseits die Zahl der Hauptknospen kleiner, weil der Stolo zu einer basalen Scheibe verkürzt ist, andererseits die Zahl der Zwischenknospen viel grösser, weil nicht nur an der Basis der Stiele der Einzelthiere, sondern auch weiter aufwärts Knospen gebildet werden. Sodann treten ausser den medianen Zwischenknospen auch seitliche auf. Von diesen, die sich übrigens in derselben Weise vermehren, abgesehen, wäre die Formel etwa

$$\overline{A \ B^2 \ B^1 \ c \ B \ C^1 \ C}.$$

Auch bei *Lorosoma* entstehen die Knospen an der Oralseite, und zwar nicht median, sondern in zwei zu beiden Seiten des Oesophagus gelegenen Längsreihen. Innerhalb einer jeden Reihe werden die Knospen bei *Lorosoma Kefersteini* in centrifugaler Folge, also nach Art von Hauptknospen gebildet, Formel

$$\overline{A \ B \ C \ D} \dots \text{ (s. Nitsche, '76, Taf. XXV, Fig. 4),}$$

bei *Lorosoma singulare* dagegen in centripetaler Folge, nach Art von Zwischenknospen, Formel

$$\overline{A \dots B^2 \ B^1 \ B} \text{ (s. Seoliger, '90, Taf. XXV, Fig. 1).}$$

\*) Räthselhaft ist es mir, wie Davenport ('91, S. 73—82) den tiefgreifenden Unterschied in der Knospenfolge der Phylactolämen und Gymnolämen übersehen konnte. Davenport glaubt, dass bei beiden die Analseite der Polypide dem proliferirenden Zellcomplex zugekehrt sei („the anal aspect is turned towards the gemmiferous region“ S. 82). Da diese Ansicht auf einer anderen Auffassung der Phylactolämenentwicklung zu beruhen scheint, so will ich das Verhältnis der Knospenbildung hier nochmals graphisch veranschaulichen, indem ich, wie Davenport, den proliferirenden Zellcomplex erster Ordnung mit einem \*, die secundären Restmassen, welche die jüngeren Tochterknospen oder Zwischenknospen (B<sup>1</sup> B<sup>2</sup> B<sup>3</sup>, C<sup>1</sup> C<sup>2</sup> C<sup>3</sup> u. s. w.) liefern, durch kleinere Sterne bezeichne. Die Analseiten aller Polypide liegen nach links, die Oralseiten nach rechts. Von den Lateralknospen der Gymnolämen ist abgesehen.

Phylactolämen:

- A \*
- A \* B \*
- A \* B \* C \*
- A \* B<sup>1</sup> \* B \* C \* D \*

u. s. w.

Gymnolämen (*Paludicella*):

- \* A
- \* B (\*) A
- \* C (\*) B (\*) A
- \* D (\*) C (\*) B (\*) A

u. s. w.

Diese Übereinstimmung ist um so auffälliger, als eine mechanische Ursache für die orale Entstehung der Knospen bei den Entoprocten, wo das Primärindividuum sich nicht wie bei den Ectoprocten der Länge nach an das Podium anlehnt, sondern senkrecht emporragt, garnicht zu finden ist (vgl. S. 87). Trotzdem liegt es mir fern, etwa die Phylactolämen den Entoprocten näher stellen zu wollen als den Gymnolämen: sie bleiben diesen durch den Bau der Einzelthiere wie durch die Art der Darmbildung eng verbunden. Andererseits freilich scheint mir die neuerdings beliebte Trennung der Entoprocten von den Bryozoen überhaupt in keiner Weise gerechtfertigt zu sein.

December 1896.

## Citirte Schriften.

Bei Werken, die nach dem Separatabdruck citirt worden sind, ist der Zusatz S. A. gemacht worden, wenn die Seitenzahlen des Separatabdrucks mit denen der Gesamtpublication nicht übereinstimmen.

### Allman, G. J.

- '56. A Monograph of the Fresh-water Polyzoa. London, Ray Society.

### Anerbach, L.

- '74. Organologische Studien. Breslau.  
'91. Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen. Sitzungsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, 1891, S. 713 ff.  
'93. Über merkwürdige Vorgänge am Sperma von *Dytiscus marginalis*. Ebenda, 1893, S. 185 ff.  
'95. Spermatologische Mittheilungen. Jahrbuch. d. Schlesischen Gesellsch. f. vaterländ. Cultur f. 1894, Zool.-botan. Section, S. 11 ff.

### Balbiani, E. G.

- '65. Observations sur le rôle du noyau dans les cellules animales. Comptes rendus, Paris, Bd. LXI, S. 1173 ff.  
'65<sup>a</sup>. Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux. Gazette médicale de Paris, S. 438 ff. [Citirt nach Keferstein's Bericht in d. Zeitschr. f. rationelle Medicin, III Reihe, Bd. XXVII (1867), S. 135 u. 154.]  
'83. Sur l'origine des cellules du follicule et

du noyau vitellin de l'oeuf chez les Géophiles. Zool. Anzeiger, Bd. VI, S. 658 ff.  
'93. Centrosome et „Dotterkern“. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., Bd. XXIX, S. 145 ff.

### Barrois, J.

- '77. Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires. Lille.  
'80. Mémoire sur la métamorphose des Bryozoaires. Annales des sc. nat., VI sér., Zool., Bd. IX (1879—80), Art. 7.  
'82. Embryogeny of the Bryozoa. Ann. and Mag. of Nat. Hist., V Ser., Bd. X, S. 265 ff., 388 ff.  
'86. Mémoire sur la métamorphose de quelques Bryozoaires. Annales des sc. nat., VII sér., Zool., Bd. I, S. 1 ff.

### Bemmelen, J. F. van

- '83. Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda *Testicardinia*. Jenaische Zeitschr., Bd. XVI, S. 88 ff.

### Beneden, P. J. van

- '41. Recherches sur la structure de l'oeuf dans un nouveau genre de Polype. Bulletins de l'Acad. Roy. de Bruxelles, Bd. VIII, Th. 1, S. 89 ff.

- '48. Recherches sur les Bryozoaires fluviatiles de Belgique. Nouv. Mémoires de l'Acad. Roy. de Belgique, Bd. XXI. [S. A.]

### Bergh, R. S.

- '79. Studien über die erste Entwicklung des Eies von *Gonothyrea Lovéni*. Morphol. Jahrbuch, Bd. V, S. 22 ff.

### Bloomfield, J. E.

- '80. On the Development of the Spermatozoa. Quart. Journ. of Micr. Sci., Bd. XX, S. 79 ff.

### Böhmig, L.

- '91. Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien, Th. II. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LI, S. 167 ff.

### Braem, F.

- '88. Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. Vorläufige Mittheilung. Zool. Anzeiger, Bd. XI, S. 503 ff.  
'90. Desgl. [Ausführliche Arbeit.] Bibliotheca Zoologica, hrsg. v. Leuckart u. Chun, Heft VI. Cassel.  
'92. Die Keimblätter der Bryozoenknospe. Zool. Anzeiger, Bd. XV, S. 113 ff.  
'93. Ein Wort über Herrn Prof. Karl Kraepelin und seinen neuesten Beitrag zur Bryozoenkunde. Cassel.  
'93<sup>a</sup>. Zur Entwicklungsgeschichte von *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVII (1894), S. 187 ff.  
'95. Was ist ein Keimblatt? Biolog. Centralblatt, Bd. XV, S. 427 ff. u. separat.  
'96. Die geschlechtliche Entwicklung von *Paludicella Ehrenbergii*. Zool. Anzeiger, Bd. XIX, S. 54 ff.

### Brandt, A.

- '74. Über die Eiröhren der *Blatta orientalis*. Mém. de l'Acad. Imp. des sc. de St. Pétersbourg, VII sér., Bd. XXI, Nr. 12.  
'78. Über das Ei und seine Bildungsstätte. Lpz.

### Chun, C.

- '95. Atlantis. Bibliotheca Zoologica, hrsg. v. Leuckart u. Chun, Heft XIX (1896). Stuttgart.

### Claparède, E.

- '69. Histologische Untersuchungen über den

Regenwurm. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, S. 563 ff.

### Cori, C. J.

- '91. Über Nierenanälchen bei Bryozoen. Lotos. Neue Folge, Bd. XI (Prag). [S. A.]  
'93. Die Nephridien der *Cristatella*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LV, S. 626 ff.

### Crety, C.

- '95. Contribuzione alla conoscenza dell' ovo ovarico. [Citirt nach dem Referat von Erlanger im Zool. Centralbl., Bd. II (1895), S. 621 ff.]

### Davenport, C. B.

- '91. Observations on Budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. Bulletin of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College, Bd. XXII, S. 1 ff.  
'93. On *Urnatella gracilis*. Ebenda, Bd. XXIV, S. 1 ff.

### Davidoff, M. von

- '89. Untersuchungen z. Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva*. Mittheil. a. d. zool. Station Neapel, Bd. IX (1889—91), S. 113 ff. u. 533 ff.

### Driesch, H.

- '92. Entwicklungsmechanische Studien, VI, b. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV (1893), S. 17 ff.

### Eimer, Th.

- '75. Über amöboide Bewegungen des Kernkörperchens. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XI, S. 325 ff.

### Flemming, W.

- '74. Über die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. X, S. 257 ff.

### Floderus, M.

- '96. Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXI, S. 163 ff.

### Fol, H.

- '89. Sur l'anatomie microscopique du Dentale. Arch. de Zool. exp. et gén., II sér., Bd. VII, S. 91 ff.

### Häcker, V.

- '93. Das Keimbläschen, seine Elemente und

Lageveränderungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLII, S. 279 ff.

**Harmer, S. F.**  
 '85. On the Structure and Development of Loxosoma. Quart. Journ. of Micr. Sci., Bd. XXV, S. 261 ff.  
 '87. Sur l'embryogénie des Bryozoaires ectoproctes. Arch. de Zool. exp. et gén., II sér., Bd. V, S. 443 ff.  
 '93. On the Occurrence of Embryonic Fission in Cyclostomatous Polyzoa. Quart. Journ. of Micr. Sci., Bd. XXXIV, S. 199 ff.  
 '96. On the Development of Lichenopora verrucaria. Ebenda, Bd. XXXIX, S. 71 ff.

**Hatschek, B.**  
 '77. Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX, S. 502 ff.

**Hemeguy, L. F.**  
 '93. Le corps vitellin de Balbiani dans l'oeuf des Vertébrés. Journ. de l'Anat. et de la Physiol., Bd. XXIX, S. 1 ff.

**Hertwig, O.**  
 '76. Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrbuch, Bd. I, S. 347 ff.  
 '77. Weitere Beiträge u. s. w. Ebenda, Bd. III, S. 271 ff.  
 '78. Beiträge u. s. w., Th. III. Ebenda, Bd. IV, S. 177 ff.

**Hessling, Th. von**  
 '54. Einige Bemerkungen zu des Hrn. Dr. Kebers Abhandlung etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. V, S. 392 ff.  
 '59. Die Perlmuscheln und ihre Perlen. Lpz.

**Jijima, J.**  
 '82. On the Origin and Growth of the Eggs and Egg-strings in Nephelis. Quart. Journ. of Micr. Sci., Bd. XXII, S. 189 ff.

**Joliet, L.**  
 '77. Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France. Arch. de Zool. expér. et génér., Bd. VI, S. 193 ff.  
 '85. Sur le bourgeonnement du Polypide chez plusieurs Ectoproctes marins. Ebenda, II Serie, Bd. III, S. XIII f.

**Jullien, J.**  
 '85. Monographie des Bryozoaires d'eau douce. Bulletin de la Soc. Zool. de France, Bd. X. Meulan. [S. A.]  
 '90. Observations sur la *Cristatella mucedo*. Mémoires de la Soc. Zool. de France, Bd. III. Lille. [S. A.]

**Kafka, J.**  
 '87. Die Süßwasserbryozoen Böhmens. Arch. f. naturwissenschaftl. Landesdurchforschung v. Böhmen, Bd. VI, Nr. 2.

**Knappe, E.**  
 '86. Das Bidder'sche Organ. Morphol. Jahrbuch, Bd. XI, S. 489 ff.

**Korotneff, A.**  
 '87. Beiträge zur Spermatologie. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI, S. 334 ff.  
 '87a. Zur Entwicklung der *Alcyonella fungosa*. Zool. Anzeiger, Bd. X, S. 193 f.  
 '89. Über die Entwicklung der Süßwasserbryozoen. [Russisch mit deutscher Tafelerklärung.] Mém. de la Soc. des Natural. de Kiew, Bd. X, S. 399 ff.

**Korschelt, E.**  
 '89. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Zool. Jahrbücher, Anatom. Abth., Bd. IV (1891), S. 1 ff.

**Kowalewsky, A. et Marion, A. F.**  
 '83. Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires. Annales du Musée d'hist. nat. de Marseille, Zool., T. I, Mém. 4.

**Kraepelin, K.**  
 '86. Über die Phylogenie und Ontogenie der Süßwasserbryozoen. Tageblatt der 59. Versammlung deutscher Naturforscher u. Ärzte zu Berlin, S. 133 ff.  
 '87. Die deutschen Süßwasserbryozoen, I: Anatom.-systemat. Theil. Abhandl. des naturwiss. Vereins Hamburg, Bd. X.  
 '92. Desgl., II: Entwicklungsgeschichtl. Theil. Ebenda, Bd. XII.  
 '96. Phagocyten bei Bryozoen. Zool. Anzeiger, Bd. XIX, S. 507 f.

**Lacaze-Duthiers, H.**  
 '54. Recherches sur les organes génitaux des

Acéphales lamellibranches. Annales des sc. nat., IV sér., Zool., Bd. II, S. 155 ff.

'57. Histoire de l'organisation et du développement du Dentale, II. Ebenda, Bd. VII, S. 171 ff.

**La Valette St. George, von**  
 '66. Über den Keimfleck und die Deutung der Eitheile. Arch. f. mikr. Anat., Bd. II, S. 56 ff.

**Leydig, F.**  
 '50. Über *Paludina vivipara*. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. II, S. 125 ff.  
 '55. Über *Cyclas cornea*. Arch. f. Anat. u. Physiol., Jahrg. 1855, S. 47 ff.

**Maas, O.**  
 '93. Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jahrbücher, Anatom. Abth., Bd. VII (1894), S. 331 ff.

**Metschnikoff, E.**  
 '67. Zur Entwicklungsgeschichte der rothen Blutkörperchen. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol., hrsg. v. Virchow, Bd. XLI, S. 523 ff.  
 '71. Beiträge zur Entwicklung einiger niederen Thiere, VI. Bulletin de l'Acad. des sc. de St. Pétersbourg, Bd. XV, S. 507 f.

**Meyen, F. J. F.**  
 '28. Naturgeschichte der Polypen. Isis, hrsg. v. Oken, Jahrg. 1828, S. 1225 ff.

**Monticelli, F. S.**  
 '93. Studi sui Trematodi endoparassiti. Jena.

**Moore, J. E. S.**  
 '95. On the Structural Changes in the Reproductive Cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. of Micr. Sci., Bd. XXXVIII (1896), S. 275 ff.

**Nitsche, H.**  
 '72. Betrachtungen über die Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXII, S. 467 ff.  
 '76. Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen, III. Ebenda, Bd. XXV, Suppl., S. 343 ff. [S. A., beginnend mit S. 121.]

**Oka, A.**  
 '91. Observations on Fresh-water Polyzoa.

Journ. of the Coll. of Sci., Imp. Univ. Tokyo, Bd. IV, Th. 1, S. 89 ff.

'95. On the Nephridium of Phylactolummatous Polyzoa. Zoological Magazine, Tokyo, Bd. VII, Nr. 76, S. 21 ff.

'95a. On the so-called Excretory Organ of Fresh-water Polyzoa. Journ. of the Coll. of Sci., Imp. Univ. Tokyo, Bd. VIII, Th. 2, S. 339 ff.

**Ostroumoff, A.**  
 '87. Zur Entwicklungsgeschichte der cyclostomen Seebryozoen. Mittheil. a. d. zool. Station Neapel, Bd. VII (1886—87), S. 177 ff.

**Platner, G.**  
 '86. Zur Bildung der Geschlechtsproducte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVI, S. 599 ff.

**Prouho, H.**  
 '90. Recherches sur la larve de la *Flustrella hispida*. Arch. de Zool. exp. et gén., II sér., Bd. VIII, S. 409 ff.  
 '92. Contribution à l'histoire des Bryozoaires. Ebenda, Bd. X, S. 557 ff.

**Reinhard, W.**  
 '80. Zur Kenntnis der Süßwasserbryozoen. Zool. Anzeiger, Bd. III, S. 208 ff. — Vgl. ebenda, S. 234 f.  
 '82. Skizze des Baues und der Entwicklung der Süßwasserbryozoen. Charkow. [Russ.]  
 '85. Zur Frage über die Entwicklung der Samenkörper. [Übersetzung aus '82.] Zool. Anzeiger, Bd. VIII, S. 538 f.

**Seeliger, O.**  
 '90. Bemerkungen zur Knospentwicklung der Bryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. L, S. 560 ff.

**Siebold, C. Th. von.**  
 '39. Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere. Neueste Schriften der Naturforschenden Gesellsch. Danzig, Bd. III, Heft 2.  
 '48. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere. Berlin.

**Stauffacher, H.**  
 '94. Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea*.

Jenaische Zeitschr., Bd. XXVIII, S. 196 ff.

**Stepanoff, P.**

'65. Über die Geschlechtsorgane und die Entwicklung von *Cyclas*. Arch. f. Naturgesch., Bd. XXXI, Th. 1, S. 1 ff.

**Vejdovsky, F.**

'81. Untersuchungen über die Anatomie, Physiologie und Entwicklung von *Sternaspis*. Denkschr. d. math.-naturw. Klasse der K. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. XLIII, S. 34 ff.

**Verworn, M.**

'87. Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserbryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI (1888), S. 99 ff.

**Vigelius, W. J.**

'86. Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. Mittheil. a. d. zool. Station Neapel, Bd. VI, S. 499 ff.

'88. Desgl. Ebenda, Bd. VIII, S. 375 ff.

**Voigt, W.**

'85. Über Ei- und Samenbildung bei Branchiodella. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, Bd. VII, S. 300 ff.

**Wagner, R.**

'37. Beiträge zur Geschichte der Zeugung und Entwicklung. Abhandl. d. math.-naturw. Klasse der Kgl. Bayerischen Akad. d. Wiss., Bd. II, S. 511 ff.

**Wilson, E. B.**

'83. The Development of *Renilla*. Philos. Transact. of the Roy. Soc. London, Bd. 174, S. 723 ff.

## Anhang.

Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle einiger Irrthümer und Unterlassungen zu gedenken, deren ich mich in meinen öfters erwähnten „Untersuchungen“ ('90) schuldig gemacht habe, indem mir zur Zeit der Abfassung der letzteren ein Theil der in Betracht kommenden Litteratur unzugänglich oder unbekannt geblieben war.

Auf S. 3 habe ich Kraepelin als denjenigen genannt, der in *Plumatella jugalis* Allm. und *Alcyonella flabellum* Van Ben. zuerst die geschlechtlich erzeugten Jugendformen von *Plumatella repens* bezw. *fungosa* erkannt hätte. Dies ist unrichtig. Bereits Jullien ('85, S. 26) erwähnt, dass jene Bildungen naturgemäss dann erscheinen, wenn die Kolonie aus einem Ei und nicht aus einem Statoblasten hervorgeht.

Nachdem ich die Darmbildung der Phylactolämen geschildert hatte, erwähnte ich in der Anmerkung auf S. 48 nur einer Angabe von Barrois, wonach für *Lepralia unicornis* ein ähnlicher Entwicklungsmodus gelten soll. Ich wusste nicht, dass Haddon in seinem Aufsatz „On Budding in Polyzoa“ (Quart. Journ. of Micr. Sci., Bd. XXIII, 1883, S. 516 ff.) schon viel entschiedener das nämliche Princip der Darmbildung für die Gymnolämen, speciell für *Flustra*, *Bugula*, *Eucratea*, *Alcyonidium* u. a., behauptet hatte. Er lässt den Darm derselben aus zwei ursprünglich getrennten, später mit einander verschmelzenden Blindsäcken seine Entstehung nehmen, von denen der eine den Oesophagus, der andere, früher gebildete, den Enddarm und Magen liefert. Auch betont Haddon bereits die völlig passive Rolle, die das äussere Knospenblatt dem activen inneren gegenüber bei der Knospenbildung spielt (S. 517).

Über die Circulation der Leibeshöhlenflüssigkeit, die ich S. 65 beschrieben habe, findet sich schon eine beachtenswerthe Angabe von C. G. Carus, in dessen und d'Alton's „Erläuterungstafeln zur vergleichenden Anatomie“, Heft VI (Gefässsystem), Lpz. 1843, Taf. I, Fig. XXIII. Carus hat bei *Plumatella* gesehen, dass das Blut an der Analseite aufwärts, an der Oralseite abwärts strömt und an der Duplicatur zu einem „eigenthümlichen Wirbel“ gebrochen wird.

Mehrfach wäre auch der trefflichen Arbeit von Hyatt „Observations on Polyzoa, Suborder Phylactolaemata“, Salem 1866—68 (from Proceed. of the Essex Inst., Vols. IV, V), zu gedenken gewesen. Hyatt hat als der erste sämtliche Schichten der „Endocyste“, die Epithelien sowohl als die Muskeln (äussere Quer-, innere Längsfaserschicht), gesehen, hat aber die homogene Membran ebenfalls für eine Zellschicht gehalten. Den Verlauf der Septen und die Anordnung der Knospen bei *Cristatella* hat er sehr genau dargestellt. —

Endlich muss ich noch einige Druckfehler, die in der genannten Schrift vorkommen, berichtigen.

Auf S. 70 soll der letzte Satz lauten: „Schnitt III lässt ein abermaliges Anschwellen des inneren Blattes erkennen, zwischen III und IV denke man sich ein Abschwellen, dann folgt ein Anschwellen, welches langsam zu seinem Höhepunkt — Schnitt VI — ansteigt . . .“ Die Worte „dann folgt ein Anschwellen“ sind ausgefallen.

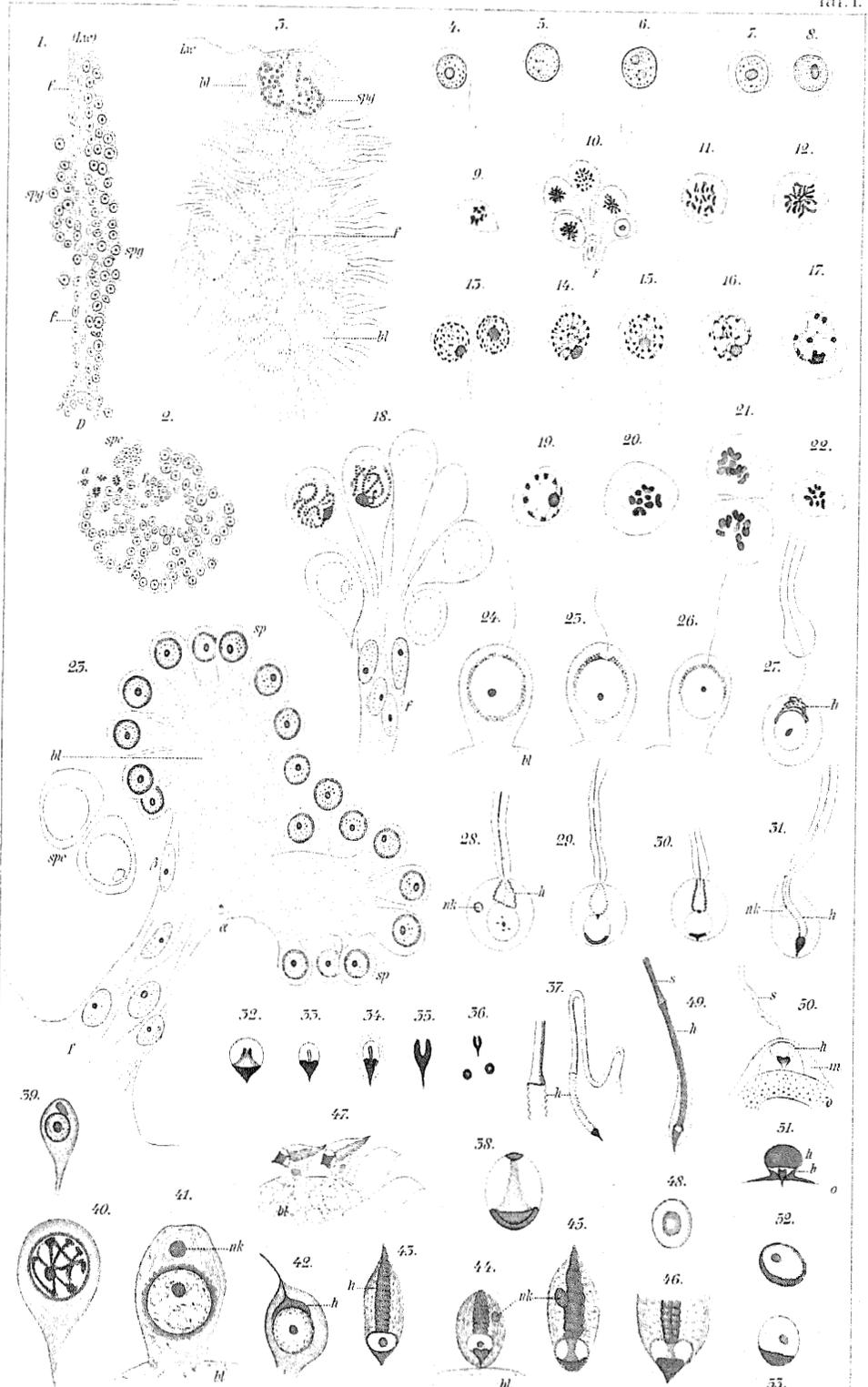
In der Textfigur III, S. 129, soll statt des Buchstabens  $a$  im unteren Theil der Figur ein  $\lambda$  stehen; demgemäss muss es in der letzten Zeile auf S. 128 heissen: „längs der punktirten Linie  $\lambda$ “.

In der Figur auf S. 54 soll die horizontale Schraffirung ohne Unterbrechung über den Darm hinweggehen.

TAFELN.



- Fig. 1—23 sind nach Schnittpräparaten gezeichnet (Paraffin, Canadabalsam). Der Stock, dem die Präparate entnommen sind, wurde gefunden im Preiler Teiche bei Königsberg i. Pr., d. 7. VI. 1889. Kaltes conc. Sublimat. Karminfärbung.
- Fig. 1. Funiculus einer Knospe, Längsschnitt; erste Anlage des Hodens. Pikrokarm. Vergr. 330. — *D* blind geschlossenes Ende des Darms; (*Lw*) das nach der Leibeswand hinziehende Ende des Funiculus; *f* Epithel des Funicularstranges; *spg* männliche Keimzellen.
- Fig. 2. Funiculus mit weiter entwickeltem Hoden, Querschnitt. Alkoh. Karmin. Vergr. 330. — *f* Funicularstrang; *a* Keimzellen in Theilung; *spc* Spermatozyten; die übrigen Zellen befinden sich noch im Spermotogonienstadium.
- Fig. 3. Funiculus mit reifem Hoden, Längsschnitt. Alkoh. Karmin. Vergr. 130. — *Lw* Leibeswand; *f* Funicularstrang; *spg* Spermotogonien; *bl* Blastophor mit ansitzenden Spermatozoen.
- Fig. 4—8. Ruhende Spermotogonien. Vergr. 1240. Fig. 5 u. 6 gehören zu dem in Fig. 2 dargestellten Hoden.
- Fig. 9. Spermotogonie in Theilung. Hoden ein wenig älter als in Fig. 1. Alkoh. Karmin. Vergr. 760.
- Fig. 10. Spermotogonienbüschel; vier Zellen in Theilung. Hoden ein wenig jünger als in Fig. 2. Pikrokarm. Vergr. 760. — *f* Befestigungspunkt am Funiculus.
- Fig. 11. Spermotogonie in Theilung. Hoden auf der Grenze zwischen Fig. 1 und 2. Pikrokarm. Vergr. 1240.
- Fig. 12. Eine Zelle der Gruppe *a* in Fig. 2. Vergr. 1240.
- Fig. 13—19. Spermatozyten in verschiedenen Zuständen der Entwicklung. Alkoh. Karmin. Vergr. 1240. — Fig. 18. Spermatozytengruppe; nur zwei Kerne sind vollständig gezeichnet; *f* stielartig ausgezogenes Funicularepithel. Fig. 19. Angeschnittene Zelle.
- Fig. 20—22. Spermatozyten in Theilung. Alkoh. Karmin. Fig. 20, 21, Vergr. 1240. Fig. 22, Vergr. 760.
- Fig. 23. Spermatozytenhaufen (Polyplast), aus einem Hoden-Querschnitt. Alkoh. Karmin. Vergr. 1240. — *f* Stelle des querschnittenen Funicularstranges, dessen Epithel auch den bis zu den Kernen *a* und *b* reichenden Polyplastenstiel bildet; bei *a* und *b* grenzt das Funicularepithel unmittelbar an den durch Verschmelzung der Samenzellen entstandenen Blastophor (*bl*), welcher die noch schwanzlosen Spermatozyten (*sp*) trägt; *spc* Spermatozyten.
- Fig. 24—31. Spermatozyten in verschiedenen Zuständen der Entwicklung; Skizzen mit freier Hand nach lebenden, zum Theil nachträglich mit Reagentien behandelten Zellen entworfen; Zeiss, Obj. F, Oc. 2. Stock gef. in der Ohle bei Breslau, d. 10. V. 94. — In Fig. 24—26 ist vom Schwanz nur der Axenfaden vorhanden, in Fig. 27—31 ist derselbe von Plasma umflossen, das ihn in Fig. 27 an der Basis blossliegen lässt (pathologisch). *bl* Blastophor (in Fig. 27—31 sind die Spermatozyten vom *bl* abgerissen); *h* Halstheil; *nk* „Nebenkerne“.
- Fig. 32—34. Spermatozytenkerne, aus dem in Fig. 3 wiedergegebenen Schnitte; Bildung des Spermakopfes. Leitz, hom. Im.  $\frac{1}{16}$ , Oc. 1; freihändig gezeichnet.
- Fig. 35. Kopf des ausgebildeten Spermatozoons, optischer Längsschnitt; sonst wie Fig. 32—34.
- Fig. 36. Desgl., optischer Längs- und Querschnitt. Vergr. 1240.
- Fig. 37. Spermatozoon, gleich nach dem Absterben gezeichnet; rechts Gesamtbild, Vergr. 760; links Übergangsstelle zwischen Hals (*h*) und Schwanz, stärker vergrößert.
- Fig. 38. Spermatozytenkerne, in der Farbe des Präparates dargestellt (alkoh. Karmin); sonst wie Fig. 32—34.
- Fig. 39—49. Schnitte, gefärbt mit dem Gemisch von Methylgrün und Säurefuchsin (S. 7) und ungefähr in den Farben des Präparates wiedergegeben. Fig. 40 u. 44 entstammen demselben Stock wie Fig. 1—23; der Stock, dem die übrigen Figuren entnommen sind, wurde im Juli 1892 in der Ohle bei Breslau gefunden und mit Sublimat conservirt. Winkel, hom. Im.  $\frac{1}{14}$ , Oc. 3; wo keine bestimmte Vergrößerung angegeben, ohne Prisma gezeichnet.
- Fig. 39. Ruhende Spermotogonie. Vergr. 1156.
- Fig. 40. Spermatozyte, etwa im Stadium von Fig. 17.
- Fig. 41—46. Spermatozyten in verschiedenen Zuständen der Entwicklung. *bl* Blastophor; *h* Hals des Spermatozoons; *nk* „Nebenkerne“.
- Fig. 47. Theil eines Polyplasten mit weit entwickelten Spermatozyten. Vergr. 1156. — *bl* Blastophor.
- Fig. 48. Querschnitt durch einen Spermatozoenschwanz.
- Fig. 49. Spermatozoon, fast reif, aber noch vom Plasma der Spermatozyte umgeben. Vergr. 1156. — *h* Hals; *s* Basaltheil des Schwanzes.
- Fig. 50. Spermatozoen, am Ei sich befestigend (s. S. 21). Copie nach Korotneff, '87, Fig. 18; die Buchstaben sind von mir hinzugefügt. — *h* der verkürzte Hals, *s* der Schwanz des Spermatozoons; *m* Follikel epithel; *o* äussere Zone des Eies.
- Fig. 51—53. Aus Schnitten durch den nämlichen Stock, dem Fig. 1—23 angehören; Färbung wie bei Fig. 39—49.
- Fig. 51. Einer der an der Peripherie reifer Eier befindlichen Körper, welche durch Umwandlung von Spermatozoen entstehen (s. S. 21). Vergr. 1240. — *b* Basalstück; *h* Hals des Spermatozoons; *o* Eiperipherie.
- Fig. 52, 53. Zwei von den S. 39 beschriebenen Kernen, welche besonders im 16-zelligen Stadium in der Umgebung der Furchungszellen zu finden sind. Vergr. ca. 2000.



## Tafel II.

Sämtliche Figuren sind nach Schnitten gezeichnet. Die Kolonien entstammen dem Preiler Teiche b. Königsberg i. Pr. Kaltes conc. Sublimat. Karminfärbung.

Fig. 54—56. Längsschnitte durch Ovarien. Stock vom 7. VI. 1889. Pikrokarm. Vergr. 440.

Fig. 54. Altes Ovarium. — (A) bezeichnet den Ort des weiter nach rechts gelegenen Primärpolypides; B' letzte (jüngste) Tochterknospe desselben; Oö oberer Theil des Oöciums (der in der Fig. nicht sichtbare Embryo im Stadium der Mesodermbildung); ec Ectoderm, m Mesoderm, tm Tunica muscularis der Leibeswand; m' Follikelepithel; sp an der Peripherie der Eier befindliche Spermatozoen.

Fig. 55. Jüngerer Ovarium. — Buchstaben wie in Fig. 54; die Klammern bezeichnen die ungefähre Lage der betreffenden, in der Fig. nicht sichtbaren Gebilde. Oöcium mit 4-zelligem Embryo.

Fig. 56. Desgl. Der zugehörige Embryo im Gastrulastadium. Bei a und b die Nucleoli der beiden Eier stärker vergrößert.

Fig. 57—60. Stock vom 21. V. 1890 (aus angehefteten Statoblasten hervorgegangen). Alkoh. Karmin. Vergr. 330.

Fig. 57. Erste Anlage eines Oöciums, Medianschnitt. — ec Ectoderm, m Mesoderm, tm Tunica muscularis der Leibeswand.

Fig. 58. Etwas weiter entwickeltes Oöcium, frontaler Längsschnitt.

Fig. 59. Medianschnitt durch die Knospenregion eines Zweiges. — (A) s. Fig. 54; B erstes Tochterpolypid (nur die Mündung ist sichtbar); B' zweite Tochterknospe; C Enkelknospe; Oö Oöcium, etwas älter als in Fig. 58; Ov Ovarium; ec Ectoderm, m Mesoderm der Leibeswand.

Fig. 60. Oöcium, etwas älter als in Fig. 59; frontaler Längsschnitt.

Fig. 61—76. Eier verschiedenen Alters in grössten Durchschnitten. Vergr. 760.

Fig. 61. Stock vom 21. V. 1890. Alkoh. Karmin. — ec Ectoderm der Leibeswand.

Fig. 62. Stock vom 7. VI. 1889. Alkoh. Karmin. — ec Ectoderm, m Mesoderm der Leibeswand.

Fig. 63—65. Stock vom 7. VI. 1889. Pikrokarm.

Fig. 66—68. Drei demselben Ovarium angehörige Eier. Stock vom 21. V. 1890. Alkoh. Karmin.

Fig. 69, 70. Die beiden Eier des auf Taf. III, Fig. 83 dargestellten Ovariums, welches nur diese zwei Eier enthält. Bei Oö der Rand des zugehörigen Oöciums. Stock vom 7. VI. 1889. Pikrokarm.

Fig. 71—73. Drei einem sehr alten Ovarium angehörige Eier. Stock vom 21. V. 1890: Alkoh. Karmin.

Fig. 74—76. Stock vom 7. VI. 1889. Pikrokarm.

74. Ältestes Ei eines noch jungen Ovariums (das zugehörige Oöcium enthält noch kein Ei). — b, h am Ei haftender Körper, aus einem Spermatozoon hervorgegangen; m' Follikel.

75. Älteres Ovarium (Embryo im Stadium der Mesodermbildung). — ec, m Ecto- und Mesoderm der Leibeswand; m' Follikel; mi Mikropyle?

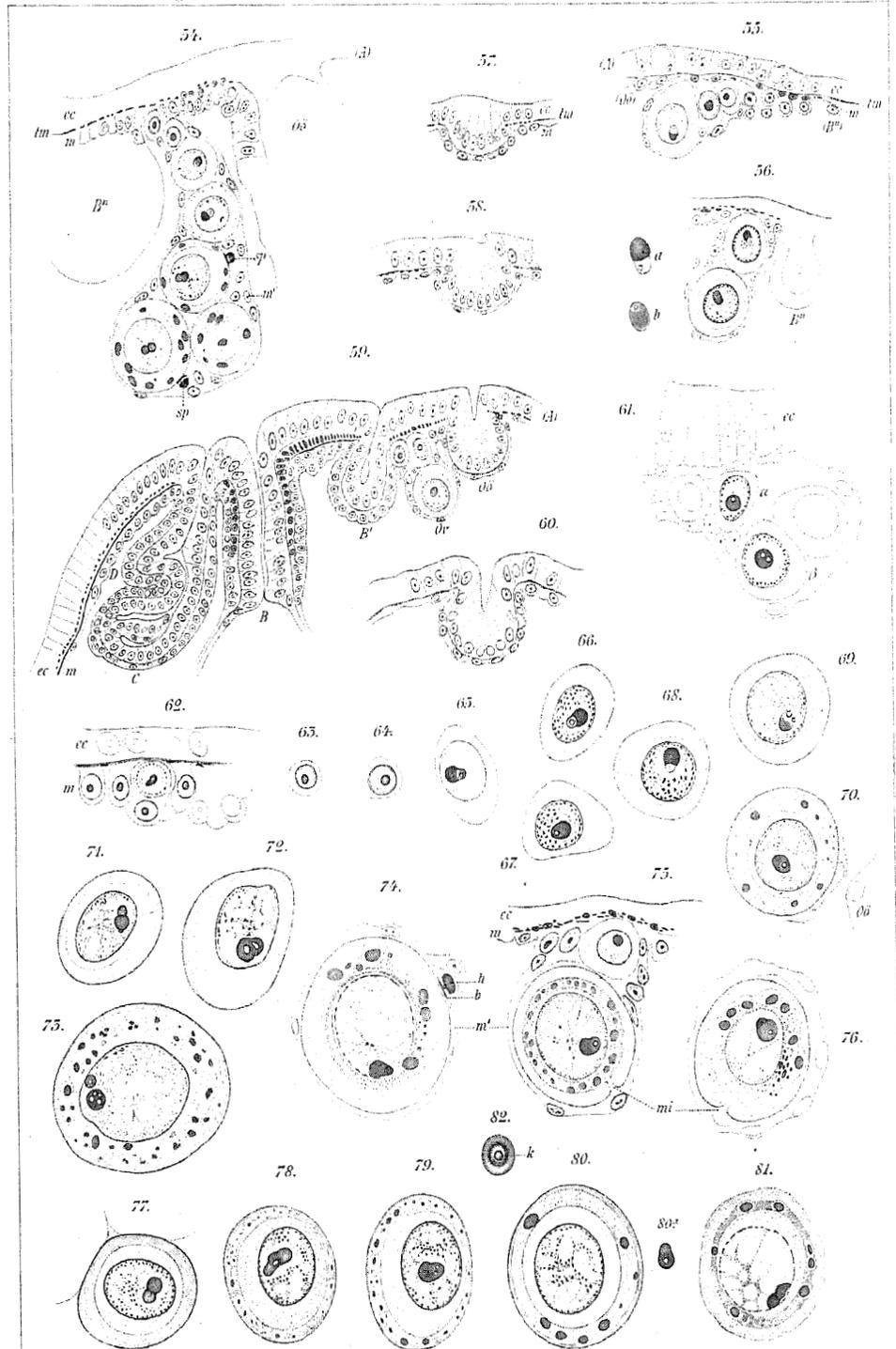
76. Ältestes Ei aus einem Ovarium wie Fig. 75.

Fig. 77—80. Vier demselben Ovarium angehörige Eier (Embryo morulaformig). Stock vom 21. V. 1890. Alkoh. Karmin. Vergr. 830.

Fig. 80. Der in einem anderen Schnitt gelegene Nucleolus von Fig. 80.

Fig. 81. Ältestes Ei eines mittelgrossen Ovariums (Embryo morulaformig). Stock vom 7. VI. 1889. Pikrokarm. Vergr. etwa 780.

Fig. 82. Einer der in Fig. 54 bei sp und in Fig. 74 bei h dargestellten Körper von der Fläche gesehen. Vergr. ungefähr 1200. — k Kopf des Spermatozoons.



## Tafel III.

Die Kolonien entstammen dem Preiler Teiche b. Königsberg i. Pr. Kaltes conc. Sublimat. Karminfärbung.

Fig. 83. Medianschnitt durch die Anlage eines Oöciums (*Oö*) und das dazu gehörige Ovarium (*Ov*). Stock vom 7. VI. 1889. Pikrokarm. Vergr. 440. — (*A*), (*B*<sup>n</sup>) bezeichnen den Ort des Primärpolypides und der letzten Tochterknospe desselben; *ec* Ectoderm, *m* Mesoderm der Leibeswand.

Fig. 84. Desgl. Stock vom 21. V. 1890. Alkoh. Karmin. Vergr. 760. — *tm* Tunica muscularis; sonst wie Fig. 83.

Fig. 85, 86. Stock vom 30. VIII. 1888. Pikrokarm.

Fig. 85. Längsschnitt durch ein Oöcium, das mit dem zugehörigen Ovarium (*Ov*) durch einen funiculus-artigen Strang (*f*) verbunden ist. Der Gesamtumriss des Oöciums ist durch die punktierte Linie angedeutet. Vergr. 330. In Fig. 85<sup>a</sup> und <sup>b</sup> ist das unzerschnittene Präparat bei schwächerer Vergrößerung dargestellt, und zwar in Fig. 85<sup>a</sup> so, als ob Fig. 85 um etwa 90° um die senkrechte Axe gedreht wäre: die Knospe *B*<sup>n</sup>, durch Punktirung bezeichnet, liegt dem Beschauer am nächsten; in Fig. 85<sup>b</sup> so, als ob Fig. 85 um 90° um die horizontale Axe gedreht wäre: die Leibeswand mit der Oöciummündung ist dem Beschauer zugekehrt. Die Schnittrichtung von Fig. 85 ist durch die Gerade in Fig. 85<sup>b</sup> angedeutet. — (*A*) (in Fig. 85<sup>b</sup>) Region der Primärpolypides; *B*<sup>n</sup> jüngste Tochterknospe desselben; *Em* Embryo, in Fig. 85<sup>a</sup> der Theil des Oöciums, welcher den Embryo birgt.

Fig. 86. Ei mit erster Furchungsspindel, Schnitt. Verg. 760. In der durch Combination mehrerer Schnitte gewonnenen Fig. 86<sup>a</sup>, einer verkleinerten Copie nach Braem, '90, Taf. XV, Fig. 171, ist das nämliche Ei im Zusammenhang mit dem Oöcium dargestellt. — *az* äussere Zone des Eies; *ec* Ectoderm der Leibeswand; *ec'* Ectoderm des Oöciums; *m* Mesoderm der Leibeswand; *m'* Mesoderm des Oöciums.

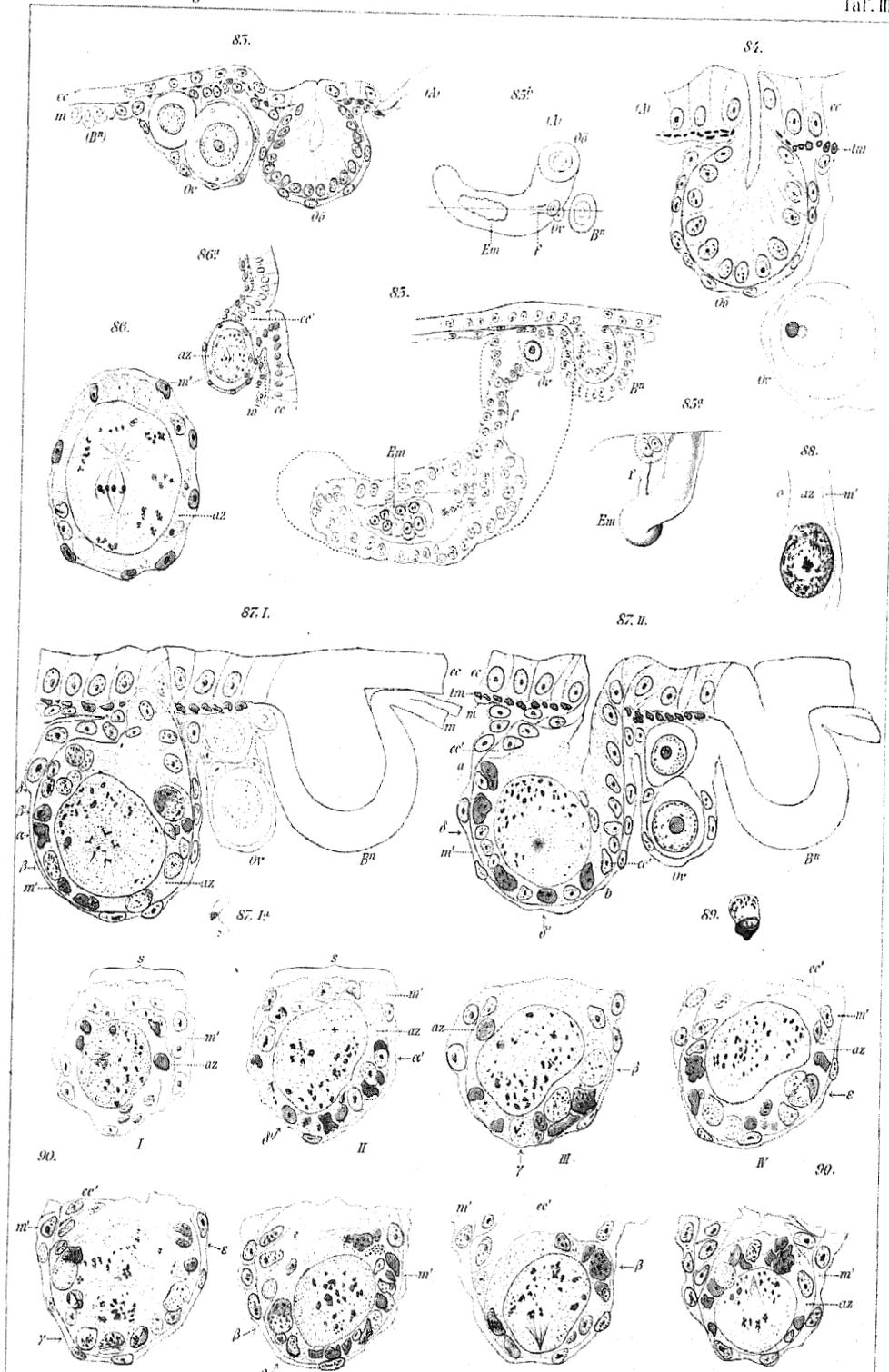
Fig. 87—90. Stock vom 21. V. 1890. Alkoh. Karmin.

Fig. 87, I. II. Zwei auf einander folgende Schnitte durch ein im Oöcium befindliches Ei mit erster Furchungsspindel. Schnitt II geht durch die Mündung des Oöciums. Vergr. 760. — *B*<sup>n</sup> Knospe; *Ov* Ovarium. *a*, *b* Grenze zwischen der äusseren Zone (*az*) des Eies und dem inneren Blatte (*ec'*) des Oöciums; *ec* Ectoderm, *m* Mesoderm der Leibeswand; *m'* mesodermales Epithel des Oöciums; *tm* Tunica muscularis; die griechischen Buchstaben beziehen sich auf die verschiedenen Kernformen der äusseren Zone des Eies. Fig. 87, I<sup>a</sup> stellt ein Chromosom der Äquatorialplatte des Eies (Fig. 87, I) bei stärkerer Vergrößerung (Winkel, hom. Im.  $\frac{1}{14}$ , Oc. 3) dar.

Fig. 88. Eines der kernartigen Gebilde der äusseren Zone (*az*) des Eies von Fig. 87, aus einem Schnitte der nämlichen Serie. Vergr. 1340. — *m'* wie in Fig. 87; *o* Grenze des secundären Eies.

Fig. 89. Desgl. Vergr. 760.

Fig. 90, I—VIII. Acht auf einander folgende Schnitte durch ein 2-zelliges Stadium. In beiden Furchungskugeln (Schnitt I—V, V—VIII) sind die Spindeln entwickelt. Vergr. 760. — Buchstaben wie in Fig. 87. Die Klammer *s* in Schnitt I und II zeigt die Ebene an, wo das geschnittene Stück mit dem oberen Theil des Oöciums zusammenhing.



## Tafel IV.

Stock gefunden im Preiler Teiche b. Königsberg i. Pr., am 7. VI. 1889. Kaltes conc. Sublimat. Pikrokarmmin.

Vergr. der Hauptfiguren 440, ausgenommen Fig. 91, 96, 102.

*ec, m* Ectoderm, Mesoderm der Leibeshöhle; *ec', m'* Ectoderm, Mesoderm des Oöciums. Die Ziffern 1—16 beziehen sich auf die nächstgelegenen Furchungszellen; in den körperlichen Darstellungen Fig. 91<sup>a</sup>—100<sup>a</sup> ist die dem Beschauer am nächsten liegende Zelle mit 1, die weiter entfernten der Reihe nach mit den folgenden Zahlen bezeichnet, doch sind auch dann, wenn, wie in Fig. 99, mehrere Zellen in eine Ebene fallen, verschiedene Zahlen gewählt worden; die Bezeichnung der in den Schnitten sichtbaren Embryonalzellen stimmt mit der des zugehörigen Gesamtbildes überein. Wenn in einem einzelnen Schnitt eine Furchungszelle nur seitlich getroffen ist, so ist dies durch ein *Apostroph* angedeutet; steht letzteres vor der Zahl (2'), so liegt der grössere Theil der Zelle in den vorhergehenden Schnitten, steht es hinter der Zahl (2''), so findet er sich in den folgenden Schnitten. In den Serien Fig. 103 und 104 ist das Apostroph angewandt, wenn eine Zelle in den benachbarten Schnitten überhaupt vorkommt.

Fig. 91—96. Embryo 4-zellig.

Fig. 91, I. II. Zwei auf einander folgende Längsschnitte durch das Oöcium. Schnitt II geht durch Zelle 4 von Fig. 91<sup>a</sup>. Vergr. 760. — *a, β* Kerne der äusseren Zone des primären Eies.

Fig. 91<sup>a</sup>. Aus Schnitten combinirtes Gesamtbild des Embryo von Fig. 91. Vergr. 440.

Fig. 92—95. Längsschnitte durch vier verschiedene Oöcien. Vergr. 440. — Links neben Fig. 92 sind die beiden auf gleicher Höhe im Bereich des inneren Oöciublattes gelegenen Kerne der Hauptfigur bei 760-facher Vergrößerung dargestellt. *ec''* (in Fig. 93) Kerne im Gebiet der äusseren Zone des primären Eies.

Fig. 92<sup>a</sup>—95<sup>a</sup>. Nach Schnitten combinirte Gesamtbilder der Embryonen von Fig. 92—95. Vergr. 440.

Fig. 96. Schnitt durch Zelle 4 von Fig. 96<sup>a</sup>. Winkel, Obj. 8, Oc. 3.

Fig. 96<sup>a</sup>. Gesamtbild zu Fig. 96. Vergr. 440.

Fig. 97—100. Embryo 8-zellig. Vergr. 440.

Fig. 97, 98. Nach Schnitten combinirte Gesamtbilder zweier Embryonen.

Fig. 99, 100. Schnitte.

Fig. 99<sup>a</sup>, 100<sup>a</sup>. Gesamtbilder der Embryonen von Fig. 99, 100.

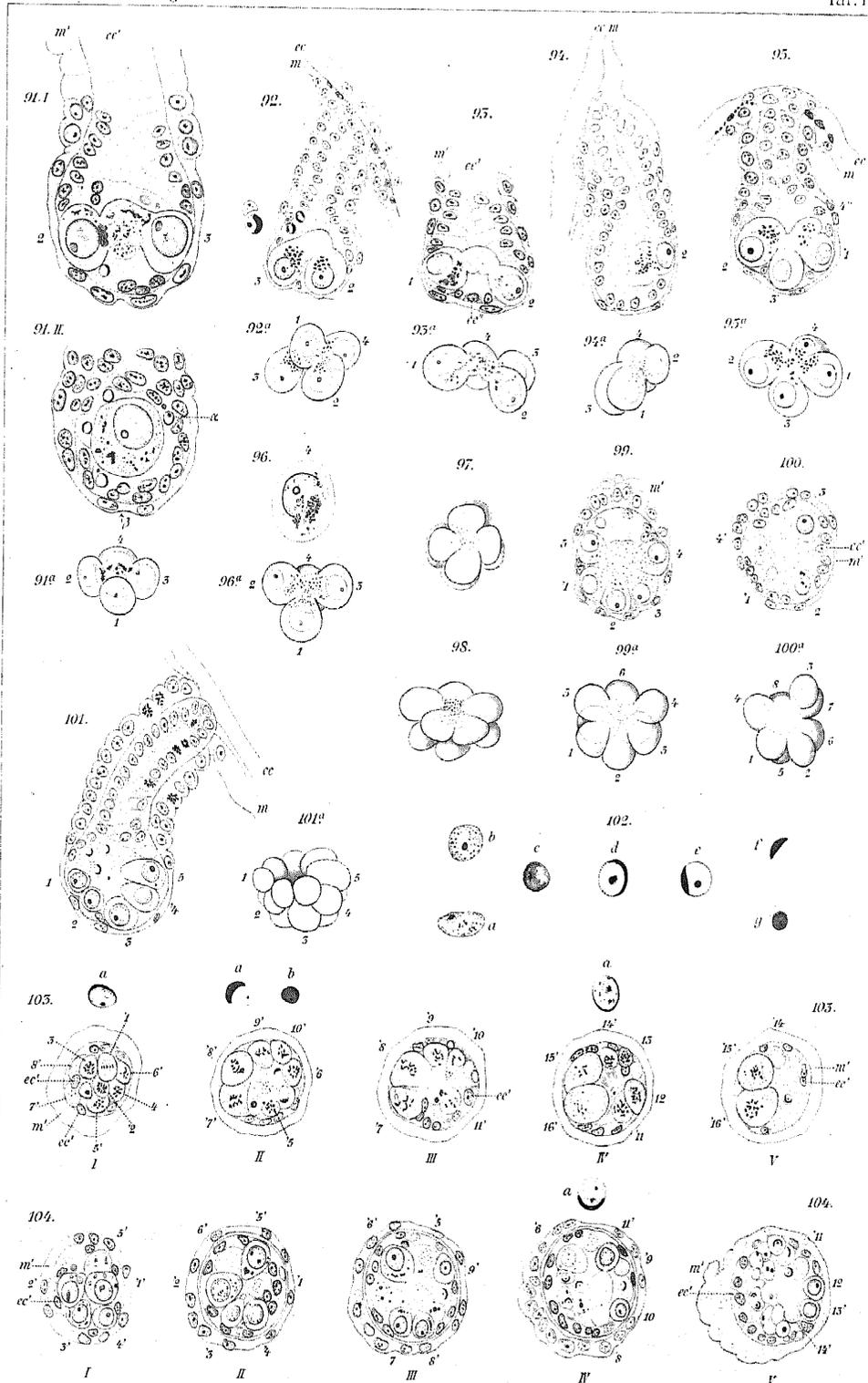
Fig. 101—104. Embryo 16-zellig.

Fig. 101. Medianschnitt durch ein Oöcium. Vergr. 440.

Fig. 101<sup>a</sup>. Gesamtbild des Embryo von Fig. 101. Vergr. 440.

Fig. 102, *a—g*. Kernformen aus der Umgebung eines Embryo. Vergr. ca. 1500.

Fig. 103. I—V. u. Fig. 104, I—V. Je fünf auf einander folgende Querschnitte durch den embryonalen Theil eines Oöciums. Schnitt I liegt dem Boden des Oöciumsackes am nächsten. Vergr. 440. Die Detailbilder *a, b* geben gewisse in den darunter befindlichen Schnitten sichtbare, neben und zwischen den Furchungskugeln gelegene Kernformen bei 1340-facher Vergrößerung wieder. Fig. 104 zeigt die Kerne der Furchungszellen im Zustande der Ruhe, in Fig. 103 sind die Spindeln gebildet.



## Tafel V.

Stock gefunden im Preiler Teiche b. Königsberg i. Pr., d. 7. VI. 1889. Kaltes conc. Sublimat.  
Pikrokarmin.

Vergr. 440, ausgenommen Fig. 119<sup>a</sup>.

*ec, m* Ectoderm, Mesoderm der Kolonialwand; *ec', m'* Ectoderm, Mesoderm des Oöciums; *tm* Tunica muscularis. Die griechischen Buchstaben beziehen sich auf einzelne, im Text erwähnte Zellen.

Fig. 105–108. Embryo 20–24-zellig.

Fig. 105. I. II. Zwei auf einander folgende Längsschnitte durch Embryo und Oöcium, I seitlich, II median.

Fig. 106. Embryo im mittleren Längsschnitt, Oöcium im Querschnitt.

Fig. 107. Mittlerer Längsschnitt durch Embryo und Oöcium.

Fig. 108. Embryo und Oöcium im Querschnitt.

Fig. 109–112. Embryo 32–36-zellig (einschliesslich der Binnenzellen). Mittlere Längsschnitte durch Embryo und Oöcium.

Fig. 109. I. II. Zwei auf einander folgende Schnitte.

Fig. 113. Embryo 40–42-zellig. Mittlerer Längsschnitt.

Fig. 114. I. II. Embryo 40–42-zellig. Zwei auf einander folgende Längsschnitte, I median, mit dem ganzen Oöcium, II seitlich, nur der Embryo.

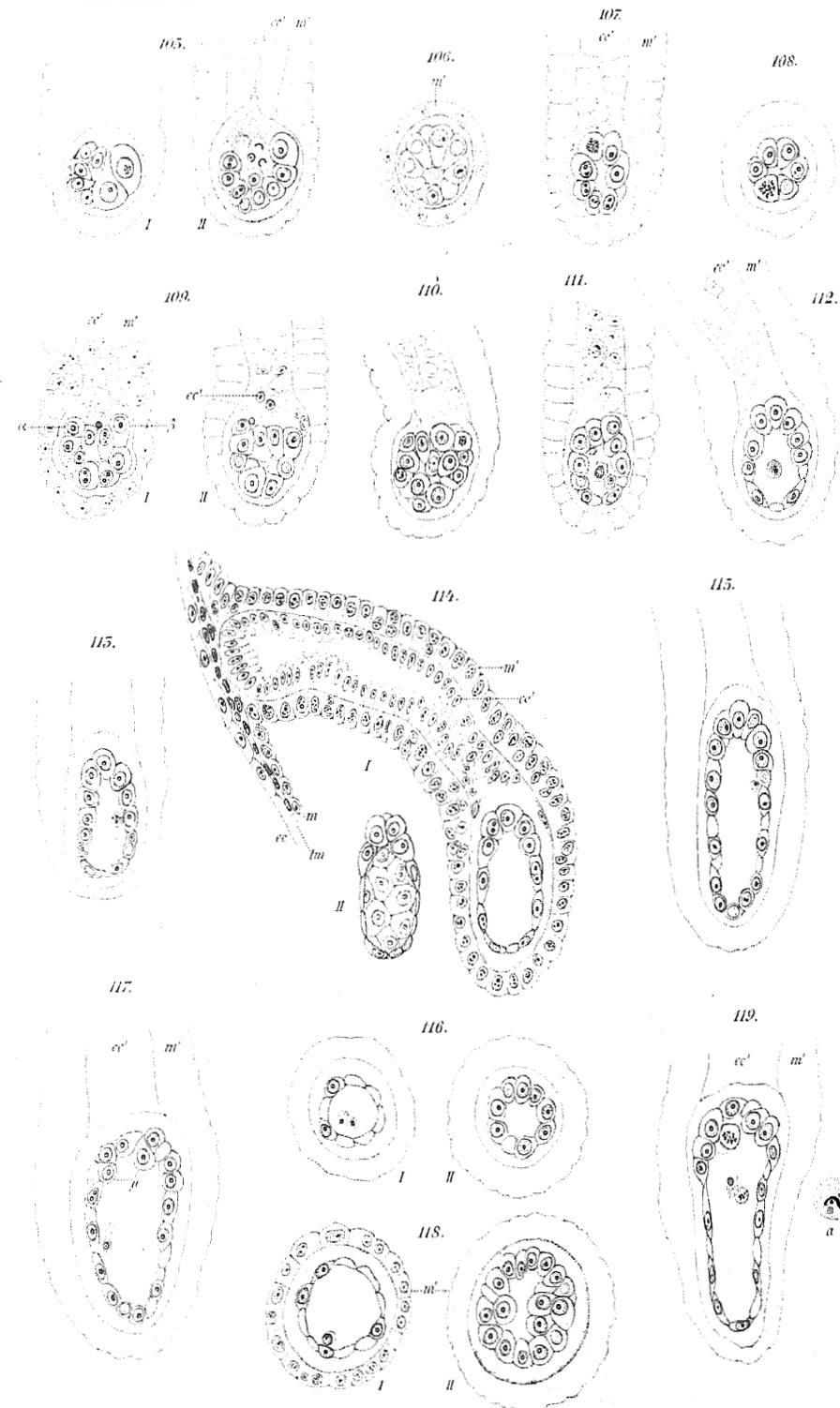
Fig. 115. Embryo 74-zellig (excl. 1 Binnenzelle). Mittlerer Längsschnitt.

Fig. 116. I. II. Embryo 55-zellig (excl. 3 Binnenzellen). Aus einer Serie von 11 Querschnitten; I, Schnitt 4 von unten; II, Schnitt 3 von oben.

Fig. 117. Embryo 72-zellig (excl. 4 Binnenzellen). Mittlerer Längsschnitt.

Fig. 118. I. II. Embryo ca. 139-zellig (excl. 8–9 Binnenkörper). Aus einer Serie von 20 Querschnitten zu 0,005 mm; I, Schnitt 4 von unten; II, Schnitt 4 von oben.

Fig. 119. Embryo ca. 73-zellig (excl. Binnenkörper). Mittlerer Längsschnitt. Bei *a* der in der Hauptfigur sichtbare Binnenkörper bei 1156-facher Vergrößerung.



## Tafel VI.

Mittlere Längsschnitte durch Embryonen.

Stock gefunden im Preiler Teiche bei Königsberg i. Pr., d. 7. VI. 1889. Kaltes conc. Sublimat. Pikrokarmmin.

*ec, m* Ectoderm, Mesoderm der Kolonialwand; *ec', m'* Ectoderm, Mesoderm des Oöciums; *Lh* Leibeshöhle des Embryo; *pl* Placenta; *Psbllh* Pseudoblastulhöhle; *s* Septum; *tm* Tunica muscularis

Fig. 120—124. Vergr. 440.

Fig. 120, 121. Mesodermbildung.

Fig. 122—124. Bildung der Leibeshöhle.

Fig. 124<sup>a</sup>, 125—129. Vergr. 120.

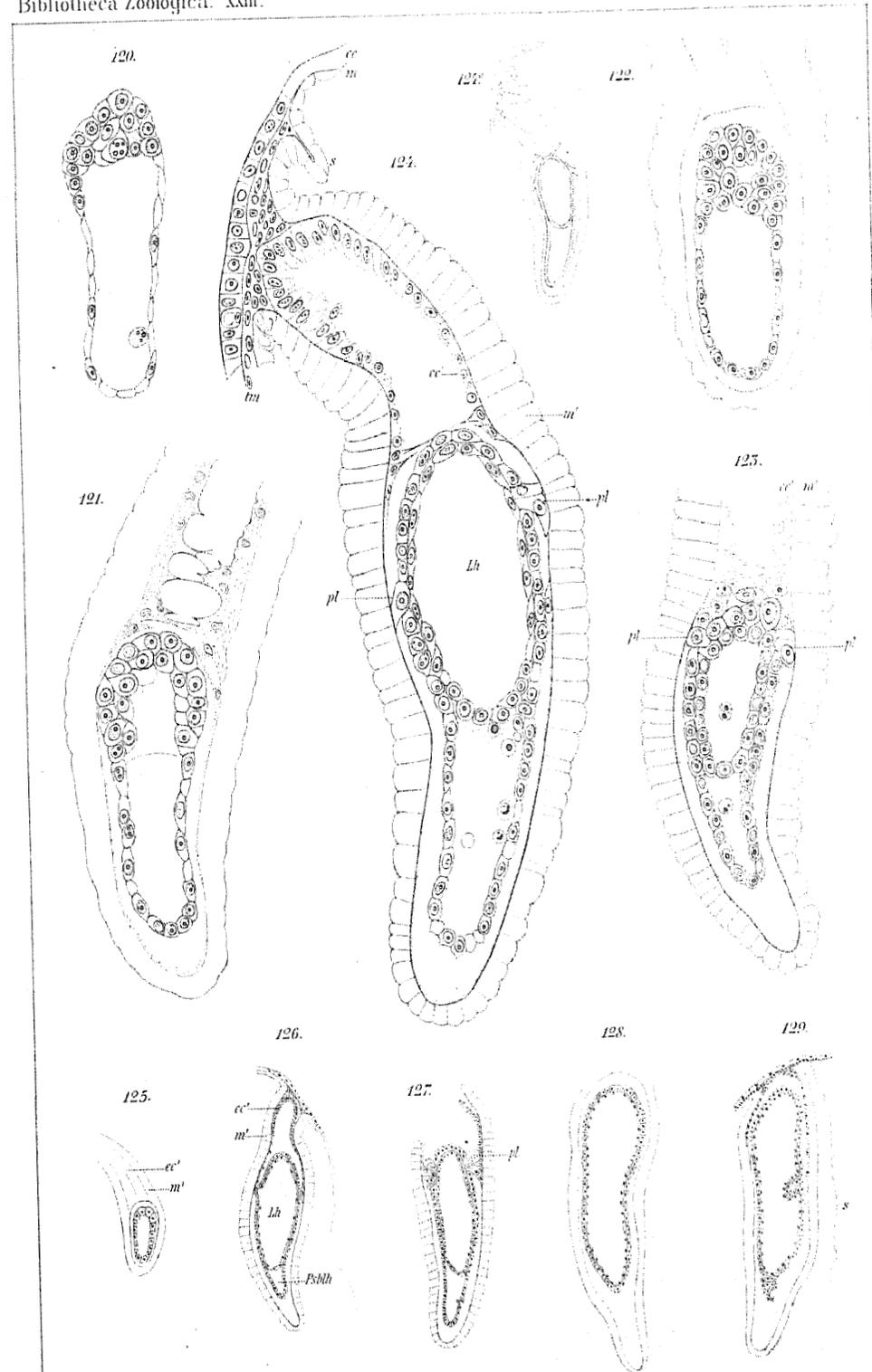
Fig. 124<sup>a</sup>. Derselbe Schnitt wie Fig. 124.

Fig. 125. Pseudoblastula, optischer Schnitt.

Fig. 126, 127. Embryonen mit Leibes- und Pseudoblastulhöhle.

Fig. 128. Embryo ohne Pseudoblastulhöhle. Optischer Schnitt, controlirt an wirklichen Schnitten.

Fig. 129. Embryo mit Knospe; Pseudoblastulazellen im Zerfall.



## Tafel VII.

Mittlere Längsschnitte durch Embryonen, ausgenommen Fig. 135 (Querschnitt).

Stock gefunden im Preiler Teiche bei Königsberg, d. 7. VI. 1889. Kaltes conc. Sublimat. Pikrokarmmin.

Vergr. 120, ausgenommen Fig. 130<sup>a</sup>, 131<sup>a</sup>, 135.

*A* Primärknospen; *B* deren Tochterknospen; *c* Cuticula; *D* Duplicatur des Embryonalcystids; *Db* Bänder, *Dm* Muskeln der Duplicatur; *ec* Ectoderm der Kolonialwand; *ec'* Ectoderm des Oöciums; *Ec* Ectoderm des Embryo; *f* Funiculus; *Kh* Knospenhöhle; *Lh* Leibeshöhle des Embryo; *lh* Lophophorhöhle; *m* Mesoderm der Kolonialwand; *m'* Mesoderm des Oöciums; *M* Mesoderm des Embryo; *ma* Magen; *o* Mund; *pl* Placenta; *Psbh* Pseudoblastulhöhle; *r* Retractorfasern; *rf* Ringfurche des Embryo; *s* Septum; *tm* Tunica muscularis; *ts* Tentakelscheide.

Fig. 130. Erstes Stadium der Knospenbildung (bei *A*). Abschnürung der Pseudoblastulawand.

Fig. 130<sup>a</sup>. Region der linken Knospenanlage von Fig. 130 bei 330-facher Vergrößerung.

Fig. 131. Knospen weiter entwickelt.

Fig. 131<sup>a</sup>. Unterer Pol des Embryo von Fig. 131 bei 330-facher Vergrößerung; man sieht die Pseudoblastulhöhle mit den Binnenzellen.

Fig. 132. Frühes Stadium der Knospenbildung. Optischer Schnitt.

Fig. 133. Knospen noch nicht kenntlich. Abschnürung der Pseudoblastulawand.

Fig. 134. Erste Anlage der Knospen. Der knospentragende Theil ist durch eine Ringfurche (*rf*) von dem unteren abgesetzt.

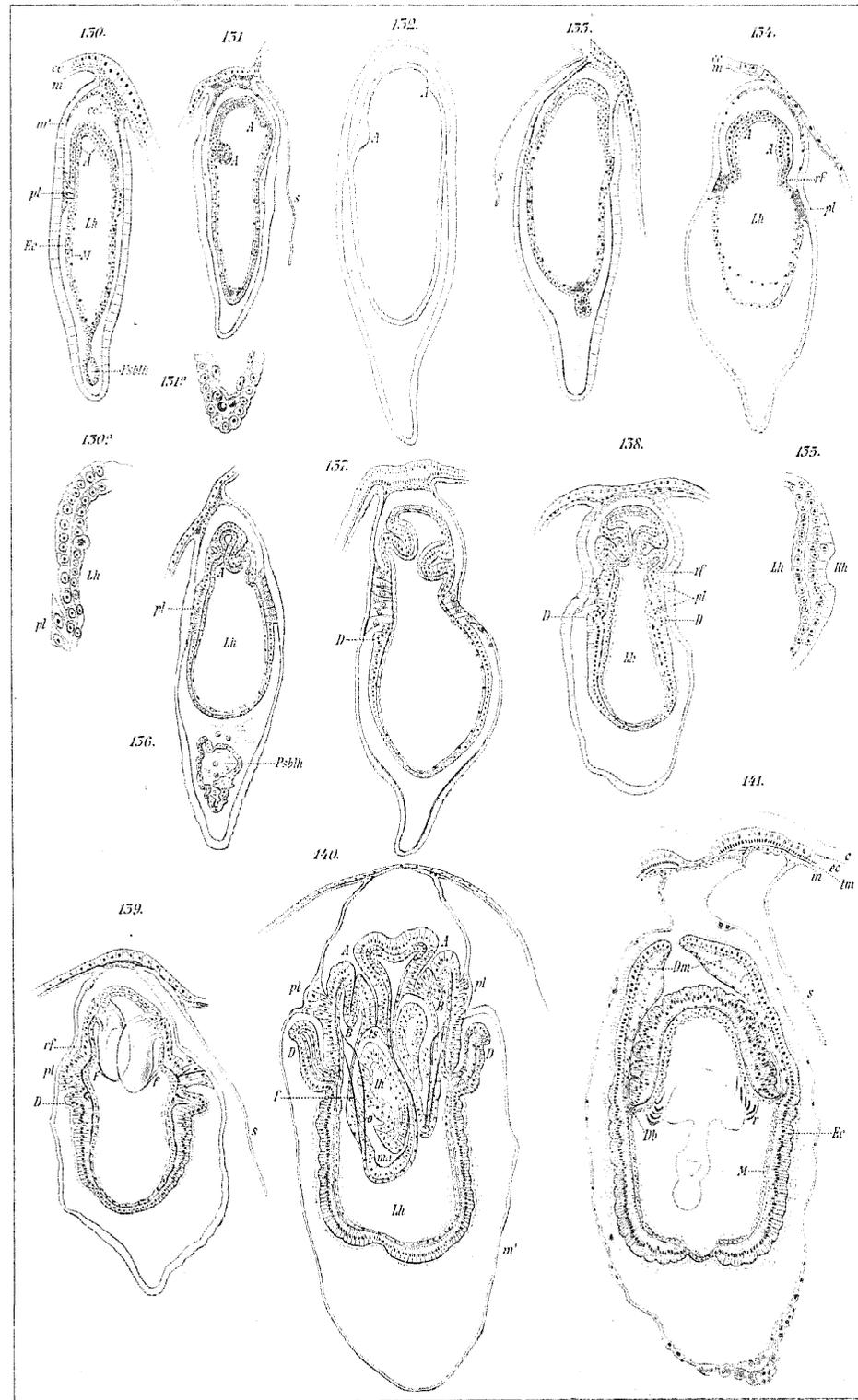
Fig. 135. Frühes Stadium einer Primärknospe. Querschnitt. Vergr. 330.

Fig. 136. Knospen weiter entwickelt. Die Pseudoblastulawand liegt abgeschnürt im Oöcium.

Fig. 137—139. Auftreten der Duplicatur (*D*) des Embryonalcystids. In Fig. 138, rechts bei *D*, hätte das in der Muskelschicht gelegene schwarze Dreieck hell bleiben sollen; es bezeichnet das Innere der Duplicaturfalte.

Fig. 140. Auflösung der Placenta (*pl*). Beginn der Cilienbildung am Embryonalcystid. Am Halse der annähernd median getroffenen Primärknospen (*A*) sind die Tochterknospen (*B*) zu Tage getreten. Die Funiculi (*f*) liegen ausserhalb der Schnittebene.

Fig. 141. Die Placenta ist durch die Duplicatur vollkommen verdrängt worden. Die Ebene des Schnittes liegt senkrecht zu der von Fig. 140, daher nur der anale Theil des einen Hauptpolypides getroffen ist.



## Tafel VIII.

*A* Primärknospe resp. Primärpolypid; *an* Analschlauch (Anlage des Enddarms und Magens); *B* erste, *B'* zweite Tochterknospe; *C* Enkelknospe; *c* Cuticula; *D* Duplicatur des Embryonalcystids; *Db* Bänder; *Dm* Muskeln der Duplicatur; *EC* Embryonalcystid; *Ec* Ectoderm des Embryonalcystids; *ec* Ectoderm der bleibenden Kolonialwand; *ed* Enddarm; *f* Funiculus; *iW* innere Wand der Duplicatur; *k* Keimstock; *Lh* Leibeshöhle; *M* Mesoderm des Embryonalcystids; *m* Mesoderm der bleibenden Kolonialwand; *m'* Oöcium; *ma* Magen; *n* Ganglienknoten; *oes* Oesophagus; *r* Retractor; *st* Statoblast; *t* Tentakeln; *tm* Tunica muscularis; *ts* Tentakelscheide; *uP* unterer Pol des Embryo.

- Fig. 141<sup>a</sup>. Der bei \* gelegene Theil des Embryo von Fig. 141, Taf. VII, bei 700-facher Vergrößerung. Cilienbildung. Text S. 58.
- Fig. 141<sup>b</sup>. Eine einzelne Ectodermzelle aus dem Embryonalcystid von Fig. 141. Zeiss, hom. Im.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2.
- Fig. 141<sup>c</sup>. Die Cilienregion des Ectoderms im Querschnitt. Aus der zu Fig. 141 gehörigen Serie. Vergr. 700.
- Fig. 141<sup>d</sup>. Der oberhalb des Duplicaturbandes (*Db*) gelegene Theil von Fig. 141 bei 700-facher Vergrößerung. Die distalen Enden der Ectodermzellen der bleibenden Kolonialwand sind mit chitinigem Secret angefüllt. Text S. 59.
- Fig. 142. Fast reifer Embryo im optischen Medianschnitt. Chromsäure, Pikrokarmmin, Nelkenöl. Vergr. 120.
- Fig. 143, 144. Mittlere Längsschnitte durch Larven mit je einem Primärpolypid, das in Fig. 144 (Medianschnitt) sich noch im Knospenzustand befindet. Der Cilienraum ist nicht wiedergegeben. Die Larven wurden von grossen, bei Breslau gesammelten Stöcken im Aquarium geboren, d. 30. VI. 1896. Kaltes Sublimat, Boraxkarmin. Vergr. 40.
- Fig. 145. Larve ohne Polypid, nur das Embryonalcystid ist normal entwickelt. Der dunkle Zapfen inmitten der Duplicatur entspricht der bleibenden Kolonialwand. Herkunft und Behandlung wie oben. Optischer Längsschnitt. Vergr. 40.
- Fig. 146. Stöckchen mit einem Primärindividuum, erster Tag nach der Verwandlung, 26. VI. 1896. Die Larve hatte sich an der Wand des Aquariums festgesetzt und wurde von aussen beobachtet, daher dem Beschauer die untere Fläche zugekehrt ist.
- Fig. 147. Stöckchen mit drei Primärindividuen, dritter Tag nach der Verwandlung, 28. VI. 1896. Schwächer vergrössert als Fig. 146.
- Fig. 148. Das Embryonalcystid etwa eine Stunde nach der Verwandlung; Medianschnitt des Stöckchens, das im Umriss wiedergegeben ist. Bei *A* die Mündung der beiden Hauptpolypide. Text S. 68. Preiler Teich, 7. VI. 1889. Kaltes Sublimat, alkoh. Karmin. Vergr. 120.
- Fig. 149. Embryonalcystid am zweiten Tage (etwa 32 Stunden) nach der Verwandlung; Längsschnitt des Stöckchens. Breslau, 28. VI. 1896. Heisses Sublimat mit Formolzusatz, Boraxkarmin. Vergr. 120.
- Fig. 150. Embryonalcystid am vierten Tage nach der Verwandlung der Larve; Querschnitt des Stöckchens. Breslau, 1. VII. 1896. Sublimat-Essigsäure, Boraxkarmin. Vergr. 120.
- Fig. 151. Stöckchen mit eingezogenen Polypiden, erster Tag (etwa 8 Stunden) nach der Festsetzung; Medianschnitt. Breslau, 26. VI. 1896. Heisses Sublimat, Boraxkarmin. Vergr. 40.
- Fig. 151<sup>a</sup>. Die rechts gelegene Knospengruppe der Fig. 151 bei 120-facher Vergrößerung.
- Fig. 152. Stöckchen mit ausgestreckten Polypiden, vierter oder fünfter Tag nach der Verwandlung; Medianschnitt. Breslau, 1. VII. 1896. Chloralhydrat, warmes Sublimat, Boraxkarmin. Vergr. 40.

