Zur Ontogenie der marinen Bryozoen.

Von

Dr. W. J. Vigelius

im Haag (Holland).

Mit Tafel 26 und 27.

Die Untersuchung, welche ich hiermit der Öffentlichkeit übergebe, wurde während meines Aufenthaltes in der Zoologischen Station zu Neapel im Herbste des Jahres 1884 angefangen und dann, freilich mit verschiedenen längeren Unterbrechungen, zu Hause fortgesetzt und beendigt. Sie umfasst die Entwicklung des Eies von *Bugula calathus* Norm. bis zu den Stadien, welche dem Festsetzen der Larve unmittelbar folgen. Von den übrigen Vorgängen bei der Metamorphose dieses Thieres hoffe ich später zu berichten.

In dem die ectoprocten Bryozoen behandelnden Kapitel seiner Vergleichenden Embryologie äußert sich Balfour folgendermaßen: »Obgleich die Entwicklungsgeschichte der Ectoprocta von einer ansehnlichen Zahl der angesehensten Naturforscher unseres Jahrhunderts bearbeitet worden ist, so bedürfen doch noch viele Punkte derselben gar sehr einer weiteren Aufklärung.« Dieser Satz wurde kurz nach dem Erscheinen des klassischen Werkes von Barrois (77) über die Entwicklung der Bryozoen ausgesprochen. Dasselbe behandelt bekanntlich die Entwicklung aller marinen Bryozoenabtheilungen, ist aber hauptsächlich den in der Formgestaltung so sehr abweichenden Larven dieser Thiere, so wie auch deren Metamorphose gewidmet.

Während die Arbeiten der früheren Autoren auf diesem Gebiete (siehe die Litteraturliste), wenn auch zum Theil sehr werthvolle, so doch fast nur zerstreute und unvollständige Notizen über die Entwicklung der marinen Bryozoen enthalten, gelang es Barrois, gestützt auf eine Reihe selbständig vorgenommener Untersuchungen und mit sorgfältiger Berücksichtigung der Litteratur ein sehr reichhaltiges Material

zusammenzubringen und ein den Umständen entsprechend möglichst vollständiges Werk zu liefern, worin nicht nur die Hauptgruppen der marinen Bryozoen, sondern auch alle ihre wichtigsten Familien ausführlich behandelt werden. Über die Vorgänge der Ontogenie enthält das Buch leider nicht viel; zwar wird bei verschiedenen Formen der Furchungsprocess so wie auch die äußere Gestalt einiger späteren Embryonalstadien besprochen, aber weiter wird nicht auf das Thema eingegangen, und auch in der Deutung der Larvenorgane stecken, wie Barrois später selbst anerkannt hat, verschiedene Fehler. Balfour's oben citirte Äußerung erschien damals also nicht unberechtigt.

Es ist nicht meine Absicht die zahlreichen Arbeiten über unseren Gegenstand, welche vor dem Erscheinen des Barrois'schen Werkes das Licht sahen, hier zu besprechen. Ich verweise hierfür auf die Litteraturliste und will nur hervorheben, dass unter diesen Schriften diejenigen von Nitsche (69), Schneider (69a), Claparède (70), Salensky (74) und Repiachoff (75a, 76) ein besonderes Interesse beanspruchen, weil sie, trotz der Irrthümer, welche sie enthalten, doch unsere Kenntnisse wesentlich gefördert haben. Dass viele dieser und anderer Abhandlungen, trotz ihrer guten Qualitäten, in Folge flüchtiger Beobachtung und verschiedener Auslegung des Gesehenen, zugleich eine nicht geringe Confusion herbeigeführt haben, wird wohl einem Jeden, der mit der Litteratur vertraut ist, bekannt sein. Ich erinnere nur an *Cyphonautes*!

Die nach 1877 publicirten Arbeiten über Entwicklung der marinen Ectoprocten stammen mit geringen Ausnahmen von Barrois und Repiachoff her, beides Forscher, welche sich besonders auf diesem Gebiete einen wohlverdienten Namen erworben haben. Barrois (79c) publicirte 1879 zum ersten Male eine vollständige Entwicklungsgeschichte eines marinen Bryozoon (*Lepralia unicornis*) und kam dabei zu ganz unerwarteten Resultaten, besonders in Bezug auf die Umbildung der Larve in das primäre Thier des Stockes, welche sich keineswegs als eine damals noch von den meisten Gelehrten aufrecht erhaltene Metagenese, sondern als eine wahre, jedoch complicirte Metamorphose ergab. Dann folgte 1882 von demselben Autor ein zweiter Aufsatz (82), worin Barrois, theils auf Grund früher (81) angestellter Untersuchungen (u. A. an *Pedicellina*), theils auf Grund neuer Beobachtungen, zu dem wichtigen Ergebnis gelangt, dass bei allen Bryozoen (incl. Lophopoden) eine Entwicklung mit Metamorphose stattfindet, welche in den wesentlichsten Punkten überall denselben Verlauf nimmt. Barrois zeigte, dass die ernährenden Organe des Erwachsenen, sei es auch

manchmal in sehr primitivem Zustande, schon im Larvenleben vorgebildet sind und also keineswegs durch Knospung aus einer inneren Zerfallsmasse hervorgehen.

Die Untersuchungen des russischen Forschers beziehen sich auf *Tendra* und *Cyphonautes*, so wie auf die Larven von *Lepralia* und *Bowerbankia*. Schon aus dem Jahre 1878 datirt eine Arbeit von Repiachoff (78), welche in hohem Grade unsere Aufmerksamkeit verdient, weil sie über Furchung und Bildung des Hypoblasts ausführlichen Bericht erstattet. Seine späteren Schriften sind zum größeren Theile kleine Notizen (78a, 79, 79a, 79b, 80) als vorläufige Mittheilungen zu einer größeren russisch geschriebenen Abhandlung (80a), worin der Bau der *Cyphonautes*-Larve, die späteren Entwicklungszustände von *Tendra* und die Ontogenie von *Bowerbankia* ausführlich geschildert werden. Repiachoff stimmt in dieser Arbeit den Ansichten von Barrois, was den Ursprung der Larvenorgane anlangt, im Großen und Ganzen bei.

Als einen der jüngsten Bryozoenforscher müssen wir endlich noch Ostroumoff anführen, der in zwei kurzen Notizen (85, 85a) im Zool. Anzeiger 1885 Larvenbau und Metamorphose, besonders von *Cyphonautes* bespricht und in einer demnächst erscheinenden Monographie über die Bryozoen von Sebastopol seine Resultate niederzulegen beabsichtigt. Außerdem sind noch neue embryologische Arbeiten von Barrois, welche schon 1882 vom Verfasser angekündigt wurden, in Vorbereitung.

Es fragt sich nun, ob der oben citirte Balfour'sche Satz auch heutigen Tages noch Geltung besitzt oder ob durch die genannten Untersuchungen das Thema so ziemlich seine Erledigung gefunden hat. Ich glaube wohl mit Sicherheit behaupten zu können, dass Letzteres keineswegs der Fall ist, und dass wir noch weit davon entfernt sind über die Entwicklung der marinen Bryozoen das letzte Wort gesprochen zu haben. Die hervorragendsten Forscher auf diesem Gebiete, welche den Gegenstand und die Schwierigkeiten der Untersuchung natürlich am besten beurtheilen können, werden mir dies wohl sofort zugeben und erkennen, dass Manches noch einer näheren Bestätigung und weiterer Ausarbeitung bedarf. Von diesem Gesichtspunkte aus möchte diese Arbeit vielleicht nicht ganz nutzlos sein. Ich habe mich bestrebt, die Entwicklung der *Bugula*-Larve und die ersten Vorgänge der Metamorphose so genau wie möglich zu studiren, und hoffe, wie schon oben betont wurde, über die nachfolgenden Stadien der Entwicklung, wozu mir ein ziemlich ausgiebiges Material zur Verfügung steht, später berichten zu können.

Schon an dieser Stelle will ich hervorheben, dass ich in den wesentlichsten Punkten den Ansichten von Barrois beipflichten muss. Für die vielen Lücken, welche die Arbeit enthält, bitte ich freundlichst um Nachsicht.

Litteratur.

Es folge hier eine Liste mit den wichtigsten Angaben über die Embryologie der marinen Ectoprocten. Dieselbe darf durchaus nicht auf Vollständigkeit Anspruch erheben, da viele älteren Autoren keine Erwähnung gefunden haben. Dagegen haben die Arbeiten aus den letzten fünfzehn Jahren — als die wichtigsten — besondere Berücksichtigung gefunden. Die Titelnummern, welche auch in dem Text vorkommen, bezeichnen das Jahr, worin die betreffenden Arbeiten publicirt worden sind. Zugleich ist diese Liste eine chronologische, wodurch sie, glaube ich, an Brauchbarkeit gewinnt.

45. Reid, J., Anatomical and physiological observations on some Zoophytes. Ann. Mag. N. H. Vol. 16. 1845.

47. Dalyell, J. G., Remarkable Animals of Scotland 1847.

63. Claparède, Ed., Beobachtungen über Anatomie und Entw.-Geschichte wirbelloser Thiere an der Küste von Normandie angestellt. Leipzig 1863.

65. Smitt, F. A., Om Hafs-Bryozoernas Utveckling och Fettkroppar. Öfvers. Kongl. Vet. Akad. Förhandlingar. 1865. No. 1.

69. Nitsche, H., Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte einiger chilostomen Bryozoen. Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1869.

69a. Schneider, A., Zur Entwicklung und systematischen Stellung der Bryozoen und Gephyreen. Arch. Mikr. Anat. 5. Bd. 1869.

69b. Metschnikoff, E., Über Metamorphose einiger Seethiere. Göttinger Nachrichten. 1869.

70. Claparède, Ed., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Seebryozoen. Zeit. Wiss. Z. 21. Bd. 1870.

71. Metschnikoff, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger niederen Thiere. 5. Seebryozoen. Bull. Acad. Sc. Pétersbourg. Tome 15. 1871.

72. Allman, G. J., On the structure of *Cyphonautes*. Q. Journ. Micr. Sc. Vol. 12. 1872.

74. Salensky, W., Untersuchungen an Seebryozoen. Zeit. Wiss. Z. 24. Bd. 1874.

75. Barrois, J., Des formes larvaires des Bryozoaires. Compt. Rend. Tome 81. 1875.

75a. Repiachoff, W., Zur Entwicklungsgeschichte der *Tendra zostericola*. Zeit. Wiss. Z. 25. Bd. 1875.

76. Repiachoff, W., Zur Naturgeschichte der chilostomen Seebryozoen. Ibid. 26. Bd. 1876.
77. Barrois, J., Recherches sur l'Embryologie des Bryozoaires. Lille 1877.
77a. Joliet, L., Contribution à l'histoire des Bryozoaires des côtes de France. Arch. Z. Expér. T. 6. 1877.
77b. Hatschek, B., Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. Zeit. Wiss. Z. 29. Bd. 1877.
78. Repiachoff, W., Über die ersten embryonalen Entwicklungsvorgänge bei *Tendra zostericola*. Ibid. 30. Bd. Supplem. 1878.
78a. Idem. Zur Kenntnis der Bryozoen. Z. Anzeiger No. 10. 1878.
78b. Barrois, J., Du développement des Bryozoaires Chilostomes. Compt. Rend. Tome 87. 1878.
79. Repiachoff, W., Zur Embryologie der *Tendra zostericola*. Z. Anzeiger No. 20. 1879.
79a. Idem. Bemerkungen über *Cyphonautes*. Ibid. No. 39. 1879.
79b. Idem. Zur Embryologie der *Bowerbankia*. Ibid. No. 45. 1879.
79c. Barrois, J., Mémoire sur la métamorphose des Bryozaires. Ann. Sc. N. Tome 9. 1879—80.
80. Repiachoff, W., Zur Kenntnis der *Bowerbankia*-Larven. Z. Anzeiger No. 56. 1880.
80a. Idem. Zur Morphologie der Bryozoen. Schriften Neuruss. Naturf. Ges. Bd. 6. 1880. (Russisch.)
80b. Balfour, Fr. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie. 1. Bd. 1880. Deutsch von B. Vetter.
80c. Hincks, Thom., A History of the British marine Polyzoa. London 1880.
81. Barrois, J., Métamorphose de la Pédicelline. Compt. Rend. Tome 92. 1881.
82. Idem. Embryogénie des Bryozoaires. Essai d'une théorie générale du développement basée sur l'étude de la métamorphose. Journ. Anat. Phys. Paris. Tome 18. 1882.
85. Ostroumoff, M. A., Note sur la métamorphose du *Cyphonautes*. Z. Anzeiger No. 192. 1885.
85a. Idem. Extrait de l'oeuvre sur la Morphologie des Bryozoaires marines. Ibid. No. 206. 1885.

Name der untersuchten Species.

Die Species, an der vorstehende Untersuchungen angestellt wurden, ist in der Zoologischen Station zu Neapel allgemein unter dem Namen *Bugula flabellata* Thomps. bekannt. Bei genauerer Betrachtung des Habitus und des Baues stellte sich aber heraus, dass diese Art vielmehr den Charakteren der von Norman[1] beschriebenen *Bugula calathus* entspricht. Waters[2] führt in seiner Liste der Bryozoen von Neapel drei *Bugula*-Species an, unter welchen *B. avicularia* Pall. forma

[1] Norman. Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 8. p. 218. pl. 6 Fig. 3—8.

[2] Waters, A. W., Bryozoa of the Bay of Naples. Ann. Mag. N. H. (5) Vol. 3. 1879.

flabellata Thomps. Diese Form (vgl. auch Smitt[1]) ist wohl sicher mit *B. flabellata* J. V. Thompson identisch. Da nun in dem kürzlich erschienenen Anhang[2] zu der obengenannten Liste von Waters keine anderen Bryozoenspecies erwähnt werden, so halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass dieser Autor die von mir als *Bugula calathus* Norm. bezeichnete Art mit *B. flabellata* Thomps. identificirt hat. Wenn auch die Unterschiede zwischen *B. flabellata* Thomp. und *B. calathus* einen untergeordneten Werth beanspruchen mögen, so sind sie nach Hincks (80c), der auf diesem Gebiete wohl als Autorität gilt, doch groß genug, um beide Formen als gesonderte Species zu trennen. »I confess that I rank this beautiful form as a distinct species with some hesitation. It may be a question whether, in the face of its essential agreement with *B. flabellata* in all the leading structural points, the differences which it undoubtedly exhibits, should be regarded as more than varietal. In the absence however of intermediate forms it seems right to give it a separate name.« (Id. p. 84.)

Ich will hier kurz die Gründe für meine Ansicht anführen. 1. Der Habitus des Stockes. Dieser deckt sich vollkommen mit der von Hincks für *B. calathus* gegebenen Diagnose: »Zoarium composed of a number of dichotomously divided branches, springing from a fibrous base and spreading out regularly on all sides, so as to form a shallow cup. (p. 82)...« The differences between the present species and *B. flabellata* are almost entirely confined to habit and mode of growth. The zoarium of the former is shaped like a shallow cup, perfectly simple and *without any trace of convolution*; the shoots or branches which compose it are shorter, and divided into a much smaller number of segments, than those of the latter; *the growth is more spreading* than that of *B. flabellata*, *the shoots of which are stout, erect and much divided.*« (p. 83). 2. In den Größenverhältnissen des Stockes kommt unsere Form *B. calathus* viel näher als *B. flabellata* (s. Hincks op. cit. p. 82 und die Abbild. Tafel 11). Ähnliches gilt auch 3. für die Avicularien und 4. für die Ovicellen. Über Erstere sagt Hincks in seiner Beschreibung von *B. calathus*: »the beak short in proportion to the head, bent, *but not very abruptly* (as in *B. flabellata*) at the point«. Die Brutkapseln sind, wie bei *B. calathus*, im Verhältnis zu den Dimensionen des Geschlechtsthiers größer als bei *B. flabellata*. 5. Auch die Gestalt der Individuen,

[1] Smitt, F. A., Kritisk förteckning öfver Skandinaviens Hafs-Bryozoer. in Öfvers. Kongl. Vet. Akad. Förhandl. 1877. No. 5.

[2] Waters, A. M., On the use of the Avicularian Mandible in the Determination of the Cheilostomatous Bryozoa. Journ. Roy. Micr. Soc. (2) Vol. 5. 1885.

von der Neuralseite betrachtet, schließt sich den bei *B. calathus* (s. Hincks Taf. 11) vorkommenden Verhältnissen sehr eng an, indem die Breite nicht überall dieselbe ist wie bei *B. flabellata*, sondern ungefähr in der Mitte ihr Maximum erreicht.

Wichtig für die Unterscheidung der beiden Arten ist nach Hincks die Farbe des lebenden und des getrockneten Stockes. »The colour of the two, when dried, presents a striking contrast. When living *B. calathus* is of a light straw-colour, when dried of a yellowish horn colour. ...When dried *B. flabellata* may at once be recognized by its ashy colour; when living it is of a very delicate flesh colour.« Was den letzteren Punkt anlangt, so decken sich meine Beobachtungen nicht ganz mit denen des gelehrten englischen Autors. Erstens muss ich hervorheben, dass die Farbe des im Golfe so häufig vorkommenden Thierstockes ziemlich variirt, je nach dem Zeitpunkt, den man zur Untersuchung wählt. Während der Reifung der Geschlechtsproducte und der Embryonalentwicklung besitzen nämlich fast alle Thiere einen gut entwickelten Ernährungsapparat, und in Folge dessen hat der Stock ein gelbbraunes Aussehen; ist aber die Geschlechtsperiode vorbei, so unterliegen die betreffenden Organe der meisten Thiere einer Histolysis und verwandeln sich dabei in die wohl bekannten braunen Körper. Der Stock nimmt dann eine mehr strohgelbe Farbe an. Über die Farbe der getrockneten Colonien kann ich leider nichts berichten, da ich damals versäumt habe, hierüber Versuche anzustellen. Die conservirten und nachher getrockneten Colonien sind sehr schwach gelblich.

Die betreffende Species gehört gewiss zu den häufigsten *Bugula*-Arten — ja, ich möchte fast sagen, zu den häufigsten Bryozoen — welche im Golfe von Neapel leben. Trotz der Cholera-Epidemie, welche damals die Fischerei fast ganz zum Stillstand brachte, hatte ich, Dank sei den Sorgen des Herrn Salvatore Lobianco, ein ausgiebiges Material zur Verfügung, welches zum größeren Theile aus der unmittelbaren Nähe der Station stammte. Ich fand die Colonien manchmal in großer Menge auf Ascidien (z. B. *Styela gyrosa* Hell., auf Anneliden-röhren (u. A. *Spirographis Spallanzanii*), so wie auf Steinen und anderen marinen Gegenständen. Während der Monate September und October entwickelten die Thiere eine große Menge Embryonen; im November fand eine Abnahme des Geschlechtslebens statt und im December schien sich dasselbe wiederum zu steigern, so dass ich vermuthe, dass die Geschlechtsperiode sich einige Male im Jahre wiederholt.

Untersuchungsmethoden.

a. Eier und Embryonen. Zur Untersuchung der Eier und Embryonen benutzte ich sowohl frisches als conservirtes Material. Zur Conservirung brauchte ich Alkohol und Sublimatlösung (kalt und warm). Die mit letzterer Flüssigkeit fixirten Colonien verweilten zur Entfernung der bei der Untersuchung sehr störenden Sublimatkrystalle (nach P. Mayer) längere Zeit in einer schwachen Jod-Alkohollösung (Alk. 70%) und wurden dann in Alkohol von 90% weiter gehärtet. Als Färbungsmittel versuchte ich Alauncarmin und alkoholisches Boraxcarmin, zog aber den letzteren Farbstoff vor. Die hiermit gefärbten Objecte müssen längere Zeit im angesäuerten Alkohol verweilen, da dieser die in den Brutkapseln befindlichen Embryonen schwer durchdringt. Auf die conservirten gefärbten Colonien wurden dann zwei Untersuchungsmethoden angewandt. Die eine Methode, nach welcher die Embryonen mit Hilfe fein geschliffener Nadeln unter dem Mikroskope aus den Ovicellen präparirt wurden[1], — hierbei lieferte das Bild-umkehrende Prisma von Zeiss ausgezeichnete Dienste —, setzte mich in den Stand die Furchung, die Gestalt der verschiedenen Embryonalstadien und schließlich auch Einiges von der inneren Organisation zu studiren: doch muss ich hervorheben, dass solche Präparate, auch wenn sie gut gefärbt und in Nelkenöl aufgehellt sind, weit davon entfernt sind über die Einzelheiten vollkommenen Aufschluss zu geben. Im Gegentheil: das reichlich vorhandene braune Pigment so wie noch andere Umstände erschweren die Untersuchung ungemein und machen die Anwendung der Schnittmethode absolut nothwendig. Zu diesem Zwecke wurden die Colonien mit Salpetersäure entkalkt, jedoch nicht ganz, da sonst die Segmente zusammenfallen, ein Umstand, der sowohl für die Untersuchung als für die Orientirung sehr unvortheilhaft ist. Als Lösungsmittel für Paraffin benutzte ich Chloroform und Toluol (von Holl[2] empfohlen): ich ziehe letztere Flüssigkeit vor, weil sie schneller durchdringt und keine Schrumpfung verursacht. Zur besseren Orientirung wurden vor der

[1] Zu diesem Zwecke wurden die mit Embryonen versehenen Segmente mittels Gelatinelösung an die untere Wand eines Glasschälchens fixirt und mit einer dünnen Schicht Alkohol übergossen. Passend werden diese Colonien vorher theilweise entkalkt, da alsdann die Kapselwände bei der Nadelberührung leichter springen. Trotzdem ist es ziemlich schwer, die größeren Embryonen ganz intact aus der Kapsel zu isoliren, da sie der Kapselwand immer mehr oder weniger fest anhaften.

[2] Z. Anzeiger No. 192. 1885.

Einbettung von den Objecten genaue Skizzen mit der Camera angefertigt, was um so erwünschter war, als die Embryonen innerhalb der Brutkapseln eine sehr verschiedene Lage haben können.

b. Larven. Zur Erhaltung der Larven wurden die geschlechtsreifen Colonien, nach wiederholtem Abspülen[1], in niedrige breite Cylindergläser übertragen, worin das zuvor sorgfältig gereinigte Meerwasser mittels eines schwachen gegen die Seite des Glases gerichteten Wasserstromes fortwährend kühl gehalten wurde. Die Larven, welche in den Monaten September und October gewöhnlich alle vier oder fünf Tage Morgens, meistens in großer Zahl zugleich ausschwärmen und sich besonders an der dem Lichte zugekehrten Wand des Glases massenhaft ansammeln, wurden theilweise lebendig unter dem Mikroskope untersucht, um ihren Bau, ihre Bewegungserscheinungen so wie auch die Vorgänge der Metamorphose zu studiren. Ein zweiter Theil wurde mittels einer Pipette in andere ähnlich eingerichtete Cylindergläser transportirt, wo sie sich ungestört festsetzen und weiter entwickeln konnten. Diese Gläser wurden sehr genau beobachtet, um eine möglichst vollständige Reihe Entwicklungsstadien des Primärthiers sammeln und conserviren zu können. Ein dritter Theil der Larven endlich wurde zur weiteren Untersuchung conservirt. Als Fixirungsmittel kamen in Anwendung: Osmiumsäure 1%, Pikrinschwefelsäure und Sublimatlösung; doch erhielt ich mit letzterer Flüssigkeit, und zwar im kochenden Zustande, die besten Resultate. Die lebenden Larven wurden mittels einer Pipette in eine geringe Quantität der kochenden Sublimatlösung (gesättigten Lösung in Süßwasser) transportirt und darin kurze Zeit belassen. Dann wurden sie im Süßwasser abgespült und von da in Alkohol von 40% und 70% übertragen. Nachher kamen sie in die Jod-Alkohollösung und schließlich in Alkohol von 90%. Als Farbstoff benutzte ich alkoholisches Boraxcarmin. Theilweise wurden sie in Nelkenöl in toto untersucht, theilweise zum Schneiden vorbereitet und nach Angabe von Fol[2] erst in ein Gemisch von Nelkenöl und Alk. absol., dann in reines Nelkenöl und endlich in Terpentinöl übertragen, dem allmählich Paraffin zugesetzt wurde. Es wurde hier Chloroform als Lösungsmittel für Paraffin vermieden, weil die äußerst kleinen Larven auch nach Bei-

[1] Es ist unmöglich, die Colonien vollkommen rein zu bekommen. Es haftet zwischen den Stacheln, Ovicellen und Avicularien immer viel Schmutz und die Oberfläche ist meistens mit einer großen Anzahl *Zoothamnium*-Colonien besetzt.

[2] Fol, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. 1. Lieferung 1884. p. 120.

fügung von Äther in dieser Flüssigkeit zu stark umherschwimmen[1]. Die Durchtränkung mit Paraffin ging auf dem Wasserbade in einem tiefen Uhrschälchen vor sich, welches zur besseren Erkennung der Larven unten weiß angestrichen war. Zur Einbettung wurden die Larven nach längerem Aufenthalt in der Paraffinlösung in die Mitte zusammengetrieben und dann zu 5—10 Stück mit Hilfe einer weiten, vorher erwärmten dickwandigen Pipette auf eine mit Glycerin eingeriebene Glasplatte gebracht. Die kaum erstarrten Paraffinperlen wurden dann in Wasser geworfen und nachher geschnitten. Diese Methode führt zwar nicht immer, aber doch in den meisten Fällen zum Ziele. Sie erfordert aber selbstverständlich eine gründliche vorhergegangene Orientirung.

Alle Schnittpräparate wurden mit dem Jung'schen Mikrotom angefertigt. Durchschnittlich erhielt ich durch jede gut eingebettete Larve 35—45 Schnitte. Ich brauche wohl kaum zu betonen, dass die Schnitte mittels der Schellackmethode auf den Objectträger aufgeklebt wurden.

A. Ovarium. Reifung des Eies.

Uber die erste Anlage des weiblichen Geschlechtsorganes kann ich leider bis jetzt nichts Sicheres mittheilen. Vermuthlich erfolgt der Randknospungsprocess während der Geschlechtsperiode nicht so rasch wie sonst, denn der Übergang zwischen den jüngsten Knospen und den nahezu erwachsenen Thieren ist ziemlich schroff.

Die meisten von mir untersuchten Randknospen hatten schon einen in Entwicklung weit vorgeschrittenen Ernährungsapparat und besaßen ein junges Ovarium[2], welches deutlich differenzirte Eizellen enthielt und bereits die ersten Entwicklungsphasen durchgemacht hatte. Trotzdem glaube ich als sehr wahrscheinlich hinstellen zu können, dass sich bei unserer *Bugula* die Anlage des Eierstockes so wie die Entstehung der Eier den bei *Flustra membranaceo-truncata* auftretenden und von mir[3] beschriebenen Verhältnissen sehr eng anschließt, weil die

---

[1] Über Toluol bei der Einbettung von Larven habe ich bis jetzt keine Erfahrung.

[2] Ähnliches wurde u. A. von Claparède (70) bei *B. avicularia* beobachtet.

[3] Vigelius, Die Bryozoen gesammelt während der dritten und vierten Polarfahrt des »Willem Barents« in den Jahren 1880 und 1881. in: Bijdrage tot de Dierkunde uitgegeven door het genootschap Natura Artis Magistra te Amsterdam. 11. Aflev. Tj. v. Holkema 1884.

jüngsten von mir gesehenen Ovarien in Bau und Lagerungsverhältnissen mit denen von *Flustra* eine große Übereinstimmung darbieten. Falls diese Ansicht richtig ist, so ist auch hier das Ovarium ein Product des mesenchymatösen Parenchymgewebes und entsteht als eine ganz locale Wucherung Anfangs indifferenter Zellen, von welchen einige sich in junge Eizellen umbilden. Zu Gunsten dieser Ansicht spricht auch die Beobachtung Nitsche's (69), nach welcher bei *Bugula* die jungen Eier »durch Knospung der Endocyste (= Parietalschicht des Parenchymgewebes mihi) nach innen« hervorgehen. Auch Claparède's Beobachtungen an *B. avicularia* (70) sind hiermit in Einklang.

Die jüngsten von mir beobachteten Ovarien zeigten entweder einen deutlichen Zusammenhang mit der Parietalschicht der Neuralwand des Geschlechtsthiers, oder sie lagen derselben dicht an. Ich fand die meisten ungefähr in der Mitte der Längsachse des Thieres, rechts oder links von dem Ernährungsapparat und fast immer in der Nähe einer der Seitenwände.

Im Inneren bemerkt man zwei oder mehrere größere Eizellen, welche eine rundliche Gestalt besitzen (Fig. 40 und 41). Ihre Lage ist nicht immer dieselbe, doch werden sie durchweg schon frühzeitig von den übrigen viel kleineren Zellen des Eierstocks umgeben. Diese bilden, wie bei *Flustra*, einen Follikelsack, der auch hier während des später eintretenden Reifungsprocesses wiederum zum größten Theile verschwindet. Ähnliches fand auch Smitt (65), wie ich glaube, bei *Lepralia Peachii*[1].

Der Follikelsack von *Bugula* unterscheidet sich auffallend von dem bei *Flustra* vorhandenen durch seine geringere Ausbildung und die spärlichere Zahl der ihn aufbauenden Zellen. Diese sind nicht wie bei letzterer Species[2], cylindrisch und dicht neben einander angeordnet, sondern klein, abgeplattet und besonders in den älteren Ovarien mehr unregelmäßig zerstreut. Man vergleiche hierzu die Fig. 39 Taf. III und Fig. 72 Taf. V meiner *Flustra*-Monographie mit den diese Abhandlung begleitenden Figuren 3, 4, 40 und 41.

---

[1] »Allt efter som ägget tillväxer, förminskas fettkroppsmassan omkring det, till dess det ligger fritt uti kropps-kaviteten« loc. cit. p. 17. Ich glaube annehmen zu müssen, dass die hier beschriebene »fettkroppsmassa«, zum Theil wenigstens, meinem Follikelsack entspricht. Aus dem Satz: »I det första stadium, hvari ägget här synes, ligger det uti djurhuset inbäddadt i en lös fettkroppsmassa, *samlad längs sidan af kropps-kaviteten*« so wie auch aus den Figuren ist dies aber wenig klar.

[2] Der Follikelsack von *Scrupocellaria* scheint nach der Beschreibung und Abbildung von Smitt (65) demjenigen von *Flustra* sehr ähnlich zu sein.

Die Anzahl der im Ovarium enthaltenen Eizellen wechselt. Häufig giebt es deren zwei (Fig. 40), doch können, in Übereinstimmung mit Joliet's (77 a) Angaben über *Bugula avicularia*, auch mehrere vorhanden sein. Das Ovarium, von dem Fig. 27 einen Durchschnitt darstellt, enthielt vier Eier, von denen auf dem Schnitt nur drei getroffen sind. In Fig. 41 ist ein junges Ovarium mit vier Eiern abgebildet.

Die jungen runden Eier besitzen ein großes von dem umgebenden Dotter scharf abgegrenztes Keimbläschen, welches Anfangs eine kugelförmige, später oft eine mehr längliche Gestalt besitzt (Fig. 1, 27, 42). Anfangs liegt es ungefähr in der Mitte der Eizelle, nachher nimmt es aber durchweg eine mehr excentrische Lage ein. Öfters fand ich Bilder, auf denen das Kerngerüst des Keimbläschens deutlich zu sehen war, wie dies auch von Repiachoff (80 a) in seiner *Bowerbankia*-Arbeit Fig. 1 Taf. 3 abgebildet worden ist. Das Keimbläschen enthält ausnahmslos einen großen rundlichen Keimfleck (s. d. Figg.), der sich, im Gegensatz zu dem Keimbläschen, mit Alaun- und Boraxcarmin sehr intensiv färbt. Innerhalb dieses Gebildes liegen entweder eine größere oder mehrere kleinere rundliche Flecken, welche keinen Farbstoff aufnehmen, und, den Angaben Repiachoff's (78) entsprechend, als Vacuolen zu deuten sind. Ich habe ihrer schon in meiner *Flustra*-Arbeit Erwähnung gethan.

Der Dotter des Eies ist körnig und enthält braunes Pigment. Auf Schnitten durch reifende Eier fand ich ihn oft rings um das Keimbläschen angehäuft, so dass, bei excentrischer Lage des Letzteren ein Theil des von der feinen Eimembran umschlossenen Raumes leer erschien (Fig. 1, 27).

Im Anfang besitzen die Eizellen ungefähr dieselben Dimensionen. Dieser Zustand ändert sich aber und, indem der Kampf ums Dasein beginnt, tritt ein merkbarer Größenunterschied auf. Enthält das Ovarium zwei Eizellen, so nimmt die eine, welche unter den günstigsten Bedingungen steht, rasch an Größe zu, während die andere in der Entwicklung zurückbleibt (Fig. 3, 4). Sind in dem Ovarium mehrere Eizellen vorhanden, so ist der Unterschied zwischen den kleineren und größeren Eiern ebenfalls sehr merklich (Fig. 27), und besitzen gewöhnlich sämmtliche Eier verschiedene Dimensionen. Mit dem Wachsthum verlieren die Eier ihre runde Gestalt und nehmen dann, in Folge des gegenseitigen Druckes manchmal die Form eines Halbmondes oder eines Quadranten an (Fig. 27). Dies gilt besonders für diejenigen Ovarien, welche mehrere Eizellen enthalten.

Die Wachsthumsvorgänge des Eierstocks scheinen, wie bei *Flustra*,

in der Regel darauf hinauszulaufen, dass nur eines der Eier die Reife erlangt und befruchtet wird, während die übrigen mehr oder weniger nach der Peripherie zurückgedrängt werden und, wenigstens während der Reifung des bevorzugten Eies, eine passive Rolle spielen. Niemals sind mir bis jetzt zwei oder mehrere vollkommen reife Eier in der Leibeshöhle eines Geschlechtsthieres zu Gesicht gekommen. Doch scheint dies unter gewissen (jedoch ohne Zweifel seltenen) Umständen der Fall sein zu können, da ich bisweilen innerhalb einer Brutkapsel zwei ungefähr gleich große und gleich entwickelte Embryonen antraf. Auch scheint es mir nicht unmöglich, dass wenn mehrere Eier im jungen Ovarium vorhanden sind, während des Reifungsprocesses einige der in Entwicklung zurückgebliebenen Eier zu Grunde gehen, denn in den älteren Ovarien, wo das reife Ei im Begriff ist selbständig zu werden, ist die Zahl jener Eier fast immer auf eins, selten auf zwei reducirt. Diese liegen dann mit dem Rest des Follikels, dessen Elemente, wie schon gesagt, mit der Reifung des Eies abnehmen und wahrscheinlich als Nahrung verbraucht werden, dem reifenden Ei dicht an.

Während der beschriebenen Vorgänge hat das Ovarium die Verbindung mit der neuralen Parietalschicht aufgegeben und liegt entweder frei in der Leibeshöhle oder es wird von einem diese durchsetzenden Parenchymstrang fixirt[1]. Öfters sah ich als Bestätigung meiner Beobachtung an *Flustra*, dass der Follikelrest mit der stationären Eizelle, resp. Eizellen) sich von dem reifen Ei absondert und sich gegen die Wand der Leibeshöhle zurückzieht (Fig. 42). Ich vermuthe, dass diese Erscheinung Regel ist, und dass der Ovarialrest sich unter Umständen wiederum zu einem neuen Ovarium auszubilden vermag; doch kann ich hierfür keine weiteren Belege beibringen.

Die reifen, braun pigmentirten Eier sind kleiner als diejenigen von *Flustra membranaceo-truncata*. Meistens haben sie eine rundliche oder ellipsoidische Gestalt (Fig. 1), doch können sie auch in Folge des Druckes der umliegenden Organe mehr oder weniger abgeplattet sein. Eine deutlich bilateral-symmetrische Form und ventrale Abplattung des reifen Eies, welche von Repiachoff (78) bei *Tendra* beobachtet wurden, habe ich bei *Bugula* vermisst. Nach ihm sollen die drei Körperachsen des reifen Eies denjenigen der ausgebildeten Larve entsprechen.

[1] Joliet (77a) will die Entstehung der Eier aus dem Funiculus beobachtet haben. Ich bestreite die Möglichkeit dieser Genese nicht, jedoch scheint mir dieser Punkt von untergeordneter Bedeutung, da meiner Ansicht nach Parenchymstränge und Parietalschicht (Endosarc und Endocyste Aut.) genetisch und histologisch eng zusammengehören.

Hat das Ei sich einmal selbständig gemacht, so wandert es neuralwärts von der Tentakelscheide durch die Leibeshöhle der Ovicelle entgegen und wird schließlich in dieselbe aufgenommen. Da die meisten Geschlechtsindividuen zugleich Eier und Spermatozoiden entwickeln, so glaube ich annehmen zu müssen, dass hier die Befruchtung in der Regel eine innere ist und innerhalb der Leibeshöhle vor sich geht. Auch Hincks (80c) fand das reife Ei von *Bugula avicularia* in der Leibeshöhle ringsum von Spermatozoen umgeben.

Für weitere Litteraturangaben über das weibliche Geschlechtsorgan bei den Bryozoen verweise ich auf meine oben citirte Monographie.

Die Brutkapsel.

Bevor wir die Entwicklungsvorgänge des befruchteten Eies näher verfolgen, wird es passend sein, einige Bemerkungen über Entwicklung und Bau der Ovicellen einzuschalten. Diese bilden sich bekanntlich bei *Bugula*, wie schon Reid (45) beschrieben hat, als äußere Anhänge am distalen Pole des Geschlechtsthiers und sind nach dem von Nitsche (69) bei *Bicellaria* beschriebenen Typus gebaut.

Die Brutkapsel erscheint etwas später als das Ovarium. Es entstehen von der freien Distalwand des Geschlechtsthiers aus zwei Ausstülpungen, welche schon von vorn herein eine verschiedene Gestalt und Größe besitzen und nach Nitsche's Angaben über *Bicellaria* aus einer kleinen Anschwellung hervorgehen sollen. Die eine Ausstülpung, welche der Opercularseite des Stockes zugekehrt liegt, wollen wir von jetzt an als Ovicellblase bezeichnen. Sie hat, wie der Name andeutet, die Gestalt einer Blase und ist kleiner als die andere Ausstülpung, welche neuralwärts ihr anliegt und eine mehr sackförmige Gestalt besitzt. Dieser Sack fängt nun bald an, sich nach der Opercularseite hin zu krümmen und die Blase zu umwachsen, wodurch er die Gestalt eines Helmes gewinnt (Fig. 29).

In dem Basalabschnitt der Ovicelle liegen Helm und Blase dicht an einander: weiter hinauf bleibt Anfangs zwischen beiden Gebilden ein großer Raum frei, der vorn mit dem umgebenden Medium in offener Verbindung steht. Indem nun aber der Helm, der sich Anfangs hoch über die Blase hinaus erhebt, in der oben angedeuteten Richtung weiter wächst und zugleich hiermit eine stärkere Krümmung erfährt, wird diese Communication immer kleiner, so dass, wenn der Rand des Helmes sich dicht an die Außenseite der Blasenwand angelegt hat, der zwischen Blase und Helm befindliche Raum nach außen vollkommen

abgeschlossen ist. Dieser Raum, welcher sich, in Folge der Annäherung von innerer Helmwand und Blase, inzwischen bedeutend verkleinert hat (Fig. 12), ist bestimmt das Ei aufzunehmen und stellt also den Brutraum dar. Den Übergang des Eies in die Brutkapsel habe ich trotz vieler Bemühungen niemals beobachtet. Ohne Zweifel passirt dasselbe durch einen im Basaltheil der Ovicelle zwischen Helm und Blase frei bleibenden Spaltraum, welcher mit der Leibeshöhle des Geschlechtsthiers in offener Verbindung steht. Über den Weg des Eies kann, wenn man die Wände der Blase und des Helmes genau verfolgt, kein Zweifel existiren, jedoch habe ich auf Schnitten vergeblich nach der betreffenden Communication mit der Leibeshöhle gesucht, da an dieser Stelle die Wände von Helm und Blase sowohl vor als nach Übertritt des Eies so dicht an einander liegen, dass sie scheinbar eine Wand bilden (Fig. 10, 12).

Die Innenseite des Helmes und der Blase wird schon frühzeitig von einer Fortsetzung der Parietalschicht des Parenchymgewebes ausgekleidet. Auf Schnitten findet man überall zerstreute der inneren Ovicellwand dicht anliegende Zellkerne, welche dieser Schicht angehören (Fig. 29). An einer Stelle aber, und zwar in dem mittleren Theile der distalen Blasenwand, nimmt die Zellbekleidung einen ganz anderen Charakter an. Diese Zone wird nämlich in der erwachsenen Brutkapsel von einer Zellschicht gebildet, welche sich auffallend von der Parietalschicht unterscheidet, jedoch an den Rändern unmittelbar in sie übergeht (Fig. 10, 12, 51). Erstens sind hier die Zellen viel größer und cylindrisch und enthalten in ihrem unteren Theil einen großen rundlichen Kern; zweitens sind sie in einer Reihe dicht neben einander geordnet und haben daher vollkommen das Aussehen eines Cylinderepithels (siehe die Figuren); auf dem Querschnitt sind sie polygonal, meistens fünf- oder sechsseitig (Fig. 44). Nitsche (69) fand eine ähnliche Differenzirung in der Ovicellblase von *Bicellaria* und bezeichnet sie auch als Epithelium. Derjenige Theil der Blasenwand, über welchen sich die Cylinderzellenschicht erstreckt, senkt sich frühzeitig ein und nimmt dadurch die Gestalt einer Schüssel an, welche später den Embryo tragen soll. In der That macht die mit einem Embryo versehene Brutkapsel den Eindruck, als liege derselbe auf einem rundlichen, etwas vertieften Präsentirteller.

Bei Anfertigung von Schnitten durch die Ovicelle findet man innerhalb des Blasenraumes immer eine größere oder geringere Anzahl kugelförmiger oder ellipsoidischer Körperchen, welche einen körnigen Inhalt haben und einen, zwei oder drei längliche, ganz peripherisch ge-

lagerte Kerne enthalten (Fig. 10, 12, 51). Sie häufen sich besonders in den jungen Ovicellen an derjenigen Stelle an, wo die Cylinderzellenschicht in Bildung begriffen ist. Öfters hatte ich Gelegenheit zu beobachten, dass diese Körperchen mit den jungen Cylinderzellen eine enge Verbindung eingehen und im Bereiche dieser Zellen in kleinere Stückchen zerfallen, welche dem Anscheine nach von den Zellen aufgenommen und ihnen einverleibt wurden (Fig. 45, 46, 47). Dass zwischen beiden Elementen ein physiologischer Verband existirt, unterliegt keinem Zweifel, doch fragt es sich: welches ist dieser Verband? Könnten die Cylinderzellen nicht etwa aus diesen ebenfalls zelligen, aber mehrkernigen Bestandtheilen hervorgehen? Ich wage es nicht hierüber ein sicheres Urtheil abzugeben, muss aber hervorheben, dass die Bilder sehr dafür zu sprechen scheinen.

Die betreffenden Körperchen wandern von der Leibeshöhle aus in die Höhle der Ovicellblase. Ich traf sie in jedem Thiere, besonders aber in den Knospen, in größerer oder geringerer Zahl an. Ihre Lage ist verschieden, jedoch liegen sie oft der Parietalschicht oder den Strängen des Parenchymgewebes dicht an. Besonders in den Knospen scheinen sie gerade wie in der Ovicellblase an der Bildung des Parenchymgewebes lebhaften Antheil zu nehmen. Aller Wahrscheinlichkeit nach entstehen sie auch aus dem Parenchymgewebe, dessen Zellbestandtheile und Zellderivate, wie ich schon in meiner *Flustra*-Monographie hervorzuheben Gelegenheit hatte, einen so sehr wechselnden und verschiedenen Charakter darbieten können.

Verschiedene Autoren haben über eigenthümliche zellige Bestandtheile innerhalb der Leibeshöhle bei Bryozoen berichtet. Ich erinnere nur an die Beschreibungen von Smitt (65), Repiachoff (76) und Joliet (77a), deren Beobachtungen aber ziemlich aus einander gehen. Ich habe ihre Abbildungen der »fettkroppar«, »cellules flottantes« etc. sorgfältig mit meinen Bildern verglichen, und muss gestehen, dass ich nirgendwo das Bild unterzubringen vermochte, wie ich es so oft zu sehen bekam. Es fehlen nämlich überall die charakteristischen, peripherisch gelagerten Kerne.

In Bezug auf ihre physiologische Bedeutung glaube ich die Körperchen bei *Bugula* als mehrkernige Wanderzellen oder vielleicht als durch Verschmelzung einiger Zellen entstandene Gebilde auffassen zu müssen, welche dem mesenchymatösen Parenchymgewebe, also dem mittleren Keimblatt entstammen, und im Thierkörper eine morphogenetische Rolle spielen, d. h. neue Körperbestandtheile zu liefern im Stande sind. Vielleicht besitzen sie auch noch andere wichtige Func-

tionen. Solche Wanderzellen, welche besonders durch die trefflichen Untersuchungen von METSCHNIKOFF[1] näher bekannt wurden, sind jetzt in fast allen Abtheilungen des Thierreichs nachgewiesen, und spielen in dem Körper eine sehr wichtige und vielseitige Rolle. Sollten sie den Bryozoen fehlen? Ich kann es kaum glauben.

Der vermeintliche Ursprung der Cylinderzellenschicht und ihr in der That sehr inniger Zusammenhang mit der Parietalschicht des Parenchymgewebes innerhalb der Ovicellblase scheinen wiederum für die in letzterer Zeit mehr und mehr vertretene Ansicht zu sprechen, dass die Epithel- und Mesenchymzellen keineswegs so scharf von einander zu trennen sind, wie dies Gebr. HERTWIG in ihrer »Coelomtheorie« behauptet haben. Auch in meiner Abhandlung über *Flustra membranaceo-truncata* habe ich schon darauf hingewiesen. Bei dieser Species, wo ich die Ovicellen als innere Gebilde beschrieben habe, fehlt die Cylinderzellenschicht. Letztere hat also unter den Chilostomen keine allgemeine Verbreitung.

Schließlich noch einige Worte über die Ovicellmuskeln. Es sind dies Bündel lang ausgezogener Zellen des Parenchymgewebes, welche ungefähr in der Mitte den für die Muskelform der Bryozoen so charakteristischen seitlich gelegenen Kern besitzen und an beiden Enden mit der Parietal- resp. Cylinderzellenschicht zusammenhangen. In Verlauf und Anordnung verhalten sie sich im Allgemeinen ähnlich wie bei *Bicellaria*, wo sie von NITSCHE (69) beschrieben wurden. Sie bilden zwei Gruppen (Fig. 10, 12, 51). Die eine (*om*) besteht aus zwei Bündeln von ziemlich starken, geradlinigen, parallel verlaufenden Fasern, welche den Blasenraum quer oder etwas schief durchsetzen. Ihre Insertionspunkte liegen an der der Opercularwand des Geschlechtsthiers zugekehrten Seite der Blasenwand dicht neben einander; von da aus divergiren sie in neuraler Richtung. Durch ihre Wirkung wird vermuthlich der oben beschriebene Spaltraum, welcher die Verbindung zwischen Brutraum und Leibeshöhle bildet, während des Durchtritts des Eies vergrößert.

Die andere Gruppe (*om'*) wird von zwei nur aus wenigen feinen Muskelfasern bestehenden Bündeln vertreten, welche rechts und links von der Mediane verlaufen und die Cylinderzellenschicht mit dem basalen Theil der neuralen Blasenwand verbinden. Die Fasern dieser Bündel hangen in der That mit der Unterseite der Cylinderzellen zu-

[1] S. besonders: Untersuchungen über die intracelluläre Verdauung bei wirbellosen Thieren. in: Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. V. 1884.

sammen, eine Thatsache, welche, wie mir scheint, für die oben ausgesprochene morphologische Auffassung der Cylinderzellen als Theile des Parenchymgewebes von nicht geringer Bedeutung ist.

Furchung.

Das befruchtete Ei füllt Anfangs nur einen kleinen Theil der Brutkapselhöhle aus. Es liegt durchweg in dem neuralen Abschnitt des Brutraumes und wird von der Helm- und Blasenwand dicht umgeben. In den späteren Entwicklungsstadien nimmt es eine mehr centrale Lage ein; und indem es an Größe gewinnt, weichen auch die Wände des Brutraumes mehr und mehr aus einander (Fig. 10, 12, 24 und 51).

Dass die Lage der Embryonen innerhalb der Brutkapsel eine sehr verschiedene sein kann, wurde schon oben bemerkt. Der Dotter des gewöhnlich ellipsoidischen Ovicelleies zieht sich oft ein wenig von der Eiwand zurück, wodurch zwischen Beiden ein spaltförmiger Raum entsteht, welcher die beiden Richtungsbläschen in sich aufnimmt. Diese haben, den *Tendra*-Eiern (78) entsprechend, eine verschiedene Größe und liegen meistens dicht neben einander. Ihre Lage bezeichnet, in Übereinstimmung mit Repiachoff's Angaben über *Tendra* (78) und *Bowerbankia* (79b) den animalen Pol des Eies, das heißt denjenigen Theil, welcher später das Centrum der Aboralfläche zu bilden bestimmt ist.

Das Ei von *Bugula* ist alecithal. Die erste Furchungsebene liegt in der kurzen Achse, ist den Richtungsbläschen zugekehrt und schneidet folglich den animalen und vegetativen Pol (Fig. 2). Wir wollen sie mit Barrois (79c) Meridianebene nennen [= Quertheilung nach Repiachoff (78, 79b]. Letzterer erwähnt (78), dass bei *Tendra* schon die beiden ersten Furchungskugeln eine verschiedene Größe und Gestalt aufzuweisen haben, dass diese Segmente aber keineswegs die erste animale resp. vegetative Zelle des Embryo darstellen, sondern einen ziemlich gleichen Antheil an der Bildung der beiden primären Keimblätter nehmen. Ich kann den ersten Theil dieses Satzes für *Bugula* nicht bestätigen. Zwar will ich nicht leugnen, dass die Kugeln einander nicht immer vollkommen gleich sind, aber ein so regelmäßiger und auffallender Unterschied, wie ihn Repiachoff beschrieben und abgebildet hat, existirt bei *Bugula* nicht (Fig. 2). Die zweite Furchung erfolgt gleichfalls nach einer Meridianebene, welche mit der Längsachse des Eies zusammenfällt, folglich die erste Segmentationsebene kreuzt. Repiachoff (78, 79b,) nennt diese Furchung »Längstheilung«. Die vier

hierdurch entstandenen Furchungskugeln besitzen im Einklang mit Barrois' Beobachtung an *Lepralia* ungefähr dieselben Dimensionen; Repiachoff dagegen bildet in seiner Abhandlung über *Bowerbankia* (80a, Taf. III Fig. 4) ein entsprechendes Stadium ab, wobei die vier Zellen paarweise eine auffallend verschiedene Größe haben. In meinen Figuren 30 und 31 ist das Stadium 4 bei *Bugula* von vorn und von der Seite abgebildet. Die Furchungskugeln sind rundlich und enthalten, wie auch in früheren und älteren Stadien, einen deutlichen Kern mit großem Kernfleck.

Die dritte Segmentirung erfolgt nach einer Richtung, welche auf beiden Meridianebenen senkrecht steht. Durch diese Äquatorialebene, welche den Embryo in eine orale und aborale Hälfte theilt[1], entstehen acht Segmente, welche noch deutlich ihre Kugelgestalt bewahren (Fig. 32). Nach Repiachoff (78) und Barrois (77; s. u. A. Taf. 12 Fig. 2, 3, 4) kann man nun von dieser dritten Theilung an nicht nur aus der Lage, sondern auch aus der Größe der Furchungskugeln deutlich ersehen, welche Hälfte des Embryo das Hypoblast und welche das Epiblast zu liefern bestimmt ist. Die vier kleineren (Repiachoff's dorsale Zellen) bilden nämlich die Anlage des Epiblasts, während aus den späteren Theilungsproducten der vier größeren Elemente (Repiachoff's ventralen Zellen) das Hypoblast hervorgehen soll. Dieser Größenunterschied ist nach beiden Autoren besonders in den nachfolgenden Stadien 16 und 32 sehr deutlich ausgesprochen.

Ich habe mir in der That sehr viel Mühe gegeben, diese Verhältnisse bei *Bugula* genau kennen zu lernen, und bin zu der Überzeugung gekommen, dass der Größenunterschied zwischen den Zellen der beiden Hälften, falls überhaupt vorhanden, so doch sehr gering ist und keineswegs in so hervorragender Weise auftritt wie es bei *Tendra* und *Lepralia* der Fall ist. Ähnliches gilt auch für die folgenden Furchungsstadien. Natürlich sind die 8 Furchungskugeln bei *Bugula* nicht immer vollkommen gleich beschaffen; eine so große Regelmäßigkeit trifft wohl nirgends zu; in solchen Fällen gehören aber nicht etwa die kleineren im Gegensatz zu den größeren derselben Hälfte des Embryo an und nehmen folglich an dem Aufbau der primären Keimblätter auch einen ungleichen Antheil. Dieses bei *Bugula* offenbar abweichende Verhalten

[1] Diese Benennungsweise wurde von Barrois eingeführt. Ich ziehe sie den Ausdrücken: Ventral- und Dorsalseite Repiachoff's, von welchen die erste der Oral- und die zweite der Aboralseite entspricht, entschieden vor, weil sie auf bestimmte bei den Entoprocten- (*Pedicellina*-) Larven auftretende Lagerungsverhältnisse Bezug nehmen.

ist im vollkommenen Einklang mit der Thatsache, dass die jungen Hypoblastzellen sich in Größe fast gar nicht von den Epiblastzellen unterscheiden, während sie bei *Tendra* und *Lepralia* bedeutend größer sind, als die Zellen des äußeren Keimblattes (vgl. die Figuren in den citirten Abhandlungen von Repiachoff und Barrois).

Bisweilen traf ich Embryonen, bei welchen die Äquatorialfurchung sich erst zur Hälfte vollzogen hatte, so dass der Embryo aus sechs Zellen bestand, vier kleineren und zwei größeren. In den letzteren hatten sich dann die Kerne schon getheilt.

In dem Stadium 8 ist bei *Bugula* schon ein kleines aber deutliches Blastocoel zu erkennen. Ähnliches fand Repiachoff (79b) bei *Bowerbankia*, während bei *Tendra* (78) die Furchungshöhle erst später auftritt.

Die nun folgenden Segmentationserscheinungen weichen von dem meist verbreiteten Typus ab. Das Stadium 16 entsteht nämlich in Folge einer Doppeltheilung nach zwei Ebenen, welche zu beiden Seiten der ersten Meridianebene liegen und hiermit parallel verlaufen. In Folge dieser Theilung nimmt der Embryo eine längliche Gestalt an, während die Kugeln sich an den Berührungsflächen abplatten. In Fig. 33 ist ein Embryo aus diesem Stadium en face abgebildet. Jede Hälfte besteht aus acht Zellen, welche in zwei Reihen zu je vier angeordnet sind. Die Furchungshöhle hat sich inzwischen schon etwas vergrößert und ist spaltförmig geworden. Das Stadium 32 entsteht gleichfalls in Folge einer Doppeltheilung nach zwei Ebenen, welche zu beiden Seiten der zweiten Meridianebene liegen und hiermit parallel verlaufen. Jede Hälfte des Embryo wird dann aus vier Reihen von vier Zellen aufgebaut, von welchen die vier Randzellen (interpolare Zellen Repiachoff's, 78) merklich kleiner sind als die übrigen. In Fig. 34 ist die orale Hälfte eines solchen Embryo en face dargestellt, während Fig. 13 einen Meridianschnitt versinnlicht[1].

Der hier beschriebene Furchungsprocess ist ohne Zweifel der normale; doch kommen nicht selten Embryonen vor, bei welchen er einen unregelmäßigen und asymmetrischen Verlauf nimmt. Gleiches bemerkt auch Repiachoff (78) für *Tendra*.

In dem zuletzt beschriebenen Stadium ist die Blastosphaera gut ausgebildet (Fig. 6). An derselben ist die orale und aborale Hälfte, welche sich an ihren Rändern decken, manchmal deutlich unterscheid-

[1] Die Zellen sind alle genau mit der Camera gezeichnet. Ein merklicher Größenunterschied zwischen den Zellen der Oral- und Aboralfläche existirt hier offenbar nicht.

bar. Doch ist die Gestalt des jungen Embryo nicht immer dieselbe. Oft erinnert sie sehr an eine biconvexe Linse oder hat die Gestalt eines Ellipsoids. Auf den etwas älteren Stadien, wenn sich die Zellen der Blastosphaera vermehrt haben, fand ich auf Längsschnitten sehr oft das Bild, wie es in Fig. 19 dargestellt worden ist. Der Embryo besteht dann aus zwei schüsselförmigen Hälften, deren Concavitäten einander zugekehrt liegen und deren Ränder auf einander passen. In solchen Stadien springen gewöhnlich die Zellenreihen der beiden Hälften, welche sich gegenseitig berühren und die Äquatorialzone darstellen, etwas mehr hervor als die übrigen und bilden eine Art Gürtel (s. unten). Durchweg haben sich dann auch die Zellen der aboralen Hälfte stärker als die übrigen vermehrt, und ist in Folge dessen dieser Abschnitt etwas mehr gewölbt als die aborale Partie; doch fand ich auch viele Embryonen, bei welchen dieser Formcharakter vermisst wurde. Bei *Tendra* (78) scheint die frühzeitige orale Abplattung des Embryo Regel zu sein.

Bildung der primären Keimblätter.

Bei Anfertigung von Schnitten durch Embryonen, welche ungefähr das oben beschriebene Alter erreicht haben, bemerkt man innerhalb des Blastocoels und von der Keimblasenwand umgeben, vier Zellen, welche beinahe das Centrum der Oralfläche einnehmen und den daselbst befindlichen Zellen der Keimblase dicht anliegen. Es sind bestimmt vier und nicht mehr. In Lage und Größe bieten sie auf meinen Präparaten geringe Unterschiede dar. In Fig. 7 und 7a sind zwei auf einander folgende Schnitte aus einer vollständigen Serie abgebildet, in welchen gerade die vier innerhalb des Blastocoels gelegenen Zellen getroffen sind. Auf den vorhergehenden und folgenden Schnitten durch diesen Embryo war von ihnen nichts mehr zu entdecken.

In Bezug auf ihre Dimensionen muss ich noch einmal betonen, was ich schon oben sagte, dass der Größenunterschied zwischen ihnen und den Zellen, welche die Wand der Keimblase bilden, keineswegs so auffallend ist, wie Barrois und Repiachoff dies bei anderen Ectoprocten beschrieben haben; ja, in manchen Fällen, wie u. A. in Fig. 7 und 7a, wo die Umrisse der Zellen mit der Camera genau gezeichnet worden sind, ist gar kein greifbarer Unterschied vorhanden, zumal auch die Zellen der Keimblasenwand unter sich keineswegs gleich sind.

Offenbar stellen die vier inneren Zellen die Anlage des Hypoblasts dar, während die übrigen das Epiblast bilden. Es fragt sich nun aber, wie gelangen diese Zellen in das Blastocoel? Leider kann ich auf Grund

meiner eigenen Beobachtungen diese Frage nicht mit aller Sicherheit entscheiden. Trotzdem halte ich es für sehr wahrscheinlich, dass es sich hier um eine Epibolie handelt, wobei die vier centralen Zellen der Oralhälfte in das Blastocoel hineingeschoben und von der Blastosphaerawand umwachsen werden. Einen Embryo, in welchem dieser Process eben deutlich im Gange war, habe ich bis jetzt nicht beobachtet; zwar konnte ich bisweilen auf Längsschnitten eine schwache Einsenkung im Centrum der Oralfläche constatiren, allein diese Fälle waren meiner Ansicht nach nicht von überzeugender Kraft. Auch bei der Betrachtung ganzer Embryonen bin ich, was diesen Punkt betrifft, wenig glücklich gewesen.

Die Gründe, wesshalb ich der Annahme einer Epibolie zuneige, sind folgende. Erstens kann hier von einer embolischen Invagination oder Delamination nicht die Rede sein. Zweitens haben sowohl Barrois (79c) als Repiachoff (78, 79b, 80a) das Vorkommen der Epibolie bei anderen marinen Ectoprocten (*Tendra*, *Bowerbankia* und *Lepralia*) nachgewiesen und gezeigt, dass auch hier das Hypoblast Anfangs von vier inneren Zellen dargestellt wird, welche in ihrer Lage mit denen von *Bugula* übereinstimmen. Im Anschluss an Barrois' Mittheilung (79c) über *Lepralia* findet auch hier die Vermehrung dieser Hypoblastzellen erst nach vollendeter Umwachsung des Epiblasts statt. Repiachoff (78) dagegen will bei *Tendra* schon vor der vollständigen Schließung des Epiblasts eine Vermehrung der Hypoblastzellen beobachtet haben.

Die von Repiachoff gegebene Beschreibung von der Bildung des Hypoblasts und den damit zusammenhängenden Vorgängen lautet kurz folgendermaßen. Es werden die vier großen centralen Zellen der Ventralseite ins Innere des Blastocoels hineingedrängt und von dem Ectoderm umwachsen. Hiernach tritt eine sehr deutliche Einstülpung an der betreffenden Stelle der Blastosphaerawand auf; die Ränder des Ectoderms biegen sich um und begrenzen eine große Öffnung, welche an der Stelle des früheren Properistoms auftritt und den Eingang in die dann schon existirende Urdarmhöhle darstellt. So entsteht die Gestalt einer Archigastrula. Repiachoff weiß nicht bestimmt, ob die zuletzt erwähnte Einstülpung, welche später wiederum verschwindet, einen Rest des Properistoms (Blastoporus) darstellt, oder ob sie unabhängig von letzterem entsteht. Barrois' Darstellung von der Bildung des Hypoblasts bei *Lepralia* (79c) stimmt mit den Beobachtungen Repiachoff's sehr wohl überein, jedoch gehen die Ansichten beider Autoren über die in die Urdarmhöhle führende Einstülpung sehr aus einander. Barrois

fand nämlich bei *Lepralia* von dieser Einstülpung keine Spur und behauptet, die »ouverture d'invagination« oder Blastoporus schwinde nach dem Einschieben der Hypoblastzellen sofort und für immer. So weit meine Untersuchungen ein Urtheil gestatten, muss ich Barrois in diesem Punkte vollkommen beipflichten. Ich habe niemals eine solche mit der Urdarmhöhle kommunicirende Einstülpung des Epiblasts beobachtet.

Verfolgen wir jetzt das weitere Schicksal der vier primären Hypoblastzellen. Ihre Vermehrung scheint, wie schon oben betont wurde, erst dann anzufangen, wenn die Keimblase wiederum vollständig geschlossen ist. Die Zellen, welche aus den vier primären Hypoblastzellen hervorgehen, bilden einen Zellenkomplex, welcher das Blastocoel fast vollständig ausfüllt (Fig. 19). Die Beobachtung von Barrois (79c), nach welcher das Entoderm bei *Lepralia* in diesem Stadium eine pyramidale Masse bilden soll, woran sich central und peripherisch gelagerte Zellen unterscheiden lassen, kann ich für *Bugula* nicht bestätigen. In einigen Fällen konnte ich auf Schnitten innerhalb der hypoblastischen Zellenmasse einen äquatorialen äußerst schmalen Spalt wahrnehmen (Fig. 19), welcher offenbar die hier sehr wenig ausgebildete Urdarmhöhle repräsentirt. Von einer Communication dieser Höhle mit der Außenwelt war aber niemals etwas zu sehen. Die Vermehrung der Hypoblastzellen schreitet nun allmählich vorwärts, so dass in den etwas späteren Stadien das Blastocoel fast vollständig von Zellen ausgefüllt wird. Diese bilden auf Schnittpräparaten eine lose zusammenhängende Masse (Fig. 25 und 52), deren Elemente meistens eine rundliche Gestalt und einen deutlichen Kern besitzen und hier und da kleine spaltförmige Räume zwischen sich lassen, welche aber nichts mit der vermeintlichen Urdarmhöhle zu thun haben, da diese vollständig verschwindet. Eine irgendwie regelmäßige Anordnung dieser Zellen fehlt, und auch die primären Zellen, aus denen sie hervorgingen, sind nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen. Die Bilder, welche ich von dieser inneren Zellmasse gewonnen habe, weichen erheblich von den Zeichnungen ab, welche Repiachoff in seiner Arbeit über *Bowerbankia* gegeben hat. Hier wird das Hypoblast als ein Complex von Zellen dargestellt, welche alle dicht an einander liegen und so einen Klumpen bilden, der von dem umgebenden Epiblast deutlich getrennt ist[1].

Die innere, aus dem Hypoblast entstandene Zellenmasse spielt, wie wir unten sehen werden, bei den ferneren Entwicklungsvorgängen eine

[1] loc. cit. Taf. III Fig. 14, 15, 16.

höchst passive Rolle'; ich will sie daher von jetzt an mit dem Namen »Füllmasse« oder »Füllgewebe« bezeichnen.

Mesoblast.

Barrois (79c) ist, so viel ich weiß, bis jetzt der einzige Autor, der über die Anlage des Mesoderms bei marinen Ectoprocten berichtet hat. Nach ihm soll das mittlere Keimblatt bei *Lepralia* sich in Gestalt zweier seitlicher Zellenschichten (cordons) von dem jungen Hypoblast abschnüren und es zum Theil umgeben. Dieser Bildungsmodus ist auch in seinen schematischen Figuren deutlich ausgedrückt. Das Mesoderm tritt aber als deutlich differenzirtes Keimblatt bei *Lepralia* nur sehr vorübergehend auf, denn kurz nach seiner Entstehung vereinigen sich seine Zellen wiederum mit dem Hypoblast. So entsteht eine innere Masse, welche offenbar meiner Füllmasse entspricht; sie wird von Barrois mit dem Namen »vitellus nutritif« bezeichnet und bildet »une masse compacte, qui va tomber en dégénérescence, pour former une masse de globules épars, qui restent disséminés dans la cavité générale«. Dass auch bei *Bugula* die Füllmasse einer Degeneration anheimfällt, unterliegt keinem Zweifel; auf ihren histologischen Charakter kommen wir sogleich zurück.

Die Anlage eines Mesoderms, wie sie von Barrois bei *Lepralia* beobachtet wurde, habe ich bei *Bugula* absolut vermisst. Niemals habe ich ein Stadium gefunden, worin das mittlere Keimblatt in Gestalt zweier symmetrischer, deutlich von dem Hypoblast getrennter Zellschichten vorhanden war. Die Möglichkeit eines Irrthums meinerseits bleibt natürlich nicht ausgeschlossen: jedoch würde mich dies sehr wundern, da mir in der That sehr viele junge Embryonen aus diesen Stadien durch die Hände gegangen sind und ich niemals eine einigermaßen deutliche Anlage eines gesonderten Mesoderms gespürt habe. Vielmehr neige ich der Meinung zu, dass die Mesodermanlage, welche bei *Lepralia* schon sehr vorübergehend auftritt, bei *Bugula* noch mehr ihren selbständigen Charakter verloren hat, sich von den Hypoblastelementen gar nicht mehr trennt und von ihrer Entstehung ab mit diesen eine zusammenhangende Zellenmasse darstellt. Hiernach würde also der von mir als Füllgewebe bezeichnete Zellencomplex morphologisch sowohl dem Hypoblast als dem Mesoblast entsprechen; während die geringe Selbständigkeit dieser beiden Keimblätter ihre Erklärung in der Thatsache findet, dass sie sich an den weiteren embryonalen Vorgängen fast gar nicht betheiligen und eine sehr passive Rolle spielen.

Dass das Verhalten dieser Keimblätter während der Embryonalentwicklung der marinen Ectoprocten keineswegs als ein primitiver Zustand zu betrachten ist, lehren uns die Entoprocten, wo besonders nach den Untersuchungen von HATSCHEK (77b) an *Pedicellina* und von HARMER[1] an *Loxosoma* die drei Keimblätter in der deutlichsten Weise auftreten und auch ihrer primitiven Bestimmung entsprechen.

Den Charakter der Füllmasse in ihrer ersten Anlage habe ich schon oben beschrieben (Fig. 25). Auf Schnitten durch etwas ältere Embryonalstadien bemerkt man, dass dieselbe einen mehr reticulären Bau angenommen hat (Fig. 11, 15, 18, 28 und 37). Es ist nicht leicht von den histologischen Verhältnissen dieses sich zur Degeneration vorbereitenden Gewebes eine genaue Beschreibung zu geben, da das Bild manchmal wechselt und die von den plasmatischen Strängen begrenzten Lückenräume eine sehr verschiedene Dimension und Ausbildung haben können. Es fragt sich schon gleich, ob diese Räume wirklich Lücken innerhalb des Gewebes darstellen oder ob sie als Kunstproducte aufgefasst werden müssen, welche in Folge der Conservirung entstanden sind? Ich möchte diese Frage vorläufig unentschieden lassen, will aber bemerken, dass sie auf Schnitten manchmal sehr deutlich vorhanden sind, manchmal aber auch sehr zurücktreten und dann zum Theil oder ganz von einer körnigen Masse ausgefüllt werden. Wie dem nun aber auch sei, die Contouren der früheren rundlichen Zellen sind an solchen älteren Embryonen gewöhnlich schwer zu bestimmen, jedoch können sie hier und da ihre scharfen Umrisse beibehalten. Innerhalb des Füllgewebes befinden sich zahlreiche unregelmäßig zerstreute Kerne, welche sich zum Theil sehr intensiv, zum Theil nur schwach färben.

Dass das betreffende Gewebe während der Embryonalentwicklung einer Degeneration anheimfällt, wird durch die Verhältnisse bewiesen, welche die Larven darbieten. Hier ist das Füllgewebe größtentheils in eine körnige Masse umgebildet, worin hier und da zerstreute Kerne vorkommen.

Coelom.

Bevor wir nun die äußere Formgestaltung der Embryonen näher verfolgen, muss ich noch auf einen Punkt aufmerksam machen, der mir sehr wichtig scheint. Abgesehen von den Lücken innerhalb des

---

[1] S. HARMER, On the structure and development of *Loxosoma*. Quart. Journ. Micr. Sc. 1885.

Füllgewebes, deren Bedeutung wir ziemlich zweifelhaft gelassen haben, kommen in den *Bugula*-Embryonen kleinere Hohlräume vor, welche auf dem Querschnitt oft eine rundliche oder ovale Gestalt haben und im Gegensatz zu den oben beschriebenen Lücken immer scharf umgrenzt sind (Fig. 16 und 37). Ihre Zahl und Lage sind vielem Wechsel unterworfen. In den Larven kann man sie fast auf jedem Schnitt demonstriren, wie aus den Fig. 5, 8, 14, 26, 49 und 50 ersichtlich ist; sie liegen hier meistens dem Epiblast genähert und fließen theilweise zu einem größeren Spaltraum zusammen (s. unten). Bei keinem Autor, der sich mit der Embryologie der marinen Ectoprocten beschäftigt hat, habe ich bis jetzt eine Anspielung auf diese Spalträume gefunden. Repiachoff bildet in seiner Arbeit über *Bowerbankia* (80a) Schnitte durch Larven ab, worin eine größere innere Höhle als Leibeshöhle bezeichnet wird, jedoch hat sie einen ganz anderen Charakter[1], als die hier in Betracht kommenden Spalträume. Es liegt nun die Frage nahe: wie hat man diese Spalten aufzufassen? entstehen sie nach dem schizocoelen Typus, d. h. durch Spaltung innerhalb des Füllgewebes, oder sind sie als Reste des Blastocoels zu betrachten, welche sich mit dem Wachsthum des Embryo vergrößert und geändert haben? Von diesen beiden Ansichten scheint mir die letztere den Vorzug zu verdienen. Hierfür spricht erstens die Thatsache, dass der durch Vermehrung der primitiven Hypoblastzellen entstandene Zellencomplex schon von Anfang an eine lose zusammenhangende Zellenmasse darstellt, welche zwischen ihren Elementen hier und da kleine Höhlungen enthält. Zweitens wird sie gestützt durch eine Beobachtung von Hatschek, nach welcher bei *Pedicellina* die zwischen Ecto- und Entoderm vorhandenen Spalten in der That einen Theil der früheren Blastulahöhle darstellen. Hiernach würde also das Spaltensystem in der *Bugula*-Larve die Bedeutung einer primären Leibeshöhle haben.

Corona.

Während der Ausbildung des Füllgewebes hat sich inzwischen die Gestalt der Embryonen merklich geändert. Die Hauptachse, welche den oralen mit dem aboralen Pol verbindet, ist länger geworden und hierdurch hat der Embryo eine mehr rundliche oder ellipsoidische Gestalt angenommen (Fig. 25). Schon auf den jüngeren Stadien, wie z. B. Fig. 19 eins darstellt, kann man sich von der erfolgten Vermehrung

[1] Ich schließe dies nur aus den Figuren, da der Text mir unbekannt ist.

der Epiblastzellen in der oralen und aboralen Hälfte leicht überzeugen. Außerdem bemerkt man aber in der Äquatorialebene des Embryo eine ringförmige Verdickung des Epiblasts. Anfangs — und in diesem Punkte scheinen meine Beobachtungen von den Ansichten Barrois' und Repiachoff's abzuweichen — besteht diese Äquatorialleiste aus zwei sich begrenzenden Zellenreihen, von denen die eine der Aboralhälfte, die andere der Oralseite des Embryo angehört. Beide sind, wie aus den Fig. 19 und 36 einleuchtet, gleich stark entwickelt. Der epiblastische Zellengürtel, welcher von Barrois als »couronne«, von Repiachoff als »Ectodermverdickung« beschrieben wurde, geht bei *Bugula* aus einer dieser beiden Zellenreihen hervor, und zwar aller Wahrscheinlichkeit nach aus derjenigen, welche der aboralen Hälfte des Embryo angehört. Diese von Repiachoff (79b) vermuthete Entstehungsweise der Corona wurde von Barrois (79c) bei *Lepralia* vollkommen sicher gestellt. Die Coronazellen von *Bugula* sind Anfangs ungefähr kugelförmig (Fig. 25) und enthalten, wie auch in den späteren Stadien, einen großen mit Kernfleck versehenen Nucleus. Ihre Vermehrung, welche im Anfang wenigstens sehr regelmäßig vor sich geht, so dass die Zahl der Zellen sich bei jeder Theilung verdoppelt, erfolgt in radialer Richtung (Fig. 11, 15). Da die äquatorialen Theilungen unterbleiben[1], so nehmen die Coronazellen schon bald eine längliche Form an (Fig. 39), und erhalten mit dem weiteren Wachsthum des Embryo eine lange schmale bandförmige Gestalt. Die Reihe der Formveränderungen, welche sie allmählich erleiden, lässt sich sehr leicht verfolgen. Die Anfangs ungefähr kugelrunden Zellen werden von außen betrachtet sechsseitig, indem sie sich in Folge ihrer radialen Vermehrung seitlich abplatten und aboral- und oralwärts die übrigen viel kleineren Epiblastzellen zwischen sich nehmen. Auf dem radialen Durchschnitt besitzt eine solche Coronazelle entweder eine ovale Gestalt (Fig. 28, 52), oder sie ist in ihrem oralen Theile mehr oder weniger zugespitzt. Das Längenwachsthum der Coronazellen scheint bei *Bugula* im Anfang nicht so rasch wie bei *Lepralia* vor sich zu gehen. In den späteren Stadien (Fig. 37) nehmen sie aber gerade wie dort die Gestalt langer schmaler Bänder an, welche sich von der Oral- zu der Aboralfläche erstrecken. Jedoch sind sie an der Vorderseite des älteren Embryo, wo sich die unten zu beschreibende Ectodermalfurche befindet, kürzer als an den übrigen Körperstellen. Auch sind sie schon frühzeitig mit Cilien ausgestattet (Fig. 11).

[1] Barrois (79c) behauptet, bei *Lepralia* schnüre jede Coronazelle an ihrem aboralen Pole eine kleine Zelle ab, »qui termine, vers le haut, les cellules de la couronne«.

Während der Ausbildung des Gürtels vermehren sich die übrigen Epiblastzellen und nehmen von außen betrachtet eine etwa polygonale Gestalt an. Auf dem Längsschnitt sind sie cylindrisch und enthalten deutliche Kerne mit Kernkörperchen. Ihre Größe und Gestalt sind manchmal Schwankungen unterworfen (Fig. 28, 37).

Mit dem fortschreitenden Wachsthum und der Vermehrung der Epiblastzellen wölbt sich die Aboralseite des Embryo stärker als die Oralseite (Fig. 28, 37, 52); trotzdem nehmen die Embryonen von *Bugula* niemals eine so scharf ausgesprochene cylindrische Gestalt an, wie es bei *Lepralia* der Fall ist.

Saugnapf; vordere Ectodermalfurche; retractiles Scheibenorgan.

Wir kommen nun zur Beschreibung einer Reihe von eigenthümlichen Differenzirungen, welche für die Embryonen und Larven der marinen Ectoprocten höchst charakteristisch sind. 1) Saugnapf. In den jungen mit Corona und Füllgewebe ausgestatteten Embryonen bilden sich ungefähr zu gleicher Zeit an der Oralfläche des Embryo zwei Invaginationen vom Epiblast aus, welche Anfangs mit dem blinden Ende einander zugekehrt liegen. In Fig. 15, welche einen ungefähr der Äquatorialebene parallelen Schnitt darstellt,[1] sind sie sehr deutlich zu sehen; in Fig. 48 sind sie im Längsschnitt dargestellt. Die Dimensionen beider Spalten in verschiedenen Richtungen sind durch Vergleich dieser Figuren leicht zu messen. Die Zellen des Epiblasts nehmen an der Oralfläche, besonders aber an den Stellen, wo sich die Einstülpungen bilden, eine verlängerte Gestalt an. In der Umgebung der einen Invagination (s. Fig. 15) wird aber das Epithel bedeutend höher wie irgendwo anders (s. auch Fig. 48). Die mit diesen hohen Cylinderzellen bekleidete Einstülpung bildet nun die Anlage eines Organs, welches nach den jüngsten Untersuchungen, denen ich vollkommen beistimmen muss, als Befestigungsapparat für die sich fixirende Larve dienen soll. Das betreffende Organ wurde von Barrois (77) zuerst und zwar irrthümlich als »estomac«, später (79c) als »sac interne« beschrieben, Repiachoff (76, 78a) nennt es »Saugnapf«, einen Namen, der mir wegen der Function des Organs am passendsten vorkommt und den ich daher auch hier annehmen will. Der Saugnapf entspricht weiter Claparède's Schließmuskel, Schneider's »räthselhaftem Organ« (69a), Hatschek's »Epidermisverdickung« (77b) und Allman's »Leber« (72) bei den *Cypho-*

[1] Dieses Bild ist aus der Combination zweier auf einander folgender Schnitte gewonnen.

nautes-Larven, wo sie, wie Ostroumoff (85) neulich zeigte, gleichfalls vorhanden ist. Er kommt also wohl allgemein innerhalb dieser Thiergruppe vor und besitzt überall dieselbe physiologische Bedeutung. Irrthümlich wurde er von verschiedenen früheren Autoren (u. A. Balfour, 80b) als Darmcanal oder Theil desselben betrachtet. Die *Bugula*-Embryonen und Larven besitzen keinen Darmcanal, eben so wenig wie die von Barrois untersuchte *Lepralia*. Letzterer Forscher meint (79c, 82), dass dieser Apparat allen Ectoproctenlarven fehlt, und bezweifelt die Angaben von Repiachoff über *Tendra*; jedoch ist dies mit den Beobachtungen von Repiachoff (78, 79), Metschnikoff (71) und Ostroumoff (85), was *Cyphonautes* betrifft, schwer in Einklang zu bringen, da nach jenen Autoren bei dieser Larve in der That ein Darmcanal vorhanden ist. Der *Cyphonautes*, dessen Bau in der letzten Zeit durch den Nachweis des Saugnapfes und des retractilen Organs bedeutend aufgeklärt ist, scheint also wirklich im Darmcanal die viel primitiveren Verhältnisse der Entoprocten bewahrt zu haben, während die übrigen Larven diesen Charakter aufgaben.

Die Öffnung der Anfangs kleinen Saugnapfanlage liegt ein wenig hinter dem oralen Pol des Embryo. Die Einstülpung wächst nun allmählich weiter nach innen und füllt in den älteren Stadien so wie auch in den Larven einen großen Theil des Körpers aus. Anfangs schlauchförmig, nimmt sie später eine sackförmige Gestalt an, indem ihr verbreitertes blindes Ende sich abermals, d. h. gegen die primitive Öffnung zu, umstülpt, wodurch das Organ auf Längsschnitten, welche es in seinem ganzen Umfang treffen, einem Becher gleicht (Fig. 14, 50, 56a). Barrois (82) hat schon auf diese Umstülpung der Saugnapfwand bei *Bugula* hingewiesen und bemerkt, dass sie hier im Gegensatz zu *Lepralia unicornis* unpaar auftritt. Auch Repiachoff macht auf einen ähnlichen Vorsprung bei *Lepralia pallasiana* (78a) aufmerksam und nennt ihn »Pumpenstempel«. Das Lumen des Saugnapfes ist größtentheils in Folge des mächtig entwickelten Vorsprungs sehr eng. Die Wand des Organes wird von einem schönen Cylinderepithel gebildet, dessen Zellen besonders an dem verdickten umgestülpten Theile stark verlängert sind (Fig. 14, 50, 56a).

Ich muss hier hervorheben, dass ich mich vergeblich bestrebt habe, an älteren Embryonen und Larven die primitive Einstülpungsöffnung des Saugnapfes wiederzufinden. Da diese aber bei den von Barrois (79c) und Ostroumoff (85a) untersuchten Larven persistirt, so muss ich wohl als wahrscheinlich annehmen, dass sie auch *Bugula* nicht abgeht; jedenfalls ist sie dann aber äußerst klein und schwer zu constatiren.

2) Vordere Ectodermalfurche. Die zweite Invagination des Epiblasts ist nichts Anderes als die schon von früheren Autoren beschriebene »Mundfurche« (Nitsche [69] und Claparède [70]), welche Barrois mit dem Namen »fente« bezeichnet hat. Sie hat aber mit einem Munde nichts zu thun und ist einfach eine cylindrische ziemlich tiefe Einstülpung des Epiblasts an der Vorderseite des Körpers, welche bei den Larven mit dem blind geschlossenen Ende in schiefer Richtung dem aboralen Pole zugekehrt liegt (Fig. 35). Die Epiblastzellen, welche sie begrenzen, sind radiär um sie angeordnet (Fig. 16, 18, 26). Sie scheint bei *Bugula* tiefer und mehr cylindrisch zu sein als bei *Lepralia*, ich glaube dies wenigstens aus den Figuren von Barrois (79c) schließen zu müssen; auch fällt hier ihr Auftreten mit der Bildung des Saugnapfes zusammen, während sie bei *Lepralia* nach derselben, also in einem etwas späteren Stadium erscheint.

An dem aboralen Pole des Embryo tritt nun 3) noch ein anderes Gebilde auf, welches ebenfalls unter verschiedenen Namen in die Wissenschaft eingeführt worden ist. Es ist dasjenige Organ, welches von Nitsche (69) als »Saugnapf«, von Repiachoff (76) als »Kappe«, von Balfour (80b) als »Wimperscheibe« und von Barrois (79c) als »Calotte« beschrieben wurde. Ich will es im Folgenden als »retractiles Scheibenorgan« anführen. Es ist gleichfalls ein Product des Epiblasts. An der aboralen Fläche, da, wo es sich bilden soll, sieht man an dem schon mit Spalt und Saugnapfanlage versehenen Embryo, dass die Epiblastzellen schmäler werden und sich zugleich verlängern (Fig. 18). Anfangs zeigt dieser Theil des Epiblasts manchmal eine schwache Einsenkung, welche aber später wiederum verschwindet. Die Ausbildung des retractilen Scheibenorgans beruht nun wesentlich auf einem nach innen fortschreitenden Vermehrungsprocess der verlängerten Epiblastzellen, dem zufolge eine mehrschichtige Zellenmasse entsteht, welche die Gestalt einer dicken, oben und unten abgeplatteten Scheibe annimmt und ziemlich weit in das Innere des Embryo hervordringt (Fig. 14, 26, 54, 56f). Die Längsachse der dasselbe zusammensetzenden birnförmigen Zellen (Fig. 43) liegt an meinen Präparaten ungefähr dem Centrum des Embryo oder der Larve zugekehrt; nur an der Peripherie der Scheibe, so wie auch in dem inneren, etwas verbreiterten Randabschnitt nehmen die Zellen eine mehr schiefe Stellung ein, und sind daher mehr radiär angeordnet (Fig. 14 und 54). Betrachtet man das ausgebildete Organ von der Aboralfläche, d. h. en face, so ergiebt sich eben so wie auf Längsschnitten, dass in seinem centralen Theile die länglichen Zellen (deren Kerne sich sehr intensiv färben) fehlen (Fig. 14, 54b). Daher

sicht das Organ, von oben betrachtet, etwa wie ein ovaler Ring aus (Fig. 53). Barrois (79c und 82) ist der Meinung, dass die retractile Scheibe, deren Zellen bei ihm »cellules radiaires« heißen, als ein inneres Organ aufzufassen sei, weil es nach außen von der Epithelschicht des Epiblasts bekleidet wird. Er fand (82) diese äußere Zellbekleidung besonders deutlich bei *Bugula*. Ich muss gestehen, ich habe diese Verhältnisse anders gesehen als Barrois sie darstellt. Man betrachte z. B. Fig. 14, so wie auch Fig. 26, woraus erhellt, dass die Kerne der birnförmigen Zellen sich bis zu der Peripherie des Organs verfolgen lassen. Vorläufig bin ich denn auch geneigt, das contractile Scheibenorgan nicht als eine innere vom äußeren Epithel bekleidete Differenzirung, vielmehr als eine nach innen gewucherte Verdickung des Epiblasts zu betrachten. Auch Ostroumoff (85) sagt von *Cyphonautes*: »la calotte n'est que le simple changement de l'ectoderme«.

Im Zusammenhang mit der Ausbildung desScheibenorgans entsteht nun rings um dasselbe eine kreisförmige Einstülpung des Epiblasts, welche von Barrois als »cavité palléale« beschrieben wurde. Diese Kreisfurche ist seicht (Fig. 14, 26) und wird von Epiblastzellen ausgekleidet, welche unten bei der Beschreibung der Larve weitere Erwähnung finden werden. Schon hier muss ich hervorheben, dass bei *Bugula*, im Gegensatz zu *Lepralia* (Barrois, 79c) die Coronazellen, anstatt bis zur Kreisfurche zu reichen, durch einen nicht zur Corona gehörigen Theil des Epiblasts von derselben getrennt werden.

Ist die oben beschriebene cylindrische Ectodermalfurche einmal angelegt, so beginnen schon bald die Epiblastzellen an ihrem blinden Ende sich nach innen zu verlängern. In Folge eines Vermehrungs- und Wucherungsprocesses dieser Zellen entsteht ein eigenthümliches mit dem Spalt eng zusammenhängendes Gebilde, welches offenbar dem von Barrois (79c) bei *Lepralia* beschriebenen »organe pyriforme« entspricht.

Die Ansichten des französischen Gelehrten über den Ursprung und Charakter dieses Organes weichen in wichtigen Punkten von meinen Beobachtungen ab. Nach ihm besteht das »organe pyriforme«, welches er in seinen früheren Arbeiten als »Pharynx« bezeichnet hat, aus zwei Theilen verschiedenen Ursprungs, nämlich 1) einem rundlichen drüsigen Körper (organe glandulaire), welcher unter der Haut an der Vorderseite des Embryo auftritt, nicht aus dem Epiblast, sondern vermuthlich aus dem Hypoblast seine Entstehung nimmt und aus verlängerten radiären Zellen aufgebaut ist und 2) einer Verdickung des Ectoderms hinter der Ectodermalfurche, welche eine hufeisenförmige

Höhlung bekommt und den Raum zwischen der Furche und dem Drüsenorgan ausfüllt. Die langen Zellen dieser Epiblastverdickung ordnen sich radiär um die Höhlung und convergiren alle nach einem Punkte, welcher den Befestigungspunkt der Flagellen darstellt. Indem die Epiblastverdickung sich mit dem Drüsenkörper und der Ectodermalfurche verbindet, entsteht das Gebilde, welches Barrois »organe pyriforme« nennt. In seiner späteren Abhandlung (82) vertritt er dieselbe Meinung: »l'organe pyriforme occupe le devant de la face orale et se trouve composé d'une petite masse de nature glandulaire, débouchant dans la fente de la face orale antérieure et surmontée d'un groupe de cellules rayonnantes (celles, qui servent de base au plumet vibratile)«.

Ich glaube nun aus meinen Präparaten schließen zu dürfen, dass bei *Bugula* die beiden genannten Theile ein und desselben Ursprunges sind und viel enger zusammengehören als Barrois es annimmt. Diese Ansicht wird verstärkt durch die Thatsache, dass die verschiedenen Theile des »organe pyriforme« im Bau und Verhalten gegenüber Farbstoffen vollkommen gleich sind.

Bei Anfertigung von Schnitten durch ältere Embryonen und Larven, welche ungefähr die optische Achse der Ectodermalfurche in sich aufnehmen (Fig. 20—22, 26, 49, 56d, so wie auch Fig. 35, wo die betreffende Schnittfläche durch die Linie β dargestellt wird), findet man drei rundliche Körper, welche dicht unter der an dieser Stelle verdickten Hautschicht gelegen sind. Einer von ihnen liegt in der Mitte hinter dem blinden Ende der Ectodermalfurche, und entspricht offenbar dem »organe glandulaire«, von Barrois; die beiden anderen liegen zu beiden Seiten. Vergleicht man die Bilder von Barrois (79c, Taf. 14 Fig. 8, 8a) mit meinen Figuren, so ergiebt sich, dass bei *Bugula* der mittlere Theil des Organes im Verhältnis zu den beiden seitlichen viel kleiner ist, als bei *Lepralia*. Die Zellen, welche die drei im Durchschnitt beschriebenen Körper zusammensetzen, sind von gleicher Beschaffenheit. Sie bilden lange birnförmige, manchmal an den Seiten abgeplattete Zellen, welche sich mit Boraxcarmin gewöhnlich sehr intensiv färben und einen großen Kern mit Kernkörperchen enthalten (siehe Fig. 20—22 und Fig. 49), wo sie, zum Theil wenigstens, im Querschnitt getroffen sind. In Fig. 9 sind einige dieser Zellen im Längsschnitt abgebildet. Die von Barrois beschriebene Höhlung innerhalb dieser Körper habe ich niemals wiedergefunden. Im Gegentheil, die Zellen liegen einander alle mehr oder weniger dicht an und ihre Umrisse sind manchmal sehr scharf.

Verfolgt man nun auf Schnitten den Verlauf der drei genannten

Körper in aboraler Richtung, so sieht man, dass sie sich zuerst an einander legen, um dann weiter hinauf zu verwachsen (Fig. 20—22, 56e und f) und aboralwärts und etwas nach vorn von der Ectodermalfurche einen massiven Körper zu bilden, von dem die drei genannten Zellmassen nur die directen nach der Oralfläche und nach innen gerichteten Fortsetzungen sind. Daher sieht man auch, wenn man die Larve mit der Ectodermalfurche nach vorn, en face, betrachtet, hinter der letzteren drei rundliche Massen liegen, welche, wie hier aus einander gesetzt wurde, Theile ein und desselben Körpers darstellen. Die Figuren 56c bis f machen diese Verhältnisse ganz klar. Schnitte durch den aboralen und vorderen Theil des betreffenden Organs lehren, dass besonders hier die birnförmigen Zellen eine deutliche radiäre Anordnung besitzen und nach dem blinden Ende der Ectodermalfurche convergiren (Fig. 20—22). Nach seinem histologischen Verhalten glaube ich das ganze Organ als eine Drüse betrachten zu müssen, welche möglicherweise später bei der Ausbildung des Hautskeletts thätig ist. Was nun den Ursprung dieser Drüse betrifft, so muss ich wiederum auf meine Fig. 20—22 verweisen. Diese Bilder gehören einem jüngeren Embryonalstadium an, welches ungefähr dasselbe Alter wie der Embryo in Fig. 18 erreicht hatte, und worin das retractile Scheibenorgan eben in Bildung begriffen war. In der aboralen Anlage des Drüsenorgans gehen nun, wie mich dünkt, die länglichen radiären Zellen direkt aus den langen, die Ectodermalfurche bekleidenden Epiblastzellen hervor. Eine Grenze zwischen Epiblast und Drüsenorgan existirt hier nicht, im Gegentheil, die Zellen des ersteren gehen continuirlich in die des letzteren über, und so ist das, was an dieser Stelle eine Veränderung erleidet und nach innen wuchert, das Epiblast. Ich glaube dies um so eher, als ich eine innere vom Ectoderm entfernte Anlage des Drüsenorganes niemals beobachtet habe. Solche Bilder, wie Fig. 20—22 darstellen, habe ich wiederholt gesehen. Man betrachte überdies die anderen Figuren dieser Arbeit, worin die Ectodermalfurche mit dem Drüsenorgan zu sehen ist, z. B. Fig. 18.

Über die Anheftung der Geißeln kann ich leider nichts Sicheres berichten, da ich sie auf meinen Schnitten nur höchst selten antraf. Während sich auf den meisten von meinen Präparaten die Cilienbekleidung gut erhalten hat, finde ich von den Flagellen nur selten Spuren übrig. Ich glaube also, dass diese Gebilde bei Anwendung der Fixirungsflüssigkeiten ungemein leicht abbrechen und zu Grunde gehen.

Hiermit hat der Embryo im Wesentlichen die Organe erhalten, welche im Körper der freischwimmenden Larve vorhanden sind. Die weitere Entwicklung beruht hauptsächlich auf der Ausbildung des Saug-

napfes, des retractilen Scheibenorganes, so wie auch natürlich auf der Größenzunahme des Ganzen. Doch sind die Dimensionen junger und reifer Embryonen desselben Stadiums manchmal sehr verschieden, so dass die Größe eines Embryo keineswegs als Maßstab für das Alter gelten kann.

Eigenthümlich ist weiter die Thatsache, dass die reifen Embryonen kurz vor dem Ausschlüpfen Gestaltsveränderungen erleiden und Formen annehmen, welche von derjenigen der Larve auffallend abweichen. Es tritt dann nämlich bei ihnen die Tendenz ein, sich mehr oder weniger in die Länge zu ziehen. Hieraus resultirt entweder eine ballon- resp. birnförmige (Fig. 16) oder, wenn die Verlängerung noch weiter geht, eine kolbenförmige Gestalt, wie in Fig. 23 dargestellt worden ist. Auch können die Embryonen noch andere Formen annehmen (Fig. 24).

In Folge dieser Verlängerung wird der ursprünglich rundliche Brutraum bedeutend vergrößert, was ermöglicht wird durch die Anwesenheit der oben beschriebenen weichen Cylinderzellenschicht, welche den größten Theil der distalen Blasenwand darstellt. Diese Schicht ist sehr dehnbar und kann, wenn die Vergrößerung des Embryo eintritt, leicht nachgeben. In Folge davon wird sie gegen die Leibeshöhle des Geschlechtsthieres hin sackartig umgestülpt (Fig. 24), wobei die sie aufbauenden Zellen ihre cylindrische Gestalt verlieren, dafür aber stark in die Breite wachsen.

Betrachtet man eine geschlechtsreife Colonie von der Opercularseite, so macht es den Eindruck, als lägen die reifen Embryonen mit ihrem unteren Theile in der Leibeshöhle der Geschlechtsthiere.

Die Larve.

Äußere Verhältnisse.

Die äußeren Charaktere der *Bugula*-Larve sind schon öfters Gegenstand der Untersuchung gewesen. Ich verweise hierfür auf die Arbeiten von Reid (45), Dalyell (47), Nitsche (69), Metschnikoff (69b), Claparède (70), Salensky (74) und Barrois (77 und 82), und habe den vorhandenen Beschreibungen, besonders denen von Nitsche und Barrois, nur wenig beizufügen. Nitsche sieht das retractile Scheibenorgan für einen Saugnapf an, bezeichnet die Ectodermalfurche als Mundfurche, und behauptet irrthümlicherweise, dass dieselbe in einen Darmcanal führe[1].

[1] Salensky (74) hat zuerst bei *Bugula plumosa* den wahren Charakter der Ectodermalfurche anerkannt.

In Übereinstimmung mit Barrois' Angaben über die Larve von *Bugula* (82) besitzt die Oralseite in Folge der stark verlängerten Coronazellen eine geringe Ausbildung, während dagegen die Vorderseite, welche die Ectodermalfurche enthält, sehr in die Länge gezogen ist.

Das retractile Scheibenorgan kann ziemlich weit ausgestülpt werden. Es trägt an seiner freien Fläche zahlreiche äußerst feine Haare, welche ungefähr die Länge der Cilien des Körpers besitzen, sich aber — in Anschluss an Nitsche's Angabe (69) — nicht bewegen und vermuthlich zum Tasten dienen. Nach Barrois (77) sollen sie an ihrem freien Ende gabelig verzweigt sein. Die von Barrois und Nitsche beschriebenen papillenförmigen großen Zellen am äußeren Rande der das Scheibenorgan umgebenden Furche (cavité palléale, Barrois; Scheide, Nitsche) habe auch ich an der lebenden Larve wiederholt beobachtet. Auch am oralen Pole kommen solche Zellen vor; sie gehören offenbar dem Epiblast an.

In Bezug auf die Anzahl und Vertheilung der rothen lanzettförmigen Pigmentflecken muss ich Nitsche's Angaben vollkommen beipflichten. Es sind zehn; sie sind ungefähr in der Äquatorialebene paarig und symmetrisch angeordnet und tragen kurze langsam schlagende Wimpern. Dagegen sind Nitsche's Figuren in Bezug auf die Lage der »rosettenförmigen Zeichnung«, welche ohne Zweifel dem oben beschriebenen Drüsenorgan entspricht, meiner Ansicht nach wenig naturgetreu. Nitsche zeichnet dieses Organ in der oralen Hälfte des Körpers, während es nach meiner Erfahrung mehr aboralwärts liegt und sich in der Nähe des retractilen Scheibenorgans befindet (Fig. 35).

Die frei schwimmenden Larven suchen mit Vorliebe die dem Lichte ausgesetzte Seite des Gefäßes; sie schwimmen munter umher und begeben sich bei ihren vielseitigen Bewegungen auch in die tieferen Wasserschichten. Nitsche erwähnt, dass sie beim Schwimmen manchmal einen braunen Streifen feinkörniger Masse hinter sich zurücklassen. Ich kann dies bestätigen, glaube aber, dass es sich hier um eine pathologische Erscheinung handelt, da die meisten Larven, bei denen diese Ausscheidung eintrat, dem Tode nahe waren.

Bau der Larve.

Die langen, bandförmigen Coronazellen, deren Umrisse schon in den älteren Embryonalstadien sehr an Deutlichkeit abnehmen, unterliegen einer weiteren Degeneration und bilden eine fast ununterbrochene feinkörnige Schicht, worin man die früher regelmäßig geordneten Kerne vergeblich sucht (Fig. 14, 26, 49). Nur in der Umgebung der Ectoder-

malfurche, also an der Vorderseite der Larve, konnte ich bisweilen die Contouren der Coronazellen noch deutlich bestimmen, besonders bei Betrachtung der Larve von der Aboralseite. Zugleich stellt es sich heraus, dass auch die die Ectodermalfurche bekleidenden Epiblastzellen sich zu einer ähnlichen körnigen Schicht umbilden, welche manchmal einen fein streifigen Bau besitzt (Fig. 49). Die Dicke der aus dem Epiblast hervorgegangenen Körnerschicht ist nicht überall dieselbe; in der Umgebung der Ectodermalfurche ist sie am größten (Fig. 26 und 49), nimmt jedoch gegen den primitiven oralen Pol zu in verschiedenem Grade ab (Fig. 14). Nach außen wird die Körnerschicht von einer feinen doppelt contourirten Membran begrenzt, welche sich auch über das Scheibenorgan fortsetzt und die fast über den ganzen Körper dicht angehäuften Cilien trägt[1] (Fig. 14, 26, 49). Diese fehlen nur dem Scheibenorgan so wie der es umgebenden Kreisfurche (cavité palléale). Die Zellen, welche den zuletzt erwähnten Spalt begrenzen, behalten, im Gegensatz zu den übrigen Epiblastzellen, während des Larvenlebens ihren epithelialen Charakter bei (Fig. 5, 26). Sie haben eine viereckige Gestalt, besonders an dem Rande der Kreisfurche und sind daselbst deutlich gegen die Körnerschicht der Coronazellen abgegrenzt. Aller Wahrscheinlichkeit nach treten gerade diese Randzellen bei der lebenden Larve im Umkreis des retractilen Scheibenorgans so besonders scharf hervor.

Gegen den Boden der Kreisfurche zu werden die Epiblastzellen größer und nehmen eine verlängerte Gestalt an (Fig. 5, 14). Über den Charakter so wie über die Kernverhältnisse dieser Zellen bin ich nicht ganz ins Klare gekommen, doch glaube ich, dass ihr protoplasmatischer Inhalt sich in der Regel gegen den freien Theil der Zelle zurückzieht. Das Bild, wie es in Fig. 5 dargestellt ist, habe ich wiederholt gesehen. Die Epithelzellen sind immer scharf von der inneren Füllmasse abgegrenzt. Dies gilt auch von dem Scheibenorgan, welches im ausgebildeten Zustande von der Aboralseite betrachtet eher eine ovale als rundliche Gestalt besitzt (Fig. 53). Über diesen Apparat wurde schon oben ausführlich berichtet. Ich brauche hierauf also nicht mehr einzugehen und kann mich mit einer Verweisung auf die Figuren 14 und 54 begnügen. Nur muss ich noch zweier kleiner Gebilde Erwähnung thun, welche auf Schnitten durch Larven constant zu beiden Seiten der Ectodermalfurche auftreten (s. Fig. 26, 49). Es sind dies ganz kleine Körper, welche in der epiblastischen Körnerschicht liegen und aller Wahrscheinlichkeit

[1] Ähnliches erwähnt auch Barrois (79c) für *Lepralia*.

nach eigenthümlich modificirte Theile des Epiblasts darstellen. Sie färben sich gewöhnlich intensiv und sind aus langen schmalen Elementen (Zellen?) zusammengesetzt. In Lage und Charakter entsprechen sie den kleinen Organen, welche von Barrois in seiner Abhandlung über *Lepralia* (79c) beschrieben wurden, und nach ihm eine große Rolle bei den weiteren Entwicklungsvorgängen zu spielen bestimmt sind[1]. Leider sind die Figuren, welche diese Arbeit von Barrois begleiten, zu sehr schematisch, um hierüber vollkommene Sicherheit zu gewähren.

Auch bei dem Saugnapf der Larve brauchen wir nach dem oben Gesagten nur kurz zu verweilen. Salensky (74) erkannte zuerst die wahre Bedeutung dieses Organes bei *Bugula plumosa*. Seine Epithelbekleidung ist aus Fig. 14 ersichtlich; diese Figur zeigt zugleich, dass die Zellen an der Stelle, wo der Sack mit dem Epiblast zusammenhängt, ihre scharfen Umrisse verlieren und mit einer körnigen Masse verschmelzen, welche, wie es scheint, den Saugnapf mit dem daselbst verdünnten Epiblast verbindet. Eine ähnliche körnige Masse wurde neulich auch von Ostroumoff (85) bei *Cyphonautes* gefunden, und als »substance grenue« beschrieben, welche bei dem Ausstülpen des Saugnapfes als Klebematerial Verwendung finde. Das Lumen des Saugnapfes ist immer sehr spärlich entwickelt und spaltförmig.

Mit Übergehung des Drüsenorganes, welches schon oben ausführlich geschildert wurde, müssen wir noch kurz bei dem Füllgewebe verweilen. Dasselbe fällt während des Larvenlebens mehr und mehr einer körnigen Degeneration anheim (Fig. 14, 26, 49) und enthält zahlreiche zerstreute Kerne, welche möglicherweise zum Theil von den Epiblastzellen herstammen. Hier und da kann man noch den früheren reticulären Charakter wiederfinden.

Die Durchschnittsbilder, welche Repiachoff (80a) von den *Bowerbankia*-Larven gegeben hat, weichen in mancher Hinsicht von meinen Figuren ab. Nach ihm soll innerhalb der Larven »eine, die ganze innere Fläche des äußeren Larvenepitheliums auskleidende, an gewissen Stellen besonders verdickte Gewebsschicht« vorhanden sein, welche ich bei *Bugula* absolut vermisse. Eben so wenig habe ich die »das Homologon des Mitteldarmes« darstellende Zellenmasse, noch auch die große

[1] »La fente ciliée isole deux petits lobes, qui sont aussi formés d'une rangée de longues cellules cylindriques.« »Ils se forment par de simples épaississements de la peau et représentent deux organes importants qui jouent un grand rôle dans la suite du développement et sont destinés à fournir le feuillet externe musculaire du futur polypide.« (79c, 82.)

Körperhöhle der *Bowerbankia*-Larven wiedergefunden[1]. Anstatt der Letzteren enthält die Larve von *Bugula* eine größere oder geringere Anzahl Spalträume in der Füllmasse, worüber schon oben Mittheilung gemacht wurde. Die Lage dieser Höhlungen ist nicht immer dieselbe; jedoch befinden sich die meisten dicht unter der epiblastischen Körnerschicht (Fig. 50). Sehr regelmäßig kommt außerdem in der Nähe des ursprünglichen Oralpoles ein größerer Spaltraum vor, welcher sich um den oralen Theil des Saugnapfes hin krümmt (Fig. 8. 14), und manchmal sehr deutliche plasmatische Überbrückungen und Zellkerne als Reste des früheren Füllgewebes enthält (Fig. 8).

Innerhalb der feinkörnig degenerirten Füllmasse trifft man auf Schnitten hier und da Ansammlungen größerer Körner (Fig. 49), welche sich sehr intensiv färben, und meistens, jedoch nicht immer, dicht unter der epiblastischen Körnerschicht liegen (Fig. 55). Ähnliches bildet auch Repiachoff in seiner russischen Arbeit ab (loc. cit. Taf. IV, Fig. 6 etc.). Könnten diese Körnerhaufen nicht etwa das Material für die Pigmentflecken bilden? Ich würde hierüber keinen Zweifel hegen, wenn ihre Anordnung stets eine symmetrische und paarige wäre, was aber auf Schnitten nicht immer der Fall ist.

Von deutlich differenzirten Muskelfasern, welche unter den marinen Ectoproctenlarven bei *Cyphonautes* nachgewiesen sind (Repiachoff u. A.), habe ich bei *Bugula* nichts gefunden.

Nach der hier gegebenen Beschreibung brauche ich wohl kaum zu betonen, dass die Ansichten oder vielmehr Vermuthungen von Hatschek (77b) über den Bau der *Bugula*-Larve als falsch zurückgewiesen werden müssen. Von einem Darmcanal ist keine Spur vorhanden.

Metamorphose.

Wenn die Larven sich zur Metamorphose anschicken, so fangen sie an sich fortwährend in kreisförmigen Bahnen, manchmal abwechselnd von rechts nach links und von links nach rechts, zu bewegen. Nachdem sie einige Zeit an einer Stelle verweilt haben, schwimmen sie plötzlich weiter und beginnen an einem anderen Orte dasselbe Spiel. Während dieser Bewegungen, welche von schwachen Contractionen des Körpers begleitet werden, wird das retractile Scheibenorgan so weit wie möglich ausgestülpt, so dass seine unbeweglichen feinen Haare deutlich sichtbar sind. Dann erfolgt auf einmal eine starke Contraction

[1] loc. cit. Taf. IV Fig. 6—12.

des Körpers, wobei der Saugnapf nach außen umgestülpt und wahrscheinlich mittels der zugleich ausgetriebenen klebrigen Substanz (s. oben) gegen die Wand des Glases angedrückt wird. Nach Angabe von Barrois wird mit der Evagination des Saugnapfes die Corona umgekehrt und nach innen gezogen. Zugleich wird dann die Aboralseite des Thieres stark gedehnt, so dass aus dieser letzteren fast die ganze Haut des Primärthieres hervorgeht. Bei der Ausdehnung der Aboralseite verschwindet die »cavité palléale«. Letztere Erscheinungen kann ich aus eigener Erfahrung bestätigen; das Umstülpen der Corona ist mir aber wenig klar geworden. Die Larven können sich auch, wie schon von Barrois (79c) bemerkt wurde, an der Oberfläche des Wassers metamorphosiren. In diesem Falle schwimmen sie auf einer dünnen Schicht einer klebrigen Substanz umher, welche sich schwer von dem Thiere trennen lässt, und offenbar von der Larve ausgeschwitzt wird. Das Festsetzen geschieht also nicht mittels des retractilen Scheibenorganes, wie von früheren Autoren (Reid und Nitsche) behauptet oder vermuthet wurde.

Die Larven fixiren sich an allen Seiten des Cylinderglases, also nicht nur an der dem Lichte ausgesetzten Wand des Glases, und zwar auf verschiedenen Höhen unter dem Wasserspiegel.

Scheibenorgan, Ectodermalfurche und Drüsenorgan werden bei der Metamorphose in das Innere des Körpers zurückgezogen[1] und bleiben noch einige Zeit beweglich. Letzteres gilt auch für die Flagellen und Cilien. Das Absterben der Cilien, wobei sie einer körnigen Degeneration anheimfallen, schreitet in der Richtung von der Oral- nach der Aboralseite vor, so dass die Cilien der Aboralseite sich noch bewegen, wenn schon die der Oralseite verschwunden sind. Der ausgestülpte Saugnapf nimmt nun die Scheibenform an und besteht, den Angaben von Barrois (82) entsprechend, aus zwei über einander gelegenen Theilen, welche durch eine deutliche Einschnürung von einander getrennt sind. Der untere Theil geht aus dem unpaaren dicken Vorsprung des Saugnapfes hervor, während der obere Abschnitt von den Wänden des Saugnapfes gebildet wird.

Claparède (70) scheint diese Formverhältnisse des evaginirten Saugnapfes bei *Bugula* übersehen zu haben.

Die zu diesen verschiedenen Umwandlungen erforderliche Zeit ist nicht immer dieselbe. Manchmal verläuft die Metamorphose sehr rasch, manchmal aber auch ziemlich langsam. Das aus der Larve entstandene

[1] Auch Ostroumoff hat dieses bei *Cyphonautes* beobachtet.

Primärindividuum bekommt eine dicke Wand und wird undurchsichtig. Kurz nach dem Festsetzen sind aber die inneren Theile noch deutlich unterscheidbar. Über das Schicksal der Letzteren hoffe ich später berichten zu können. Von ihnen sollen nach Barrois (79c, 82) nur das retractile Scheibenorgan und die beiden an der Vorderseite der Larve gelegenen und als »petits lobes« beschriebenen Gebilde persistiren und die inneren Organe des Primärthieres liefern, während Corona und Drüsenorgan (organe pyriforme) einer Histolysis anheimfallen und zu Grunde gehen. Nach ihm — und die vorliegenden Untersuchungen auf diesem Gebiete scheinen in der That sehr dafür zu sprechen — ist die Entwicklung der Bryozoen keineswegs als eine Metagenese, sondern als eine wahre Metamorphose aufzufassen, wobei die Organe des festsitzenden Thieres sich direct aus bestimmten, in der Larve vorhandenen Organen entwickeln. »Il n'existe de stade, qui réponde à une destruction complète de l'organisme, ne laissant subsister que la peau de la larve remplie par des globules de dégénérescence.«

Haag, Januar 1886.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

f Follikel des Ovariums,
p Richtungsbläschen,
o stationäre Eizelle innerhalb des Ovariums,
h Helm der Brutkapsel,
b Blase der Brutkapsel,
po Cylinderzellenschicht der Ovicellblase,
e Embryo,
x mehrkernige Körperchen innerhalb der Ovicellblase,
ep Epithel des Saugnapfes,
om, *om*[1] Ovicellmuskeln,
eb Epiblast,
hb Hypoblast,
bl Blastocoel,
sp Spalträume in der Füllmasse,
c Coronazellen,
s Ectodermalfurche,
i Anlage des Saugnapfes,
z Zellenmasse im Blastocoel junger Embryonen,
r retractiles Scheibenorgan,

fu Füllgewebe,
a Drüsenorgan (organe pyriforme Barrois),
d kreisförmige Einschnürung des Epiblasts rings um das retractile Scheibenorgan (cavité palléale Barrois).

Alle Figuren sind mit der Camera lucida gezeichnet. Wo die Tinction unerwähnt geblieben ist, sind die Präparate mit Boraxcarmin gefärbt. Bei einigen wichtigen Embryonalstadien (Fig. 1, 6, 10, 14, 19, 31, 41) ist die nat. Größe angegeben.

Tafel 26.

Fig. 1. Schnitt durch ein nahezu reifes Ei, welches sich noch nicht von dem Ovarium getrennt hat. Nat. Größe 0,05 mm.

Fig. 2. Meridianschnitt durch ein in 2 Furchungskugeln zerfallenes Ei mit den beiden Richtungsbläschen.

Fig. 3. Schnitt durch ein Ovarium mit 4 Eiern, von denen nur 2 getroffen sind.

Fig. 4. Schnitt durch ein Ovarium mit 2 Eiern, von denen das eine gegen den Follikel zurückgedrängt liegt. Dieses Bild ist durch Combination zweier auf einander folgenden Schnitte gewonnen.

Fig. 5. Längsschnitt durch den aboralen Theil einer Larve, worin ein Theil der Kreisfurche um das retractile Scheibenorgan (cavité palléale) getroffen ist. Da diese nach oben von den im Texte als »Randzellen« beschriebenen Epiblastzellen überwölbt wird (vgl. Fig. 26), so hat sie hier die Gestalt eines allseitig geschlossenen Spaltes.

Fig. 6. Schräger Schnitt durch eine Blastosphaera. Nat. Größe 0,05 mm. Alaun-carmin.

Fig. 7 u. 7*a*. 2 auf einander folgende Schnitte durch einen zweiblättrigen Keim. Das Hypoblast wird von 4 Zellen vertreten.

Fig. 8. Schnitt durch den oralen peripherischen Theil einer Larve; zeigt den Spaltraum um den Saugnapf.

Fig. 9. Zellen des Drüsenorgans (organe pyriforme), die meisten im Längsschnitt getroffen.

Fig. 10. Ovicelle mit Embryo ungefähr im Medianschnitt. Embryo nur skizzirt. Nat. Größe 0,15 mm.

Fig. 11. Schnitt durch die orale Hälfte eines jungen Embryo, parallel der Äquatorialebene. Auf ihm sind die peripheren Theile der beiden in Fig. 15 abgebildeten Invaginationen des Epiblasts getroffen.

Fig. 12. Längsschnitt durch eine Ovicelle mit einem jungen Embryo.

Fig. 13. Längsschnitt durch eine Blastosphaera.

Fig. 14. Längsschnitt durch eine Larve, senkrecht zu der die Vorder- und Hinterseite verbindenden Ebene. Nat. Größe 0,17 mm.
* Körnige Masse, welche vermuthlich bei dem Festsetzen der Larve als Klebematerial verwendet wird.

Fig. 15. Derselbe Embryo von Fig. 11 im Äquatorialschnitt mehr oralwärts. Das Bild, welches durch Combination zweier auf einander folgenden Schnitte

gewonnen wurde, zeigt die beiden Invaginationen des Epiblasts, den Saugnapf und die Ectodermalfurche.

Fig. 16. Schnitt durch einen älteren birn- oder ballonförmigen Embryo. Die Cilien der Corona sind nicht eingetragen.

Fig. 17. Längsschnitt durch einen jungen Embryo mit Anlage des Hypoblasts.

Fig. 18. Längsschnitt durch einen Embryo mit Ectodermalfurche und Anlage des retractilen Scheibenorgans. Die Schnittfläche läuft ungefähr der die Vorder- nnd Hinterseite verbindenden Ebene parallel. Cilien nicht eingetragen.

Fig. 19. Meridianschnitt durch einen jungen Embryo. Hypoblastzellen mit spaltförmiger Urdarmhöhle. Nat. Größe 0,05 mm.

Fig. 20—22. 3 auf einander folgende Schnitte durch das Drüsenorgan eines Embryo, ungefähr in dem Stadium von Fig. 18.

Fig. 23. Schnitt durch einen älteren stark in die Länge gezogenen Embryo. Das Bild ist nur skizzirt. Im Inneren der ebenfalls verlängerte Saugnapf. Bei + befindet sich in dem folgenden Schnitt das retractile Scheibenorgan.

Fig. 24. Schnitt durch einen ähnlichen Embryo in der Ovicelle. Der Brutraum ist bedeutend vergrößert. Details sind nicht ausgeführt. Bei + liegt auf den folgenden Schnitten das Drüsenorgan.

Fig. 25. Meridianschnitt durch einen jungen Embryo mit der inneren zelligen Füllmasse.

Fig. 26. Längsschnitt durch eine Larve, parallel dem Schnitt der Fig. 14, aber mehr nach der Vorderseite zu. Bei + die Gebilde zu beiden Seiten der Ectodermalfurche, welche vermuthlich den »petits lobes« (Barrois) entsprechen (s. Text).

Tafel 27.

Fig. 27. Schnitt durch ein Ovarium mit 4 Eiern, von denen nur 3 getroffen sind.

Fig. 28. Längsschnitt durch einen Embryo, mit ovalen Coronazellen und innerer Füllmasse. Die Aboralseite des Embryo ist in der Zeichnung nach oben gekehrt.

Fig. 29. Eine in Bildung begriffene Ovicelle im Medianschnitt. Im Inneren des Helmes und der Blase das Parenchymgewebe. Alauncarmin.

Fig. 30. Furchungsstadium 4 von oben.

Fig. 31. » 4 von der Seite. Nat. Größe 0,06 mm.

Fig. 32. » 8.

Fig. 33. » 16.

Fig. 34. » 32. Oralseite.

Fig. 35. Längsschnitt durch eine Larve, nach der die Vorder- und Hinterseite verbindenden Ebene. Nur skizzirt.

Fig. 36. Junger Embryo mit dem äquatorialen aus 2 Zellenreihen bestehenden Gürtel. Nur skizzirt. Die Aboralseite ist nach oben gekehrt.

Fig. 37. Längsschnitt durch einen Embryo mit verlängerten Coronazellen. Die Aboralseite liegt nach oben.

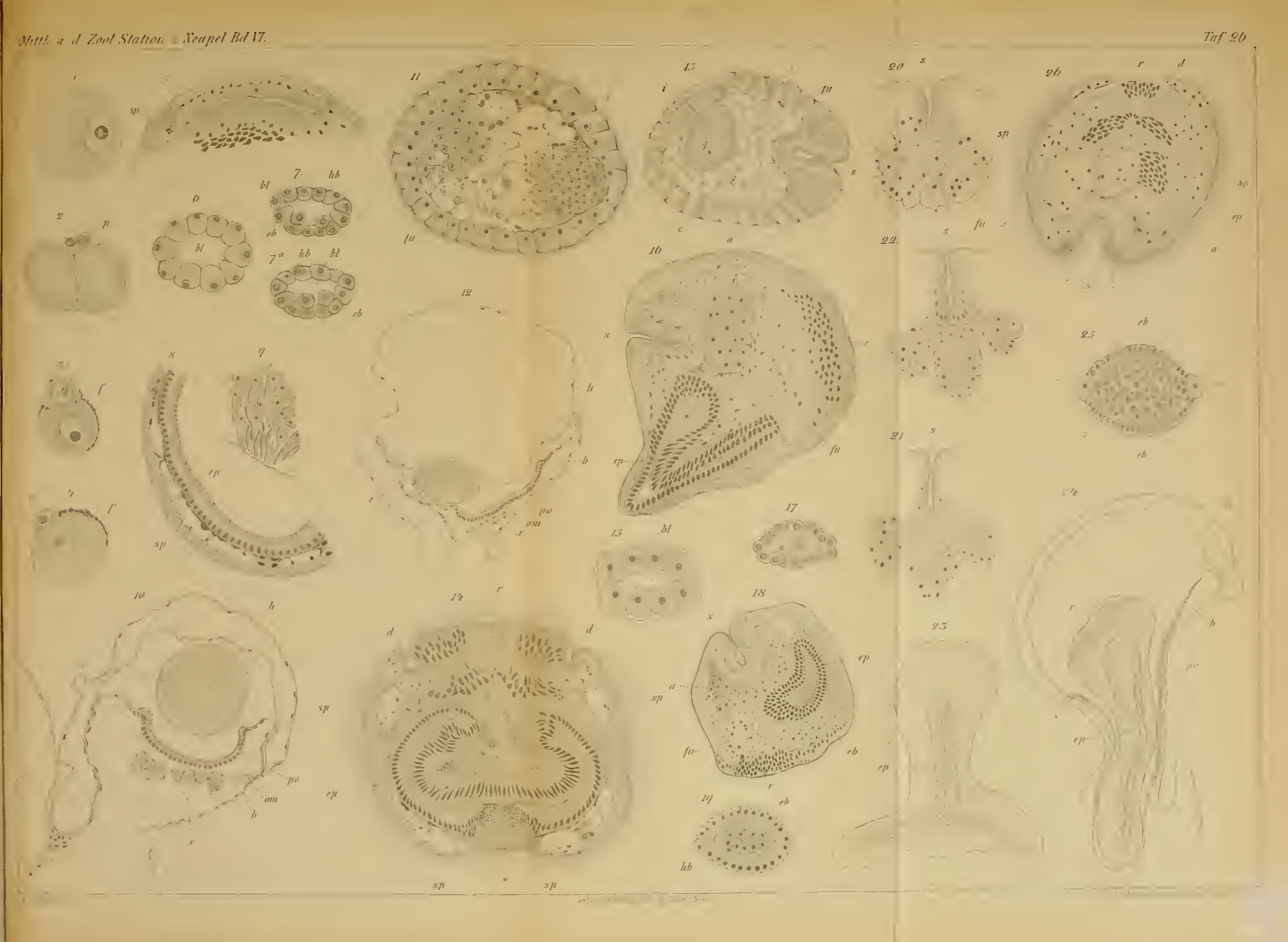
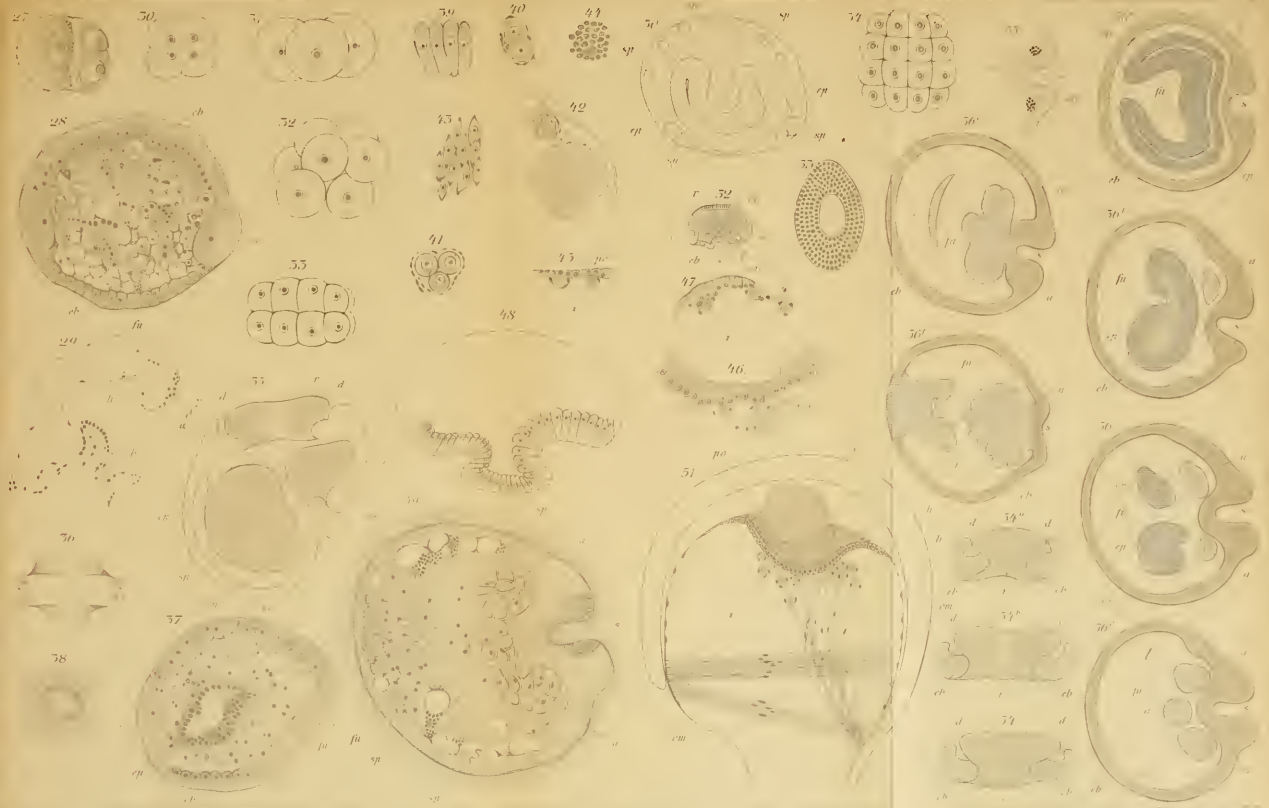
Fig. 38. Querschnitt durch die Ectodermalfurche. Im Inneren die Cilien.

Fig. 39. Einige Coronazellen eines Embryo von der Außenseite gesehen.

Fig. 40. Junges Ovarium mit 2 Eiern. Der Follikel hängt mit einem Parenchymstrang zusammen. Totalansicht.

Fig. 41. Junges Ovarium mit 4 Eiern, von denen nur 3 deutlich sichtbar sind. Nat. Größe ± 0,03 mm. Alauncarmin.

Fig. 42. Reife Eizelle im Durchschnitt. Der Follikelrest hat sich gegen die Neuralwand des Geschlechtsthieres zurückgezogen. Alauncarmin.
Fig. 43. Spindel- und birnförmige Zellen des retractilen Scheibenorgans im Längsschnitt.
Fig. 44. Querschnitt der Cylinderzellen der Ovicellblase.
Fig. 45. Zusammenhang zwischen den mehrkernigen Körperchen (Wanderzellen?) mit der Cylinderzellenschicht der Ovicellblase.
Fig. 46. Idem.
Fig. 47. Idem.
Fig. 48. Längsschnitt durch einen jungen Embryo mit der Saugnapfanlage (rechts) und Ectodermalfurche (links).
Fig. 49. Schnitt durch eine Larve ungefähr nach der Ebene β in Fig. 35.
Fig. 50. Längsschnitt durch eine Larve, skizzirt. Das Bild soll die zahlreichen Spalträume unter der Haut versinnlichen. Im Inneren der Saugnapf.
Fig. 51. Eine Ovicelle mit Embryo. Totalansicht von der Seite.
Fig. 52. Längsschnitt durch einen jungen Embryo mit oraler Epiblasteinstülpung. Die Aboralseite liegt nach oben.
Fig. 53. Das retractile Scheibenorgan einer Larve von der Aboralseite gesehen.
Fig. 54. 3 Längsschnitte durch das retractile Scheibenorgan einer Larve. Zwischen a und b, so wie auch zwischen b und c liegen einige Schnitte, welche nicht abgebildet worden sind; b geht ungefähr durch die Mitte des Organes.
Fig. 55. Die Ectodermalfurche einer Larve im Längsschnitt, um die beiden Körneransammlungen (γ) unter der Haut zu zeigen.
Fig. 56. 6 Schnitte durch eine Larve um ihren inneren Bau und besonders das Drüsenorgan zu veranschaulichen. a—f folgen der Reihe nach, jedoch liegen zwischen je zweien zwei oder mehr Schnitte, welche nicht abgebildet worden sind. a stellt einen Durchschnittt ungefähr nach der Ebene α in Fig. 35 dar, d und f solche nach der Ebene β resp. γ.


1
sp
2
p
6
bl
eb
7
hb
7a
11
fu
12
h
po
om
b
13
bl
14
d
sp
15
fu
i
c
a
16
ep
17
18
eb
19
hb
20
s
sp
22
23
24
25
26
r
d