

Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen.

Von

Oswald Seeliger.

Mit Tafel I—IV und vier Figuren im Text.

Seitdem HATSCHKE (1888) in seinem Lehrbuch der Zoologie den Versuch unternommen hat, die Bryozoen in zwei Klassen aufzulösen, die keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen zeigen und im natürlichen System weit voneinander entfernt stehen sollen, ist die Einheit des Bryozoenstammes auch von andern Autoren mehrfach und nachdrücklich geleugnet worden. Zwar führen die meisten allgemein anerkannten Lehrbücher auch jetzt noch die Bryozoengruppe in dem alten Umfang an, aber ich zweifle nicht, daß ich manchen als wenig empfänglich für neue systematische Bestrebungen erscheinen werde, wenn ich es unternehme, auf den folgenden Blättern die nahe Verwandtschaft der ectoprocten und entoprocten Bryozoen darzutun. Zu einem ähnlichen Ergebnis wurde auch EHLERS (1890, 1893) geführt, als er die Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen vom vergleichend-anatomischen Standpunkt aus beurteilte. In der Überzeugung, daß die Ontogenie der Bryozoen eine zuverlässige Auskunft über den Verwandtschaftsgrad geben müsse, habe ich schon vor einer Reihe von Jahren die Knospung untersucht und den Nachweis geführt, daß die Vorgänge der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei Entoprocten (1889) und Ectoprocten (1890) im wesentlichen übereinstimmen. Die Knospenanlage bildet sich bei allen Bryozoen nach dem gleichen Typus, in einer Weise, die, außer bei gewissen Medusen, nirgendwo im Tierreich sich wiederfindet. Da ich aber von jeher den Entwicklungsvorgängen, die sich am befruchteten Ei abspielen, eine größere Bedeutung für die Beurteilung der Phylogenie zuerkannt habe als der Knospung, schien es mir geboten, auch die Tatsachen

der Embryonalentwicklung zu berücksichtigen und vergleichend zu prüfen. Dies erwies sich mir um so notwendiger, als KORSCHULT und HEIDER (1893) gerade auf Grund ihrer Beurteilung der Embryologie der Bryozoen nicht bloß zu einer Bestätigung der Auffassung HATSCHKEs geführt wurden, sondern sogar mit viel größerer Zuversicht als dieser hatten behaupten können: »daß die Entoprocten sich auf keine Weise mit den Bryozoen (Ectoprocten) vergleichen und vereinigen lassen«.

Meine im folgenden mitgeteilten Beobachtungen erstrecken sich fast ausschließlich auf freischwimmende Larven und reichen zum Teil viele Jahre zurück. Schon im Jahre 1888 bei Gelegenheit der Untersuchung der Knospung von *Pedicellina echinata* hatte ich deren Larven und Embryonen etwas genauer betrachtet und einzelne Angaben HATSCHKEs (1877) nicht bestätigt gefunden. Ich habe damals und bei späteren Aufenthalten an der Zoologischen Station zu Triest *Pedicellina*-Larven nach verschiedenen Methoden konserviert und jetzt einer erneuten Untersuchung unterzogen.

Meine hier veröffentlichten Beobachtungen über Larven ectoprocter Bryozoen beziehen sich nur auf *Aleyonidium mytili*. Diese Bryozoe ist während der Sommermonate in der Ostsee vor Warnemünde leicht zu finden. Die Stockform variiert je nach der Unterlage, auf der die Festsetzung der Larve erfolgte, und ich hatte zuerst die prächtigen kreisförmigen Kolonien auf Laminarien für eine besondere Species gehalten. Auf gewisse Unterschiede und Eigentümlichkeiten dieser Stöcke wird in einer besonderen, demnächst aus dem hiesigen zoologischen Institut hervorgehenden Arbeit hingewiesen werden. Aus den in den großen Aquarien überwinternden *Aleyonidium*-Stöcken schwärmten zuerst im Frühjahr 1900 zahlreiche Larven aus, die Herr Prof. WILL in vorzüglicher Weise konservierte und mir freundlichst zur Untersuchung überließ. Seither hatte ich noch mehrfach Gelegenheit, freischwimmende und bereits festsitzende *Aleyonidium*-Larven zu beobachten und zu konservieren.

Zur Konservierung der Larven und Embryonen wurden vorwiegend Sublimat, Sublimat-Essigsäure, Formol und Überschwefelsäure (als Flüssigkeit oder in Dampfform) verwendet. Ganz bestimmte Vorteile habe ich bei dieser oder jener Konservierungsmethode kaum feststellen können, und vollkommen zuverlässig in allen Fällen war keine, denn immer wieder fanden sich neben vorzüglich erhaltenen Larven andre minder gut fixierte vor, die sich zum Teil sogar, nachdem Schnitte hergestellt worden waren, als völlig unbrauchbar

herausstellten. Mit Sublimat oder Formol behandelte *Pedicellina*-Larven ergaben nach geeigneter Färbung und Aufhellung in Öl und Balsam oder in Glycerin vorzügliche Totalpräparate. Es gelang mir aber nicht, die *Aleyonidium*-Larven genügend durchsichtig zu machen, um die innere Organisation hinreichend klar erkennen zu können; diese Totalpräparate gestatteten nur eine Übersicht über die Körperform und die Beschaffenheit der Leibeswandungen.

Zur Färbung verwendete ich in der Mehrzahl der Fälle die gebräuchlichsten Karmin- und Hämatoxylinlösungen. Die Schnitte durch die *Aleyonidium*-Larven wurden, wie die Tafeln III und IV erkennen lassen, zumeist einer Doppelfärbung unterworfen. Besonders deutlich hoben sich die Dottermassen ab nach Behandlung mit Alaunkarmin und Orange G oder nach Tinktion mit Hämatoxylin (nach EHRlich oder DELAFIELD) und Orange.

Im besondern möchte ich noch auf ein Verfahren hinweisen, das mir zwar die Vorteile, die ich erwartet hatte, nicht alle brachte, mir aber doch wenigstens gestattete, das Mesenchym und Nerven- und Muskelgewebe zu besonders klarer Anschauung zu bringen. Larven, die in Formol fixiert und aufbewahrt waren, habe ich nach der von KODIS (Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIX, 1901) angegebenen Weise mit molybdänsaurem Hämatoxylin oder MALLORYS phosphormolybdänsaurem Hämatoxylin gefärbt und später geschnitten. Wenn auch zuweilen die Ganglienzellen recht scharf hervortraten, so waren doch die Bilder nicht deutlich genug, um mich auch den Verlauf der Nervenfasern in allen Einzelheiten erkennen zu lassen. Diese Fasern heben sich kaum mehr von den Nachbargeweben ab als nach Färbung mit Karminlösungen.

Auch die besten Totalpräparate der *Pedicellina*-Larven gestatteten nur einen unvollkommenen Einblick in den feineren Bau der Organe, und daher sind fast alle meine folgenden Angaben über die Histologie der Larven das Ergebnis der Untersuchung von Schnitten. Bei der Kleinheit der meisten Zellen, die die larvalen Gewebe zusammensetzen, mußten die Schnitte sehr fein sein. Die kleinen *Pedicellina*-Larven ließen sich unschwer in $3\ \mu$ dicke Schnitte zerlegen; für *Aleyonidium* wurde zumeist eine Schnittdicke von $5\text{--}7\ \mu$ gewählt. Trotzdem erhielt ich auch bei Anwendung dieser Schnittmethode keine mich völlig befriedigende Darstellung mancher histologischen Verhältnisse, namentlich des larvalen Nervensystems, auf das meine Aufmerksamkeit in erster Linie gerichtet war. Eine bessere Vorstellung von der Zusammensetzung der Gewebe gewährten Präparate,

in denen die Zellverbände nach Möglichkeit gelockert worden waren. Um die Formen der einzelnen Elemente schärfer hervortreten zu lassen, wurden Schnitte in der bekannten Weise durch Klopfen auf das Deckglas so lange behandelt, bis eine Dissoziation der Zellen eintrat. Niemals erfolgte diese gleichmäßig an allen Stellen des Präparates, sondern nur da und dort gelang das Freilegen einiger Elemente, während über weite Strecken die Gewebe entweder fest verbunden blieben oder gleich vollständig in kleinste regellos angeordnete Bruchstücke zertrümmert wurden. Namentlich bei den *Acyonidium*-Larven erschwert der in reicher Menge vorhandene Dotter die Zerlegung der Gewebe in die einzelnen zelligen Bestandteile in ganz bedeutendem Maße, so daß nur selten völlig befriedigende Präparate zu erhalten waren. Wahrscheinlich hätte ich mit solchen Schwierigkeiten nicht zu kämpfen gehabt, wenn schon bei der Konservierung der Larven macerierende Agentien angewendet worden wären. Ich hatte anfangs aber bei der Sammlung des Materials damit nicht gerechnet, daß später Klopf- und Macerationspräparate würden herzustellen sein. Immerhin aber haben mir, wie ich glaube, meine Beobachtungen an den Bryozoenlarven mancherlei Neues gezeigt, das der Mitteilung wert ist. Zwar besteht in bezug auf die Deutung des Darmkanals der *Acyonidium*-Larve noch immer Unsicherheit, und ich habe die hier vorliegende Arbeit bereits ein Jahr zurückgehalten in der Hoffnung, durch die Untersuchung jüngerer Embryonen völlig befriedigenden Aufschluß zu erhalten. Ich habe aber bis jetzt die entscheidenden Stadien nicht gefunden und möchte, nachdem ich einmal über den hier behandelten Gegenstand eine kurze Mitteilung veröffentlicht habe (1904), die endgültige Publikation nicht um ein weiteres Jahr hinausschieben, denn günstigen Falls darf ich erwarten, erst im folgenden Frühjahr neues Material zu erhalten. Zu einer Veröffentlichung der bisher gewonnenen Ergebnisse kann ich mich um so leichter entschließen, weil ich die Überzeugung hege, daß ein erneutes Studium der Bryozoenlarven mir zwar gewiß mancherlei neue Details enthüllen wird, mich aber sicher nicht zu einem andern Standpunkt in der prinzipiellen Beurteilung der Larvenformen führen kann.

I. Die Larve der *Pedicellina echinata*.

Die Beschreibung der Larve der *Pedicellina (Ascopodaria) belgica*, die P. J. VAN BENEDEN im Jahre 1845 gab, erscheint zwar im Hinblick auf die bedeutende Schwierigkeit des Objekts für die damalige

Zeit immerhin beachtenswert, konnte aber doch bald strengeren Ansprüchen nicht genügen. Die späteren Angaben von ULJANIN (1869) und HINCKS (1873) sind zwar ausführlicher, befriedigten aber doch nur so wenig, daß wenige Jahre später die Untersuchung des Baues und der Entwicklung der *Pedicellina*-Larve von mehreren Seiten in Angriff genommen wurde. Fast gleichzeitig erschienen im Jahre 1877 die Arbeiten von BARROIS, SALENSKY und HATSCHKEK. Wenn auch BARROIS' und SALENSKYS Mitteilungen gegenüber den älteren Untersuchungen einen wesentlichen Fortschritt bedeuten, so lassen sie sich doch an Reichhaltigkeit der Detailangaben, an Schärfe und Korrektheit der Abbildungen nicht mit der Arbeit HATSCHKEKS vergleichen. Diese schien den Gegenstand vollständig erschöpfend behandelt zu haben und ihre Ergebnisse fanden in allen größeren Lehrbüchern Aufnahme.

Während die Larven der *Pedicellina* als Bryozoenlarven stets erkannt worden waren, hatten die der *Loxosoma*, obwohl sie im Bau mit jenen vollkommen übereinstimmen, eine ganz andre Beurteilung erfahren. BUSCH (1851) beschrieb unter dem Namen *Cyclopelma longiciliatum* eine kleine pelagische Tierform aus dem Triester Hafen, deren systematische Stellung ihm vollkommen zweifelhaft zu sein schien. Er deutete aber schon darauf hin, daß es sich vielleicht nicht um eine voll entwickelte Form, sondern nur um eine unbekannte Larve handeln möchte, und in der Tat konnte LEUCKART (1868) bereits den Nachweis führen, daß die *Cyclopelma* eine *Loxosoma*-Larve ist, nachdem vorher KOWALEVSKY (1866) und KEFERSTEIN (1867) ihre Beobachtungen über die Entwicklung dieser Entoprocten veröffentlicht hatten.

HATSCHKEKS Darstellung des Baues der *Pedicellina*-Larve hat wenige Jahre später durch BARROIS (1886) und HARMER (1887) in einigen Punkten eine Korrektur erfahren. Nachdem es diesen Forschern gelungen war, die Festsetzung und Metamorphose der Larve zu beobachten, konnten sie leicht den Nachweis führen, daß das von HATSCHKEK als Knospe gedeutete Gebilde für die ungeschlechtliche Fortpflanzung ohne Bedeutung ist und nur ein transitorisches Larvenorgan darstellt. Die morphologische und physiologische Bedeutung dieses Organs aber wurde sehr verschieden beurteilt und darf auch jetzt noch nicht als in befriedigender Weise aufgeklärt gelten.

Nicht viel anders steht es mit der HATSCHKEKSchen Kittdrüse, deren ectodermale Entstehung zwar unbestritten ist, deren feinerer Bau aber und Funktion nicht hinreichend bekannt sind. Dasselbe

gilt von dem paarigen »Mesodermgebilde«, das zuerst HATSCHKEK zwischen Magen und Atrialwand in der primären Leibeshöhle der Embryonen und Larven beschrieben hat. Alle diese problematischen Organe sollen hier eine eingehendere Darstellung erfahren, und im Anschluß daran werde ich einige Mitteilungen über die Muskulatur der freischwimmenden Larve vorzutragen haben. Die andern Organe sind durch die früheren Autoren, insbesondere durch HATSCHKEK hinlänglich bekannt, so daß ich hier von einer eingehenden Beschreibung absehen kann. Nur insoweit werden sie auch hier behandelt werden müssen, als sie für die Vergleichung der Larven der Entoprocten und Ectoprocten von Bedeutung sind.

Bevor ich in die spezielle Behandlung der einzelnen Larvenorgane eintrete, möchte ich einige Bemerkungen über die Art der Orientierung und über die Bezeichnung der Achsen und Regionen des Larvenkörpers vorausschicken. Die große Schwierigkeit, die die Orientierung der Bryozoenlarve bietet, ist bereits von früheren Autoren hervorgehoben worden, und sie erscheint um so größer, als bei der Metamorphose der *Pedicellina* eine Drehung der Larveneingeweide um ungefähr 180° erfolgt.

Trotz der bei den Muskelkontraktionen außerordentlich stark hervortretenden Variabilität der äußeren Gestalt der Larve, zeigt sich doch sofort, selbst bei flüchtiger Untersuchung, der bilaterale Bau; und damit ist ein fester Standpunkt gegeben, von dem bei der Beurteilung der verschiedenen Körperregionen ausgegangen werden muß. Es gibt nur eine Ebene, die den Larvenkörper in zwei spiegelbildlich gleiche Teile zerlegt, und in dieser ist die mit ungleichen Polen endigende Hauptachse zu suchen. Für die Bestimmung von »vorn« und »hinten«, »ventral« und »dorsal« ergeben sich aber bedeutende Schwierigkeiten, sobald man daran geht, die Larve der *Pedicellina* mit denen der Würmer oder Mollusken zu vergleichen. Nach HATSCHKEKS Beobachtung ist zwar das »Kittdrüsenende« beim Schwimmen nach vorn gerichtet, und ich bezeichne diese Region auch als Scheitel, nehme aber an, daß dieser auf der Dorsalseite nach hinten sich verschoben und jedenfalls eine ausgeprägt dorsale Lage gewonnen hat. Ich schließe mich daher durchaus den Autoren an, die die zwischen Mund und After gelegene Zone als ventrale auffassen und das vordere Ende durch den Oesophagus, das hintere durch das Rectum gekennzeichnet sein lassen. Damit ist auch links und rechts bestimmt. In den Abbildungen ist die Ventralseite der Larve stets nach unten gekehrt, die Scheitelregion nach der oberen

Seite der Tafel gerichtet worden. Aus dieser Orientierung der Larve ergibt sich ohne weiteres, daß die Achse, die den Scheitel und die gegenüberliegende vestibulare Region verbindet (Fig. 14), als dorso-ventrale zu bezeichnen ist, obwohl sie länger ist als alle andern. Schnitte, die senkrecht zu dieser Achse und parallel zur Ventralseite geführt sind, nenne ich daher frontale. Die Querschnitte durch die Larve, die alle senkrecht zur Medianebene und parallel zur Dorso-ventralachse gerichtet sein müssen, durchschneiden demnach im vorderen Larvenabschnitt den ösophagealen und im hinteren den rectalen Ast der Darmschleife ziemlich der ganzen Länge nach (vgl. Fig. 14 und 20).

1. Der nervöse Apparat.

Von der größten Wichtigkeit für die Beurteilung der Entoproctenlarve und deren Vergleichung mit den Larven der Ectoprocten ist das Verhalten des nervösen Apparats. Dieser erweist sich viel verwickelter gestaltet, als bisher angenommen wurde; aber die eigenartigen, meines Wissens in keiner andern Tierklasse wiederkehrenden Verhältnisse sind in beiden Bryozoengruppen im wesentlichen so völlig übereinstimmende, daß meines Erachtens schon aus diesem Grunde an der nahen Verwandtschaft der Ectoprocten und Entoprocten nicht zu zweifeln ist. Das Charakteristische des larvalen Nervensystems der Bryozoen liegt darin, daß zwei selbständig und zunächst unabhängig voneinander sich bildende Centra vorhanden sind, die sich nachträglich mehr oder minder innig durch einen oder auch zwei Commissuralstränge miteinander verbinden. Hält man die oben gekennzeichneten Achsen des Larvenkörpers fest, so liegt das eine Organ dorsal im Scheitel, das andre mehr ventral und vorn, ohne freilich eine typisch ventrale Lage zu erreichen. Beide Gebilde sind längst bekannt, haben aber eine sehr verschiedene Deutung erfahren. Ich beginne die Darstellung mit der Beschreibung des zuletzt genannten Abschnittes des nervösen Apparats.

a. Das oral-ventrale Nervenorgan (Oralganglion oder Oesophagealganglion).

Das Organ der *Pedicellina*-Larve, dessen Entwicklung und Bau in diesem Abschnitt behandelt werden soll, liegt, wie schon der Name aussagt, in der nächsten Nachbarschaft des Oesophagus und der Mundöffnung. Es findet sich hier, median gelegen, der Vorderwand des Oesophagus dicht angeschmiegt und erscheint im Längs-

schnitt etwa in länglich runder Gestalt. Das ventrale Ende ist mehr oder weniger weit nach vorn verschoben und mit der ectodermalen Leibeswand verwachsen, das dorsale, ein wenig nach hinten zugerichtete Ende verbindet sich mit dem zweiten Teil des nervösen Apparats. An die Seitenwände legen sich zumeist Mesenchymzellen an, nur an der Hinterwand fehlen sie ganz oder sind hier nur in sehr spärlicher Zahl vorhanden.

Der orale oder ösophageale Nervenapparat hat bereits früher zahlreiche andre Namen erhalten. Der verbreitetste dürfte vielleicht »Dorsalorgan« sein, den KORSCHULT und HEIDER (1893) als den zutreffendsten bezeichnen und anwenden. Es haben aber nicht diese Autoren erst den Namen eingeführt, sondern bereits früher war er, besonders bei englischen Zoologen (BALFOUR), üblich gewesen. Daß die Bezeichnung Dorsalorgan über die Funktion des Gebildes nichts Bestimmtes aussagt, mußte, so lange als man diese nicht kannte, vorteilhaft erscheinen, allerdings unter der Voraussetzung, daß die Lage eine ausgeprägt dorsale ist. Das ist aber, wie wir oben fanden, nicht der Fall, und jedenfalls liegt das orale Organ zwar dorsal vom Wimperkranz aber ventral von dem dorsalen Nervenapparat. Ich halte daher die Benennung Dorsalorgan für wenig passend, obwohl ich noch jetzt, sowie schon früher (1890), der Ansicht bin, daß dieses Gebilde der Scheitelplatte einer Trochosphaera wahrscheinlich homolog ist.

HATSCHEK hielt, wie ich oben bereits angedeutet habe, das Organ für eine frühzeitig im Embryo auftretende Knospe und unterschied an dieser zwei Schichten: eine innere entodermale und eine diese umgebende mesodermale, die erst auf späteren Embryonalstadien zur Ausbildung gelangt. Diese Deutung lag gewiß nahe, so lange die Metamorphose der Entoprocten noch völlig unbekannt war, besonders im Hinblick auf die Entwicklung der phylactolämen Süßwasserbyrozoen, deren »Larven« bekanntlich schon beim Verlassen der Muttertiere zahlreiche Knospen tragen und als kleine Tierstöcke erscheinen. Nach BARROIS (1877) ist das Organ aus zwei ganz verschiedenen Teilen zusammengesetzt. Die Hauptmasse besteht aus Muskelzellen und wird vom Mesoderm gebildet; sie liegt einem Wimpergrübchen an, das ein larvales Tastorgan darstellen und vom Ectoderm gebildet werden soll. Später hat BARROIS (1886) das ganze Gebilde als vordere Drüsenmasse (*masse glandulaire antérieure*) bezeichnet, ohne aber eine genauere Darstellung des Baues zu geben.

Am wichtigsten scheinen mir die Beobachtungen HARMERS (1885)

an *Loxosoma* zu sein. Hier entsteht das gesamte Organ aus dem Ectoderm, es läßt einen rechten und linken Abschnitt unterscheiden und zeigt im Innern fibrilläre Struktur. HARMER bezeichnet es als Gehirn (brain) und deutet einen paarigen Pigmentfleck in diesem als Augen. Es scheint mir nicht uninteressant zu sein, daß bereits ULJANIN (1869) anfänglich die Vermutung hatte, das fragliche Organ könne ein Ganglion sein; bei näherer Untersuchung aber gab er diesen Gedanken auf, da er keine Ganglienzellen im Innern auffinden konnte.

Meine eignen Beobachtungen an *Pedicellina* stimmen in hohem Maße mit den Befunden HARMERS bei *Loxosoma* überein, und die Unterschiede dürften wohl lediglich darauf beruhen, daß es sich zwar um nah verwandte, immerhin aber verschiedene Gattungen handelt. Insoweit die Übereinstimmungen die Entwicklung des oralen Nervenapparates betreffen, scheinen sie mir um so bemerkenswerter, als ein großer Teil der von mir hier mitgeteilten Tatsachen ebenso wie mehrere Zeichnungen (Fig. 3—7) bereits aus dem Jahre 1888 stammen, als ich von den freilich drei Jahre weiter zurückliegenden Veröffentlichungen HARMERS noch keine Kenntnis hatte.

Die erste Anlage des Organs zeigt sich sehr früh am Embryo als eine mediane, dicht vor der ösophagealen Region des Darmes gelegene, nur wenig ausgedehnte scheibenförmige Verdickung im ectodermalen Hautepithel. In der in Fig. 1 abgebildeten Schnittserie ließ sie sich nur auf zwei Schnitten deutlich nachweisen. In der Randzone ist die Verdickung noch einschichtig, obwohl ein Kern bereits etwas tiefer liegt als die benachbarten (Fig. 1); in der Mitte ist sie dagegen bereits zweischichtig, weil hier das Ectoderm sich eingesenkt hatte und von den von der Peripherie aus sich vorschiebenden Zellen überdeckt wurde (Fig. 1B). Die innere Fläche dieser Verdickung legt sich dicht an das Hinterende der Oesophaguseinstülpung, und diese wird in ihrer Entfaltung von jener Organanlage beeinträchtigt.

Auf dem folgenden Stadium hebt sich die in die Tiefe gerückte Zellplatte etwas schärfer von dem sie überlagernden einschichtigen Hautepithel ab, bleibt aber mit diesem innig verwachsen (Fig. 3). Sie hat zwar an Umfang zugenommen, ist aber noch einschichtig geblieben und hat sich nach innen zu nur etwas stärker eingekrümmt. Wenngleich der Vorgang der Bildung dieser subepithelialen Zellplatte uns nicht als eine typisch reine Einstülpung entgegentritt, darf er doch als eine Modifikation eines solchen Prozesses betrachtet werden. Er erinnert in gewisser Beziehung an die Entstehungsweise des

Nervenrohrs beim *Amphioxus*. Bei *Loxosoma* hat dieselbe Organanlage vorübergehend ein ganz ähnliches Aussehen, doch rechnet HARMER die Deckzellen, die ich hier als Hautepithelzellen aufgefaßt habe, der Ganglionanlage selbst zu.

Sehr bald bildet sich die Zellplatte zu einem taschenförmigen Säckchen um. In welcher Weise der Vorgang sich vollzieht, habe ich im einzelnen nicht feststellen können; ich glaube aber, daß wahrscheinlich die Plattenränder sich umbiegen und nach dem Centrum der Scheibe zu wachsen, indem sie sich zwischen diese und das Ectodermepithel einschieben. Einen ähnlichen Vorgang beobachtet man bei der Umbildung der Nervenplatte des *Amphioxus* zum Nervenrohr, nur daß hier die Verbindung der Organanlage mit dem Hautepithel eine weniger innige ist. Im *Pedicellina*-Embryo erhält sich das Säckchen an der Stelle, an der vorher die Einsenkung der Platte erfolgt war, mit der ectodermalen Leibeswand fest verbunden, während das Nervenrohr der *Amphioxus*-Larve nur im Bereiche des verhältnismäßig wenig umfangreichen Neuroporus mit dem Hautepithel verwachsen bleibt. Der Zellsack hat eine verhältnismäßig bedeutende Ausdehnung gewonnen und liegt einerseits dem Oesophagus anderseits der Haut dicht an (Fig. 5); der letzteren ist er allerdings nur vorübergehend mit der ganzen Vorderwand angeschmiegt, denn sehr bald entfernt er sich von ihr, und nur das Ventralende des Oralganglions bleibt dem Hautepithel verbunden (Fig. 6). In der Richtung von vorn nach hinten ist die Ganglionanlage stark abgeflacht, in seitlicher ansehnlich ausgedehnt, so daß das Lumen auf den Durchschnitten ganz ausgeprägt schlitzförmig erscheint (Fig. 6 und 9). Das Säckchen erweist sich deutlich bilateral symmetrisch gebaut, und es läßt sich ein linker und rechter Teil unterscheiden, die in der Medianebene sich vereinigen. In dieser und zwar ventral liegt die Stelle, an der der Zellsack mit dem Ectoderm verwachsen ist. Später läßt sich leicht feststellen, daß hier der Wimperkanal, der aus dem ventralen Abschnitt der Ganglionanlage hervorgeht, nach außen sich öffnet. Auf jüngeren Stadien konnte ich die Öffnung des Lumens der noch einfachen taschenförmigen Anlage nicht beobachten, obwohl das Ectoderm in der Mitte der mit dem Zellsack verwachsenen Region sich verdünnt zeigte und das Taschenlumen bis zum Ectodermepithel heranreichte (Fig. 6). Betrachtet man das Organ von vorn, so erscheint es in der Flächenansicht annähernd herzförmig (Fig. 7), mit dorsalwärts gerichteter Spitze. Neben dem ventralen Einschnitt liegt die Verbindungsstelle

mit der Haut. Die Herzform ist nicht immer genau die gleiche, sondern zuweilen findet man einen etwas kantigeren Kontur als in dem abgebildeten Fall. Einzelne Mesenchymzellen legen sich an verschiedenen Stellen dicht an das Zellsäckchen an und verwachsen mit ihm; doch lassen sich die Grenzen zwischen den ectodermalen und mesodermalen Geweben stets sicher erkennen.

Bei *Loxosoma* bildet die Anlage des »Gehirns« auf bestimmten Stadien nach HARMER ein ähnliches Bild. Sie erscheint bilateral symmetrisch und ebenfalls zweilappig; die beiden Teile sind aber hier viel schärfer voneinander gesondert als bei *Pedicellina* und überdies sind ihre Lumina beträchtlich weiter und durch einen großen leicht erkennbaren Porus nach außen geöffnet.

Im Verlaufe der weiteren Entwicklung verdicken sich die Wandungen des Zellsäckchens. Während am Ventralende eine deutliche Öffnung des Lumens sich ausgebildet hat, erfolgt besonders am entgegengesetzten Blindende der Tasche eine lebhaftere Kern- und Zellvermehrung, so daß hier die Kerne in zwei oder drei Schichten über- und nebeneinander liegen (Fig. 12). Die Zellgrenzen vermochte ich nur unvollkommen nachzuweisen. Am wenigsten verändert zeigt sich die Hinterwand, die in ihrem mittleren und ventralen Bereich sich einschichtig erhält. Auch die Vorder- und Seitenwände der Tasche bleiben in der nächsten Nähe des Porus nur unmerklich verdickt und einschichtig. Bemerkenswert ist das Auftreten von Flimmern im Lumen, das etwa gleichzeitig mit dem Durchbruch des Säckchens nach außen erfolgt. Über dem ectodermalen Hautepithel hat inzwischen der Embryo eine homogen und strukturlos erscheinende Cuticula ausgeschieden, und diese scheint zunächst auch die Öffnung des nunmehr wimpernden Säckchens zu verschließen, indem sie sich an dieser Stelle trichterförmig einsenkt.

Auf der höchsten Stufe der Entwicklung steht das Organ während der letzten Embryonalzeit und in der freischwimmenden Larve. Nach der Festsetzung erfährt es eine allmähliche Rückbildung, ohne in ein bestimmtes Organ des Stamtiers des ganzen Stockes überzugehen. Auf das oben beschriebene Stadium läßt sich der voll ausgebildete vordere gangliöse Apparat leicht zurückbeziehen. Seine beiden Teile, der Wimperkanal und das Ganglion, entwickeln sich aus der bewimperten Tasche und der verdickten Wandpartie.

Der Wimperkanal der *Pedicellina*-Larve ist bereits von BARROIS und HATSCHKE beobachtet worden, und sein paariges Vorkommen bei den *Loxosoma*-Larven läßt sich ebenfalls schon aus BARROIS'

Darstellung entnehmen; doch hat erst später HARMER (1885) eine genauere Beschreibung gegeben. Nach HATSCHEK entsteht der Kanal als eine selbständige ectodermale Einstülpung, die sich dem irrtümlich als Knospenanlage gedeuteten Gebilde verbindet. Die Einstülpung erfolgt dort, wo das vermeintliche Entodermsäckchen am Ectoderm festhängt. Auch HARMER läßt die beiden Kanäle (ciliated sacs) des *Loxosoma* als sekundäre, nachträgliche Ectodermeinstülpungen sich bilden, die mit der ursprünglichen Einstülpung des Gehirns nicht verwechselt werden dürfen. Das Lumen dieser primären Einstülpung soll vollständig schwinden und nicht in das der Wimperkanäle übergehen.

Wenngleich mir keine vollständige Reihe aller Zwischenstadien zwischen dem embryonalen und ganz ausgebildeten Organ vorliegt, so scheint mir doch jeder Grund zu fehlen, um den Wimperkanal als eine völlige Neubildung betrachten zu dürfen. Ich habe nämlich kein Stadium beobachtet, auf dem neben der eingesenkten, noch mit einem Lumen versehenen Ectodermtasche ein besonderer Ectodermkanal vorhanden gewesen wäre; und ebensowenig konnte ich mich davon überzeugen, daß vor dem Auftreten des Wimperkanals das Lumen des Säckchens vollständig schwindet. Wenn ich daher auch den Wimperkanal als aus den bewimperten Zellen der eingestülpten Tasche hervorgegangen auffassen muß, so möchte ich anderseits doch auch nicht in Abrede stellen wollen, daß eine Vergrößerung des Kanals dadurch erfolgen konnte, daß an seiner Mündungsstelle später noch Ectodermzellen sich einstülpten. Allerdings aber glaube ich nicht, daß einer solchen nachträglichen Einstülpung der größte Teil des Kanals seinen Ursprung verdankt, sondern nur das Endstück könnte auf diese Weise entstanden sein, obwohl auch dieses im ausgebildeten Zustand vom benachbarten Hautepithel sich histologisch deutlich unterscheidet (Fig. 24).

Den Wimperkanal des ösophagealen Ganglions der frei schwimmenden Larve hat von den früheren Autoren am ausführlichsten HATSCHEK beschrieben. Der Kanal bildet eine selbständige Einstülpung des Ectoderms, »welche mit langen Flimmerhaaren bedeckt ist, die meist in Form eines zungenförmigen Fortsatzes aneinanderliegend zur Einstülpungsöffnung herausragen. Wenn man eine größere Anzahl von Larven durchmustert, so kann man sich davon überzeugen, daß diese Ectodermeinstülpung vollkommen nach außen umstülpbar ist; sie stellt dann eine zapfenförmige Hervorragung dar, in welche das Entodermsäckchen hineingerückt ist, und auf deren Oberfläche

sich der ‚zungenförmige Fortsatz‘ zu einem Wimperbusche entfaltet hat«. Daß der Endabschnitt des Kanals sich ein- und ausstülpfen kann, halte auch ich für gewiß; indessen scheint es mir aber kaum möglich zu sein, daß eine Umkrepelung der gesamten Wandungen jemals erfolgen könnte. In den konservierten Larven habe ich den Flimmerkanal stets nur mehr oder minder tief eingezogen angetroffen, und dann erwies er sich meist beträchtlich länger als ihn HATSCHKE gesehen hat (Fig. 20). In manchen Fällen erstreckte er sich über den größten Teil des ganzen Ganglions, nur dessen Dorsalende freilassend. Stets liegt er an der Hinterwand des nervösen Apparates und zwar rinnenförmig in diese eingesenkt, so daß auch seine Seitenteile von Ganglienzellen zum Teil bedeckt sind.

Die Gestalt des Kanals läßt sich am besten an Querschnittserien durch das Organ erkennen. Das Lumen erscheint in der Richtung von vorn nach hinten zu stark komprimiert, nach rechts und links hin längsgestreckt, fast schlitzförmig (Fig. 16, 17, 19). Am Blindende verjüngt es sich ein wenig, wie namentlich die Längsschnitte zeigen (Fig. 20). Übrigens ist die Form des Kanals ziemlich variabel und von den Kontraktionszuständen des ganzen Larvenkörpers in erheblichem Maße abhängig. Mit der eben schon erwähnten Hervorstülpung und Einziehung des Endabschnitts des Wimperkanals verändert sich nicht nur dessen Länge sondern auch die Gestalt, und zwar oft in ganz merklicher Weise (Fig. 19, 20 u. 21).

Die Kanalwand ist durchaus einschichtig und besteht aus stark abgeflachten, ein langes Flimmerkleid tragenden Zellen; jedoch findet sich nicht an allen Stellen ein besonders selbständiges, das Lumen umgrenzendes Epithel, sondern die Vorderwand des hinteren Kanalabschnitts geht allmählich in das Ganglion über, so daß hier dieses direkt das Kanallumen abschließt (Fig. 17). Auf einem Querschnitt durch den ausmündenden Kanalabschnitt findet man die Wand aus zahlreichen Zellen zusammengesetzt (Fig. 24). Selbst bei stark eingezogenem Organ sah ich dieses stets beträchtlich dünner als die benachbarten Elemente des ectodermalen Hautepithels. Die cuticulare Bekleidung dieses letzteren kann sich eine kurze Strecke weit einsenken, verliert aber dann ihre feste Konsistenz und geht in den weichen Cuticularsaum über, der alle Flimmerzellen des Kanals überzieht und von den verdickten Basalteilen der Flimmern durchsetzt wird. Das Aufhören der echten Cuticula bedeutet mir die Grenze des Hautepithels und den Beginn des eigentlichen Flimmerkanals. Schon in kurzer Entfernung hinter der Mündung werden die Zellen

viel spärlicher; man findet bald nur höchstens zwei bis drei (Fig. 16), dann nur einen Kern auf einem Querschnitt (Fig. 19), und über größere Strecken hin besteht die Kanalwand nur aus einer dünnen Plasmahaut ohne Kerne (Fig. 20). Es scheint demnach, daß die Vergrößerung des Kanals hauptsächlich durch Längsstreckung der bereits auf embryonalen Stadien vorhandenen Zellen ohne deren gleichzeitige Vermehrung stattgefunden hat. Bei einigen Larven sah ich die Kerne im mittleren Kanalabschnitt immer nur seitlich in einer Reihe hintereinander liegen. Schnitte, die noch näher dem Blindende liegen, zeigen nur noch die Hinter- und Seitenwände des Lumens von einem eignen Epithel begrenzt, während vorn eine vollkommene Verwachsung mit dem Ganglion besteht und ein allmählicher Übergang der epithelialen Wandzellen in die mehrschichtig angeordneten Elemente des nervösen Apparates erfolgt (Fig. 17). Wo diese letzteren direkt ans Lumen herantreten, fehlt das Flimmerkleid.

Der Wimperkanal scheint nicht immer nur mit reinem Seewasser erfüllt zu sein, sondern zuweilen fand ich in ihm gröbere oder feinere Körner oder Körnchen, und auch die Flüssigkeit schien nicht immer ganz farblos zu sein. Daher vermutete ich zuerst, in dem Kanal den Ausführungsgang einer Drüse vor mir zu haben. Ich vermag aber diese Ansicht nicht zu erweisen, weil ich in dem benachbarten gangliösen Gebilde keine Drüsenzellen mit Sicherheit erkennen konnte. Der Inhalt des Lumens müßte daher nur aus Fremdkörpern bestehen, die mit dem Wasser infolge der Flimmerbewegung einströmten. Es liegt daher sehr nahe, den Flimmerkanal als ein chemisches Sinnesorgan, als Geruchsgrübelchen oder Geschmacksorgan zu deuten, dessen basale Zellen die Aufgabe haben, den Chemismus des umgebenden Mediums zu prüfen. Das schließt nicht aus, daß das Organ vielleicht gleichzeitig auch die Bedeutung hat, frisches sauerstoffreicheres Wasser in die nächste Nähe des gangliösen Apparates heranzuschaffen und gleichsam dessen Durchlüftung zu erleichtern.

Der gangliöse Apparat, mit dem der Wimperkanal verwachsen ist, entsteht durch Wucherung der Vorderwand und des Blindendes des eingestülpten ectodermalen Zellsäckchens. Er stellt einen soliden längsgestreckten Körper dar, der an der Hinterseite eine rinnenförmige Einkerbung zur Aufnahme des Kanals besitzt. Die Vorderseite ist stark konvex gekrümmt; das Dorsalende ist stärker zugespitzt als das ventrale und zieht sich in zwei Stränge aus, die eine Verbindung mit dem dorsal am Scheitel gelegenen Ganglion herstellen (Fig. 21).

Die Untersuchung des feineren Baues des Organs bietet erhebliche Schwierigkeiten, und ich darf nicht verschweigen, daß auch ich von meinen Ergebnissen nicht völlig befriedigt bin. Die meisten Larven, die in der üblichen Weise in Sublimat fixiert und mit Karminlösungen gefärbt wurden, lassen im Ganglion keine scharfen Zellgrenzen erkennen, sondern nur mehr oder minder dicht und unregelmäßig gelagerte Zellkerne erscheinen in einer ziemlich gleichmäßig gekörnten Plasmamasse. Nur einige Larven boten klarere Bilder, besonders nach Färbung mit molybdänsaurem Hämatoxylin oder nach Fixierung mit Überosmiumsäure.

Schon bei der Beobachtung von Totalpräparaten kann man im Organ feine Fäserchen und Fibrillen feststellen, die bereits ULJANIN aufgefallen zu sein scheinen, denn er bemerkt: »Im Innern dieser Organe konnte ich, trotz aller meiner Bemühungen, nichts Ganglienzellen Ähnliches finden; ich sah nur blasse Linien längs dieser Organe fortlaufen.« Möglicherweise waren aber diese Linien auch nur Muskelfasern, die sich in der Umgebung des Ganglions in reicher Menge vorfinden. Eine genauere Vorstellung des histologischen Baues erhält man aber nur durch die Untersuchung von Schnitten besonders günstig konservierter und gefärbter Tiere. Dann lassen sich im Organ beide Arten nervöser Elemente unterscheiden: Ganglienzellen und Nervenfasern oder Punktsubstanz.

Die meist rundlichen, kugelähnlichen Kerne der Ganglienzellen treten in allen Präparaten als helle Bläschen sehr deutlich hervor. Sie führen ein oder zwei größere Nucleolen und im achromatischen Gerüstwerk, unregelmäßig verteilt, chromatische Körnchen. Die Kerngrößen schwanken innerhalb ziemlich weiter Grenzen. Die Durchmesser der größeren kugeligen Kerne betragen häufig mehr als das Doppelte der kleinen, und daneben finden sich stark längsgestreckte und unregelmäßig geformte Kerne, deren längste Achse noch etwas größer sein mag, wieweil das Volumen hinter dem der größten kugeligen Kerne zurückbleiben dürfte. Eine bestimmte Anordnung der großen und kleinen Kerne habe ich nicht wahrgenommen, und neben diesen extremen liegen zerstreut Kerne von allen möglichen mittleren Größen.

Viel schwieriger sind die Zellgrenzen festzustellen. Dort, wo die Kerne dichtgedrängt nebeneinander liegen, sind die Zellkörper infolge des gegenseitigen Druckes unregelmäßig polyedrisch geformt und zumeist gar nicht scharf voneinander abzugrenzen. Wo die Kerne auf besonders dünnen Schnitten in spärlicherer Anzahl und weiter

voneinander entfernt erscheinen (Fig. 17—19), sieht man sie von dunkleren rundlichen und unregelmäßigen Plasmahöfen umgeben, von denen einige pseudopodienähnliche Fortsätze aussenden. Die Konturen dieser Zellkörper zeigen allerdings eine starke Neigung ineinander zu fließen, immerhin aber gelang es mir zuweilen, mit wünschenswerter Deutlichkeit unipolare Ganglienzellen und Zellen mit mehreren kurzen Fortsätzen zur Ansicht zu erhalten (Fig. 29, Tafel II). Beim Klopfen aufs Deckglas namentlich traten einzelne Ganglienzellen recht scharf hervor, jedoch vermochte ich nicht, den Zellverband vollkommen zu lockern und einzelne Elemente ganz zu isolieren. Einzelne Präparate schienen mir die Deutung nahezu legen, daß gelegentlich in einem Zellkörper zwei Kerne vorhanden sind, doch könnte es sich in diesen Fällen auch um zwei Zellen handeln, deren Grenzkonturen verwischt waren. Das ganze Ganglion ist von einer feinen, aber ziemlich festen homogenen Membran umschlossen.

Die Ganglienzellen liegen, wenn auch nicht alle, so doch vorwiegend, peripher, und in den Zwischenräumen tritt allenthalben eine feingekörnte, stellenweise faserige hellere Zwischensubstanz hervor, die ich als Nervenfasern- oder sog. Punktsubstanz auffasse. Es schien mir, daß die Fibrillen vorzugsweise in der Längsrichtung des Ganglions, also nahezu in dorso-ventraler Richtung verlaufen. Doch konnte ich auch auf den Querschnitten durch das Organ zuweilen die aus den Ganglienzellen entspringenden Fortsätze eine längere Strecke weit verfolgen (Fig. 29).

Ich habe bereits oben (S. 14) erwähnt, daß es mir nahe zu liegen schien, dem Organ auch eine secretorische Bedeutung zuzuschreiben, daß ich aber außerstande war, mit Sicherheit Drüsenzellen nachzuweisen. Anfangs hielt ich freilich alle Zellen, in denen ich später bei genauerer Untersuchung zweifellos Ganglienzellen erkannte, für secretorische Elemente und deutete das Organ als Drüse. Auch nachdem ich die Bedeutung als nervösen Zentralapparat erkannt habe, scheint mir immer noch die Möglichkeit vorzuliegen, daß eine bestimmte Partie des Organs wie eine Drüse funktioniere und zwar die hinteren Zellen, die die Vorderwand des Flimmerkanals darstellen. Vielleicht erweist das noch später die Untersuchung von solchem Larvenmaterial, das in geeigneterer Weise als das mir zu Gebote stehende konserviert ist.

Aus dem Ganglion seitlich austretende Nervenfasern habe ich nicht aufgefunden, obwohl ich zur Annahme neige, daß sie trotzdem nicht ganz fehlen möchten. Vielleicht führt die Untersuchung der

lebenden Larven zu einem positiven Ergebnis. Bei den von mir angewendeten Konservierungsmethoden ist ein Übersehen feinsten Nervenfasern sehr leicht möglich und eine Verwechslung größerer nervöser Fäserchen mit contractilen oder bindegewebigen Elementen durchaus nicht ausgeschlossen. Muskelfasern und Bindegewebe finden sich in reicher Menge dem Ganglion dicht benachbart und teilweise mit ihm verwachsen, und wenn darunter vereinzelt feine Nervenfasern verlaufen sollten, können sie sich leicht der Beobachtung entziehen. Am Dorsalende des Ganglions scheinen aber stets eine Anzahl sehr feiner nervöser Fäserchen auszutreten, um eine Verbindung mit dem Dorsalganglion herzustellen. Nur unmittelbar an der Austrittsstelle erscheint im Querschnitt ein einheitliches Faserbündel, in ähnlicher Weise wie es in Fig. 25A für das Dorsalganglion abgebildet ist. In der Mitte zwischen den beiden Ganglien ist der Nervenstrang in zwei Partien gespalten, die symmetrisch zur Medianebene, der eine rechts, der andre links verlaufen (Fig. 25) und sich dem Dorsalganglion verbinden. Auf diese Weise entsteht eine nervöse Ringcommissur zwischen den beiden nervösen Centralapparaten. An der Außenseite, d. h. rechts und links, wird jeder Nervenstrang von einem stärkeren Muskelstrang begleitet, der jenen bei seitlicher Ansicht verdeckt, so daß beide nur in geeigneten Schnitten nebeneinander sichtbar werden. Weiter unten ist in dem das Mesenchym behandelnden Abschnitt diese muskulöse Commissur noch etwas ausführlicher beschrieben. Es ist aber nicht so leicht, wie es von vornherein scheinen möchte, bei der Durchmusterung der Schnitte über die nervöse oder muskulöse Natur der Fibrillenbündel ins Reine zu kommen. Entscheidend ist eigentlich nur die Stärke der Fibrillen, und ich fasse die feineren als nervöse, die größeren als contractile Gebilde auf. Ob die nervösen Einzeläserchen stets in der Mitte ihres Verlaufs zwischen den beiden Ganglien zu zwei symmetrischen Strängen gruppiert sind und eine Ringcommissur bilden, ist mir sehr zweifelhaft. Es scheint vielmehr zuweilen nur ein medianer Verbindungsstrang zu bestehen.

b. Das Dorsalganglion (Scheitelorgan).

Das Gebilde, das in diesem Abschnitt beschrieben ist, wäre seiner Lage nach am passendsten als Dorsalorgan zu bezeichnen. Da aber dieser Name von vielen Autoren bereits für den ösophagealen Ganglienapparat gebraucht wird, trage ich Bedenken, ihn hier in anderm Sinne zu verwenden. Irrtümer und Verwechslungen wären sonst unvermeidlich. Da ich die Region der Larve, an der das in Rede

stehende Organ liegt, als Scheitel bezeichnet habe, wäre auch der Name Scheitelorgan gut zu verwenden. Es besteht aber keine Homologie mit der Scheitelplatte der Trochosphaeralarve, da diese dem Oesophagealganglion entspricht; und aus diesem Grunde wird es vielleicht vielen angezeigt erscheinen, die Bezeichnung Scheitelorgan zu vermeiden. Indessen werde ich trotzdem hier diesen Namen neben den in der Überschrift dieses Abschnitts angeführten »Dorsalganglion« gelegentlich nennen.

HATSCHKE hielt das Organ für eine Drüse und nannte es Kittdrüse. Er ging dabei von der Ansicht aus, daß die Larve sich mit diesem Organ festsetze. BALFOUR (1880) und später auch KORSCHETT und HEIDER nannten es Wimperscheibe (*disque cilié* der französischen Autoren); BARROIS deutete es zuerst (1877) als »*mésoderme aboral*« und nannte es später (1886) »*masse glandulaire terminale*«. ULJANIN hat es, wie schon oben erwähnt wurde, als ein »ganglienförmiges Organ« gedeutet, das mit dem vorderen durch zwei Commissuren verbunden sei. »Dieses Organ sieht einer Ganglienkette so ähnlich, daß ich es auch anfangs für ein solches gedeutet habe. Eine gründlichere Untersuchung bewies aber, daß eine solche Behauptung nicht die richtige war. Die zwei ganglienförmigen Organe treten, wenn man die Larve mit dem Deckgläschen drückt, aus den neben ihnen gelegenen Öffnungen des Kelches hervor, und dann sieht man, daß ihre Oberfläche mit langen starren und blassen Cilien bekleidet ist; im Inneren dieser Organe konnte ich, trotz aller meiner Bemühungen, nichts Ganglienzellen Ähnliches finden; ich sah nur blasse Linien längs dieser Organe fortlaufen.« HARMER hatte den dorsalen gangliösen Apparat im Gegensatz zu dem mehr ventral und vorn gelegenen »Gehirn« bei *Loxosoma* als Saugnapf (*sucker*) bezeichnet und diese Benennung auf das homologe Gebilde der *Pediceolina*-Larve übertragen, obwohl er sich überzeugt hatte, daß sich diese mit der gegenüberliegenden Oralseite festsetzt. Das bei den Larven der Ectoprocten (*Alcyonidium*) ziemlich allgemein als Saugnapf oder Sucker (*ventouse*) bekannte Organ ist aber, wie ich hier vorgreifend bemerken möchte, mit jenem der Entoprocten nicht homolog. Nur BARROIS (1877) nannte, wenigstens eine Zeitlang, das wahre Dorsalganglion der Ectoprocten »*organe interne de la ventouse*«.

Wie schon die früheren Autoren beobachtet haben, wechselt das Aussehen des Organs bei den verschiedenen Kontraktionszuständen der Larve recht erheblich. Nur wenn das Scheitelorgan tief in die primäre Leibeshöhle zurückgezogen ist, erscheint sein Lumen umfang-

reicher und taschen- oder kanalartig (Fig. 14 und 20). Stülpt es sich nach außen vor, so findet man nur eine dellenförmige Vertiefung, deren Boden mit langen Wimpern oder Geißeln besetzt ist (Fig. 13). Die Grenze zwischen dem ectodermalen Hautepithel und dem eingestülpten Zellsäckchen, das das eigentliche Scheitelorgan bildet, läßt sich ziemlich sicher bestimmen. Ich verlege sie wenigstens dahin, wo die äußere cuticulare Bekleidung der Zellen sich verliert; unsicher bleibt dann höchstens eine nur eine Zelle breite Zone. Die Wimper- und Geißelzellen scheinen ganz dem Scheitelorgan selbst anzugehören, und ich vermochte an den Zellen der Haut in der Umgebung der Mündungsstelle keine beweglichen Anhänge nachzuweisen. Dagegen zeigten die Ectodermzellen unter der Cuticula eine einfache Schicht feiner, stark färbbarer Körnchen, die im Durchschnitt wie die Querschnitte einer zarten Fibrillenlage erschienen (Fig. 15). Doch sind sie als eine solche nicht aufzufassen, sondern ich rechne sie der Cuticula zu und deute sie als deren basale Schicht. In vielen Präparaten ließ sich diese Körnchenlage fast über die ganze Hautoberfläche der Larve verfolgen.

HATSCHKE fand bei der Untersuchung der lebenden Larve, daß die »Kittdrüse« sich soweit vorstrecken könne, daß die untere Fläche nicht konkav eingekrümmt, sondern konvex vorgewölbt erscheint. Dann traten die Wimpern als ziemlich starre Härchen hervor, die zu »drei bis vier je einer kleinen papillenförmigen Hervorragung aufsitzen, die wahrscheinlich von einer einzigen vorspringenden Zelle gebildet ist«. Er deutet diese Gebilde als Tastorgane, die namentlich bei der Festsetzung von Bedeutung seien. In meinen konservierten Larven fand ich niemals das Organ in völlig ausgestrecktem Zustand und sah daher auch keine Tastpapillen, die sich über die Körperoberfläche erhoben. Bei stark eingezogenem Scheitelorgan liegen die Wimpern ganz im Taschenlumen und ragen höchstens mit ihren äußersten Spitzen aus der Öffnung hervor (Fig. 20, 21). Nur ganz ausnahmsweise habe ich dann ein oder zweimal den Eindruck bekommen, als ob die Wimpern nicht gleichmäßig aus den Zellen des Taschengrundes entspringen, sondern in Gruppen ständen. Etwas deutlicher beobachtete ich dieses Verhalten, wenn das Lumen zu einer dellenförmigen Vertiefung abgeflacht, das Organ also weniger stark kontrahiert erschien. Sehr feine Schnitte zeigten am Boden der Grube zwei oder drei winzige Erhebungen, auf denen vorzugsweise die Wimpern zu sitzen schienen (Fig. 13). Wenn auch naturgemäß in konservierten und in Schnitte zerlegten und überdies kontrahierten

Larven die Sinneshaare nicht so gut erkennbar sein können, wie im lebenden Objekt, so stimmen meine Befunde doch ganz gut mit HATSCHERs Darstellung überein.

Im Gegensatz zum ösophagealen gangliösen Organ stellt also der Kanal des Scheitelorgans kein perennierendes Gebilde dar, sondern er wird lediglich durch bestimmte Kontraktionszustände hervorgerufen, bei denen das flache Grübchen sich vertieft und mitten in die Zellmasse einsenkt. In den histologischen Aufbau dieser letzteren ist es nicht leicht Einsicht zu gewinnen.

Im *Pedicellina*-Embryo bildet sich das Organ ungefähr gleichzeitig wie das ösophageale Ganglion und hat, wie dieses, einen rein ectodermalen Ursprung. Während aber das »Gehirn« zunächst als eine einschichtige Zellplatte in die Tiefe sinkt und vom Ectoderm überwachsen wird, tritt die Anlage des Scheitelorgans deutlich als eine grubenförmige Einstülpung auf, die zunächst durchaus einschichtig ist (Fig. 2—5) und erst später am Grunde sich verdickt und mehrschichtig wird (Fig. 8, 10). Während des ganzen Entwicklungsverlaufes bleibt, sowie es auch in der ausgebildeten Larve der Fall ist, die Öffnung des eingestülpten Zellsacks nach außen bestehen.

Nur auf den ersten Stadien der Bildung läßt das eingestülpte Grübchen seine Zusammensetzung aus einzelnen scharf gesonderten zelligen Elementen erkennen (Fig. 1—4). Diese gleichen zunächst durchaus den benachbarten Zellen des ectodermalen Hautepithels, differenzieren sich aber sehr bald in eigenartiger Weise. Während die Zellen der Haut sich mehr oder minder erheblich abflachen und stets einschichtig angeordnet bleiben, verdickt sich die Wand des eingestülpten Säckchens, zunächst dadurch, daß alle Zellen sich vergrößern und prismatische oder pyramidenförmige Gestalt gewinnen (Fig. 4). Gewöhnlich lassen sich auch jetzt noch die Zellgrenzen erkennen, und es zeigt sich, wie auch aus der Anordnung der Kerne, daß die Einschichtigkeit gewahrt bleibt. Bald aber schwinden die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen; die Kerne verschieben sich gegeneinander und scheinen regellos in einer fast gleichartigen Protoplasmaschicht zu liegen. Wie eben bemerkt wurde, erfolgt die Verschiebung der Kerne, die den Übergang zur mehrschichtigen Anordnung der Zellen andeutet, besonders an der Basis der Einstülpung, und diese ist es auch, die sich immer stärker verdickt, während die Plasmaschicht in der nächsten Umgebung der Öffnungsbeziehungsweise Einstülpungsstelle dünner bleibt und sich hier einschichtig erhält. Ist die Entwicklung des Organs vollendet, so stellt

dieses einen soliden, länglichrunden Körper dar, der in der Scheitelregion an der Leibeswand befestigt ist, und zwar entspricht diese Stelle der ursprünglichen Einstülpungsregion des Ectoderms, an der das Dorsalganglion entstand.

Daß nicht alle Zellen des Dorsalganglions völlig gleichartig beschaffen sind, geht schon daraus hervor, daß die Kerne zuweilen ziemlich auffallende Größenunterschiede aufweisen; da aber in meinem konservierten Material Zellgrenzen fast nirgend mehr zu erkennen waren, fehlt mir jeder Anhaltspunkt, um über die Art und Weise der histologischen Sonderung der Elemente im Ganglion näheres auszusagen. Ich glaube allerdings, daß sich im Organ verschiedenartige Zellen nebeneinander vorfinden dürften.

Die wichtigsten Elemente sind die Ganglienzellen. Sie liegen vorwiegend peripher, bilden aber hier nicht nur eine einfache Schicht, sondern auch central bemerkt man größere oder kleinere Kerne, die zum Teil von einer dichteren und intensiver färbbaren Plasmamasse umschlossen werden. Ich muß aber bekennen, daß die Auflockerung des Gewebes und die Isolierung einzelner Ganglienzellen im Dorsalganglion mir noch viel weniger vollkommen gelungen ist als im ösophagealen Organ. In der Mitte des Ganglions findet sich zumeist ein etwas größerer kernfreier Raum, und in diesem treten in allen wohl gelungenen Schnitten zarte, vorwiegend, aber nicht ausschließlich, längsverlaufende Nervenfibrillen auf. Ich vermochte nicht, diese als Fortsätze der Ganglienzellen zu erweisen, was sich schon daraus ergibt, daß ich selbst die Zellkonturen nur sehr unvollständig erkennen konnte. Nach der Dorsalseite zu laufen die Fibrillen pinselförmig auseinander, was sich, wie mir schien, besonders deutlich dann erkennen ließ, wenn das Ganglion dicht unter der Haut liegt und dorsalwärts vorgestülpt ist (Fig. 11). Wenn dagegen infolge des Zugs gewisser dorso-ventral verlaufenden Muskeln das Dorsalganglion ventralwärts in die Tiefe gezogen wird, lagern sich die Fibrillen dichter aneinander und, indem gleichzeitig der Umfang des Ganglions im Querschnitt geringer wird, nehmen die Fibrillen einen mehr parallelen Verlauf. Nach dem ventralen mehr oder minder stark zugespitzten Ende des Ganglions zu konvergieren die Fibrillen zumeist sehr auffallend. In einer ganzen Anzahl Larven konnte ich mit vollster Deutlichkeit nachweisen, daß am ventralen Rand des Ganglions zwei Stellen vorhanden sind, die eine rechts, die andre links gelegen, nach denen hin die Fibrillen streben (Fig. 21). Das Dorsalganglion zieht sich also hier gleichsam in zwei kurze Zipfel aus, und

zwischen den Ganglienzellen treten die Fibrillen hervor, um sich den vom Ventralganglion ausgehenden Fibrillensträngen (vgl. oben S. 17) zu verbinden, so daß die beiden Ganglien durch eine Ringcommissur vereinigt erscheinen. Indessen habe ich aber auch bei einer Anzahl Larven nur einen einzigen median verlaufenden Fibrillenstrang aus dem Ventralende des Dorsalganglions heraustreten sehen. Ich bin im unsicheren darüber geblieben, ob es sich in diesen Fällen nur um eine mediane Verlagerung und nachträgliche Vereinigung zweier ursprünglich paarig angelegten commissuralen Stränge handelt, oder ob die Bildung von allem Anfang an median und unpaar erfolgte.

Die beiden Nervenstränge, die die beiden gangliösen Apparate verbinden, vermochte ich, wie bereits oben (S. 17) bemerkt ist, von den sie begleitenden Muskelfasern nicht an allen Stellen scharf abzugrenzen. Ich glaube aber, daß das an der unbefriedigenden Konservierung liegt, denn in der *Alcyonidium*-Larve, die eine ähnliche Organisation besitzt, besteht eine derartige Unsicherheit in der Deutung von Muskel- und Nervenfibrillen nicht, und beide lassen sich als gesondert nebeneinander verlaufende Gewebsteile gut unterscheiden. Bei *Pediceolina* ist allerdings die Deutung der verschiedenen Fasern dadurch erheblich erschwert, daß eine ganze Anzahl größerer, die feinen und zweifellos nervösen Fibrillen begleitenden Fäserchen bis tief in das Innere des Dorsalganglions eindringen, um sich in ihm allmählich zu verlieren. Diese größeren Fasern gleichen durchaus muskulösen, contractilen Fasern, und ich nehme sie auch als solche in Anspruch (vgl. S. 37), obwohl ich die befremdliche Erscheinung nicht verkenne, daß Muskelfibrillen das Ganglion durchsetzen.

Ich habe bereits oben angedeutet, daß ich die von HATSCHEK an der lebenden Larve beobachteten Tastzellen in meinem seit 16 Jahren in Alkohol aufbewahrten Material mit Sicherheit nicht nachzuweisen vermochte. Wohl aber fand ich bei jüngeren Stadien (Fig. 10), daß einzelne Zellen am Rande der Einstülpung mit starren Fortsätzen versehen waren, die sich weit über den cuticularen Randsaum erhoben. Diese Zellen gehören meines Erachtens streng genommen nicht in den Bereich des eigentlichen Dorsalganglions, sondern sind dem Ectodermepithel zuzurechnen und zwar der bei gewissen Kontraktionen sich grubenförmig oder kanalartig ein-senkenden Region, an der das eigentliche Ganglion hängt. Möglicherweise entwickeln sich diese Elemente zu den von HATSCHEK beschriebenen Tastapparaten.

Die dorsalen Zellen des Ganglions tragen Flimmern. Schon

auf ziemlich frühen Stadien, wenn an der Basis des eingestülpten Ectodermsäckchens die Wandung mehrschichtig zu werden beginnt, treten die Flimmern auf, und sie erhalten sich solange als das Organ funktioniert, bis zu seiner Rückbildung. Die Zahl der Flimmerzellen ist eine sehr beschränkte, denn nur die wenigen Zellen, die im ausgebildeten Organ die Basis des eingestülpten Kanals bilden und bei der Ausstülpung frei an der Oberfläche zu finden sind, tragen die Wimpern. Diese sind mit verdickten Enden in das Zellplasma eingesenkt, so daß der Zellkörper wie mit einem gestreiften Cuticularsaum versehen erscheint. In den wenigen Fällen, in denen ich auch im vollentwickelten Organ ziemlich deutliche Zellgrenzen bemerkte, fand ich auch die Flimmerzellen ganz ähnlich gestaltet wie die Ganglienzellen.

Drüsenzellen habe ich im Dorsalganglion mit Sicherheit nicht nachzuweisen vermocht, obwohl ich es für nicht unwahrscheinlich halte, daß sie in Wirklichkeit vorhanden sein möchten. Ist das Organ in die Tiefe zurückgezogen und dann ein deutlicher Kanal dorsal ausgebildet, so findet sich in diesem zuweilen ein körniges Secret, das sehr wohl von bestimmten Zellen des Dorsalganglions abgeschieden sein könnte. Die Untersuchung der lebenden Larve müßte darüber leicht Aufschluß geben, ob meine Vermutung zutreffend ist.

So wie das Oral- oder Oesophagealganglion ist auch das Dorsalganglion von einer feinen Membran umschlossen, die ich als bindegewebig deute, obwohl ich sie homogen und strukturlos fand. Kerne, die der Membran dicht angelagert waren, schienen mir durchweg besonderen Mesenchymzellen anzugehören, die sich an der Membranbildung nicht beteiligt hatten.

2. Das Vestibulum und seine Anhänge.

Nach den Untersuchungen von HATSCHKE besteht in der Entwicklung des Vestibulums bei Embryonen und Knospen ein wesentlicher Unterschied. In den Knospen bildet sich das Organ sehr früh als eine umfangreiche ectodermale Einstülpung, die dauernd erhalten bleibt und an deren Grunde, wie ich nachgewiesen habe (1889), der Verdauungstractus entsteht. Im Verlauf der Embryonalentwicklung dagegen tritt das Vestibulum oder Atrium erst sehr spät auf und zwar unabhängig vom Darmcanal. Dieser ist in allen seinen Teilen bereits angelegt, die Larvenform bereits fast erreicht, wenn die Vestibulareinstülpung sich zeigt: »Die obere Platte des

Embryo mit Mundöffnung und Hinterdarm hat sich gegen das Innere des Körpers zurückgezogen, so daß in dem obersten Teile der Larve ein mit Flimmerhaaren bedeckter Vorraum entstanden ist, welcher dem Kelchraume des entwickelten Tieres entspricht« (HATSCHEK). In dieser Einstülpung bildet sich nach HATSCHEK sehr bald dicht hinter der Mundöffnung eine tiefe Querfalte, in deren Hinterwand die Afteröffnung liegt und ferner entsteht eine der Tentakelrinne des entwickelten Tieres entsprechende Faltung des Vestibularbodens.

Die freischwimmende Larve zeigt eine außerordentliche Variabilität der Form, und diese betrifft besonders den gesamten vestibulären Abschnitt, der weit vorgestülpt, bald aber wieder vollkommen in den den Verdauungstractus bergenden Larventeil zurückgezogen werden kann. HATSCHEK hat eine sehr schöne Abbildung der ausgestülpten Larve gegeben und beschreibt diese in folgender Weise: »Aus dem Kelchraume sehen wir zwei vorstreckbare konische Gebilde hervorragen. Beide sind innerhalb der Tentakelrinnenfalte gelegen; das vordere derselben liegt dicht hinter der Mundöffnung und trägt einen langen Schopf von starken Wimpergeißeln; der hintere Fortsatz trägt an seinem stumpfen Ende die Afteröffnung; diese Fortsätze bilden zugleich die vordere und hintere Wandung der zwischen denselben gelegenen tiefen centralen Falte des Kelchbodens.«

Am lebenden Tier läßt sich das lebhafte Spiel der unausgesetzt sich umformenden Vestibularregion leicht feststellen, wemgleich man kaum die nötige Zeit gewinnt, die Larvenkonturen bei ausgestrecktem Atrium zu entwerfen, bevor wieder die Kontraktion eintritt. Es war mir aber unmöglich, auch nur eine Larve im voll ausgestreckten Zustand konserviert zu erhalten und daher zeigen alle meine Zeichnungen das Vestibulum mehr oder minder tief eingezogen. Allerdings habe ich nicht versucht, die Larven vor der Konservierung zu lähmen.

Wie schon HATSCHEK zutreffend bemerkt, kann das Vestibulum so weit nach innen eingezogen werden, daß auch der Wimperkranz in die Tiefe rückt und an der Oberfläche nicht mehr sichtbar bleibt. »Der Mitteldarm ermöglicht, indem er durch Aneinanderlegen seiner oberen und unteren Wand unter Verschwinden des Lumens sein Volumen bedeutend herabmindert, die tiefe Einziehung. Bei ganz eingestülptem Zustande verengert sich noch die Mündung des Kelches, unter Faltenbildung am Innenrande, vermittels zur Ausbildung gelangter Ringmuskelfasern. Auch die andern Hervorragungen des Körpers, das Entodermsäckchen und die Kittdrüse, werden mehr ins Innere zurückgezogen, so daß die Larve eine birnförmige, abgerundete

Gestalt annimmt. In diesem Zustande sind die Formverhältnisse der Larve, insbesondere in bezug auf Kelehraum und Tentakelrinne so auffallend denen des entwickelten Tieres ähnlich, daß nur der Mangel des Stieles und der Tentakeln einen wesentlichen Unterschied bedingt. « In der Tat ist diese Ähnlichkeit auffallend, und sie tritt zuweilen um so bemerkenswerter hervor, als im larvalen Vestibulum die Anwesenheit von Tentakeln vorgetäuscht werden kann. Bei den Kontraktionen legt sich nämlich die Vestibularwand in Falten, die zuweilen in sehr regelmäßiger Weise parallel zueinander verlaufen und für Tentakelanlagen gehalten werden können. Es handelt sich aber nicht um dauernde Faltungen der Epithelwand, sondern diese verschwinden sofort wieder, wenn das Atrium sich hervorstülpt. Manchmal zeigen sich diese Falten schon auf sehr frühen Stadien der Atrialbildung (Fig. 5). In den Falten der freischwimmenden Larven findet man gewöhnlich am Vestibularrand eine mehr oder minder deutliche reihenförmige Anordnung der Epithelkerne (Fig. 33, Taf. II).

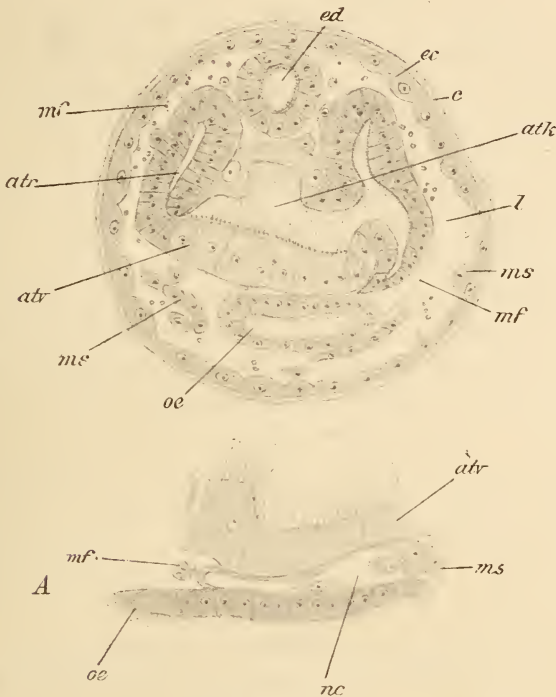
Die äußere, periphere Grenze der Atrialregion im weiteren Sinne verlege ich an den Wimperkranz. Die Beschaffenheit und der Verlauf des Wimperbandes sind aus den Darstellungen der früheren Autoren hinlänglich bekannt, so daß ich mich hier auf wenige Bemerkungen beschränken kann. Bei der hier gewählten Orientierung der Larve verläuft der Wimperkranz in horizontaler Richtung an der Ventralseite. Vorn zieht er, und das bedingt einen wichtigen Gegensatz zur Ectoprocten-Larve, vor dem Munde, aber zwischen diesem und dem Oralganglion hin (Fig. 14 und 20); diese Lage kennzeichnet ihn als präoral. Im Gegensatz zur *Aleyonidium*-Larve, bei der ein homologer Wimperkranz an allen Stellen nur eine Zelle breit ist, fand ich bei *Pedicellina* im Querschnitt das Organ ein oder zwei Zellen breit (Fig. 20). Möglicherweise entspricht aber diese Erscheinung nicht bestimmten Besonderheiten, durch die gewisse Regionen des Wimperkranzes in Wirklichkeit sich auszeichnen, sondern vielleicht handelt es sich nur um Kontraktionszustände, durch die eine zweireihige Anordnung der Zellen vorgetäuscht wird. Die Zellen des Wimperkranzes unterscheiden sich nur dadurch von den benachbarten des Atriums, daß sie längere Wimpern tragen, die mit verdickten basalen Enden im Plasma stecken, so daß ein gestreifter Randsaum erscheint. An mehreren Stellen, aber nicht überall, wo der Wimperkranz nur eine Zelle breit ist, erscheint diese etwas größer als die benachbarten Zellen der Vestibularwand oder des ectodermalen Hautepithels. Auch der bläschenförmige Kern erweist sich dann besonders umfang-

reich, doch findet sich in keinem einzigen Fall eine derartig komplizierte Differenzierung der Elemente des Wimperkranzes, wie wir sie im zweiten Teil dieser Untersuchung bei *Aleyonidium*-Larven kennen lernen werden. So wie die Ectodermzellen tragen auch die des vorderen Atrialabschnittes eine cuticulare Bekleidung, doch ist diese im eingestülpten Teile zarter und verschwindet gegen das Centrum zu allmählich völlig.

In den Embryonen besteht die Vestibularwand an allen Stellen aus einem einschichtigen Wimperepithel, und ebenso ist in freischwimmenden Larven der ganze Atrialraum mehr oder minder gleichmäßig bewimpert. Ich nehme wenigstens an, daß an den Stellen, an denen das Epithel in den Schnittpräparaten wimperfrei erscheint, ein nachträglicher, durch die Präparation bedingter Verlust der Flimmern eingetreten ist.

Ob die Atrialwand der Larve auch im völlig ausgestülpten Zustand an allen Stellen durchaus einschichtig ist, halte ich für zweifelhaft; jedenfalls erscheint das Epithel, wenn es eingezogen ist, und namentlich dann, wenn die Einstülpung des Vestibulums bei den eben festgesetzten Larven als dauernde Veränderung eingetreten und eine Wiederausstülpung unmöglich geworden ist, an bestimmten Stellen mehrschichtig und in eigenartiger Weise umgewandelt. Diese Differenzierungen, die ich unter dem Namen »Adestibularorgane« anführe, betreffen die tieferliegenden, basalen Regionen des Vestibulums, während sich die in unmittelbarer Nachbarschaft des Wimperkranzes gelegenen, zunächst wenigstens, ziemlich unverändert erhalten. So findet man z. B. in dem in Fig. 26 (Taf. II) abgebildeten Querschnitt durch eine nur unvollständig ausgestreckte Larve in deren hinterem Abschnitt rechts und links neben dem Enddarm die tiefe Atrialrinne (Tentakelrinne) als ein typisches einschichtiges, zumeist cylindrisches Wimperepithel. Der gesamte mittlere und basale Teil des Vestibularraums ist tief eingesenkt und zeigt eine ganz andre histologische Beschaffenheit. Zellgrenzen lassen sich nicht nachweisen, und in einer plasmatischen, vielfach von Vacuolen durchsetzten Schicht liegen die Kerne stellenweise ganz regellos nebeneinander, stellenweise wieder, wie die Abbildung (Fig. 26) zeigt, ziemlich regelmäßig angeordnet. Die Kerne sind groß, hell und bläschenförmig, zuweilen unregelmäßig länglichrund; das centrale Atriallumen wird von einem undeutlichen Flimmersaum umgeben. In der Abbildung erscheinen diese Mittelpartie und die seitlichen Atrialrinnen vollständig voneinander getrennt, aber die etwas weiter vorn geführten Schnitte zeigen,

daß auf jeder Seite zwischen beiden Teilen eine weite Verbindung besteht. Besonders deutlich erscheinen diese Verhältnisse in frontalen, parallel zur Ventralseite durch die Larven geführten Längsschnitten (Textfig. 1). In dem abgebildeten Fall tritt der histologische Unterschied in den Wandungen des centralen Atrialraums und der Atrialrinnen sehr scharf hervor. Nur rechts ist der Zusammenhang zwischen



Textfig. 1 und 1 A.

Parallel zur Ventralseite geführter Schnitt durch die Atrialregion einer freischwimmenden *Pedicellina*-Larve. 450/1. Fig. 1 A, Nierenkanälchen aus einem benachbarten Schnitt. 812/1. *atk*, centrale Atriahöhle; *atr*, Atrialrinne; *atr*, vordere (ösophageale) Atrialwand; *c*, Cuticula; *ec*, ectodermale Leibeshwand; *ed*, Enddarm; *l*, primäre Leibeshöhle; *mf*, Muskelfasern; *ms*, Mesenchymzellen; *nc*, Nierenkanälchen; *oe*, Oesophagus.

diesen beiden Abschnitten zu sehen, während links erst auf dem folgenden Schnitt der Serie die Verbindung auftritt.

Wie schon aus HATSCHÉKS Darstellung klar hervorgeht, erheben sich in der völlig ausgestreckten Larve zwei Gebilde aus dem Vestibularraum. Beide liegen in der Medianebene und werden seitlich von den Atrialrinnen begrenzt: hinten findet sich der Analconus, weiter vorn, ein wenig vor der Mitte des Atralfeldes, HATSCHÉKS Wimperschopf.

Der Wimper schopf liegt dicht hinter der Mundöffnung, zwischen dieser und dem After und ließ sich mehrfach auch im eingestülpten Zustand noch deutlich nachweisen (Fig. 20, Taf. I; Fig. 27, Taf. II). Die Zellen dieser Region zeichnen sich vor den benachbarten Atrialzellen durch bedeutende Größe aus, und die starken Wimpern setzen sich mit ihren verdickten basalen Enden weit in den Plasmakörper fort. Im voll ausgestreckten Zustand ragen, wie die Abbildungen HATSCHKEs besonders deutlich zeigen, die median und am meisten ventral gelegenen Zellen dieser Wimperregion ziemlich weit über den äußeren Vestibularrand hervor und bilden mit ihren langen Wimpern den eigentlichen Wimper schopf. Aber auch die weiter dorsal zu gelegenen und die die vordere, dem Oesophagus benachbarte Wand der mittleren Vestibularregion bildenden Zellen sind besonders groß und tragen lange Wimpern (vgl. Textfig. 1). Vorn ist diese großzellige Flimmerregion durch einen Streifen kleinerer Zellen vom äußersten hinteren Rand des Oesophaguseingangs getrennt (Fig. 20 und 27). Wie erwähnt, kann sie sich zapfenförmig ausstülpfen oder tief in die Atrialhöhle einsenken, weil sich an ihrer Innenwand zahlreiche Muskelfasern ansetzen, die sie bei ihren Kontraktionen dorsalwärts einziehen. Schon frühere Autoren (HARMER) haben diesen Teil des Vestibulums als Epistom bezeichnet und dem gleichbenannten Organ anderer, ectoprocter Bryozoen homologisiert. Auch ich habe (1890) eine ähnliche Auffassung vertreten und habe dieses Gebilde der Bryozoenlarve mit dem Fuß der Molluskentrochosphäre verglichen.

Der Analconus bietet keinerlei Besonderheiten, die hier ausdrücklich hervorgehoben werden müßten. Er tritt nur im ganz ausgestülpten Zustand der Larve einigermaßen deutlich hervor, und man sieht dann am hinteren Ventralende einen breiten zapfenartigen Vorsprung des vestibularen Wimperepithels, dessen Mitte das Enddarmrohr einnimmt. Zwischen diesem und dem Außenepithel des Conus besteht ein ziemlich geräumiger, von Bindegewebe und Muskulatur nur unvollkommen ausgefüllter Abschnitt der allgemeinen primären Leibeshöhle.

Die Bildungsweise der oben erwähnten Advestibularorgane ist mir unbekannt geblieben, und ich vermag daher nicht mit Sicherheit zu sagen, ob sie in der Tat sich vom Boden des ectodermalen Atriums abschnüren oder vielleicht auch vom Mesenchym aus entstehen. Ich unterscheide drei solche Organe, die alle median liegen, sich aber mehr oder minder deutlich ein jedes aus zwei bilateralen

Hälften zusammensetzen und bezeichne sie als basales, ösophageales und rectales Advestibularorgan (vgl. Fig. 14, Taf. I).

Das basale Advestibularorgan liegt dorsal von der vorderen, dem Oesophagus benachbarten Basalwand des eingesenkten centralen Teils des Atriums und ist diesem fest verbunden. Wenn auch nicht bei allen Larven, so kann man doch bei einer ganzen Anzahl noch feststellen, daß das Organ durch Ausstülpung einer bestimmten Stelle des Vestibularbodens entsteht. In Fig. 30, Taf. II ist ein Stück eines paramedianen Längsschnittes durch eine freischwimmende Larve gezeichnet, und man findet hier den Zusammenhang zwischen beiden Organen noch erhalten und die Abschnürung noch nicht vollendet, wie es auf den benachbarten Schnitten derselben Serie oder in andern Larven an allen Stellen bereits der Fall ist. Im völlig ausgebildeten Zustand stellt das Organ einen etwa bohnen- oder nierenförmigen soliden Körper dar, dessen Längsachse an der oben angegebenen Stelle quer von links nach rechts verläuft und ungefähr die gleiche Ausdehnung hat wie der Querdurchmesser der Atrialbasis. Ziemlich genau in der Medianebene zeigt das Gebilde eine ringförmige Einschnürung, so daß es aus zwei spiegelbildlich gleichen Hälften zusammengesetzt erscheint.

In histologischer Beziehung erweist sich das basale Advestibularorgan sehr eigenartig. Schon auf ziemlich frühen Stadien seiner Bildung bemerkt man, daß die Kerne des soliden Körpers größtenteils peripher rücken (Fig. 28 A). Hier flachen sie sich später recht beträchtlich ab und ruhen in einer dünnen Plasmaschicht, die das Innere des Organs umhüllt. Es hat fast den Anschein, als ob diese periphere Schicht als ein besonderes, vom Mesoderm entstandenes Endothel gedeutet werden müßte, denn so scharf und deutlich hebt sie sich von der Centralmasse ab. Indessen beweisen jüngere Stadien den hier geschilderten Entwicklungsgang und überdies finden sich weiter außen tatsächlich noch stellenweise ganz flache Mesenchymzellen. Die Innenmasse läßt ihre Zusammensetzung aus einzelnen Zellen nicht mehr erkennen, da die Zellgrenzen nicht nachweisbar sind. Nur vereinzelte Kerne, die verschiedene Formen aufweisen, kugelhähnlich, längsgestreckt und zuweilen auch ein wenig hornförmig gebogen sind, liegen mehr central in der hellen homogenen von starken oder feineren protoplasmatischen Strängen durchsetzten Substanz. Diese Stränge scheinen die Bedeutung von Stützfasern zu haben (Fig. 36, Taf. II).

Dicht hinter dem eben geschilderten basalen Organ liegt, eben-

falls dem Vestibularboden dicht angelagert, das rectale Advestibularorgan. Dieses tritt vor jenem ziemlich früh im Embryo auf; es ist mir aber nicht gelungen, den direkten Zusammenhang der Anlage mit der Vestibularwand zu erweisen, und daher muß ich die Möglichkeit eines mesodermalen Ursprungs zugeben, zumal zwischen dem Vestibularboden und dem Magen schon auf frühen Embryonalstadien Mesenchymzellen liegen, deren Umbildung bisher nicht verfolgt werden konnte. In der freischwimmenden Larve kann sich die Mitte des Atrialbodens so tief einsenken, daß dieser, wenigstens auf einer beschränkten Strecke, sich dicht an die ventrale Magenwand anlegt und das rectale Advestibularorgan nur weiter hinten anzutreffen ist in dem vom Magen, Enddarm und der hinteren Atrialwand unvollständig umgrenzten Raum (Fig. 20, Taf. I, Fig. 27, Taf. II). Besonders deutlich ergeben sich diese Lagebeziehungen aus der Untersuchung von Schnitten, die parallel zur Ventralseite der Larve geführt sind (frontale Längsschnitte Fig. 22—24, Taf. II). Die Gestalt des Organs scheint von den verschiedenen Kontraktionszuständen der Larve nicht ganz unabhängig zu sein. Im allgemeinen erweist auch sie sich ungefähr bohnen- oder nierenähnlich, mehr oder minder stark rundlich. Die längste Achse steht quer, d. h. sie verläuft parallel zur Ventralseite von rechts nach links. Zwei symmetrisch zur Medianebene gelegene Hälften setzen das Organ zusammen; die mediane Furche scheint meist hinten etwas tiefer einzuschneiden als vorn. Beide Teile sind dicht aneinandergedrückt und miteinander verwachsen, so daß sie ein vollkommen einheitliches Gebilde darstellen.

Der histologische Bau erinnert an den des basalen Advestibularorgans. Wie in diesem liegen auch hier die Kerne vorwiegend peripher, während sie central in nur spärlicher Zahl vorkommen. Die Kernformen zeigen die gleichen Mannigfaltigkeiten; sie erscheinen kugelig, oft sehr stark länglichrund ausgezogen, zuweilen wurstförmig gekrümmt. Im Inneren des Organs fand ich keine Zellgrenzen, sondern alle Kerne ruhen in einer homogenen Plasmamasse, die bei mäßig starken Vergrößerungen ziemlich gleichmäßig gekörnt erscheint. In Hämatoxylin- oder Karminlösungen färbt sich die Substanz viel intensiver als das basale Advestibularorgan; auch fehlen die stützenden Faserzüge vollständig oder sie sind in nur ganz geringer Zahl und Ausdehnung vorhanden. Hin und wieder bemerkte ich in der gleichmäßig dunklen Plasmamasse einzelne besonders große bläschenförmige, helle Kerne; und das Organ erinnerte dann in seinem Aussehen einigermaßen an eine jugendliche Anlage des Geschlechtsapparates.

Dieser kommt erst viel später nach der Festsetzung und nach vollendeter Metamorphose der Larve zur Ausbildung. Es ist mir aber sehr zweifelhaft, ob es die eben beschriebene Zellgruppe ist, aus der der Sexualapparat hervorgeht. Bemerkenswert ist allerdings, daß die Lagebeziehungen des rectalen Advestibularorgans zum Atrium in der Larve die gleichen sind wie im geschlechtsreifen Tier die des letztgenannten Organs zum Geschlechtsapparat (Fig. 22, 23, 24).

Die Entstehung des ösophagealen Advestibularorgans habe ich ebenfalls nicht feststellen können, möchte aber glauben, daß sie vom Mesoderm aus erfolgt. Schon in jungen Embryonen findet man nämlich jederseits vom Oesophagus einen länglichrunden mesodermalen Zellhaufen, und diesem entspricht der Lage nach durchaus das spätere Advestibularorgan (Fig. 9, Taf. I). Allerdings fehlten mir die Zwischenstadien, um die Identität dieser Gebilde erweisen zu können. In etwas älteren Stadien fand auch HATSCHKE an den entsprechenden Stellen ein paariges Mesodermgebilde, dessen Bedeutung und Bau aber nicht näher erörtert wurde.

Im voll ausgebildeten Zustand trifft man das ösophageale Advestibularorgan erst in der freischwimmenden Larve an, und die frontalen Längsschnitte durch diese geben eine deutliche Vorstellung vom Bau und den Lagebeziehungen des fraglichen Gebildes (Fig. 23—25). Das Organ liegt dem mittleren und hinteren Abschnitt des Oesophagus dicht an und reicht dorsalwärts bis zum Magen, dessen vordere Ventralwand es bedeckt. Das letztere ist wenigstens dann der Fall, wenn die Larve sich kontrahiert und das Vestibulum eingezogen hat. Im ausgestreckten Zustand scheint allerdings das Organ sich ventralwärts zu verschieben und vom Magen und gleichzeitig auch vom Oesophagus weiter zu entfernen; wenigstens entnehme ich das aus der von HATSCHKE (Fig. 26, Taf. XXIX) gegebenen Abbildung einer ausgestreckten Larve. Nach erfolgter Kontraktion findet man das Advestibularorgan zwischen der hinteren ösophagealen und der vorderen atrialen Wand fest eingeklemmt: die Rückwand schwach eingekrümmt, die Vorderwand tief eingesenkt und den Oesophagus zum großen Teil umhüllend. In den Durchschnitten erscheint daher das Organ nahezu zweilappig, streng bilateral gebaut. Je nach der Stärke der Kontraktion erweist es sich in der Medianebene mehr oder minder auffallend verdünnt, und ich habe Bilder gesehen, die den Oesophagus so sehr der Vorderwand des eingestülpten Atriums genähert zeigten, daß stellenweise in der Medianebene die beiden Seitenteile des Advestibularorgans nur noch durch eine ganz dünne Schicht zusammengehalten wurden.

Der histologische Bau des Organs bietet wenig Besonderheiten, so daß auf die physiologische Bedeutung sich kaum sichere Schlüsse ziehen lassen. Zellgrenzen vermochte ich nicht nachzuweisen, sondern die nur mäßig zahlreichen und stellenweise sogar nur spärlichen Kerne liegen in einer fast gleichmäßigen Plasmamasse ziemlich unregelmäßig verteilt. An manchen Stellen prävaliert die periphere Lage. Die Kerne zeigen ähnliche Verschiedenheiten, und vielleicht noch stärker ausgeprägt, als die vorher besprochenen Organe sie aufweisen. Helle bläschenförmige, mit stark färbbarem Nucleolus versehene Kerne finden sich in sehr wechselnden Größen; daneben beobachtet man länglichrunde, wurstförmige, und häufig auch an einem Ende zugespitzte, birnförmige und neben diesen zuweilen ganz unregelmäßig geformte Kerne. Die Plasmamasse des Organs erscheint fast ganz gleichartig feingekörnt und gleichmäßig gefärbt. Nur wenige sehr feine und meist transversal verlaufende Fäserchen ließen sich erkennen, die in ihrem Aussehen an Nervenfibrillen erinnern.

Ich würde nicht anstehen, dieses Organ als ein gangliöses Gebilde zu deuten, wenn mir, wie es in dem ventralen und dorsalen Ganglion der Fall war, der Nachweis von Ganglienzellen geglückt wäre. Die Konservierung meines Materials war aber in dieser Beziehung nicht ausreichend, denn ich habe keine deutlichen Zellkonturen wahrgenommen, halte es aber wohl für möglich, daß in geeigneterer Weise behandelte Larven auch die Zusammensetzung des ösophagealen Advestibularorgans aus einzelnen, bestimmt geformten Zellen werden erkennen lassen. Bis dahin muß ich die Deutung des Gebildes für unaufgeklärt halten. Nur das eine möchte ich noch besonders betonen, daß nämlich die Lage des Organs an der Dorsalseite des Atrialbodens und hinter dem Oesophagus völlig übereinstimmt mit der Lage, die das definitive Ganglion im Knospentier und im Oozoid nach vollendeter Metamorphose aufweist. Das brachte mich auf den Gedanken, daß das fragliche Advestibularorgan in der Tat auch das bereits in der Larve vor Beginn der Metamorphose aufgetretene definitive Ganglion sein könnte. Freilich hat HARMER dieses Organ erst viel später nach der Festsetzung und nach fast vollendeter Drehung der Eingeweide um 180° sich bilden sehen, und ferner könnte das definitive Ganglion sich auch nicht aus dem Mesoderm bilden, wie es das ösophageale Advestibularorgan zu tun schien. Allerdings erwies sich uns die mesodermale Bildung noch als ungewiß.

3. Das Mesenchym.

Abgesehen von dem einen oder andern advestibularen Organ, das vielleicht aus dem mittleren Blatt seinen Ursprung nehmen dürfte, bildet das die primäre Leibeshöhle der Larve erfüllende Mesenchym sich fast ganz zu Bindegewebe und Muskelgewebe um. Nur einige wenige Zellen sind ausgenommen, die zum larvalen Excretionsorgan zusammentreten könnten. Allerdings ist die Entwicklung dieses Organs bisher noch nicht sicher erkannt, und auch die Entstehung des definitiven Excretionsorgans im geschlechtsreifen Oozoid und in den durch Knospung sich bildenden Individuen ist noch nicht in einer durchaus befriedigenden Weise festgestellt. Wenn HATSCHEK in den *Pedicellina*-Knospen die beiden Flimmerkanälchen, deren Vereinigung zu einem gemeinsamen medianen Ausführungsgang nicht beobachtet wurde, vom Mesoderm ableitet, so geschieht dies, wie er selbst sagt, »zumeist aber aus theoretischen Gründen, da meine Beobachtung hier nicht ausreichte«.

Während der Bau des Excretionsorgans im ausgebildeten Blastozoid (aus der Knospe entstandenes Individuum) durch eine Reihe neuerer Beobachter wie z. B. HARMER (1887), EHLERS (1890), DAVENPORT (1893), SCHULZ (1901), STIASNY (1905) für *Pedicellina* und andre Entoprocten-Gattungen festgestellt worden ist, sind wir über das larvale Excretionsorgan nur ganz unvollkommen unterrichtet. HATSCHEK fand jederseits ein flimmerndes Kanälchen, »welches nur in günstigeren Fällen, bei lebhafter Flimmerung und unter stärkeren Vergrößerungen sichtbar ist. Es verläuft jederseits ganz oberflächlich unter dem Ectoderm hin. . . Die Richtung der Flimmerbewegung geht nach dem oberen Ende zu. Trotz Anwendung von stärkeren Vergrößerungen (HARTNACK, Immersion 10) war es nicht möglich, das hintere und vordere Ende genau zu verfolgen. Doch schien mir das Hinterende mit einer schwachen Erweiterung in die Leibeshöhle zu münden, das vordere Ende aber mit den dunkelkörnigen, drüsenähnlichen Mesodermzellen in Verbindung zu stehen, die zum Teil wenigstens eine reihenweise Anordnung zeigen, und in welchen ich mehrmals einen Kanal zu verfolgen glaubte; doch sind mir diese Verhältnisse sehr zweifelhaft geblieben. Jedenfalls ist dieser Kanal identisch mit dem Excretionsorgane der erwachsenen *Pedicellina*.« An der Homologie dieser Organe wird auch meines Erachtens kaum zu zweifeln sein; aber ich glaube nicht, daß das larvale Excretionsorgan sich während der Metamorphose erhält und in das der

geschlechtsreifen Form übergeht. Das konnte man wohl nur so lange annehmen, als man die tatsächlich nach der Festsetzung sich abspielenden Vorgänge nicht kannte und der Ansicht war, daß sich die Larve mit der dorsal gelegenen Kittdrüse, das ist das Dorsalganglion, festheftet und ohne irgendwelche bemerkenswerte Veränderungen zur ausgebildeten Form auswächst, indem einfach der dorsale Larventeil zum Stiel, der ventrale zum Köpfchen sich formt. Da aber in Wirklichkeit die Festheftung mit der ventralen Atrialseite erfolgt und während der Metamorphose eine Rückbildung mancher larvalen Organe und eine Drehung der persistierenden Gebilde um ungefähr 180° eintritt, ist es kaum anzunehmen, daß sich die larvale Niere erhält. Ich möchte auch darauf aufmerksam machen, daß die Lagebeziehung, die die larvalen Kanälchen in HATSCHERs Zeichnung (Fig. 26, Taf. XXIX) aufweisen, mit der Lage des definitiven Organs nur im allgemeinen und nicht bis ins einzelne übereinstimmt. Während dieses letztere unmittelbar hinter dem Oesophaguseingang mit einem unpaaren Kanal, der sich in zwei excretorische Kanälchen gabelt, in das Vestibulum einmündet, sollen die beiden getrennten Nierenkanälchen der Larve ventralwärts weit nach hinten verlaufen, so daß ihre Mündung nicht weit vom After und jedenfalls an der Hinterwand des eingestülpten Mittelabschnitts des Vestibulums liegen müßte.

Meine eignen Beobachtungen über die Larvenniere sind nur unvollständig. Ich durfte auch von vornherein gar nicht erwarten, den Bau des Organs an meinem konservierten Material klar zu erkennen, da sämtliche Larven mit tief eingesenktem Vestibulum angetroffen wurden und die Niere gerade nur dann gut sichtbar wird, wenn das Vestibulum möglichst weit vorgestülpt ist. Ich mußte mich daher damit begnügen, die Gegenwart von Nierenkanälchen überhaupt feststellen zu können, ohne in das weitere Detail tiefer einzudringen.

In feinen Medianschnitten fand ich ein kleines, zart bewimpertes Kanälchen, das dicht hinter dem Oesophagus, noch vor dem Wimpereschopf, in das Atrium mündete. Das Kanälchen verlief nicht in einer Geraden, sondern gekrümmt, in der Art, daß nur in einem Teil eines Schnittes das Lumen zu sehen war, während im andern Abschnitt die Kanalwand selbst der Länge nach getroffen wurde (Fig. 35, Taf. II). In der Abbildung findet man an einer Stelle zwei ziemlich genau sich gegenüberliegende, durch das Kanallumen getrennte Kerne in der dünnen Wandung stecken. Es scheint mir daher nicht sehr wahrscheinlich, wenn freilich auch nicht unmöglich,

daß diese Mündungsregion durch eine einzige Reihe geldrollenartig angeordneter, in der Mitte durchbrochener Zellen gebildet werde. Meines Erachtens entspricht dieses Kanälchen dem unpaaren Ausführungsgang, zu dem sich die beiden seitlichen excretorischen Abschnitte der voll ausgebildeten *Pedicellina* vereinigen. Allerdings habe ich in meinen Larvenpräparaten eine Gabelung des beschriebenen Kanals nicht beobachten können. In den frontalen Längsschnitten fand ich ein wenig dorsalwärts von der eben geschilderten Region, fest eingepreßt zwischen der vorderen Wand der eingestülpten, den Wimperschopf tragenden Atrialwand und der hinteren Oesophaguswand ein äußerst dünnwandiges, schräg verlaufendes Kanälchen, das ich dem eigentlichen excretorischen Teil der Niere der ausgebildeten Bryozoe vergleiche. Im Lumen glaube ich den Wimperschopf der Terminalzelle durchschnitten zu sehen (vgl. Textfigur 1 A, S. 27).

Eine erneute Untersuchung an geeigneter konserviertem Material wird unschwer volle Klarheit schaffen. Für die Vergleichung der Larve der *Pedicellina* mit der des *Alcyonidium* ist aber die genaue Kenntnis der Larvenniere der Entoprocten so gut wie bedeutungslos, da das larvale Excretionsorgan jener Ectoprocten gänzlich zu fehlen scheint, jedenfalls bisher nicht festgestellt werden konnte.

Bei der Darstellung des Verhaltens des Mesenchyms der *Pedicellina*-Larve, des Bindegewebes und der Muskulatur, strebe ich ebenfalls nicht danach, alle Details möglichst vollständig zu behandeln. Denn wenn auch eine hohe Übereinstimmung im Verlaufe der wichtigsten Muskelzüge bei Ectoprocten- und Entoprocten-Larven mit Recht als ein wichtiger Beweis für die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen beider Bryozoengruppen angesehen werden müßte, wird anderseits selbst eine sehr große Verschiedenheit nur wenig gegen diese Auffassung der Zusammengehörigkeit aller Bryozoen beweisen. Es läßt sich sehr leicht vorstellen, wie gewisse Veränderungen, die die übrigen Organe der Larve betreffen, notwendigerweise auch eine Umgestaltung der Muskulatur bedingen. Gegenüber der *Pedicellina*-Larve fällt bei *Alcyonidium*, ganz abgesehen von der Rückbildung des Verdauungstractus, das Verhalten des Vestibulums auf, das hier völlig eingezogen verharrt und nicht mehr in beliebiger Weise ein- und ausstülperbar ist. Die Folge ist eine ganz veränderte Bedeutung gewisser Muskelzüge, die sich am Vestibulum inserieren, und der Schwund oder besser das Fehlen zahlreicher Retractoren. Da ich nicht ambitioniere, die Vergleichung der Larven der Entoprocten und Ectoprocten so weit zu führen, daß ich den Versuch

unternehmen möchte, die einzelnen Muskelzüge (ausgenommen ein Paar) da und dort miteinander zu homologisieren, beschränke ich mich hier auf wenig.

Wie schon HATSCHKE richtig erkannt hat, verlaufen die größeren Muskelstränge in ziemlich streng bilateral symmetrischer Verteilung. Zur Untersuchung der Muskelanordnung sind die feineren Quer- und Längsschnitte, an denen ich vorwiegend gearbeitet habe, sehr ungeeignet, denn nur selten läßt sich ein Faserzug in einem Schnitt auf einer längeren Strecke wahrnehmen, und die Rekonstruktion durch Aneinanderlegen aller Schnitte einer Serie schien mir, aus dem oben entwickelten Gesichtspunkte heraus, die große Mühe nicht zu lohnen. Dagegen ergab die Untersuchung der Schnitte einige interessante histologische Einzelheiten.

Die längsten Muskel sind zwei in dorsoventraler Richtung durch die ganze Larve hindurchziehende, der Vorderseite etwas näher liegende Stränge, die sich einerseits an die Atrialwand, andererseits nahe beim Dorsalganglion an der ectodermalen Leibeswand inserieren. In Fig. 8, Taf. I und Fig. 26, Taf. II sind einige zu diesen Muskeln gehörende Fasern getroffen. An beiden Enden lösen sich die beiden als Retractoren bezeichneten Muskel pinselförmig in zahlreiche feine Fasern auf, die die Anheftung besorgen. Besonders ventral fällt die bedeutende Ausbreitung der Muskel auf, dagegen vollzieht sich dorsal die Insertion auf einer viel weniger umfangreichen Strecke der Hautwand. In der Mitte verlaufen die Muskelfibrillen dichter neben einander und erweisen sich leicht als zu einem Muskel zugehörig, während ventral die einzelnen durch Gabelung der größeren Fasern entstandenen Fäserchen so weit auseinanderweichen, daß sie nur noch schwer als zu zwei seitlichen Muskelzügen zugehörig erkannt werden. Dazu kommt, daß in der Tat auch eine ganze Anzahl kurzer und selbständiger contractiler Fasern auftreten, die neben und zwischen jenen verzweigten Terminalfasern verlaufen und einerseits direkt zur benachbarten Leibeswandregion hinziehen, auf dem andern Ende sich aber den seitlichen und basalen Wandungen des Atriums verbinden. Diese kurzen Fasern verlaufen nur im gestreckten Zustand, wenn das Atrium hervorgestülpt ist, in annähernd dorsoventraler Richtung. Wenn sie sich kontrahieren und gleichzeitig die Retractoren das Vestibulum in die Tiefe ziehen, stellen sie sich mehr oder minder schräg, zuweilen stellenweise ziemlich genau senkrecht zur Dorsoventralachse. Ob die Fasern, die sich in der Wimperschopfregion, am sogenannten Epistom, ansetzen und dieses nach innen zu

einstülpen, ebenfalls aus den beiden seitlichen Retractoren abstammen, ist mir unsicher geblieben. Jedenfalls konnte ich ein so weites Abbiegen von ursprünglich lateral verlaufenden Muskelfasern nicht direkt beobachten.

In dorsoventraler Richtung ziehen ferner die bereits an einem früheren Orte (S. 22) erwähnten Muskel, die nach Art einer Commissur die beiden Ganglien verbinden und von Nervenfasern begleitet werden. Beide Stränge sind nur kurz und verlaufen schwach bogenförmig, der eine die konvexe Seite nach rechts, der andre nach links gerichtet (Fig. 21). Feine Querschnitte zeigen, daß die Stränge nicht an allen Stellen vollkommen gleichartig gebaut sind, denn nicht überall erscheint der Muskel als ein durchaus einheitlicher Fibrillenschlauch. In einigen Fällen konnte ich mich deutlich davon überzeugen, daß jeder Commissuralstrang ungefähr in seiner Mitte in zwei Teile sich spaltete (Fig. 25, 25A, Taf. II), in einen vorderen und hinteren. Beide Teile sind eng miteinander verbunden, in der Art, daß im Durchschnitt achterförmige Figuren entstehen. Jede dieser vier Partien besteht wieder aus etwa drei bis sechs feinen oder etwas größeren Fäserchen oder Fibrillen, die durch eine zarte Hülle zusammengehalten werden, in der ich Kerne nicht bemerkt habe. Dorsal treten mehrere, möglicherweise alle Fibrillen in das Dorsalganglion ein und lassen sich bis tief in dessen Inneres hinein verfolgen (Fig. 11 und 13). Ventral scheinen die Fasern sämtlich ganz oberflächlich am Oesophagealganglion zu endigen. In manchen Larven konnte ich statt der beiden seitlichen Stränge nur einen median verlaufenden feststellen.

Außer den oben erwähnten, an der Vestibularwand befestigten Muskeln gibt es noch eine große Anzahl anderer schräg verlaufender Fasern, die sich zwischen der Leibeswand und den inneren Organen ausspannen und die primäre Leibeshöhle durchsetzen. In den Abbildungen sind viele dieser Fasern, und zwar manche in ihrer vollen Ausdehnung, zu sehen; die inneren Enden befestigen sich am Oesophagus und in spärlicher Zahl an dem übrigen Darmabschnitt, und an den Advestibularorganen. Im Dorsalabschnitt der Larve finden sich einige transversal verlaufende kontraktile Fasern und Fasergruppen, die sich mit beiden Enden an der Leibeswand inserieren und durch die ganze Breite der Leibeshöhle hindurchreichen.

Zu erwähnen sind endlich eine ganze Reihe circulär verlaufender Muskel, die vielleicht alle aus zwei ursprünglich getrennten, rechts und links auftretenden Hälften sich zusammensetzen dürften. So

wird der Oesophaguseingang von einem Sphincter umgürtet, und im vorderen und mittleren Bereich des Atriums finden sich ebenfalls zwei bis vier, parallel zur Ventralseite verlaufende Ringfaserzüge, die aber vielleicht nicht alle vollständig geschlossene Reifen darstellen. Weiter dorsal, unmittelbar vor der Magengegend fand ich bei einigen Larven jederseits einen schräg von dorsal vorn nach hinten ventral zu sich erstreckenden halbkreisförmigen Muskel, und außerdem sieht man allenthalben kurze bogenförmige Fasern seitlich auftreten.

Die kurzen Muskel bestehen nur aus einer einzigen Zelle, die längeren setzen sich aus einer Zellreihe zusammen. Die contractile Substanz wird nur an bestimmten Stellen und nicht allseitig von der Myoblastenzelle abgeschieden und zeigt in ihrem Verhalten zwei verschiedene Typen. Zumeist scheidet jede Zelle eine wechselnde Zahl (gewöhnlich etwa $\frac{1}{2}$ Dutzend, zuweilen mehr bis ungefähr 10, oder weniger bis nur 2) Fibrillen aus, die im Querschnitt als gröbere oder feinere, stark lichtbrechende Körnchen erscheinen und in einer Schicht peripher gelagert sind.

Die einzelnen Fibrillen sind fast immer ganz glatt und gleichartig. In einigen Fällen habe ich aber in nicht ganz gleichmäßigen Entfernungen dunkle Querstreifen angetroffen, die mir eine beginnende Querstreifung anzudeuten schienen (Fig. 32).

Schneidet man mitten durch die Myoblastenzelle, etwa da, wo der Kern liegt, so sieht man die Fibrillen nur einen geringen Teil der Zelloberfläche einnehmen. Schneidet man in der Nähe der Zellenden, so findet man verhältnismäßig wenig protoplasmatische Zellsubstanz oder Sarcoplasma, während die Fibrillen über einen großen Teil der Oberfläche sich ausbreiten (Fig. 38B). Die in der Zellmitte ziemlich flach daliegende Fibrillenschicht krümmt sich nach den Enden zu immer stärker rinnenförmig ein und kann gelegentlich zu einer vollkommenen Röhre schließen, die wie ein Mantel die centrale Plasmasubstanz allseitig umschließt. In der Mehrzahl der Fälle löst sich aber das Fibrillenband peripher in mehr oder minder zahlreiche pinselförmig auseinander weichende Ästchen auf, die aus einer oder nur wenigen Fibrillen¹ bestehen und die Insertion an die zu bewegenden

¹ Ich nenne hier »Fibrillen« die Fäserchen der contractilen Substanz, die bei Anwendung selbst starker Vergrößerungen (1400/1) einheitlich und ungeteilt erscheinen, wenigstens dann, wenn keine besonderen Macerationsmethoden eingeführt wurden. Es mag sein, daß diese Fibrillen sich selbst wieder in komplizierter Weise aus »Primitivfibrillen« zusammensetzen. Den Ausdruck Fibrille nur für diese letzteren anzuwenden, wie manche wollen, halte ich für durchaus unzweckmäßig.

Organe und Gewebe bewerkstelligen (Fig. 40A u. B). Ist die Auflösung eines Muskelendes bis zur isolierten Fibrille fortgeschritten, so läßt sich an dieser eine sie begleitende Sarcoplasmaschicht in der Regel nicht mehr erkennen. Ein zweiter Modus der Bildung und des Verhaltens der contractilen Substanz besteht darin, daß diese letztere nicht in Form einzelner getrennten Fibrillen, sondern als ein gewöhnlich nur schmales aber einheitliches Band abgesondert wird (Fig. 38A). Ich habe natürlich erwogen, ob dieser Unterschied nicht vielleicht lediglich durch eine verschiedene Einwirkung der Konservierungsflüssigkeit oder der angewendeten Agentien überhaupt hervorgerufen sein möchte, kann aber für diese Ansicht keine Beweise beibringen. Eher möchte ich im Gegenteil annehmen, daß die bandförmig abgeschiedene contractile Substanz ein niederes, bei manchen Muskeln zeitlebens persistierendes Stadium der Entwicklung darstellt, und daß zuweilen erst nachträglich eine Spaltung und Auflösung der contractilen Schicht in Fibrillen erfolgt. Die Spaltung scheint stets an den Enden der Muskelzelle zu beginnen.

Wo Muskeln in reicherer Weise sich verzweigen, bemerkt man zuweilen Andeutungen von Muskelnetzen, indem die Enden einer Muskelzelle sich mit den Fasern einer andern Zelle verbinden und verwachsen, ohne direkt die zu bewegenden Organe zu erreichen.

Die Endigungsweise der Muskel bietet zuweilen Besonderheiten. Daß die Fibrillen tief in das Dorsalganglion eindringen können, um sich mitten in diesem fremden Gewebe allmählich zu verlieren, habe ich oben (S. 22) bereits bemerkt. Aber auch an der Leibeshöhle und am Atrium und Oesophagus findet man stellenweise ein derartiges Eintreten der Fibrillenenden in und zwischen die Zellen (Fig. 31, 32, 37). An vielen Stellen endigen aber auch die Fibrillen ganz oberflächlich an den Epithelzellen (Fig. 39, 40B).

Die Bindegewebszellen, die neben den Muskelzellen in der primären Leibeshöhle sich finden, weisen sehr verschiedene Formen auf. Im allgemeinen läßt sich vielleicht sagen, daß rundliche und nur wenig sternförmige Elemente vorherrschen. Reicher dendritisch verzweigte Zellen habe ich nur ganz vereinzelt gesehen, blieb aber dann darüber im Unsicheren, ob es sich nicht gleichzeitig auch um Netze von contractilen Fasern handelte, an die sich eine Bindegewebszelle angesetzt hatte.

Zwischen den zelligen Elementen bleiben umfangreiche Lückenträume der primären Leibeshöhle bestehen. Diese ist gleichmäßig mit einer hellen Flüssigkeit erfüllt, die vom umgebenden Seewasser

chemisch nur wenig sich unterscheiden und nur wenig Eiweiß gelöst enthalten dürfte. Diese Leibeshöhlenflüssigkeit befindet sich fast unausgesetzt in Bewegung, denn bei jeder durch die Muskelkontraktionen veranlaßten Veränderung der Körperform muß sie nach den verschiedensten Richtungen hin ausweichen und die Leibeswand an dieser oder jener Stelle zur Ausstülpung bringen, wenn an einer andern die Kontraktion eintritt. Besondere Blutzellen fehlen in der Leibeshöhle.

II. Die Larve des *Alcyonidium mytili*.

Larven der Gattung *Alcyonidium* sind bereits seit dem Jahre 1837 bekannt und wurden in den folgenden Jahren zu wiederholten Malen untersucht. Zu nennen sind im besonderen die Arbeiten von FARRE (1837), HASSALL (1841), DALYELL (1847), HINCKS (1851, 57) und P. J. VAN BENEDEN (1845). Manche dieser Beobachter haben auch Abbildungen von Larven veröffentlicht, die vielleicht für die damalige Zeit ganz anerkennenswert waren, bald aber doch ebensowenig genügen konnten, wie die Beschreibungen. Einen wesentlichen Fortschritt diesen älteren Untersuchungen gegenüber bedeuten die späteren Befunde BARROIS (1877). Wenngleich auch in diesen die innere Larvenorganisation nur mangelhaft erkannt ist, liefert der Verfasser anderseits doch wieder eine Reihe ausgezeichnete Abbildungen, die eine deutliche Vorstellung von der freischwimmenden Larvenform geben. Der eisackähnliche Larvenkörper in seinen verschiedenen Kontraktionszuständen wird von BARROIS so gut dargestellt, daß ich hier eine eingehendere Beschreibung der Form der Larve unterlassen kann, indem ich auf jene Abbildungen verweise. Erst HARMER (1887) und CALVET (1900) haben in Beziehung auf den inneren Bau der Larve weitere Klarheit geschaffen, und ich werde in der nachfolgenden Darstellung noch mehrfach Gelegenheit nehmen müssen, auf die Ergebnisse dieser Forscher zurückzukommen. Wenn ich sie auch in den meisten Punkten bestätigen kann, bin ich anderseits doch auch namentlich in der Kenntnis des histologischen Baues der *Alcyonidium*-Larve weiter gekommen und weiche überdies auch in der Deutung mancher Organe von meinen Vorgängern ab, so daß mir eine erneute Beschreibung, wie ich sie im folgenden gebe, nicht überflüssig zu sein scheint.

Von fundamentaler Wichtigkeit für die Vergleichung der verschiedenen Bryozoenlarven miteinander ist die Wahl einer zutreffenden und übereinstimmenden Orientierung. Wie schon HARMER richtig bemerkt hat, hat LANKESTER die Larven der Ectoprocten und Ento-

procten verkehrt orientiert, die einen mit der Dorsalseite, die andern mit der Ventralseite nach oben oder umgekehrt. Das gleiche Vorgehen findet sich auch in den bekanntesten Lehr- und Handbüchern von BALFOUR und KORSCHULT-HEIDER. Eine richtige Vergleichung und weitgehende Übereinstimmung ergibt sich aber leicht, bei übereinstimmender Anordnung, wie sie von mir in Taf. III u. IV gewählt ist. So wie die *Pedicellina*-Larve ist auch die des *Aleyonidium* streng bilateral symmetrisch gebaut, wenngleich auch hier mit den starken Kontraktionen der Muskulatur sehr auffallende Formveränderungen verbunden sind, die die Bilateralität in bemerkenswerter Weise vorübergehend stören können. An der unkontrahierten Larve ist die Medianebene leicht zu erkennen und ebenso läßt sich unschwer feststellen, daß die beiden Endpunkte der in ihr liegenden Hauptachse verschieden sind. Dem einen Ende nahe, ich bezeichne es als das Vorderende, liegt das sog. birnförmige Organ mit der grubenförmigen Wimpereinstülpung oder Sinnesgrube (ventrales Centralnervensystem); auf der gegenüberliegenden Hinterseite fehlt ein entsprechendes Gebilde, und hier breitet sich das Vestibulum (sog. Innensack oder sac interne) vornehmlich aus. Die ventrale und dorsale Seite unterscheiden sich sehr auffallend, denn die obengenannten Organe liegen durchaus ventral, während auf der Rückenseite das sog. retractile Scheibenorgan (dorsales Nervenorgan) sich ausbreitet. Dorsal- und Ventralregion sind voneinander scharf geschieden durch zwei parallele und um den ganzen Larvenkörper circular verlaufende Gebilde: durch den mehr ventral liegenden Wimperkranz und die dorsalwärts dicht benachbarte Ringfurche (Fig. 41—44, Taf. III).

Hält man in der eben beschriebenen Orientierung die *Pedicellina*- und *Aleyonidium*-Larven zusammen, so wird, trotz aller bemerkenswerten Übereinstimmungen, doch auch sofort ein wichtiger Gegensatz auffallen, auf den ich gleich an dieser Stelle hinweisen muß. Es handelt sich um das Fehlen eines deutlich epithelialen, in mehrere Abschnitte gegliederten Verdauungstractus. Früher glaubte man, die *Aleyonidium*-Larve entbehre vollkommen eines entodermalen Darmkanals; HARMER hat aber in einem jüngeren und älteren Embryonalstadium die Ausbildung des Darmes beobachtet. Ventral in der Medianebene liegt seinen Angaben zufolge unmittelbar hinter der Sinnesgrube die Mundöffnung, die in einen schlanken, nur stellenweise mit einem Lumen versehenen Oesophagus führt. Die Oesophagealwand ist überall bedeutend dicker als das Lumen und verläuft bogentörmig dorsalwärts zu, indem sie mit ihrer Hinterwand die

vordere Vestibularwand dicht umschließt. Das dorsale und hintere Ende des Oesophagus führt in den Magen, der vorübergehend eine außerordentlich umfangreiche Ausdehnung zeigt und reichlich die Hälfte des ganzen Larvenvolumen bilden kann, indem er die größere hintere Larvenpartie vollkommen ausfüllt. Eine Afteröffnung fehlt, obwohl HARMER im ältesten Embryo hinter dem Vestibulum median und ventral eine bewimperte Grube zeichnet, mit deren Basis das hinterste ventrale Darmende vollkommen innig verwachsen ist. Die Darmwandungen besitzen an den verschiedenen Stellen eine sehr verschiedene Dicke; nur da, wo sie verhältnismäßig dünn sind, liegen die Kerne in einer Schicht nebeneinander, wo sie dick sind, findet man die Kerne in mehreren Schichten unregelmäßig angeordnet. Zellgrenzen fehlen durchaus, zum Teil sehr große Dotterkörper liegen in reicher Menge allenthalben im Plasma.

Wenn ich auch nicht bezweifle, daß in Embryonen der Darmtractus von den benachbarten Organen und Geweben fast allenthalben noch scharf abgegrenzt ist, so muß ich doch betonen, daß in den freischwimmenden Larven, die ich untersucht habe, ein wohl differenzierter Darm nicht mehr existiert, so daß es hier überhaupt zweifelhaft erscheint, ob die Deutung als Darm gerechtfertigt sein möchte. Genau dort, wo an den HARMERSchen Embryonen der Mund sich öffnet, fand ich zumeist nur eine kurze, wenig tief eingesenkte Ectodermbucht, die zuweilen nur kaum merklich war (Fig. 55), in wenigen Fällen aber sich als eine sehr ansehnliche röhrenförmige Vertiefung darstellte (Fig. 51, 52). Im Gegensatz zu HARMER habe ich das eingestülpte Epithel ziemlich flach und nur von wenigen kleinen Dotterkörpern durchsetzt, das Lumen zuweilen vollständig geschwunden angetroffen. War noch eine umfangreichere Vertiefung erhalten, so ließ sich nur um deren Ventralpartie ein einschichtiges Epithel erkennen, der dorsale, etwas erweiterte Abschnitt war von unregelmäßig angeordneten Zellen umgrenzt und abgeschlossen (Fig. 51). Während sich hier noch ein einheitlicher aber stark verkürzter Darmtractus nach außen öffnete, ist er in andern Larven bereits in einzelne Abschnitte zerfallen und mit der Leibeshöhle in Verbindung getreten. Man findet dann an verschiedenen Stellen kleine oder größere nur noch unvollkommene Hohlräume umschließende Epithelflächen, die ich auf den Darmkanal der jüngeren Stadien zurückführe. Sehr lange scheint gewöhnlich ein solcher Rest des Magens dorsal in der nächsten Nachbarschaft des dorsalen nervösen Centrums zu bestehen (Fig. 65, 67,

Taf. IV). Häufig, aber durchaus nicht immer, sind in diesen abgetrennten Entodermstücken große Dotterkörper enthalten.

Wenn ich diese Abschnitte dem Darmtractus und damit dem inneren Blatt zurechne, geschieht es nicht ohne allen Vorbehalt, denn ich habe kein sicheres Kriterium gefunden, das mir gestattet hätte, diese Gewebe und um so mehr noch die in der Auflösung weiter fortgeschrittenen, vom Mesenchym der Leibeshöhle scharf zu unterscheiden. Auch ursprüngliche Mesenchymzellen legen sich erst nachträglich an verschiedenen Stellen zu Endothelflächen zusammen, die dem Darmepithel sehr ähnlich werden; und ohne Kenntnis der Genese sind beide nicht auseinander zu halten.

Das Verhalten des Darmtractus bei *Aleyonidium*-Larven ist also gegenüber der *Pedicellina* im wesentlichen dadurch gekennzeichnet, daß das Organ nicht persistiert, sondern früh sich zurückzubilden beginnt noch auf dem freischwimmenden Stadium, vor der Festsetzung. Ein weiterer Unterschied, auf den ich im vergleichenden Teil noch werde zurückkommen müssen, besteht in der Lagebeziehung der beiden Darmenden zu der Vestibulareinstülpung.

1. Der nervöse Apparat.

So wie bei der Beschreibung der *Pedicellina*-Larve stelle ich auch in dieser Darstellung den nervösen Apparat voran. Das charakteristische Moment besteht darin, daß hier, wie bei den Entoprocten, zwei miteinander verbundene nervöse Centralorgane vorhanden sind, von denen das eine ventral, das andre dorsal gelegen ist. Die gleichen Gebilde unterscheiden sich aber in den beiden Gruppen nicht ganz unbedeutend in ihrem feineren Bau, und im allgemeinen läßt sich nicht verkennen, daß die betreffenden Organe der *Pedicellina* von den benachbarten Geweben schärfer abgetrennt und mehr in die Tiefe gerückt erscheinen. Andererseits ist bei *Aleyonidium*-Larven die histologische Sonderung in den Organen eine viel reichere, die Zahl der verschiedenen Zellformen eine viel bedeutendere.

a. Das ventrale Nerven-Drüsenorgan (Ventralganglion).

Das ventrale Nerven-Drüsenorgan, das ich dem oralen oder ösophagealen Ganglion der Entoprocten verglichen habe, ist ein ziemlich kompliziertes Gebilde. Seine Lage ist sehr leicht festzustellen, denn es verrät sich auf der Ventralseite, vorn, in der Medianebene als eine seicht eingestülpte etwas längsgestreckte Wimper- oder Sinnesgrube (fente ciliée der französischen Autoren). Die Form dieser variiert

sehr bedeutend, zumal sich gerade hier an der inneren Seite der Grubenwandung eine Anzahl kräftiger Muskel ansetzen, die Rand und Boden der Grube in der mannigfachsten Weise bewegen, einziehen, bald wieder schnauzenförmig ausstrecken können, so daß die Symmetrie zuweilen bedeutend gestört erscheint. Daher erhält man in medianen Schnitten sehr wechselnde Bilder der Grube, findet diese seichter oder tiefer, schwächer oder stärker aufgewulstet. Bemerkenswert ist, daß gleichzeitig mit diesen Gestaltsveränderungen auch die einzelnen Zellformen im Bereiche der Wimpergrube sich verändern, indem sie bei Kontraktionen der benachbarten Muskelfasern sich verlängern oder verkürzen. Ob die ganze Grubenbasis ganz gleichmäßig bewimpert ist, habe ich nicht festgestellt, jedenfalls aber trägt der Grübchenrand, namentlich nach vorn hin, besonders starke Wimpern, die schon FARRE (1837) beobachtet hatte. Gelegentlich sieht man eine Art Wimperschopf aus der Grube weit hervorragen und lebhaft hin und her schlagen. BARROIS beschreibt dieses Wimperbüschel mit folgenden Worten: »on constate de plus, l'apparition, au dessus du pharynx, d'autres cils également assez longs, réunis en un espèce de plumet explorateur«. Die Bedeutung der Wimpergrube hat BARROIS aber vollständig verkannt. Er deutete sie als den Larvenmund, der auf frühen Stadien schon als kleine, kreisförmige Öffnung aufgetreten wäre, gegen Ende des Embryonallebens aber eine lange schlitzförmige Gestalt gewonnen habe. Die Mundöffnung sollte in den Pharynx und dieser in den zweigeklappten Magen führen. Das von BARROIS als Magen gedeutete Gebilde ist, wie weiter unten dargetan ist, in Wirklichkeit das Vestibulum. Eine besondere Afteröffnung konnte BARROIS nicht nachweisen, er glaubt aber, daß vielleicht doch eine solche weiter hinten und ventral sich finden dürfte. Jedenfalls ist der Darmtractus, den BARROIS erkannt zu haben glaubte, ein ganz andres Gebilde als das, das HARMER als Darm auffaßt.

Nach CALVET soll die mediane Vorderlippe der Sinnesgrube bei *Bugula*-Larven einen recht eigenartigen Bau zeigen und aus drei in verschiedener Weise differenzierten Zonen bestehen. Die vorderste, an den Wimperkranz grenzende Region wird von Drüsenzellen gebildet (système glandulaire supérieure) und umschließt eine seichte Delle (fossette supérieure). Die mittlere springt als Papille scharf hervor und trägt lange kräftige Geißeln (papille du plumet vibratile). Die hinterste beteiligt sich bereits an der Bildung des Wimpergrubenbodens und enthält Drüsenzellen (système glandulaire inférieure). Bei

Aleyonidium finde ich nicht, daß die gleichartig histologisch differenzierten Zellen immer zu Gruppen vereinigt sind.

Der Teil der Leibeswand, der die Wimpergrube umgibt, wird gewöhnlich als ein besonderes und selbständiges Organ angesehen und hat verschiedene Namen erhalten. Der bekannteste ist birnförmiges Organ oder organe piriforme. Ob es überhaupt Bryozoenlarven gibt, bei denen ein besonderes birnförmiges Organ neben der Wimpergrubenwand und dieser nur lose verbunden vorkommt, ist mir sehr zweifelhaft. In den Zeichnungen der früheren Autoren findet man zuweilen ein solches Verhalten angedeutet, und KORSCHOLT und HEIDER haben in dieser Weise das birnförmige Organ der *Bugula*-Larven dargestellt, allerdings nur unter Zugrundelegung älterer Literaturberichte und nicht auf eigne Beobachtungen hin. Bei *Aleyonidium*-Larven stellt das birnförmige Organ lediglich einen eigenartig differenzierten Teil der äußeren Leibeswand dar, dessen histologischer Charakter darüber keinen Zweifel bestehen lassen kann, daß es sich um ein drüsiges und nervöses Organ handelt.

Im Gegensatz zu dem Verhalten an fast allen andern Stellen zeigt hier die Leibeswand nicht mehr die typische Einschichtigkeit. Wenn zwar auch einzelne besonders lange Zellen immerhin noch durch die ganze Dicke der Wand hindurchreichen, finden sich anderseits auch viele Elemente, die ganz an der Innenseite liegen und die Oberfläche nicht mehr erreichen. Diese zum Teil schon subepithelial liegenden Zellen haben sich sämtlich zu nervösen Elementen differenziert, während die oberflächlichen besonders Flimmer- und Drüsenzellen geworden sind und eine bedeutende Länge erreichen. Dieses histologische Verhalten veranlaßt mich zur Bezeichnung »ventrales Nerven-Drüsenorgan«. Das ganze Organ stellt also gleichsam eine nach innen in die Leibeshöhle hineinragende, polsterförmige Verdickung der ectodermalen Leibeswand dar. Vorn reicht die Verdickung bis zum Wimperkranz bzw. bis zu seinem ventralen Grenzstreifen, hinten bis zur Ectodermbucht und Mundöffnung (Fig. 51, 52, 55, 60); nach rechts und links hin flacht sie sich ganz allmählich ab, so daß das Organ seitlich nicht scharf umgrenzt scheint (Fig. 67).

Die Untersuchung des feineren histologischen Baues dieser wichtigen Zellgruppe wird dadurch in außerordentlicher Weise erschwert, daß alle Elemente mehr oder minder reichlich mit Dotterkörperchen beladen sind. Finden sich besonders große Dotterschollen in großer Zahl, so zeigt das Gewebe eine hohe Neigung in unregelmäßige Teilchen zu zerbröckeln, und in den feinen Schnitten sind die ein-

zelen Zellen dann meist nur sehr schlecht zu erkennen. Zu Klopf- oder Macerationspräparaten habe ich daher nur Schnitte durch solche Larven verwendet, die verhältnismäßig wenig Dotter aufgespeichert hatten.

Am zahlreichsten sind im Organ die Flimmer- und Drüsenzellen, die ich beide nur als Modifikationen ein und desselben Zelltypus betrachte. Die lang prismatischen Zellen tragen alle an ihren freien Enden einen deutlichen doppeltkonturierten Cuticularsaum, der von den verdickten Basalenden der Wimpern durchsetzt wird. Wenn auch freilich nicht in allen Zellen, so lassen sich doch in vielen die inneren Flimmerenden bis weit in das Plasma hinein verfolgen, zuweilen bis in die Zellmitte, in die nächste Nachbarschaft des Kerns (Fig. 59). Die ganzen äußeren Zellhälften erscheinen dann sehr fein längsgestreift. Die feinen Fibrillen verlaufen fast immer genau parallel den Zellgrenzen, konvergieren also ein wenig nach innen zu, wenn die Zelle pyramidenähnlich geformt ist. Der parallele Verlauf wird auch dann gestört, wenn im äußeren Teil der Flimmerzellen Dotterkörper lagern, denn die Fibrillen nähern sich dann einander und treten bündelweis zwischen den Dotterschollen hindurch, da sie sie nicht zu durchsetzen vermögen. Auch in den Zellen des Wimperkranzes kann man in ganz ähnlicher Weise feststellen, wie die Fortsätze der Wimpern vor den Dotterkörpern ausbiegen. Der Leib der Flimmerzellen erscheint nicht immer an allen Stellen ganz gleichartig. Häufig läßt sich an einem Zellrand ein Längsstreifen stärker färbaren Protoplasmas unterscheiden, und zuweilen wiederholt sich das Verhalten bei zahlreichen benachbarten Zellen, so daß in den Schnitten dunkle Längsstreifen in ziemlich regelmäßiger Anordnung auftreten (Fig. 55). Fast immer erscheinen diese verdickten Plasmastreifen am äußeren Zellenende breiter als am inneren.

Die Drüsenzellen unterscheiden sich von diesen Flimmerzellen lediglich dadurch, daß in ihnen Excretstoffe abgelagert sind. Diese scheinen in zweierlei Form abgeschieden zu werden: erstlich als homogene Flüssigkeitstropfen und zweitens als festere Körnchen. Doch dürften zwischen beiden Extremen alle möglichen Zwischenformen vorkommen. Zuweilen erscheint die Drüsenzelle wie eine typische Becherzelle mit großem Secrettropfen und dünner peripherer Plasmanschicht (Fig. 59). Manchmal wieder gleicht die Drüsenzelle einem grobschaumigen Gebilde, und ich war häufig nicht mehr imstande die benachbarten Elemente voneinander abzugrenzen, denn mehrere Kerne lagen in unregelmäßiger Verteilung in der schaumigen Masse.

(Fig. 67). Endlich tragen manche Drüsenzellen einen körnigen Inhalt. Die Körner haben zumeist einen etwas gelblichen Farbenton und scheinen in ihrer Konsistenz verschieden zu sein. Oft sind sie nur zäh flüssig, oft aber auch ziemlich fest und verschieden groß, und ich habe zuweilen bereits abgestoßene Körnchen gesehen, die in allen Stücken den gelben Dotterkörperchen glichen (Fig. 67), so daß ich annehmen muß, daß zwischen diesen und den Secretkörnern Übergänge bestehen und daß auch die Dotterelemente gelegentlich aus den Zellen entfernt werden können.

Beobachtet man die lebende Larve, so überzeugt man sich leicht, wie aus der Tiefe der Wimpergrube Secrettropfen und -körnchen hervortreten und wie diese von den Wimpern ergriffen und an der Oberfläche hin und her geworfen werden. Übrigens treten die Excrete auch im Bereich des Wimperkranzes und der Ringfurche auf, da auch in diesen Regionen Drüsenzellen vorkommen. Eine Verschiedenheit des von den verschiedenen Körperregionen stammenden Secrets habe ich nicht bemerkt. Ob die Ausscheidungen lediglich die Bedeutung von Excreten haben, d. h. Stoffe sind, die im Interesse der Wohlfahrt der Larve notwendigerweise entfernt werden müssen, oder ob es sich um Secrete handelt, die weiterhin noch gewisse Aufgaben zu erfüllen haben, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die Kerne der Flimmer- und Drüsenzellen sind zumeist ziemlich groß und bläschenförmig, kugelhähnlich. Zuweilen sind sie sehr ausgeprägt länglich und zuweilen auch ziemlich unregelmäßig geformt, gebogen, wurstförmig oder herzförmig (Fig. 62, 63, 64). Hin und wieder treten ganz besonders große Kerne auf. Die unregelmäßigen Kernformen scheinen mir die bereits beginnende Rückbildung des Gewebes anzudeuten.

Wie bereits angedeutet wurde, halte ich die Flimmer- und Drüsenzellen für prinzipiell nicht verschiedene Elemente, sondern ich stelle mir vor, daß alle Flimmerzellen die Fähigkeit besitzen, zu secernieren. Ob auch alle Zellen während des kurzen Larvenlebens dazu kommen, diese ihre Fähigkeit zu betätigen, vermag ich freilich nicht zu entscheiden.

Zwischen den Flimmer- und Drüsenzellen bemerkt man in unregelmäßiger Verteilung einzelne fast stäbchenförmige Zellen, die Sinneszellen. Sie haben frühzeitig einen eigenartigen Weg der Differenzierung eingeschlagen, und ihre Rückverwandlung in gewöhnliche Flimmerzellen der Leibeswand erscheint ausgeschlossen. Ihr Körper enthält niemals gröbere Dotterkörper, ihr chromatinreicher

Kern ist ziemlich langgestreckt und wird vom leicht färbbaren Plasma fest umschlossen (Fig. 59, 63, 64). Nicht ganz klar erkannt habe ich das äußere Zellende. Einen starren, von den benachbarten Wimpern scharf sich unterscheidenden Fortsatz habe ich mit Sicherheit nicht wahrnehmen können. War das äußere Zellende spitz, so konnte ich zumeist keine Erhebung der Zelle über die Körperoberfläche bemerken, erwies sich das Ende verbreitert (Fig. 59), so trug es Wimpern, wie die benachbarten Zellen. Wenn ich trotzdem diese Elemente als Sinneszellen deute, so beruht das auf dem Verhalten der inneren Zellenden. Diese laufen bei allen Sinneszellen in eine lange feine Faser aus, die sich den subepithelial liegenden Nervenfasern beimischt (Fig. 59). Häufig gabelt sich das spitze Ende, und die beiden Terminalfasern laufen in einem großen Winkel, zuweilen nach genau entgegengesetzten Richtungen, auseinander (Fig. 63, 64). Selten nur lassen sich diese inneren Fäserchen auf lange Strecken hin verfolgen. Da sie schwach wellenförmig verlaufen, biegen sie bald aus der Ebene der feinen Schnitte aus und werden unsichtbar.

Als letzte Zellform sind die Ganglienzellen zu nennen. Wie oben bereits bemerkt wurde, bildet sich die Verdickung des »birnförmigen Organs« in der ventralen Leibeswand nicht nur dadurch, daß die Zellen dieser Region eine bedeutendere Höhe gewinnen, sondern gleichzeitig auch in der Weise, daß das Epithel mehrschichtig wird. Es scheint, daß nur ganz ausnahmsweise mehr als zwei Zellschichten übereinander liegen; vielleicht tritt das nur dann ein, wenn bei starken Leibeskontraktionen die Zellen sich stärker gegeneinander verschieben und das Epithel stärker verdickt. Die zweischichtige Anordnung findet sich aber an mehreren Stellen beständig, auch im vollständig ausgestreckten Tier.

Die inneren Zellen liegen zum Teil noch zwischen den inneren Fortsätzen der Zellen der äußeren Schicht, also interepithelial, zum Teil auch bereits vollständig subepithelial. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß alle in der Tiefe liegenden Zellen solche Elemente sind, die ursprünglich ganz im einschichtigen Epithelverband lagen und erst nachträglich aus diesem sich lösen und subepithelialwärts in die Tiefe rückten. Die noch ganz im Epithelverband steckenden Zellen ähneln den oberflächlichen in hohem Maße, nur daß sie natürlich keine Flimmern bilden. Sie sind ziemlich schlank, keulenförmig und treten zumeist mit dem einen spitzen Ende in die primäre Leibeshöhle ein (Fig. 60). Die subepithelial gewordenen Zellen haben sich zum größten Teil zu typischen Ganglienzellen

differenziert. Neben birnförmigen Zellen findet man bi- und multipolare, deren lange Faserfortsätze neben und zwischen den Fortsätzen der Sinneszellen verlaufen und in hervorragender Weise sich an der Bildung des subepithelialen Faserplexus beteiligen. Einen Unterschied zwischen den von Sinneszellen und Ganglienzellen entspringenden Fäserchen habe ich nicht feststellen können. So wie die epithelialen Flimmerzellen sind auch die meisten subepithelialen Ganglienzellen mit sehr wechselnden Mengen von Dotterkörperchen erfüllt. Zuweilen sind die Körner so groß und zahlreich, daß die Zelle ganz aberrant geformt und als Ganglienzelle kaum noch kenntlich erscheint. Ich glaube, daß dann in der Tat auch bereits das Organ, das ja nur larvale, transitorische Bedeutung hat, funktionslos geworden und in die Rückbildung eingetreten ist.

An der Innenseite der polsterförmigen Verdickung liegen Mesenchymzellen und manche dieser flachen sich sehr beträchtlich ab und verbinden sich zu einem flachen Endothel, das das Organ kapselartig umgibt. Ich habe aber niemals die Schicht vollkommen geschlossen gefunden, sondern an mehreren Stellen bestehen in der Endothelkapsel Lücken, so daß hier die primäre Leibeshöhle direkt vom birnförmigen Organ begrenzt wird und zwar von den Ganglienzellen oder den Nervenfasern. Freilich erscheint zuweilen das Endothel so fein wie eine zarte Membran (Fig. 67 und 68) und kann dann sehr leicht übersehen werden. In manchen Fällen hebt es sich infolge der Präparation von der Leibeshöhle etwas weiter ab, und auch dann scheint das birnförmige Organ frei in die Leibeshöhle hineinzuragen. In allen Fällen aber ist die mesenchymatöse Kapselmembran im Centrum der Verdickung unterbrochen, denn hier erhebt sich aus dem subepithelialen Nervengeflecht ein ziemlich kräftiger Nervenstrang. Der Nerv durchsetzt die primäre Leibeshöhle in dorsoventraler Richtung und verbindet sich einer zweiten polsterförmigen Verdickung, die im Vorderabschnitt des Dorsalfeldes in der Leibeshöhle aufgetreten ist (Fig. 52, 55, 60). Auch der Nerv wird von einer sehr feinen Mesenchymscheide unvollkommen umschlossen, und stellenweise liegen ihm größere oder kleinere Gruppen von abgerundeten Bindegewebszellen an. Begleitet wird ferner der Nerv von einem sehr kräftigen Paar Dorsoventralmuskeln, die sich zwischen der Dorsalscheibe und der ventralen Verdickung des birnförmigen Organs ausspannen und bei ihren Kontraktionen die beiden nervösen Centra einander näher bringen, genau so, wie es die Muskelcommissur der *Pedicellina*-Larve mit den beiden Ganglien tut.

Die Fibrillen des Dorsoventralnervs breiten sich auf der Ventralseite der Larve an der Innenwand der polsterförmigen Verdickung des sog. birnförmigen Organs aus. Wie sie mit den Ganglienzellen und Sinneszellen zusammenhängen, ist nicht beobachtet worden; jedenfalls findet man an der Stelle, an welcher der Dorsoventralnerv aus dem ventralen Nervenapparat entspringt, eine sehr reiche Menge Nervenfasersubstanz den subepithelialen Ganglienzellen auf- und anliegen. Von dieser Hauptmasse der Fasersubstanz entspringen noch zwei weitere Nerven, die bereits HARMER bemerkt hat. Beide Nervenstränge liegen, der eine rechts, der andre links, dem birnförmigen Organ dicht an und werden von dem endothelialen Überzug bedeckt und von der Leibeshöhle abgegrenzt. Sie verlaufen ziemlich genau quer über die ganze Ventralseite und endigen jederseits am Wimperkranz (Fig. 67). In einem an geeigneter Stelle geführten Querschnitt durch eine Larve bilden die Nerven die Figur eines verkehrten Y. Die Fasern der beiden ventralen Schenkel entspringen zum guten Teil aus den Fasern des dorsoventralen Hauptstammes, aber nicht alle Fäserchen haben eine so bedeutende Ausdehnung, viele entspringen an der Gabelstelle und verlaufen nur in einem der drei Stämme ohne in den andern umzubiegen. Am Wimperkranz löst sich jeder der beiden Ventralnerven pinselförmig in feinste Fibrillen auf. In mehreren Larven ließ sich mit voller Deutlichkeit erkennen, daß die Fibrillen in die großen Zellen des Wimperkranzes eintreten, das ganze Plasma durchsetzen und in die basalen Enden der Wimpern sich kontinuierlich festsetzen (Fig. 68). Ich glaube, daß an der Basis des Wimperkranzes ein vollständiger Ringnerv verläuft, der im Vorderabschnitt der Larve mit den beiden seitlichen Ventralstämmen im Zusammenhang steht. Daher findet man in sehr feinen Querschnitten durch den Wimperkranz an der Basis der großen Zellen die Querschnitte der Nervenfasern als kleine Körnchen oder ganz kurze Fädchen (Fig. 68).

b. Das dorsale Nervenorgan (Dorsalganglion, Scheitelorgan).

Das Dorsalende des starken Dorsoventralnervs tritt in ein an der Rückenscheibe der Larve sich ausbildendes Organ ein, das ich als Dorsalganglion bezeichne. Dieses Gebilde ist unter verschiedenen Namen bereits seit langer Zeit bekannt. BARROIS (1877) hat es für eine mesodermale Zellgruppe gehalten und als »mésoderme aboral« oder »organe interne de la ventouse« bezeichnet. Er beobachtete bei der freischwimmenden Larve keine deutlichen Zellen mehr

im Organ, sondern nur eine fettige Masse »*dérivant des granules colorés du deutoplasme, qui ne tardent pas à se réunir en globules de taille variable*«. Das aborale Mesoderm sollte den oberen Teil des Intestinums (in Wirklichkeit Vestibulum) mit der Mitte des Saugnapfes (ventouse) verbinden. Als ventouse bezeichnet nämlich BARROIS (1877) die ganze, meist mehr oder minder stark abgeflachte Rückenwand der Larve, die ventralwärts von der großen Ringfurche begrenzt und neuerdings zumeist Calotte genannt wird. Die neuesten Autoren haben die Dorsalwand gewöhnlich als retractiles Scheibenorgan bezeichnet, und zwar entweder die ganze Dorsalregion im Umfang der ventouse von BARROIS oder nur die centrale verdickte Zone im Sinne von BARROIS' *mésoderme aboral* (z. B. KORSCHOLT und HEIDER). Eine ganz neue Auffassung über die Bedeutung dieses Organs hatte zuerst HARMER (1887) entwickelt. Da ihm der Nachweis gelang, daß in dem fraglichen Gebilde Nervenfasern verlaufen, deutete er es als Gehirn (brain) und vergleicht es mit dem Dorsalorgan oder Gehirn (orales oder ösophageales Ganglion) der Entoprocten. Darüber, daß das Organ ein nervöses Centralorgan ist, kann meines Erachtens kein Zweifel bestehen; ich bin aber der Ansicht, daß es dem Dorsalganglion (sog. Kittdrüse, Wimperscheibe oder Saugnapf) der *PediceUina* homolog zu setzen ist und halte daher auch die Bezeichnung Scheitelorgan für das in Rede stehende Organ der *Alcyonidium*-Larve für eine passende.

In der Tat liegt auch das Dorsalganglion am Scheitel der Larve. Man überzeugt sich davon am leichtesten an Medianschnitten (Fig. 51, 52, 55, Taf. III, Fig. 65, Taf. IV), in denen man auf der Dorsalseite ziemlich weit vorn eine umfangreiche Verdickung des ectodermalen Hautepithels antrifft, die sich ziemlich tief in die primäre Leibeshöhle einsenkt. BARROIS hatte diese rein ectodermale Bildung irrtümlicherweise für einen mesodermalen Zellhaufen gehalten. Während peripher die dorsale Leibeshöhle aus ziemlich flachen in einer epithelialen Schicht angeordneten Zellen besteht, finden sich im Scheitel bedeutend größere Elemente, die namentlich in dorsoventraler Richtung eine bedeutende Streckung erfahren haben. Gleichzeitig verschieben sich die längeren Zellen stärker gegeneinander und ordnen sich zwei- und mehrschichtig an, indem sie eine konische Verdickung der Dorsalwand bilden, die mit breiter Basis der dorsalen Oberfläche, mit allmählich sich verjüngender Spitze der Leibeshöhle ventralwärts zugekehrt ist. Der Übergang von den flachen Zellen der indifferenten Leibeshöhle zu den mehrschichtig angeordneten Elementen erfolgt

sehr rasch und ziemlich unvermittelt, so daß die Verdickung allseitig sehr steil abfällt.

Die Auflösung des Organs in die einzelnen Zellen ist mir nur ganz unvollständig und in den peripheren Teilen gelungen. Wie schon BARROIS bemerkte, finden sich in allen Zellen dieser Region zahlreiche rötlichgelbe Dotterkörper, und manche Elemente sind buchstäblich mit ihnen vollgepropft (Fig. 58), so daß nur spärliches Plasma vorhanden ist und der Kern nicht immer leicht sichtbar ist. Es scheint, daß die Kernformen von den Dotterkörpern beeinflusst werden können, denn häufig sind die Kerne nicht kugelförmig, sondern sehr unregelmäßig gestaltet und sitzen müthenförmig den Dotterelementen auf. Die Plasmakörper der Zellen zeigen namentlich in der Mitte des Organs eine starke Neigung miteinander sich zu verbinden und zu einer einheitlichen Masse zusammenzufießen. Ich konnte daher an vielen Stellen keine Zellgrenzen mehr erkennen und bin daher über die Zellformen im unsicheren geblieben. Man findet dann in einer protoplasmatischen Grundsubstanz eine größere Anzahl sehr verschieden gestalteter und verschieden großer Kerne und überaus zahlreiche Dotterkörper aller möglichen Größen. Nur hin und wieder erscheint auf kurzer Strecke eine Zellgrenze. Mit voller Deutlichkeit treten dagegen im Inneren des Organs zahlreiche Nervenfibrillen auf. Sie verlaufen im allgemeinen in dorsoventraler Richtung und konvergieren nach der Ventralseite zu, um als ein Faserstrang auszutreten und in den oben beschriebenen, vom Ventralganglion ausgehenden Dorsoventralnerv sich direkt und ohne Grenze fortzusetzen.

2. Die ectodermale Leibeswand und das Vestibulum.

Abgesehen von den beiden Stellen, an denen sich die nervösen Centra differenziert haben, bleibt überall die ectodermale Leibeswand einschichtig. Im einzelnen aber finden sich sehr bedeutende individuelle Unterschiede im Verhalten des Deckepithels. Eine Vergleichung der Abbildungen auf Taf. III und IV zeigt bedeutende Verschiedenheiten der Dorsalwand, die zum Teil wenigstens mit Kontraktionszuständen der Wandung zusammenhängen. Ist die Dorsalwand hochgewölbt, so erscheint das Epithel viel flacher, teilweise wie ein Plattenepithel (Fig. 50, 51), hat sie sich ventralwärts eingesenkt, so ist sie merklich dicker, die Zellen rücken näher aneinander, weil die Epithelfläche sich verkürzt hat (Fig. 65). Vor allem aber treten auffallende Unterschiede in zwei eigenartig diffe-

renzierten Zonen der Leibeswand auf: im Wimperkranz und in der Ringfalte.

Der Wimperkranz (*couronne ciliaire*, *Corona*) besteht aus einer einzigen Zellreihe, wie es bei den meisten Ectoprocten der Fall zu sein scheint. Diese Wimperzellen sind weitaus die größten Elemente im Larvenkörper. Im Querschnitt durch die Larve beträgt die größte Ausdehnung einer Zelle etwa $\frac{1}{16}$ des gesamten Umfangs (Fig. 47); bei manchen andern Bryozoenlarven wachsen die Coronazellen zu so riesigen Dimensionen heran, daß sie $\frac{1}{4}$ (*Bugula*) und selbst über $\frac{1}{3}$ (*Bowerbankia*) des Larvenumfangs betragen. Der Wimperkranz verläuft äquatorial und scheidet den ventralen und dorsalen Larventeil. In jeder Zelle lassen sich zwei Abschnitte unterscheiden: ein innerer und dorsal gelegener und ein äußerer (Fig. 44, 45, 47). Der innere enthält nur spärliches Plasma und ist zum größten Teil vollgepfropft mit rundlichen Dotterkörpern sehr wechselnder Größe. Im ventralen Teil der Zelle sind die Dotterkörper nur äußerst spärlich und auf den inneren Rand beschränkt oder sie fehlen hier auch vollkommen, im Dorsalteil sind sie viel zahlreicher und liegen in vielen Schichten übereinander, nur die äußerste Randzone freilassend. Hin und wieder liegt auch ein Dotterelement daselbst dem äußeren Rand ganz nahe und berührt die Cuticula.

Viel komplizierter sind die äußeren und ventralen von Dotterkörpern freien Zellenden organisiert. An der Oberfläche scheidet jede Zelle eine Cuticula aus, die von den verdickten Basalenden der mächtigen Wimpern durchsetzt wird. Unter der Cuticula liegt äußerst feinkörniges Plasma, und, wie schon erwähnt wurde, erkennt man in diesem eine sehr deutliche radiäre Streifung, die sich von der Basis der Wimpern an durch die ganze Zelle hindurch erstreckt, so daß es den Anschein hat, als ob die Wimpern selbst durch die Coronazellen hindurchtreten würden. Im dorsalen Zellteil, zwischen den Dotterkörpern, habe ich diese Fasern nicht bemerkt; ebenso fehlen sie zumeist unmittelbar beim großen Kern der Zelle; finden sie sich aber hier, so sieht man sie vor dem Kern, den sie nicht durchsetzen können, seitlich ausbiegen. Nach dem inneren ventralen Rand der Coronazellen zu konvergieren die Fasern und hier setzen sie sich in die beiden Nervenstränge und in den Ringnerv fort, die wir oben (S. 50) bereits kennen gelernt haben (Fig. 68). Die Kerne der Zellen des Wimperkranzes zeichnen sich durch bedeutende Größe aus; es sind weitaus die größten Kerne im Larvenkörper. Sie sind

bläschenförmig, hell und führen einen großen Nucleolus, und in dem deutlichen achromatischen Gerüstwerk sind chromatische Körnchen von verschiedener Größe suspendiert.

Schon BARROIS hat neben den dicht nebeneinanderliegenden gleichmäßig großen Wimpern der Coronazellen zwei Paar besonders lange Flagellum beschrieben, die zwar ziemlich steif, aber doch beweglich seien und sich so fest an die Körperoberfläche legen könnten, daß sie dann ganz unsichtbar werden. Ich habe die fraglichen Gebilde in etwas anderer Form angetroffen, als sie BARROIS beschreibt; es handelt sich nämlich nicht um vier einzelne Geißeln, sondern um ebensoviele Reihen von Geißeln. Jede Reihe ist nur kurz und besteht aus ungefähr $\frac{1}{2}$ Dutzend oder wenig mehr besonders langer und starker Geißeln, die miteinander zu einer Platte verbunden sind. Diese Platten stehen in dorsoventraler Richtung und erstrecken sich vom Wimperkranz ventralwärts hin. Sie liegen im hinteren Larvenabschnitt ziemlich genau bilateral symmetrisch, zwei links, zwei rechts (Fig. 42, 43, Tafel III). Individuelle Schwankungen in der Lage kommen vor. Alle Geißeln einer Reihe schlagen fast immer genau gleichzeitig, so daß es bei rascher Untersuchung den Anschein hat, als ob nur eine Geißel an jeder Stelle vorhanden wäre. Beeinflußt man aber die Bewegung der verschiedenen Geißeln einer Platte in verschiedener Weise, so bemerkt man eine undulierende Membran, und wird die Bewegung verlangsamt oder kommt sie gar zum Stillstand, so kann man die einzelnen Geißeln zählen und die Membran in die einzelnen Teile zerfallen sehen. Man überzeugt sich davon leicht bei Behandlung der lebenden Larve mit einer schwachen Überosmiumsäurelösung, oder es genügt auch, auf die Larve von der Ventralseite mit dem Deckgläschen einen Druck auszuüben, wodurch dann die Schwingungen der ventralen Geißeln gegenüber den dorsalen verlangsamt werden.

Der Kranz der Coronazellen wird dorsal und ventral eingefast von je einem Streifen eigenartig differenzierter Hautepithelzellen. Der Dorsalstreif (*collerette vésiculeuse supérieure* CALVERTS) verbindet den Wimperkranz mit dem die Ringfurche bildenden Epithel. Er ist nur schmal, meist etwa $\frac{1}{2}$ Dutzend, stellenweise bis etwa 1 Dutzend Zellen breit; die einzelnen Elemente sind prismatisch oder pyramidenförmig, führen nur wenige Dotterkörper und bleiben in der Regel erheblich an Länge hinter der Dicke des Wimperkranzes zurück. An manchen Stellen, wie mir schien gewöhnlich im vorderen seitlichen Larventeil, wo die beiden seitlichen Nerven an den Wimper-

kranz bzw. den Ringnerv herantreten, ist der Dorsalstreif abweichend gebaut (Fig. 67, 68). Er wird hier durch eine Schicht kleiner etwa kubischer Zellen gebildet, die fast ganz am Innenrand der Coronazellen liegen und zum Teil gar nicht mehr bis an die Oberfläche heranreichen, sondern von den dorsalen dotterreichen Enden der großen Wimperzellen überdeckt werden. Die Zellkörper sind plasmareich, leicht färbbar und enthalten relativ große bläschenförmige Kerne.

Der Ventralstreif (*collerette vésiculeuse inférieure*) umfaßt den Ventralrand des Wimperkranzes und verbindet sich mit dem flacheren Epithel der ventralen Leibeswand. Im Querschnitt erscheint er etwa dreikantig, mit breiter Basis dorsalwärts, mit der Spitze ventralwärts gerichtet. Die plasmareichen Zellkörper sind gut färbbar und heben sich dann von der fast ganz unfärbbaren hellen Ventralzone der benachbarten Coronazellen scharf ab. Gewöhnlich finden sich nur wenig Dotterkörper, in manchen Fällen aber (Fig. 44, Taf. III) habe ich sie, wenigstens an den Seiten rechts und links, in größerer Zahl beobachtet. Vorn in der Larve grenzt der Ventralstreif direkt an das birnförmige Organ (Fig. 55 u. 60). Während seitlich und hinten ein ganz allmählicher Übergang zwischen den Zellen der Leibeswand und des Ventralstreifens stattfindet, stoßen vorn ganz unvermittelt durchaus verschiedene Elemente dicht aneinander (Fig. 55, 60), denn es liegen unmittelbar neben den kleinen ventralen Terminalzellen des Streifens die großen Flimmer- und Drüsenzellen des Ventralganglions. CALVET findet bei *Bugula*-Embryonen den ventralen Rand des Wimperkranzes am vorderen Körperende wesentlich anders als an allen andern Stellen. Vorn fehlt nämlich die eigentliche *collerette inférieure* und die Coronazellen stoßen direkt an eine Drüsenzellgruppe, die als *système glandulaire supérieure* bezeichnet wird und eine kleine dellenförmige Vertiefung, *fossette supérieure*, bildet. Es ist darauf bereits oben (S. 44) hingewiesen worden.

Der Wimperkranz mit den beiden ihn begleitenden Zonen ist nicht bei allen Larven im ganzen Umkreise gleichmäßig entwickelt. Die in Fig. 50 und 51 abgebildete Larve z. B. zeigt sehr auffallende Rückbildungen dieser ganzen Region. Nur vorn sind alle drei Ringzonen einigermaßen vollständig ausgebildet. Hinten sind zwar die Wimpern des Kranzes noch erhalten, aber die Coronazellen selbst treten vor den benachbarten Hautzellen nur wenig durch etwas bedeutendere Größe hervor, der Ventral- und Dorsalstreif sind hier gar nicht mehr in besonderer Weise differenziert. Es handelt sich in

diesem Fall um eine Larve, die bereits lange Zeit freischwimmend gelebt hatte.

Dorsal vom Dorsalstreif des Wimperkranzes verläuft die Ringfurche (Mantelfurche). Schon BARROIS (1877) hat sie richtig beobachtet und als »sillon de séparation en masse aborale et face évasee« bezeichnet. Neuerdings ist zumeist der Name Mantelhöhle oder Pallealhöhle (cavité palléale, sillon palléal) in Gebrauch, ohne freilich, wie mir scheint, sehr passend zu sein. Jedenfalls darf an eine Homologisierung mit der Mantelhöhle der Mollusken nicht gedacht werden.

Die Ringfurche wird von einem einschichtigen Epithel (épithélium palléal) ausgekleidet. Die Form der Rinne und die Dicke des Epithels verändern sich während der verschiedenen Kontraktionszustände der Larve in sehr bemerkenswerter Weise. Das zeigen bereits die schönen Abbildungen, die BARROIS von verschiedenen Larven gegeben hat. Zuweilen, wenn die Dorsalseite der Larve hoch emporgewölbt ist, erscheint die Ringfurche nur ganz seicht und das Epithel fast ganz flach ausgebreitet, weil der dorsale und ventrale Rinnenrand sich weit voneinander entfernt haben. Wenn aber bei starker Kontraktion der dorsoventralen Leibesmuskeln und gleichzeitiger Zusammenziehung der zwischen Ringfurchenboden und Atrium ausgespannten Muskel die Dorsalwand der Larve eingezogen wird, vertieft sich die Furche sehr erheblich (Fig. 55, 66), die Ränder nähern sich stellenweise bis zur Berührung und das Epithel selbst erscheint verdickt.

In der Ringfurchenwand finden sich neben indifferenten Deckepithelzellen zahlreiche Drüsenzellen, die ein helles, schleimiges Secret abzusondern scheinen. Beide Zellenarten können Dotterkörper enthalten, doch fand ich diese stets nur in beschränkter Anzahl vor.

An der Ventralseite der Larve entsteht durch Einstülpung vom Ectoderm des jungen Embryos das Vestibulum oder Atrium. Das Organ ist bei *Acyonidium* schon von BARROIS (1877) im allgemeinen richtig gesehen, aber falsch gedeutet worden, denn es wurde als Magen oder Darmtractus (estomac, cavité digestive) bezeichnet. BARROIS irrte auch darin, daß er den vermeintlichen Magen in das als Mund gedeutete Wimpergrübchen durch einen Oesophagus sich öffnen sah, während er ein besonderes Rectum mit Sicherheit nicht feststellen konnte. Später hat BARROIS (1886) die auch von anderer Seite gebrauchte Bezeichnung sac interne für das Organ angewendet, die auch jetzt noch die üblichste geblieben ist neben den Namen ventouse (HARMER) oder Saugnapf (KORSCHOLT-HEIDER).

Ich fand bei den *Aleyonidium*-Larven fast immer bereits das Vestibulum vom Ectodermepithel ganz abgeschnürt. Nur bei einigen Individuen zeigten feine Medianschnitte, genau so wie HARMERS Embryonen, eine Öffnung des Vestibulums nach außen, und zwar bestand die Verbindung nicht, wie BARROIS meinte, mit der Wimpergrube, sondern sie lag am gegenüberliegenden hinteren und ventralen Ende des Atriums. (In Fig. 41 ist diese Stelle mit *atö* bezeichnet.) Diese Stelle entspricht der ursprünglichen Einstülpung der ventralen Ectodermwand, aus der die Vestibularwand hervorgeht, und es scheint, daß bei manchen Larven hier zeitlebens eine Verbindung zwischen dem Vestibulum und der ectodermalen Leibeswand bestehen kann, während in andern Fällen die Abschnürung eine vollkommene wird. Später allerdings, nach der Festsetzung der Larve, stülpt sich das Vestibulum wieder hervor, so daß es sich nur um eine vorübergehende Abschnürung handelt. Gegenüber dem Atrium der *Pedicellina*-Larve besteht also der wichtige Unterschied, daß bei dieser das Organ außerordentlich beweglich und in beliebiger Weise wiederholt ein- und ausstülpbar bleibt, während es bei *Aleyonidium* im Larvenstadium sich starr und nahezu ganz unbeweglich erhält, um sich nur ein einziges Mal bei der Metamorphose umzustülpfen, ohne wieder in die alte Lage zurück zu können.

Die Form des eingestülpten Vestibularsackes ist recht variabel. In dorsoventraler Richtung ist er zumeist ziemlich erheblich zusammengedrückt, so daß eine dorsale und ventrale Wand als verschieden besonders auffallen. Die Ventralwand ist stets nach außen zu konvex gekrümmt, die Dorsalwand mehr oder minder stark abgeflacht und gegen die ventrale wenigstens stellenweise eingestülpt. Das Lumen erscheint daher taschenförmig, horizontal ausgebreitet und manchmal nur äußerst spärlich ausgebildet, weil die beiden Wände sich sehr bedeutend genähert haben. Doch erweist sich die Taschenform im einzelnen verschieden, und zweifellos ist sie in einem gewissen Grade abhängig von den Kontraktionszuständen des Gesamtkörpers und daher ein wenig veränderlich. Da die Ventralwand des Vestibulums stets der ventralen Leibeswand der Larve dicht benachbart liegt, hebt und senkt sie sich genau so wie diese, und gleichzeitig verändert sich die Wölbung der Rückenwand.

Das Vestibulum füllt den ganzen ventralen Abschnitt der Larve aus, nur die vorderste Region bleibt von ihm frei, und zwar besonders in der Medianebene, weil hier das Wimpergrübchen sich einsenkt und das sog. birnförmige Organ sich ausbreitet. Der Vestibularsack

erreicht daher seine größte Ausdehnung in der Querachse von rechts nach links, und seine Vorderwand ist in der Medianebene nach hinten zu eingesenkt, weil sie eben dem Ventralganglion ausweichen muß (Fig. 41 und 43). Allseitig glattwandig ist das Vestibulum nur in jungen Larven; zur Zeit der Festsetzung faltet sich namentlich die Hinterwand des Atriums mannigfach ein und aus, so daß zuweilen sehr eigenartige Formen entstehen (Fig. 42). Zuweilen erfolgen diese Faltungen sehr regelmäßig, rechts und links in übereinstimmender Weise, und die Bilateralität des Organs bleibt dann vollkommen gewahrt. Häufiger aber treten die Falten ziemlich unregelmäßig auf. Diese Faltungen des Vestibulums stehen bereits im Zusammenhang mit den der Festsetzung der Larven folgenden Vorgängen der Metamorphose.

Der feinere Bau der Vestibularwand ist nicht an allen Stellen der gleiche. Auch in histologischer Beziehung unterscheiden sich nämlich die beiden Wände der Tasche; denn die ventrale ist bedeutend dünner und erweist sich überall als deutlich einschichtig, während die dorsale viel dicker erscheint und aus sehr schlanken, prismatischen und pyramidenförmigen Elementen sich zusammensetzt. Wenn auch viele dieser noch durch die ganze Wanddicke hindurchreichen, ist doch das nicht mehr überall der Fall, und stellenweise keilen sich die Zellen ineinander ein, so daß sie in mindestens zwei Schichten übereinanderliegen. Dotterkörper können an allen Stellen des Epithels auftreten; spärlicher sind sie im ganzen in der Ventralwand, zahlreicher und zum Teil auch größer in der Dorsalwand (Fig. 44, 50, 51).

Im besonderen muß ich noch auf einige Eigentümlichkeiten der Kerne aufmerksam machen, wie sie in ähnlicher Weise auch in andern Geweben der Larve angetroffen wurden. Die meisten ruhenden Kerne sind länglichrund, und zwar in derselben Richtung längsgestreckt wie der Zellkörper selbst, dem sie angehören. Im Kern fällt gewöhnlich ein größerer centraler Nucleolus auf und eine Anzahl kleinerer chromatischer Körner, die im achromatischen Gerüst suspendiert sind (Fig. 69 *a*). In vielen von den längsgestreckten Kernen liegt der Nucleolus excentrisch, von einem hellen Hof umgeben, und die Hauptmasse der kleineren Körner hat sich am entgegengesetzten Kernende angesammelt (*b* und *c*). In dem angedeuteten Sinne kommt es endlich sogar zu einem Zerfall der Kerne in zwei ungleiche Partien. Neben biskuitförmigen noch nicht vollständig geteilten Kernen findet man im Plasma winzige Kernfragmente, die mehr oder minder gleichmäßig mit Chromatinkörnchen erfüllt sind.

(d). Manche Kerne sind wurstförmig oder auch stärker unregelmäßig geformt (Fig. 69e), und diese lassen sehr häufig keinen Nucleolus und hellen Hof mehr erkennen, sondern tragen nur gleichartige Körner in wechselnder Verteilung. Ich deute diese Erscheinungen als beginnende Rückbildungsvorgänge, die nach der Festsetzung erst weiter fortschreiten.

3. Das Mesenchym.

Da ein Excretionsorgan bei den *Aleyonidium*-Larven bisher nicht bekannt geworden ist, haben wir uns in diesem Abschnitt nur mit der Muskulatur und dem Bindegewebe zu beschäftigen. Aufgefallen ist mir, daß die verschiedenen Larven eine sehr wechselnde Menge Mesenchym enthielten. Bei einigen Individuen (Fig. 50, 51) waren nur äußerst wenig Bindegewebe und Muskulatur vorhanden und die primäre Leibeshöhle bestand als ein umfangreiches Blastocöl, besonders ventral eingeengt durch die mächtige Vestibulareinstülpung. Zumeist aber waren das Bindegewebe und die Muskulatur sehr umfangreich ausgebildet, und die Leibeshöhle von ihm zum größten Teil erfüllt, so daß nirgends mehr weite und große Lückenräume sondern nur kleine Lacunen, in denen sich eine helle Flüssigkeit befand, vorhanden waren (Fig. 44).

Den genauen Verlauf der einzelnen Muskelzüge habe ich nicht verfolgt. In bezug auf die Verlaufsrichtung lassen sich zwei Typen unterscheiden: dorsoventrale Muskeln und horizontal, annähernd parallel zur Ventralwand verlaufende. Unter den dorsoventralen Muskeln sind zwei von besonderer Wichtigkeit, die symmetrisch, der eine rechts, der andre links, im vorderen Körperteil auftreten und sich zwischen der Dorsalscheibe und dem Grunde der Wimpergrube ausspannen. Die Muskel sind als Retractoren tätig, verkürzen die dorsoventrale Achse und nähern die vordere Bauch- und Rückenregion. Zwischen diesen Muskeln verläuft der große dorsoventrale Nervenstrang. Andre kürzere, in ähnlicher Richtung verlaufende Muskel inserieren sich ventral an der Vestibularbasis, dorsal an verschiedenen Stellen der Rückenscheibe.

Die horizontalen Muskel sind entweder Längs- oder Transversalmuskel. Doch finden sich auch in jeder beliebigen Schrägrichtung hinziehende Faserzüge, so daß die beiden genannten Typen nicht unvermittelt nebeneinander stehen. Diese Horizontalmuskel liegen fast sämtlich in der Äquatorialzone der Larve und inserieren sich direkt an der Ringfureche oder in deren unmittelbarer Nachbar-

schaft ein wenig dorsalwärts. Aufgefallen sind mir besonders einige mächtige Längsmuskelzüge, die ziemlich symmetrisch, links und rechts der Medianebene nahe, durch die ganze Länge der Larve streichen. Fig. 44 zeigt sie im Querschnitt getroffen, in Fig. 50 sieht man sie der Länge nach durchschnitten, allerdings bei einer Larve, die nur sehr spärliche Muskulatur zur Entwicklung gebracht hat. Neben diesen paramedianen Längsmuskeln beobachtet man noch eine Anzahl kürzerer, mehr schräg verlaufender Stränge (Fig. 44). Von Transversalmuskeln habe ich nur einzelne schwächere Stränge durch die ganze Breite sich erstrecken und jederseits direkt an der Leibeshaut sich ansetzen sehen. Zahlreich sind aber die Muskeln, die zwischen der Ringfurche und der Atrialbasis verlaufen und zum Teil ebenfalls transversal, zum Teil aber auch viel schräger, ja auch fast genau dorsoventral gerichtet sind (Fig. 66).

Der feinere Bau der Larvenmuskeln des *Aleyonidium* stimmt im wesentlichen mit den Befunden bei *Pedicellina* (S. 38 ff.) überein. Stets läßt sich neben der contractilen Substanz die Myoblastenzelle noch nachweisen. Freilich blieb ich häufig bei der Untersuchung von Totalpräparaten darüber im Zweifel, ob der fragliche Protoplasma-körper mit seinem Kern einer Muskelzelle zugehört oder eine Bindegewebszelle bedeutet, die sich einer contractilen Faser angesetzt hat, und daher konnte ich auch nicht mit voller Sicherheit entscheiden, ob im Sarcoplasma der Muskelzelle ebensolche Dotterkörper vorkommen, wie sie sehr viele Mesenchymzellen auszeichnen. Jedenfalls findet man mitten in den Muskelsträngen solche Dotterkörper vor (Fig. 56), und ich halte es auch für sehr wohl möglich, daß sie sich in den Muskelzellen selbst bilden, und daß es sich dann nicht nur um Mesenchymzellen handelt, die in einen Muskelstrang nachträglich eingetreten sind oder um die herum die Muskelzellen sich zu einem Strang zusammengeschlossen haben.

Ebenso wie in den *Pedicellina*-Larven sah ich die contractile Substanz entweder in Form von mehreren Fibrillen von jeder Zelle abgeschieden werden, oder es bildete sich ein einheitliches breiteres contractiles Band. Die Zahl der Fibrillen im Bereiche einer Zelle schwankte von zwei bis etwa $\frac{1}{2}$ Dutzend (Fig. 53 A, B, C). Häufig sind die Muskelzellen an den Enden verzweigt und das Fibrillenbündel löst sich dann in kleinere Gruppen von zwei oder auch nur einer Fibrille auf. Trifft man daher auf einem Querschnitt nur eine so geringe Fibrillenzahl, so gestattet das nicht ohne weiteres den Schluß, daß diese wenigen Fibrillen das Gesamtprodukt einer

Muskelzelle seien. Häufig konnte ich in meinen Präparaten ein breites contractiles Band, dessen Ausdehnung mehreren Einzelfibrillen entsprach, beobachten; dieses war an einer bestimmten Stelle von der Muskelzelle ausgeschieden worden und lag ihr mit breiter Basis dicht an (Fig. 53 D, Fig. 48, 49). Ich habe die contractile Substanz fast überall von einer sarcoplasmatischen Lage bedeckt gefunden; wo das nicht der Fall war, nehme ich an, daß im alten Muskel ein nachträglicher Schwund des bedeckenden Sarcoplasmas eingetreten ist. Ausgenommen sind vielleicht zuweilen die äußersten Muskelenden, an denen gelegentlich die ausgeschiedene contractile Substanz über das Sarcoplasma der Zelle selbständig hinauszuwachsen scheint. Viele contractile Bänder fand ich ganz homogen feinkörnig granuliert, in manchen aber zeigte sich eine ganz ähnliche Struktur, wie sie BÜTSCHLI (1892) in der contractilen Rinde der *Ascaris*-Muskelzellen angetroffen hat und wie sie meine Fig. 46 (Taf. III) wiedergibt. Ich glaube, daß diese letzte Struktur den wahren Verhältnissen durchaus entspricht und daß das homogene Aussehen der Fasern auf ungenügende Konservierung zurückzuführen ist.

Die Insertion der Muskel an der Leibeswand und an den inneren Organen bietet keine Besonderheiten, sondern zeigt die gleichen Verhältnisse wie bei *Pedicellina*. Aufgefallen ist mir auch hier wieder an vielen, freilich nicht an allen Stellen das Eindringen der contractilen Substanz in die Zellkörper oder auch zwischen die Zellen der Gewebe, die bewegt werden sollen. In Fig. 59 habe ich ein Beispiel dafür abgebildet, und man sieht eine Fibrille bis zur centralen Secretvacuole einer Drüsenzelle des Ringfurchenepithels eindringen, während einige benachbarte Fasern sich mehr oberflächlich an den Zellen befestigen.

Die Mesenchymzellen, die die primäre Leibeshöhle erfüllen, bilden entweder ein Bindegewebe oder sie ordnen sich an bestimmten Stellen zu größtenteils einschichtigen, epithelähnlichen Blättern an, die ich als Endothel bezeichne.

Das Bindegewebe besteht aus sehr verschieden gestalteten Mesenchymzellen, die einzeln bleiben oder sich zu größeren und kleineren Zellgruppen vereinigen. Vielleicht die große Mehrzahl aller Mesenchymzellen enthält, wie schon CALVERT richtig hervorgehoben hat, Dotterkörper. Die meisten Zellen führen nur eine in der Regel verhältnismäßig große, rundliche Dotterkugel; zuweilen aber kommen auch zwei oder vielleicht auch mehr vor. Die Lage des Dotterkörpers in der Zelle ist sehr verschieden und im Zusammenhang damit stehen

die Formverschiedenheiten der Mesenchymzellen. In Fig. 57 *A—D* sind einige bemerkenswerte Fälle abgebildet, die keiner weiteren Erläuterung bedürfen; nur darauf möchte ich hinweisen, daß häufig eine besonders große Dotterkugel nur von einer sehr feinen Plasma-schicht umschlossen wird, die an einer bestimmten Stelle sich etwas verdickt und hier den flachgedrückten Zellkern enthält. Wo mehrere oder viele Zellen sich zu Gruppen vereinigen, bleiben sehr häufig die Zellgrenzen nicht mehr erkennbar, und man sieht dann eine größere oder kleinere einheitliche Protoplasmamasse, in der nach Art eines Syncytiums mehrere Kerne zumeist ziemlich ungleichmäßig verteilt sind und überdies eine Anzahl Dotterkörper stecken. Zuweilen bleiben die Zellgrenzen in einer Zellgruppe zum Teil wenigstens deutlich erhalten, und nur im Centrum fließen die Konturen ineinander. Häufig liegen dann an dieser Stelle ein oder mehrere Dotterkörper, aber es läßt sich nicht mehr feststellen, welcher oder welchen Zellen diese zugehören. Es hat öfters den Anschein, als ob mehrere Zellen sich zur Bildung einer einheitlichen Dottermasse vereinigen (Fig. 57 *E*).

Endothelien, die durch Vereinigung ursprünglich getrennter bindegewebsartiger Zellen entstanden sind, finden sich an verschiedenen Stellen. Ich habe aber bereits oben (S. 43) angedeutet, daß ich über die Deutung des umfangreichsten epithelialen Gebildes, das sich in der primären Leibeshöhle ausgebildet hat, im unsicheren geblieben bin. Nur die Untersuchung einer kontinuierlichen Reihe jüngerer Stadien wird mit Sicherheit darüber Auskunft geben können, ob die ventral und seitlich vom Dorsalganglion liegenden blattähnlichen Bildungen (Fig. 65 u. 67), die in der freischwimmenden Larve nur ausnahmsweise (Fig. 51) eine von der primären Leibeshöhle vollkommen unabhängige Höhlung umschließen, wie HARMER beschrieben hat, den Darmtractus darstellen. Jedenfalls fand ich diese fraglichen Gebilde bei verschiedenen Larven histologisch recht verschieden. An allen Stellen ausnahmslos vollkommen einschichtig sah ich sie aber nie, sondern bald da oder dort zeigten sich unregelmäßige mehrschichtige Verdickungen. Nur zuweilen waren das Epithel über weite Strecken gleichmäßig dünn und die Zellen von Dotterkörpern so gut wie ganz frei (Fig. 51). Fast immer fand ich die Zellen verhältnismäßig groß und dann auch zumeist mit Dotterelementen reichlich versehen (Fig. 65). Solche Epithelstücke liegen oft ganz frei in der Leibeshöhle, und es macht dann in der Tat den Eindruck, als ob es sich um ein in Auflösung begriffenes Darmepithel handeln möchte.

An andern Stellen kann ein Zweifel über die endotheliale Bedeutung der Gewebe nicht bestehen, und ich habe bereits oben auf solche Gebilde hingewiesen. So findet man, wenn auch nicht immer ganz konstant, an der Dorsalseite des Vestibulums eine zuweilen stellenweise unterbrochene Endothelhülle, die die Vestibularwand von der primären Leibeshöhle abgrenzt. Ebenso treten im Umkreis des Dorsalganglions stark abgeflachte, von Dotter freie Mesenchymzellen auf, die sich auf kürzeren oder weiteren Strecken zu Endothelien vereinigen. Diese breiten sich zum Teil frei in der Leibeshöhle aus, zum Teil inserieren sie sich direkt an der Leibeswand oder hängen an Bindegewebszellen, die ihrerseits erst an verschiedenen Organen Festheftungspunkte gewinnen (Fig. 44). Endlich möchte ich noch daran erinnern (vgl. S. 49), daß auch der ventrale Nervenapparat, sowie der große dorsoventrale Nervenstamm von einer zarten Endothelhülle mehr oder minder vollständig umhüllt sein können (Fig. 67 u. 68).

III. Vergleichung der Ectoprocten- und Entoproctenlarve.

Bei den nachfolgenden vergleichenden Betrachtungen setze ich als erwiesen voraus, daß einerseits die wenigen bisher bekannten Entoproctenlarven, andererseits die mannigfaltigen Larvenformen der Ectoprocten je eine besondere fest geschlossene Gruppe darstellen. Auf die Übereinstimmung der *Pedicellina*- und *Loxosoma*-Larve ist schon mehrfach hingewiesen worden, und trotz aller nicht unbedeutenden Unterschiede zweifelt jetzt niemand daran, daß es sich bei diesen Gattungen nur um Modifikationen ein und desselben Larventypus handelt und daß die Entoprocten eine natürliche, auf Blutsverwandtschaft gegründete Gruppe sind. Das gleiche Ergebnis gilt für die Ectoprocten, obwohl bei diesen viel weitgehendere Verschiedenheiten der Larven vorkommen und manche Formen, wie z. B. die phylactolämen Süßwasserbryozoen, vom typischen Verhalten der Embryonalentwicklung der meisten andern sich sehr weit zu entfernen scheinen. Einen Versuch, die verschiedenen Ectoproctenlarven auf einen gemeinsamen Plan zurückzuführen, haben unter andern KORSCHOLT-HEIDER unternommen. Wie man sich aber auch zur Beantwortung der speziellen Fragen nach der Verschiedenheit oder Gleichartigkeit dieses oder jenes Larvenorgans bei den verschiedenen Ectoprocten stellen mag, so stimmen doch, soweit ich sehe, alle Beobachter darin überein, daß in der Larvenentwicklung kein Grund gefunden werden kann, an der Einheitlichkeit des ectoprocten Bryozoenstammes zu zweifeln. Ich unterlasse es daher, hier im beson-

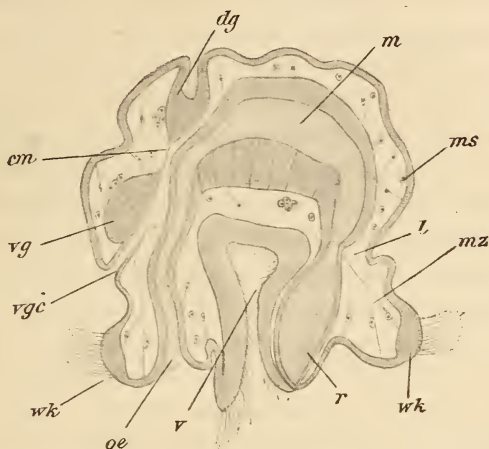
deren auf die großen Differenzen, die zwischen den verschiedenen Larven bestehen, hinzuweisen und auch meinerseits einen Versuch zu unternehmen, die Stammesverwandtschaft aller Ectoprocten darzutun. Wie ich schon bemerkt habe, betrachte ich dieses Ergebnis als eine anerkannte Tatsache.

Dasselbe möchte ich aber auch für die Beziehungen der Ectoprocten zu Entoprocten erweisen und dartun, daß die Zusammenfassung dieser beiden Gruppen zu einer gemeinsamen Klasse der Bryozoen, ganz im Sinne der älteren Systematiker, vollauf gerechtfertigt ist. Noch vor etwa 20 Jahren würde das überflüssig erschienen sein, denn damals konnte HARMER (1887) den fast allgemein anerkannten Standpunkt dahin zusammenfassen: »Maintenant on admet très généralement que la structure des larves d'Ectoproctes peut-êtré ramenée au type des larves d'Entoproctes, et que ces derniers sont de vraies trochosphères«. Daß sich seither die Ansichten in dieser Frage vielfach ganz geändert haben, habe ich am Eingang dieser Arbeit bereits erwähnt.

Die Vergleichung der Ectoprocten- und Entoprocten-Larven kann nur dann zu einem richtigen Ergebnis führen, wenn für beide eine übereinstimmende Orientierung gewählt wird. Daß das nicht immer geschehen ist, ist bereits in den beiden ersten Kapiteln bemerkt worden, und es hat sich dort gezeigt, in welcher Weise die Orientierung vorgenommen werden muß, um die gleichwertigen Körperregionen gleichgerichtet nebeneinander zu erhalten. Um einen leichteren Überblick über den im wesentlichen gleichen Bau zu gewähren, stelle ich hier zwei schematische Abbildungen einer *PediceUina*- und einer *Aleyonidium*-Larve in der richtigen Weise nebeneinander. Die Art der Orientierung der Körperregionen ist die gleiche wie auf den Tafeln: Die Ventralseite ist nach unten, die dorsale nach oben gekehrt; das Vorderende sieht nach links.

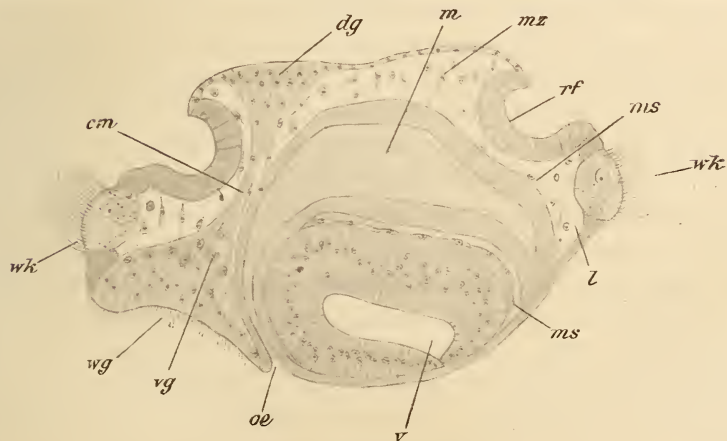
Eines der wichtigsten Argumente für die Übereinstimmung der Larven beider Bryozoengruppen sehe ich im Verhalten des Nervensystems. Im beschreibenden Teil habe ich das ausführlich auseinandergesetzt, und ich kann mich daher hier darauf beschränken, die wichtigsten Momente nochmals kurz hervorzuheben. Die bedeutungsvolle Übereinstimmung besteht darin, daß zwei nervöse Centralorgane selbständig und unabhängig voneinander aus dem Ectoderm sich bilden, um erst nachträglich durch einen paarigen oder unpaaren Nervenstamm in Verbindung zu treten. Die wahre Bedeutung dieser Organe wurde lange Zeit vollkommen irrig beurteilt, wie schon die

zahlreichen Namen beweisen, die sie erhalten haben und die uns jetzt so wenig zutreffend erscheinen. Bei *Acyonidium* und den meisten Ectoprocten-Larven (Textfigur 3) liegen die beiden nervösen



Textfig. 2.

Schematische Darstellung einer freischwimmenden *Pedicellina*-Larve.



Textfig. 3.

Schematische Darstellung einer freischwimmenden *Acyonidium*-Larve; in gleicher Orientierung. *cm*, Commissur zwischen den beiden Gauglien; *dg*, Dorsalganglion; *l*, primäre Leibeshöhle; *m*, Magen; *ms*, Mesenchymzellen; *mz*, Muskelzellen; *oe*, Oesophagus; *r*, Rectum; *rf*, Ringfalte; *v*, Vestibulum; *vg*, Ventralganglion; *vgc*, Kanal des Ventralganglions; *wg*, Wimpergrube; *wk*, Wimperkranz.

Centra im vorderen Körperteil dorsal und ventral ziemlich genau einander gegenüber. Beide sind noch nicht vom Ectodermepithel abgeschnürt, sondern erscheinen diesem fest verbunden, wie Verdickungen

der Leibeswand; die nervösen Elemente liegen inter- und nur zum Teil subepithelial. Im dorsalen Nervenorgan (Dorsalganglion, Scheitelorgan, brain, ventouse, retractiles Scheibenorgan, mésoderme aboral) ist mir die Auflösung des Gewebes in einzelne Zellen nur sehr unvollständig gelungen, aber über die nervöse Bedeutung des Gebildes konnte jedenfalls kein Zweifel bestehen. Das ventrale Nervenorgan (birnförmiges Organ) ruht in und an der vorderen ventralen Leibeswand und bildet den Boden einer ectodermalen Einsenkung, die als Sinnes- oder Wimpergrube (Mundöffnung BARROIS') bezeichnet wird. In histologischer Beziehung erweisen sich die Zellen sehr mannigfaltig differenziert, und neben verschiedenen nervösen Elementen treten Drüsen- und Flimmerzellen als bedeutsam hervor. Verbunden werden beide Organe durch einen verhältnismäßig kräftigen dorsoventral verlaufenden Nervenfasenstrang.

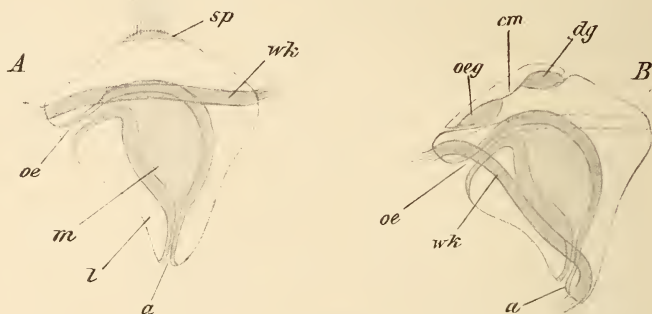
Bei der *Pedicellina*-Larve sind beide gangliösen Apparate viel selbständiger und mit der Leibeswand weniger innig verbunden als bei *Alcyonidium*. In histologischer Beziehung aber erweisen sich die die Organe bildenden Zellen viel weniger mannigfaltig differenziert. Das Dorsalganglion oder Scheitelorgan (Kittdrüse, Saugnapf, Wimper-scheibe) der Entoprocten entspricht der Lage nach durchaus dem der Ectoprocten; das oral-ösophageale Nervenorgan der *Pedicellina* aber (Dorsalorgan, Gehirn) liegt zweifellos nicht so ausgeprägt ventral wie bei *Alcyonidium*, und ich habe es deshalb auch als Oral- oder Oesophagealganglion bezeichnet. Während das Ventralganglion mit breiter Basis der ventralen Leibeswand verbunden bleibt, rückt das Oralganglion der *Pedicellina* in der primären Leibeshöhle weiter dorsalwärts und der Zusammenhang mit dem Hautepithel wird nur noch durch einen sehr feinen Flimmerkanal hergestellt. In der *Alcyonidium*-Larve findet sich an Stelle dieses Kanals die mächtige, weit offene Wimpergrube. Die ebenerwähnte dorsale Verschiebung des Oralganglions der *Pedicellina* allein erklärt noch nicht zur Genüge die Lageverschiedenheiten der ventralen Ganglien bei beiden Bryozoen-gruppen und wie es möglich ist, daß das homologe Organ in dem einen Fall (Ectoprocten) allgemein als ein ventrales bezeichnet werden kann, in dem andern (Entoprocten) von vielen geradezu Dorsalorgan genannt wird. Ich selbst habe, da ich diese letztere Bezeichnung für durchaus falsch halte, und anderseits auch anerkenne, daß die Lage des fraglichen Gebildes in der *Pedicellina*-Larve keine typisch ventrale ist, den Namen Oralganglion oder ösophageales Nervenorgan gewählt, zweifle aber nicht im geringsten an der voll-

ständigen Homologie mit dem Ventralganglion des *Alcyonidiums*. Diese Übereinstimmung ergibt sich aus der nervösen Verbindung mit dem Dorsalganglion, und sie wird ferner auch dadurch wahrscheinlicher gemacht, daß zwischen dem Dorsal- und Ventralganglion der Ectoprocten, sowie zwischen dem Dorsal- und Oralganglion der *Pedicellina* eine muskulöse Commissur sich ausspannt.

Die Ursache, daß diese Homologie der Organe nicht anerkannt wurde, ja daß sogar das Dorsalganglion des *Alcyonidium* mit dem Oralganglion der *Pedicellina* verglichen und nur diese beiden Gebilde als Gehirn bezeichnet werden konnten (HARMER), ist meines Erachtens nur darin zu suchen, daß der Wimperkranz bei beiden Larven in verschiedener Weise verläuft. Bei *Pedicellina* liegt er so weit ventral, daß er bei starken Kontraktionen der Larve sich mit dem Vestibulum ganz nach innen einsenkt, und daß das Oralganglion sowie das dorsale völlig dorsal und außerhalb von ihm gelegen ist. Wird also der Wimperkranz mit dem Präoralkranz einer Trochosphära verglichen, so liegt es nahe, das Oralganglion der Scheitelplatte dieser letzteren Larve gleich zu setzen und daher als ein dorsales Organ aufzufassen, wie das unter andern nach BALFOUR auch EHLERS (1890) getan hat. EHLERS nennt den vor und dorsal vom Wimperkranz liegenden und von diesem umgrenzten Larventeil Prorosoma. Dieses trägt als charakteristisches Organ die Scheitelplatte und ist nach KLEINENBERG der Exumbrellarfläche einer Meduse gleich zu setzen. Der entgegengesetzte, hinten und ventralwärts von dem Wimperkranz gelegene Abschnitt, der der Medusensubumbrella zu vergleichen ist, wird Prynmosoma genannt. Dieses Prynmosoma zeigt bei den Bryozoenlarven, zumal bei denen der *Pedicellina*, besondere Eigenarten, die im wesentlichen darin bestehen, daß hier dieser Körperteil »der typischen Trochophora gegenüber aufs äußerste verkürzt und eingezogen« ist; »ja in seiner Entwicklung beginnt es, wie ich zumal die Darstellung SEELIGERS von der Entwicklung der *Pedicellina* auffasse, mit der Einstülpung seiner Fläche gegen das Prorosoma hin, oder mit der Ausbildung desjenigen Raumes, der als Vestibulum oder Atrium bezeichnet ist. Auf dieser Fläche liegen wie am Prynmosoma der typischen Trochophora Mund und After. Ein präoraler Wimperkranz grenzt das Prynmosoma gegen das Prorosoma ab, und steht bei den Pedicellinen- und einer Anzahl von Bryozoen-Larven, auf einem ringförmigen Wulste, welcher sich dadurch auszeichnet, daß er bei dem weitesten Zurücktreten des Prynmosoma sich ringförmig über diesem zusammenschnürt, wie

in der erwachsenen Pedicellinide der Kelchrand über dem Atrium- (EHLERS).

Nach dieser Auffassung würde der alte Wimperkranz der Trochosphära vollständig seine alte Lage bewahren und die Veränderung lediglich dadurch zustande gekommen sein, daß der hintere und ventrale Teil sich einstülpten. Ein solcher Vorgang könnte aber nicht befriedigend erklären, daß der Darmkanal in der alten Weise wohlentwickelt bleibt und die Afterregion, die ursprünglich vom Dorsalteil des Wimperkranzes, zumal in älteren Larven, weiter entfernt war, in dessen unmittelbare Nachbarschaft rückt. Das setzt meines Erachtens voraus, oder läßt sich doch wenigstens am besten dadurch erklären, daß auch der Wimperkranz selbst sich verschoben hat, und zwar in der Art, daß er aus der dorsoventralen



Textfig. 4.

Schematische Darstellung der Verschiebung des präoralen Wimperkranzes eines Trochosphära-Stadiums zum Bryozoen-Stadium. A, Annelidentrochosphära. B, Entoproctenlarve; in dieser ist punktiert konturiert die Lage des Präoralkranzes einer Trochosphära eingetragen. a, After; cm, Commissur; dg, Dorsalganglion; l, Leibeshöhle; m, Magen; oe, Oesophagus; oeg, Oesophagealganglion; sp, Scheitelplatte; wk, Wimperkranz.

Querlage in die Längsrichtung sich einstellte, weil seine Dorsalregion immer weiter nach hinten zu sich senkte, fast um einen Winkel von 90°. In dem nebenstehenden Schema ist die Lageveränderung des Wimperkranzes klar zu erkennen, und es bedürfen die Abbildungen keiner weiteren Erläuterung.

Die *Acyonidium*-Larve trägt ihren Wimperkranz etwas mehr dorsal, und niemals kann er mit dem Vestibulum vollständig nach innen eingestülpt werden, so daß das Prynmosoma als ein besonderer Leibesabschnitt äußerlich immer hervortritt. Der wichtigste Gegensatz zur *Pedicellina* liegt aber darin, daß im vorderen Larvenkörper der Wimperkranz nicht ventral und hinter dem Oesophagealganglion, sondern dorsal und vor ihm, zwischen den beiden Ganglien verläuft,

wodurch eben das Oesophagealganglion zu einem ausgeprägt ventralen sich gestaltet, während der Wimperkranz eine mehr äquatoriale Lage zeigt (vgl. Textfig. 2 u. 3). Freilich erhebt sich zunächst die Frage, ob die Wimperkränze der beiden Larventypen überhaupt homolog sind. Geht man von der, wie mir scheint, nicht ungerechtfertigten Voraussetzung aus, daß der Tentakelkranz sowohl der Ectoprocten wie der Entoprocten phylogenetisch aus dem Wimperkranz der Larven hervorgegangen sei, so kann die Antwort verschieden lauten. Wer, wie ich, die Tentakel aller Bryozoen für homolog hält, wird dann unter jener Voraussetzung auch die Wimperkränze der Larven trotz ihrer verschiedenen Lage als gleichwertig betrachten müssen. EHLERS hat aber den Nachweis zu erbringen versucht, daß die Tentakel der Entoprocten und Ectoprocten ganz verschiedenartige Gebilde wären. Die Tentakel der Ectoprocten, die lediglich die Mundöffnung umgrenzen, sollen einen neuen inneren Tentakelkranz darstellen, während der weitere Kranz der Pedicellinen, der Mund und After umschließt, nur noch bei manchen Ectoprocten erhalten ist als ein unvollständiger Kranz von »Cirren«, der sonst als Kragen bezeichnet wird und »die Basis der ausgestülpten Tentakelscheide umgibt, und in der Rubelage zu einer diaphragmatischen Scheibe zusammengelegt den Eingang in diese verschließt. Ich habe keine Veranlassung gefunden, von der Auffassung, daß diese Gebilde gleichwertig seien, abzugehen« (EHLERS, 1890, S. 150). Wer diese Auffassung teilt und alle Bryozoententakel auf die larvalen Wimperkränze zurückführt, wird dann natürlich den Wimperkranz der *Pedicellina* und des *Alecyonidium* nicht für homologe Gebilde halten können, und die erwähnten Lageverschiedenheiten der Larvenkränze scheinen das auf den ersten Blick zu unterstützen. Aber nur auf den ersten Blick, denn in Wirklichkeit ist die Verschiebung der Corona der Ectoprocten genau in der entgegengesetzten Richtung erfolgt, als es hätte der Fall sein müssen, wenn der larvale Wimperkranz des *Alecyonidium* einem innerhalb des Tentakelkranzes der *Pedicellina* gelegenen Gebilde entsprechen würde. Denn der Larvenkranz der Ectoprocten liegt weiter dorsal als der der Entoprocten, und vergleicht man die Lagebeziehungen der Mundtentakel und des Diaphragmas oder »Cirrenkranzes« einer entwickelten ectoprocten Bryozoe, so müßte man gerade umgekehrt, als es geschehen ist, den Cirrenkranz auf die Corona der Ectoproctenlarven, den Tentakelkranz auf den Wimperkranz der *Pedicellina*-Larve zurückzuführen versuchen. Allerdings muß hier besonders betont werden, daß die Untersuchung der Embryonalentwicklung der Bryo-

zoen bisher den Beweis nicht erbracht hat, ja es vielleicht nicht einmal als wahrscheinlich hinzustellen vermocht hat, daß die Tentakel der ausgebildeten Form aus dem larvalen Wimperkranz entstehen könnten.

Bei der Kontroverse, die über die Bedeutung der Tentakel der Ecto- und Entoprocten besteht, wird aber auch ein sicherer Rückschluß von der entwickelten Bryozoe auf die Gleich- oder Verschiedenwertigkeit der larvalen Wimperkränze nicht zu ziehen sein. Betrachtet man die Larvenformen für sich allein, ohne Rücksicht auf die Endformen, so wird man ebenfalls zugeben müssen, daß eine allseitig befriedigende, eindeutige Beantwortung der Frage nach der Homologie der Wimperkränze kaum sicher zu geben ist. Die oben schon erwähnte Verschiedenheit der Lage des Wimperkranzes der Ento- und Ectoprocten ist es, die an der Homologie zweifeln läßt. Wenn ich trotzdem der Überzeugung bin, daß die Homologie besteht, bin ich genötigt anzunehmen, daß eine relative Lageverschiebung zwischen dem Ventralganglion und Wimperkranz erfolgt sei und zwar in der Art, daß die vordere Region des Wimperkranzes über das Ventral- oder Oesophagealganglion hinweggewandert ist. Ich lasse es dahingestellt, ob das Verhalten der Entoprocten, wie ich allerdings lieber glauben möchte, oder das der Ectoprocten das ursprüngliche ist, ob also die Verschiebung des Wimperkranzes dorsal oder ventral zu erfolgte. In jedem Fall muß man sich zur Annahme verstehen, daß der Wimperkranz die Ausmündungsstelle des Kanals des Oesophagealganglions oder eine diesem gleichwertige Wimpergrube überschritt. Ich weiß sehr wohl, daß man sich zumeist nicht dazu entschließen wollen, eine derartige Wanderung des Kranzes über ein andres ectodermales Organ hinweg anzunehmen. Aber ein zutreffender Grund dagegen wird kaum anzuführen sein. Ein Blick auf die verschiedenen Echinodermlarven lehrt, daß eine Wimperzone sich überall hin ausbreiten kann und auch solche Stellen des einfachen Deckepithels ergreift, die vordem von Wimperzellen völlig frei waren. Ich glaube also, daß es derselbe Wimperkranz ist, der bei den Larven der Ecto- und Entoprocten sich nur in etwas verschiedener Weise eingestellt hat.

Freilich lassen sich auch gegen die andre Auffassung, die in den beiden Wimperkränzen der zwei Bryozoengruppen verschiedene Bildungen erkennt, keine entscheidenden Gründe anführen. Denn sowie eine alte Wimperzone dadurch sich verschieben kann, daß von ihr aus neue Regionen eines Deckepithels zu Wimperepithel umgewandelt, alte Wimperepithelien resorbiert werden, könnte doch auch gleich

selbständig weiter vorn oder hinten ein zweiter Wimperkranz entstehen und der erste später sich rückbilden. Was allerdings gegen diesen Vorgang spricht ist der Umstand, daß diese beiden Kränze nirgend wo gleichzeitig nebeneinander bestehen¹ noch auch im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung einer Art zuerst der eine, dann der andre nacheinander auftreten.

Eine weitere und wichtige Übereinstimmung der beiden Larventypen der Bryozoen besteht im Verhalten des Vestibulums. Bei *Pedicellina* hat bereits HATSCHEK die Verhältnisse in der Larve zutreffend geschildert; nur die späteren die Metamorphose begleitenden Vorgänge hat er nicht beobachtet und daher nicht erkannt, daß die Festsetzung, wie es auch bei den Ectoprocten geschieht, mit der Vestibularregion erfolgt. Wenn man, wie ich es oben getan habe, die ganze einstülpbare Ventralregion der Larve, soweit sie vom Wimperkranz umgrenzt wird, als Vestibulum oder Atrium im weiteren Sinne bezeichnet, so lassen sich zwei Parteien unterscheiden: Die fast stets eingestülpte centrale, die zwischen Mund und After sich ausbreitet, und eine periphere Randzone, die von den beiden Darmöffnungen bis zum Wimperkranz reicht.

Das Vestibulum des *Alcyonidium* (sac interne, ventouse oder Saugnapf) scheint nur dem centralen Teil des Atriums der *Pedicellina* zu entsprechen. Das läßt sich wenigstens mit hoher Wahrscheinlichkeit aus dem Verhalten des Darmtractus, wie es HARMER schildert und die Texfig. 3 wiedergibt, erschließen. Bei Entoprocten-Larven münden Mund und After in das Vestibulum ein, bei der *Alcyonidium*-Larve liegt der Mund zwar ventral, aber vor dem eingestülpten, dickwandigen Vestibulum, und ebenso läßt HARMER den Enddarm dicht hinter dem Vestibulum mit der Leibeswand verlötet sein, so daß auch die Stelle, die dem After entspricht, außerhalb des Atrialraumes gelegen ist. Es wird also bei *Alcyonidium* das Vestibulum vom Darmrohr in genau der gleichen Weise umschlossen, wie die Centralpartie des Atriums bei der *Pedicellina*. Da es sich um eine Ectoprocte handelt, könnte auch schon bei der Larve wie im ausgebildeten Tier der After außerhalb des Tentakelkranzes bzw. außerhalb des Vestibulums gelegen sein, der Mund aber müßte sich innerhalb des Atriums finden. In Wirklichkeit verläuft die Corona bei *Alcyonidium* in so weiter Entfernung um die als Mund und After

¹ Ich lasse es dahingestellt, ob beim *Cyphonautes* wirklich zwei ganz getrennte Wimperkränze vorkommen, glaube aber kaum, daß sie, falls sie vorhanden sind, in der hier erwähnten Weise gedeutet werden können (vgl. PROUHO).

gedeuteten Körperstellen, ist der Wimperbogen so weit dorsalwärts subäquatorial verschoben, daß es hier wohl kaum noch zweckmäßig wäre, den ganzen ventralen Abschnitt, das Prynmosoma, als Vestibulum zu bezeichnen, zumal sich die periphere, der Corona benachbarte Zone wie die übrige seitliche Leibeswand verhält und nicht mehr einstülperbar ist. Auch ist es, wie oben ausgeführt wurde, zwar sehr wahrscheinlich, aber doch nicht klar erwiesen, daß der Wimperkranz des *Alcyonidium* dem der *Pedicellina* entspricht; aber auch dann, wenn das der Fall ist, hat sich das Prynmosoma der Ectoprocten-Larve dadurch vergrößert, daß es eine neue Zone, die bei *Pedicellina* im Prorosoma lag (Region des Oesophagealganglions), in sich aufnahm. Wenn also auch zweifellos das ganze Vestibulum der Entoprocten nicht nur dem dauernd eingestülpten Teil der ventralen Leibeswand der *Alcyonidium*-Larve, sondern diesem plus einem Teil der benachbarten ventralen Leibeswand entspricht, so ist es doch nicht so umfangreich, daß es der gesamten Ventralfläche oder dem Prynmosoma bei *Alcyonidium* gleich zu setzen wäre. Vielmehr glaube ich, daß nur der hinter dem Ventralganglion bzw. hinter der Wimpergrube gelegene Teil des Ventralfeldes, der den Eingang in den Darmtractus enthält und die ganze Region der Vestibulareinstülpung umfaßt, direkt dem ursprünglichen Vestibulum der *Pedicellina* entspricht.

Wie weit hinten die alte Vestibulargrenze reicht, vermag ich nicht zu entscheiden. Würde, was mir sehr wahrscheinlich dünkt, in dieser Region der jetzige Verlauf der Corona bei der *Alcyonidium*-Larve auch die Grenze des ursprünglichen Vestibulums, im weiteren Sinne des Wortes aufgefaßt, also des ursprünglichen Prynmosoma der Ectoprocten darstellen, so müßte (vgl. Textfig. 3) nicht nur die Mund-, sondern auch die Afteröffnung der Larve innerhalb des Wimperkranzes liegen. Die Ectoprocten-Larve würde sich damit in dieser so wichtigen Beziehung als nach dem Typus der Entoprocten gebaut erweisen, und erst später, nach der Metamorphose vollzöge sich der Wechsel des Bauplans. Daraus ergibt sich für mich der Schluß, daß die Entoprocten die ursprünglichen und einfachsten Bryozoen darstellen und als die Vorfahrenformen der Ectoprocten anzusehen sind. Diese wiederholen auf dem frühen Larvenstadium den Entoproctentypus. Ich halte diese Schlußweise für um so zwingender, weil mich die Untersuchung der Bryozoenknospung schon vor Jahren (1889, 1890) zu dem gleichen Ergebnis geführt hat: daß die Knospen der Ectoprocten auf frühen Stadien der Ausbildung in überraschender Weise den Entoprocten gleichen.

Rostock, im November 1905.

Literaturnachweis.

- BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. I. 1880.
- BARROIS, Mémoire sur l'embryologie des Bryozoaires. Lille 1877.
- Mémoire sur la Métamorphose de quelques Bryozoaires. Ann. Sc. natur. (7. Sér.) T. I. 1886.
- Mémoire sur la métamorphose des Bryozoaires. Ibid. (6. Sér.) T. IX. 1880.
- Embryogénie des Bryozoaires. Journ. Anat. et Physiol. T. XVIII. 1882.
- P. J. VAN BENEDEN, Recherches sur l'Anatomie, la Physiologie et le Développement des Bryozoaires. (I et Suite.) Histoire naturelle du genre *Pedicellina*. Mém. de l'Acad. Belg. T. XVIII et XIX. 1845.
- BÜTSCHLI, Über den feineren Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von *Ascaris*, nebst Bemerkungen über die Muskelzellen einiger anderer Würmer. Festschrift für LEUCKART. 1892.
- BUSCH, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. 1851.
- CALVET, Contribution à l'histoire naturelle des Bryozoaires ectoproctes marins. Trav. de l'Institut. de Zoolog. Montpellier. Nouvelle Sér. Mém. No. 8. 1900.
- DALYELL, Rare and remarkable animals of Scotland. 1847.
- DAVENPORT, On *Urnatella gracilis*. Bull. Mus. compar. Zoolog. Harvard College. Vol. XXIV. 1893.
- EHLERS, *Hypophorella expansa*. Ein Beitrag zur Kenntnis der minirenden Bryozoen. Abh. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen. Bd. XXI. 1876.
- Zur Kenntnis der *Pedicellineen*. Ibid. Bd. XXXVI. 1890.
- Zur Morphologie der Bryozoen. Nachr. Gesellsch. d. Wissensch. Göttingen. 1893.
- FARRE, On the Structure of the Ciliobranchiat polypi. Philos. Transact. 1837.
- HARMER, On the Structure and Development of *Loxosoma*. Quart. Journ. Micr. Science. Vol. XXV. 1885.
- On the life-history of *Pedicellina*. Ibid. Vol. XXVII. 1887.
- Sur l'Embryogénie des Bryozoaires ectoproctes. Arch. Zool. expér. (2 Sér.) Vol. V. 1887.
- HASSALL, Description of two new Genera of Irish Zoophytes. Ann. Magaz. Nat. Hist. Vol. VII. 1841.
- HATSCHEK, Embryonalentwicklung und Knospung der *Pedicellina echinata*. Diese Zeitschr. Bd. XXIX. 1877.
- Lehrbuch der Zoologie. 1. Lief. 1888. S. 40.
- HINCKS, Notes on British Zoophytes, with descriptions of some new Species. Ann. and Magaz. Natur. Hist. 2. Ser. Vol. VIII. 1851.
- On some new British Polyzoa. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. V. 1857.
- Contribution the history of Polyzoa. Ibid. 1873.
- KEFERSTEIN, Untersuchungen über niedere Seethiere. Über *Loxosoma singulare* gen. et spec. nov. Diese Zeitschr. Bd. XII. 1862.
- Bericht über die Fortschritte der Anatomie u. Physiologie im Jahre 1866. Zeitschr. f. rat. Medizin 1867.

- KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.
- KORSCHOLT-HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. III. Heft. 1893.
- KOWALEVSKY, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des *Loxosoma neapolitanum*. Mém. Acad. imp. de Science St. Pétersbourg. (7. Sér.) T. X. 1866.
- RAY LANKESTER, Article Polyzoa in *Encyclop. britann.* T. XIX. 1885.
- LEUCKART, Bericht über die wissenschaftl. Leistungen in der Naturgesch. der niederen Thiere. Arch. f. Naturgesch. 1863, 1864, 1868.
- NITSCHKE, Beiträge zur Kenntnis der Bryozoen. II. Über die Anatomie von *Pedicellina echinata* Sars. Diese Zeitschr. Bd. XX. 1869.
- NORMAN, On an Echinoderm new to Science from Ireland. Ann. and Magaz. nat. hist. (3. Ser.) Vol. VII. 1861.
- OSTROUMOFF, Zur Entwicklung der cyclostomen Seebryozoen. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. VII. 1887.
- PROUHO, Contribution à l'histoire des Loxosomes. Arch. Zoolog. expér. T. IX. 1891.
- Contribution à l'histoire des Bryozoaires. Ibid. T. X. 1893.
- REPIACHOFF, Über die ersten embryonalen Entwicklungsvorgänge bei *Tendra zostericola*. Diese Zeitschr. Bd. XXX. Suppl. 1878.
- SALENSKY, Études sur les Bryozoaires entoproctes. *Annal. Scienc. natur.* (6. Sér.) T. V. 1877.
- SCHULZ, Untersuchungen über den Bau der Bryozoen, mit besonderer Berücksichtigung der Excretionsorgane. Arch. f. Naturg. 67. Jahrg. 1901.
- SEELIGER, Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprocten Bryozoen. Diese Zeitschr. Bd. XLIX. 1889.
- Bemerkungen zur Knospentwicklung der Bryozoen. Ibid. Bd. L. 1890.
- Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen. Sitzungsberichte naturf. Gesellschaft Rostock. Juli 1904.
- STIASNY, Beitrag zur Kenntnis des Excretionsapparates der Entoprocta. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. XV. 1905.
- ULJANIN, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Pedicellina*. *Bullet. Soc. imp. des Naturalistes de Moscou.* T. XLII. p. 425. 1869.
- VIGELIUS, Zur Ontogenie der marinen Bryozoen. Mitth. Zoolog. Stat. Neapel. 1886. Bd. VI.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen:

| | |
|--|--|
| <i>at</i> , Atrium oder Vestibulum; | <i>cm</i> , Commissur zwischen den beiden |
| <i>at</i> ₁ , vorderes, basales Advestibular- | larvalen Ganglien; |
| organ; | <i>dk</i> , Dotterkörper; |
| <i>atb</i> , Atrialboden, Basis des Vestibulums; | <i>dr</i> , Drüsenzellen; |
| <i>atö</i> , Atrialöffnung; | <i>ds</i> , dorsaler Randstreifen am Wimper- |
| <i>atr</i> , Atrialrinne; | kranz; |
| <i>c</i> , Cuticula; | <i>dw</i> , Darmwand; |

| | |
|---|--|
| <i>ec</i> , Ectoderm; | <i>nc</i> , Nierenkanälchen; |
| <i>ecb</i> , Ectodermbucht (Mundöffnung?); | <i>nf</i> , Nervenfasern; |
| <i>ed</i> , Enddarm; | <i>r</i> , Rectum; |
| <i>fz</i> , Flimmer- und Wimperzellen; | <i>rf</i> , Ringfurche; |
| <i>g₁</i> , ösophageales Advestibularorgan (= definitives Ganglion?); | <i>rx</i> , seitliche Randzone der Wimper- grube; |
| <i>dg</i> , Dorsalganglion; | <i>s</i> , Scheitel der Larve; |
| <i>gs</i> , rectales Advestibularorgan; | <i>se</i> , Sinnesepithel des Dorsalganglions; |
| <i>gv</i> , ventrales oder ösophageales orales Ganglion; | <i>se₁</i> , indifferentes Epithel der Scheitel- region; |
| <i>gvc</i> , Kanal desselben (entspricht der Wimpergrube der <i>Alcyonidium</i> - Larve); | <i>sk</i> , Sarcoplasma; |
| <i>l</i> , primäre Leibeshöhle; | <i>trm</i> , Transversalmuskel; |
| <i>lm</i> , Längsmuskel; | <i>vs</i> , ventraler Grenzstreifen am Wimper- kranz; |
| <i>m</i> , Magen; | <i>wg</i> , Wimpergrube; |
| <i>mb</i> , Membran, den Embryo umhüllend; | <i>wgl</i> , Vorderlippe der Wimpergrube; |
| <i>mf</i> , Muskelfasern. bzw. Muskelfibrillen; | <i>wk</i> , Wimperkranz; |
| <i>mk</i> , Muskelzellkern; | <i>ws</i> , Wimperschopf am Epistom der <i>Pedi-</i> <i>cellina</i> . |
| <i>ms</i> , Mesenchym; | |
| <i>ms₁</i> , epithelial angeordnete Mesenchym- zellen oder Reste des Darmkanals?; | <i>A</i> , vorn; <i>P</i> , hinten; |
| <i>mx</i> , Muskelzellen; | <i>D</i> , dorsal; <i>V</i> , ventral. |

Tafel I.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf Embryonen und freischwimmende Larven der *Pedicellina echinata*.

Fig. 1. Nahezu median geführter Längsschnitt durch einen jungen Embryo. 735/1. *A*, Scheitelregion aus dem zweitvorhergehenden Schnitt derselben Serie. 735/1. *B*, Entstehung des ösophagealen Ganglions (sog. Dorsalorgan); aus dem vorhergehenden Schnitt der Serie. 735/1.

Fig. 2. Querschnitt durch die Scheitelregion eines älteren Embryos. 735/1.

Fig. 3. Medianer Längsschnitt durch einen Teil der Leibeswand mit den beiden in Bildung begriffenen gangliösen Apparaten eines ungefähr gleich alten Embryos. 550/1.

Fig. 4. Aus einem medianen Längsschnitt durch einen etwas älteren Embryo. 550/1.

Fig. 5. Ein noch älterer Embryo im optischen Medianschnitt, nach dem lebenden Objekt gezeichnet. (396/1?)

Fig. 6. Optischer Längsschnitt durch die Anlage des ösophagealen Ganglions eines annähernd gleich alten Embryos. 735/1.

Fig. 7. Dasselbe Organ in Flächenansicht, von vorn gesehen. 735/1.

Fig. 8. Querschnitt durch einen in der Entwicklung bereits weiter vorgeschrittenen Embryo. 500/1.

Fig. 9. Frontalschnitt (parallel zur Ventralwand geführt) durch ein fast gleichaltes Stadium. 500/1.

Fig. 10. Schnitt durch die Scheitelregion eines ähnlichen Embryos. 735/1.

Fig. 11. Schnitt durch die Scheitelregion eines älteren Embryos. 735/1.

Fig. 12. Schnitt durch das Oesophagealganglion desselben Tieres. 735/1.

Fig. 13. Medianer Längsschnitt durch die Scheitelregion einer freischwimmenden Larve (kleines Individuum). 735/1.

Fig. 14. Freischwimmende Larve von links gesehen. 260/1.

Fig. 15. Die Scheitelregion derselben Larve bei stärkerer Vergrößerung. 735/1.

Fig. 16. Querschnitt durch den Flimmerkanal des ösophagealen Ganglienapparates einer freischwimmenden Larve. 735/1.

Fig. 17. Die Ganglienregion aus derselben frontalen Schnittserie; drei Schnitte weiter nach dem Scheitel zu. 735/1.

Fig. 18. Stück aus dem folgenden Schnitt derselben Serie. 735/1.

Fig. 19. Frontalschnitt durch die nämliche Region einer andern Larve. 735/1.

Fig. 20. Medianer Längsschnitt durch eine freischwimmende Larve. Etwa 500/1.

Fig. 21. Oesophageales Ganglion und Scheitelapparat einer freischwimmenden Larve. 500/1.

Tafel II.

Sämtliche Abbildungen beziehen sich auf Embryonen und Larven der *Pedicellina echinata*.

Fig. 22. Frontaler Längsschnitt durch eine alte freischwimmende Larve. Der Schnitt geht durch den Scheitelapparat und die Übergangsstelle des Oesophagus in den Magen. 500/1.

Fig. 23. Schnitt aus derselben Serie, zwei Schnitte weiter nach der oralen Seite zu. 500/1.

Fig. 24. Frontalschnitt durch eine andre freischwimmende Larve. Die Mündung des Kanals des Oesophagealganglions ist getroffen worden. 500/1.

Fig. 25. Aus einem Frontalschnitt durch eine alte freischwimmende Larve. Die zwischen den beiden nervösen Apparaten liegende Region ist durchschnitten. 735/1.

25 A. Schnitt durch dieselbe Region, unmittelbar ventral vom Dorsalganglion. 735/1.

Fig. 26. Querschnitt durch eine freischwimmende Larve. Nur der ventrale Abschnitt ist gezeichnet. 500/1.

Fig. 27. Stück aus einem medianen Längsschnitt durch eine freischwimmende Larve. 500/1.

Fig. 28. Ziemlich schräg geführter paramedianer Längsschnitt durch einen Embryo. 500/1. A, Stück aus dem Nachbarschnitt derselben Serie. 500/1.

Fig. 29. Frontalschnitt durch den ösophagealen Ganglionapparat einer freischwimmenden Larve. 950/1.

Fig. 30. Medianer Längsschnitt durch einen Teil des eingestülpten Vestibulums einer freischwimmenden Larve. Bildung des basalen Advestibularorgans 1400/1.

Fig. 31. Insertion eines transversalen Muskels an der Leibeswand einer Larve. 1400/1.

Fig. 32. Ein anderer Muskel aus dem Nachbarschnitt derselben Serie. 1400/1.

Fig. 33. Die Region des tief eingezogenen präoralen Wimperkranzes und die benachbarten Zonen der Vestibular- und Leibeswand. Aus einem paramedianen Längsschnitt durch eine freischwimmende Larve. 500/1.

Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen. 77

Fig. 34. Transversalmuskel zwischen Leibeswand und Vestibulum. Aus einem Längsschnitt durch eine Larve. 735/1.

Fig. 35. Längsschnitt durch den Exeretionskanal einer Larve. 1400/1.

Fig. 36. Längsschnitt durch das basale Advestibularorgan einer Larve. 1400/1.

Fig. 37. Längsschnitt durch einen zwischen Leibeswand und Oesophagus ausgespannten Muskel eines voll entwickelten Embryos. 735/1.

Fig. 38. Querschnitte durch zwei Muskelstränge. 1400/1. In *A* ist der Myoblast mit Kern durchschnitten. *B* in einiger Entfernung vom Muskelkern gelegen.

Fig. 39. Insertion zweier Muskel an der Leibeswand. 735/1.

Fig. 40. Querschnitte durch zwei Zellen der Leibeswand mit benachbarten Muskelfibrillen. 1500/1.

Tafel III.

Sämtliche Abbildungen auf dieser und der folgenden Tafel beziehen sich auf freischwimmende Larven von *Acyonidium*.

Fig. 41. Larve in seitlicher Ansicht. 144/1.

Fig. 42. Larve von unten (ventral) gesehen. 144/1.

Fig. 43. Eine andre Larve von unten (ventral) betrachtet. 144/1.

Fig. 44. Querschnitt durch eine Larve. 380/1.

Fig. 45. Stück aus dem Flimmerkranz der in Fig. 42 gezeichneten Larve stärker vergrößert. 396/1.

Fig. 46. Längsschnitt durch eine Muskelfaser. 2100/1.

Fig. 47. Längsschnitt durch den Flimmerkranz. 735/1.

Fig. 48 u. 49. Längsschnitte durch zwei Muskelfasern mit anliegenden Kernen und Sarcoplasma. 1400/1.

Fig. 50. Paramedianer Längsschnitt durch eine bereits längere Zeit freischwimmend lebende Larve. 380/1.

Fig. 51. Medianschnitt durch dieselbe Larve. 380/1.

Fig. 52. Stück aus einem Medianschnitt durch eine gleich alte Larve. 500/1.

Fig. 53. Querschnitte durch vier Muskelfasern aus verschiedenen Larven. 1400/1.

Fig. 54. Insertion zweier Muskel an der Innenseite der Ringfurche. 735/1.

Fig. 55. Aus einem medianen Längsschnitt durch eine ältere freischwimmende Larve. 550/1.

Tafel IV.

Fig. 56. Längsschnitt durch ein Muskelfaserbündel. 735/1.

Fig. 57. Mesenchymzellen und Zellgruppen mit Dotterschollen. 1400/1.

Fig. 58. Längsschnitt durch das Ectoderm der Scheitelregion. (1000/1?)

Fig. 59. Stück der ventralen Sinnesregion, Ventralganglion und Wimpergrube. Aus einem medianen Längsschnitt durch eine freischwimmende Larve. Klopffpräparat. 1400/1. *A*, Zwei Zellen aus der nächstbenachbarten Wimperregion. 1400/1.

Fig. 60. Medianer Längsschnitt durch dieselbe Region einer andern Larve. Klopffpräparat. 735/1.

Fig. 61—63. Drei Schnitte durch die ventrale Leibeswand einer Larve (sog. birnförmiges Organ und Wimpergrube); aus einer Querschnittserie. 735/1.

Fig. 61. Aus einem Schnitt in der Nähe der Mitte der Larve, dicht vor der Ectodermbucht.

Fig. 62. Drei Schnitte weiter nach dem Vorderende zu.

Fig. 63. Drei weitere Schnitte nach vorn zu.

Fig. 64. Schnitt durch dieselbe Region einer andern Larve. 735/1.

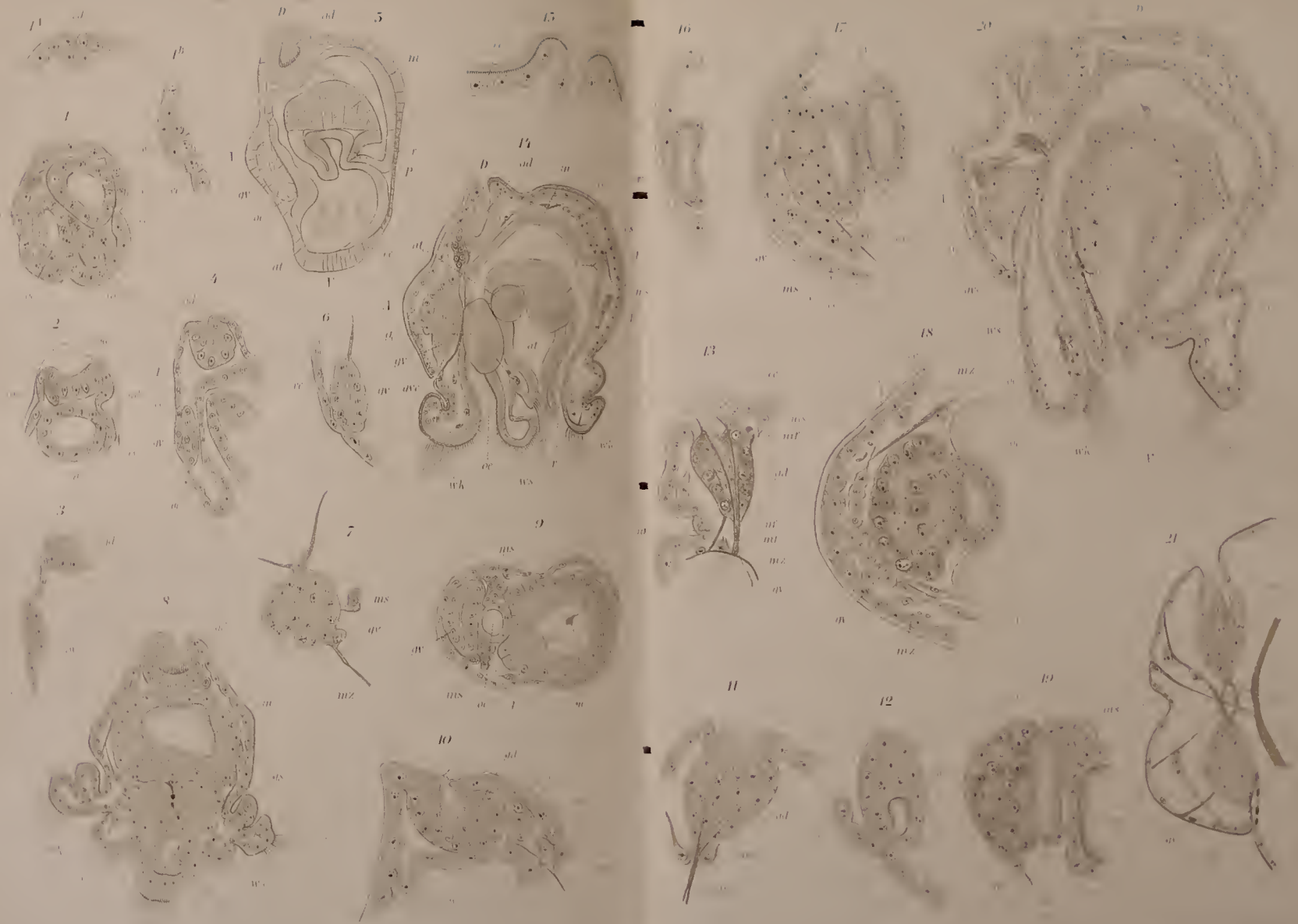
Fig. 65. Aus einem paramedianen Längsschnitt durch eine Larve. 500/1.

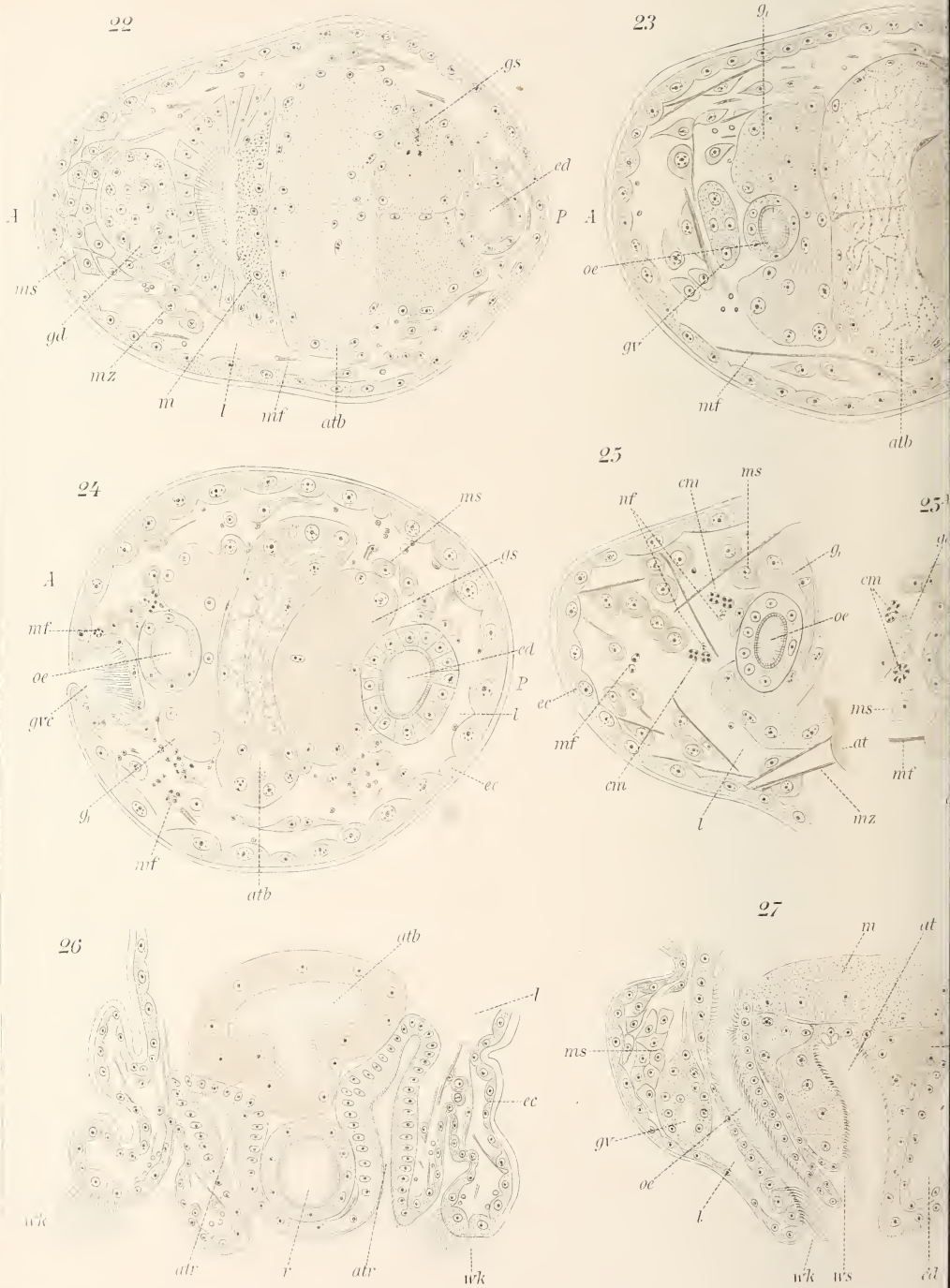
Fig. 66. Querschnitt durch den Wimperkranz und die Mantelrinne (Ringfurche) einer freischwimmenden Larve. 750/1.

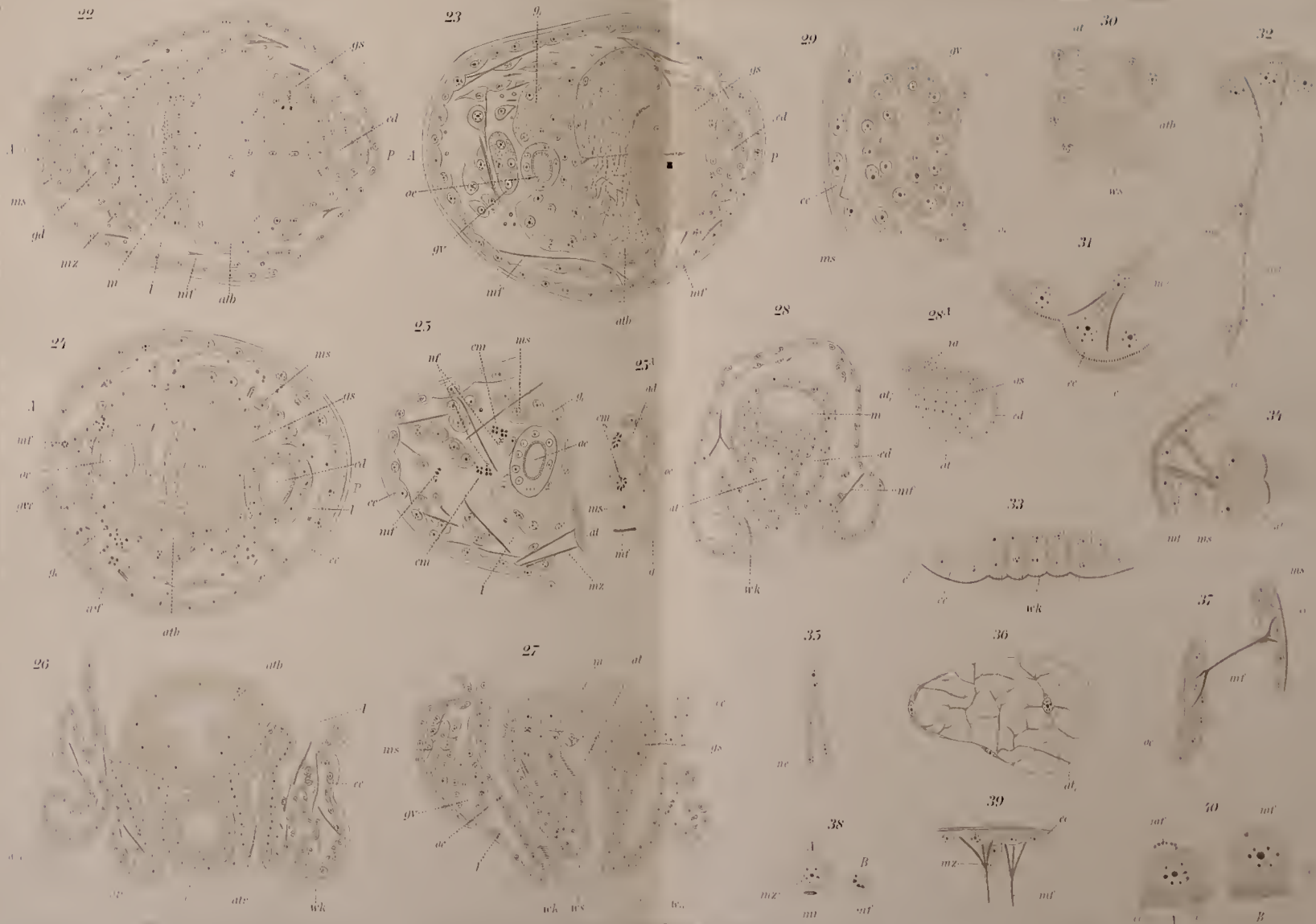
Fig. 67. Querschnitt durch die vordere Partie einer freischwimmenden Larve. Aus zwei Schnitten kombiniertes Bild. 455/1.

Fig. 68. Ventrale und seitliche Partie (Ausbreitung und Endigung eines Nervenstrangs) aus einem Schnitt derselben Serie. Etwa 700/1.

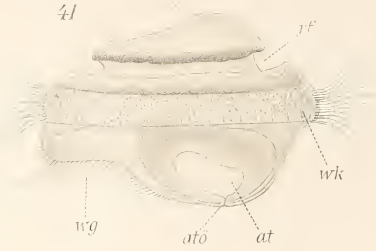
Fig. 69. Umwandlung der Kerne aus dem Vestibulum in eben festgesetzten Larven. 812/1.



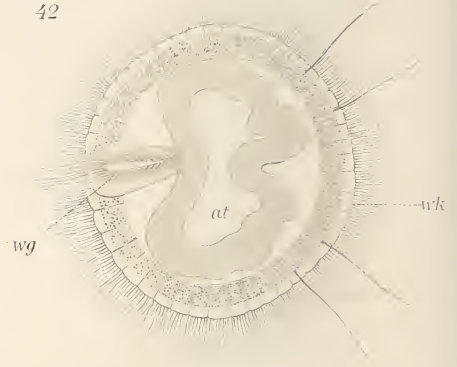




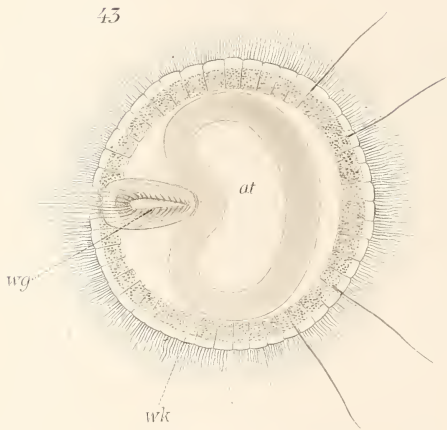
41



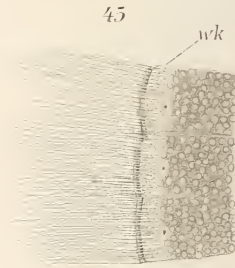
42



43



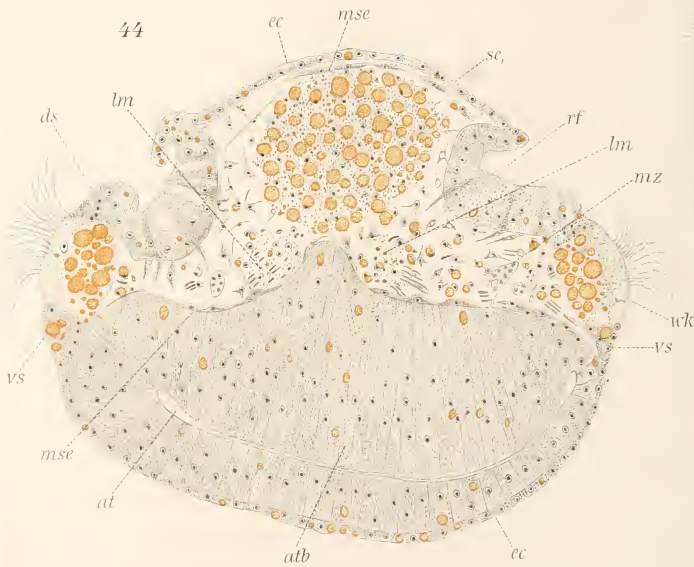
45



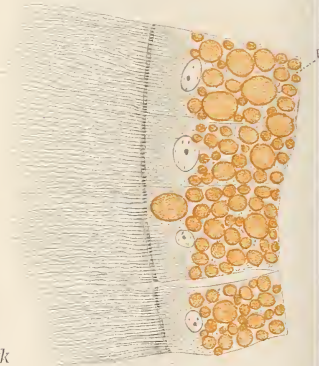
46



44



47

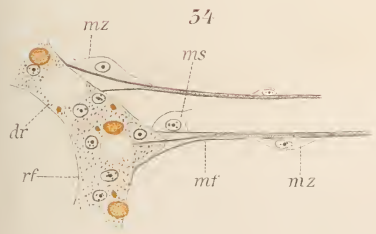
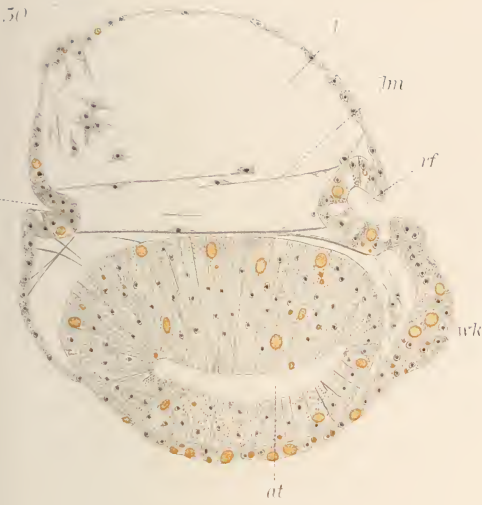


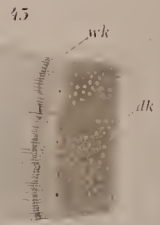
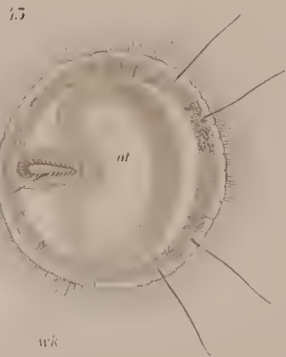
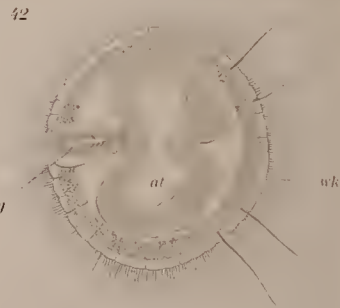
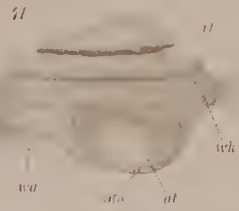
48



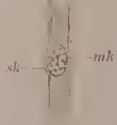
49



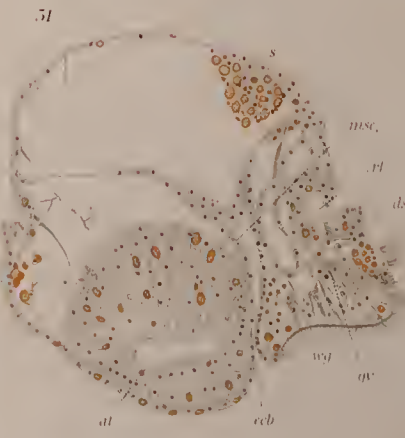




48



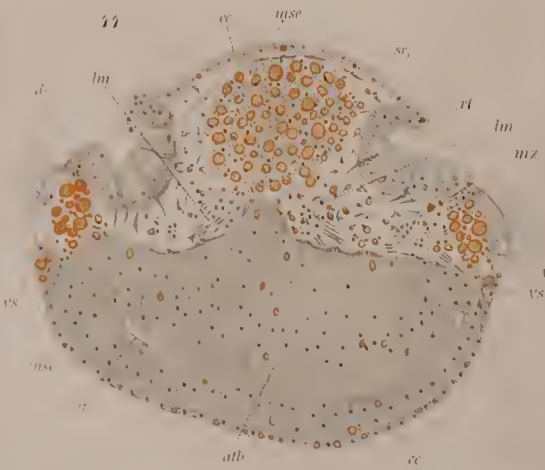
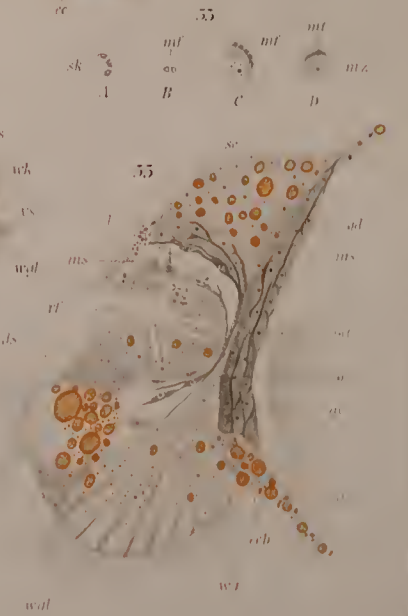
49



52



55

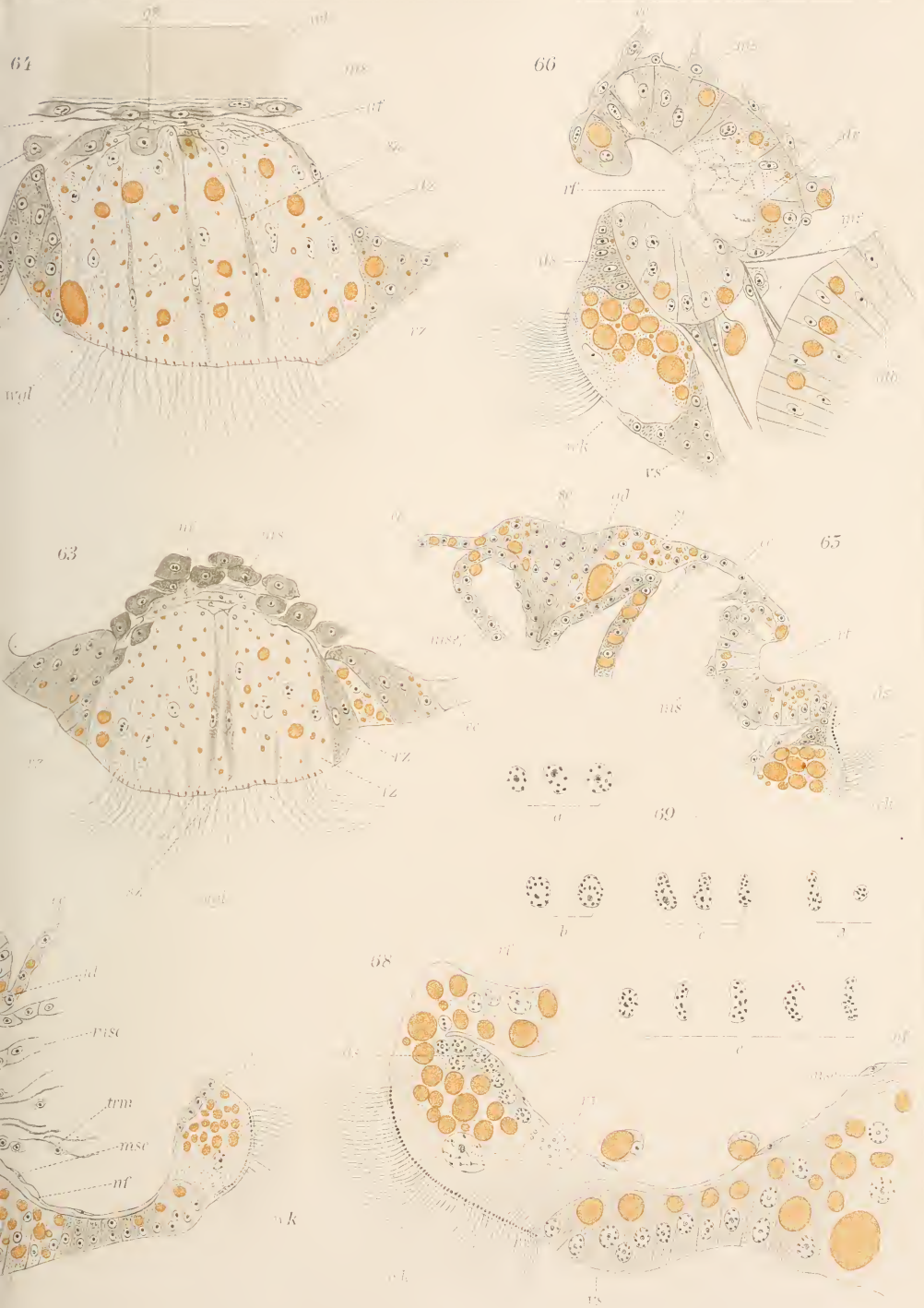


53

54

54

55



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [84](#)

Autor(en)/Author(s): Seeliger Oswald

Artikel/Article: [Über die Larven und Verwandtschaftsbeziehungen der Bryozoen 1-78](#)