

Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammen- gesetzten Ascidie.

II. Abschnitt¹.

Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Keimblätter.

Von

Dr. M. v. Davidoff

in München.

Mit Tafel 18—24 und 1 Zinkographie.

Der vorliegende 2. Abschnitt dieser Untersuchungen beschäftigt sich mit der allgemeinen Entwicklungsgeschichte der Keimblätter und schließt da ab, wo die gewebliche Differenzirung der Embryonalzellen und die Bildung der Organe im engeren Sinne beginnt. Dieses Stadium lässt sich bei Embryonen der *Distaplia* genau angeben. Dasselbe ist einerseits durch den erfolgten Verschluss der Medullarwülste, andererseits durch das gleichzeitige Hervorsprossen der Schwanzanlage charakterisirt. (Taf. 21 Fig. 54 stellt einen medialen Längsschnitt von demselben dar.) Wir haben also hier die Furchung und Gastrulation, die Entwicklung des Mesoderms, der Chorda dorsalis, des gastralen Entoderms und des Nervensystems zu besprechen.

Es liegt in der Natur der Sache, dass alle eben angeführten Gegenstände nicht völlig gesondert von einander behandelt werden können. Deshalb sind die einzelnen Kapitel eng mit einander verflochten, und Manches, wie z. B. die Furchung und Gastrulation, die Entwicklung des gastralen Entoderms und der Chorda dorsalis habe ich vorgezogen, überhaupt nicht von einander zu trennen.

¹ Der 1. Abschnitt (Die Reifung des Eies) befindet sich in diesem Bande pag. 113 ff.

Bei meinen Bemühungen, die oft schwierigen Entwicklungsvorgänge möglichst klar und übersichtlich darzustellen, fand ich mich genöthigt, die Anzahl der Abbildungen beträchtlich zu vermehren. Dies schien mir um so mehr geboten, als ich auf die Abbildungen der optischen Quer- und Längsschnitte, ja sogar auf die Oberflächenzeichnungen durch die hierfür ungünstige Beschaffenheit meines Materials gänzlich verzichten musste. Die Zeichnungen, welche man von ganzen, gefärbten und in Nelkenöl oder Canadabalsam eingeschlossenen Embryonen gewinnt, sind nicht klar genug und können eher zu falschen Vorstellungen führen, als zur Klärung der Verhältnisse beitragen. Selbst die Embryonen von *Clavellina*, die schon wegen ihrer relativen Kleinheit viel durchsichtiger sind, liefern keine anschaulichen Oberflächenbilder.

Diesem Übelstande suchte ich nun dadurch zu begegnen, dass ich von nahestehenden Stadien stets Quer- und Längsschnitte angeführt habe. Durch den Vergleich der letzteren unter einander lassen sich sowohl die Totalform des Embryos, als auch die gegenseitigen Beziehungen seiner einzelnen Theile leicht reconstruiren.

In Hinsicht der von mir gebrauchten technischen Methoden verweise ich auf das betreffende Capitel des 1. Theiles meiner Untersuchungen (1 pag. 116).

I. Furchung und Gastrulation.

1. Die ersten drei Furchungsstadien.

Im 1. Theile dieser Arbeit habe ich die Reifungsgeschichte des Eies besprochen und bin bei einem Stadium stehen geblieben, welches ein befruchtetes Ei mit nahezu völlig ausgebildetem Furchungskern zeigt. Der Übersichtlichkeit halber führe ich die betreffende Figur¹ des 1. Theiles (1 Taf. 6 Fig. 33) hier nochmals vor (Taf. 18 Fig. 1). Der Furchungskern ist von einer größeren Menge Ergoplasmas²

¹ In der Tafelerklärung des 1. Theiles ist die Vergrößerung der Fig. 33 nicht richtig angegeben. Sie beträgt nicht 72,5, sondern 142.

² Von befreundeter Seite bin ich darauf aufmerksam gemacht worden, dass ich mir im 1. Theile meiner Arbeit in Bezug auf die Definition des Archoplasmas BOVERI's eine Ungenauigkeit zu Schulden kommen ließ. Es scheint nämlich in meinem Texte (1 pag. 171), als ob das Archoplasma BOVERI's mit dem Protoplasma im Sinne KUPFFER's identisch wäre. Dies ist aber nicht der Fall, wie BOVERI es selbst im 2. Hefte seiner »Zellenstudien« (in: Jena. Zeit. Naturw. 22. Bd. 1888 pag. 746) mittheilt. Neben dem Archoplasma befindet sich im Ascardinei noch ein Reticulum, »das höchst wahrscheinlich dem in andern Zellen

umgeben, das nach allen Richtungen feine und gröbere Fortsätze in das mit Dotterkörpern gefüllte Ei aussendet (1 Taf. 6 Fig. 34). Bemerkenswerth erscheint die Lage des Furchungskernes im Ei. Er ist dem einen, in der Figur abwärts gekehrten Pole des Eies genähert, und obwohl seine Lage noch vor der 1. Theilung eine mehr centrale wird, so kann ich doch mit Bestimmtheit sagen, dass er das Centrum des Eies niemals erreicht, sondern stets im Bereiche der in der Figur unteren Hälfte desselben verbleibt. Es ist ferner mit Sicherheit anzunehmen, dass die Abschnürung des Richtungskörpers¹ und die Befruchtung des Polkernes (1 Taf. 6 Fig. 30—32) in dieser unteren Hälfte des Eies vor sich gegangen sind. Die excentrische Stellung des Furchungskernes im Ei erklärt sich am einfachsten dadurch, dass derselbe seine Wanderung von der Peripherie, wo er entstand, nicht bis zum Centrum des Eies fortsetzt, sondern schon früher stehen bleibt.

Auf diesem Stadium besteht also das Ei aus einer kernhaltigen und einer kernlosen Hälfte; dies ist in so fern von Wichtigkeit, als die beiden Hälften auch künftighin, während der folgenden Furchung, von einander streng unterschieden bleiben. Die in Taf. 18 Fig. 1 obere Hälfte liefert später die vegetativen oder entodermalen Embryonalzellen, die untere hingegen die animalen oder ektodermalen Elemente. Wir können demnach die obere Hälfte kurz als die entodermale, die untere als die ektodermale bezeichnen.

Die nun erfolgende Theilung des Eies in 2 Zellen vollzieht sich in der Weise, dass die daraus hervorgehenden Elemente in allen Beziehungen einander gleich sind (Fig. 2). Die Lage der Kerne er-

erkannten Fadenwerk gleichzusetzen ist und das sich von jener Substanz [Archoplasma] nicht nur durch seine Thätigkeit in der Zelle, sondern auch durch sein Verhalten zu Reagentien ganz scharf unterscheidet.« Das Verhältnis des Archoplasmas BOVERI's zum Ergoplasma würde sich derart gestalten, dass das erstere nur ein Theil des letzteren wäre. Allerdings gründet sich diese Stellung beider Substanzen zu einander nur auf den mikroskopischen Befund und sieht von den ähnlichen Funktionen, welche von BOVERI seinem Archoplasma und von mir dem Ergoplasma zugeschrieben werden, vollständig ab.

¹ Es scheint, meine Vermuthung (1 pag. 167), dass das *Distaplia*-Ei nur einen einzigen großen Richtungskörper abschnürt, bestätigt sich nicht. An der Peripherie eines Eies fand ich vor Kurzem 2 Richtungskörper, von welchen aber jeder kleiner war, als der, welchen ich früher auf Taf. 6 Fig. 30 abgebildet habe. Es fragt sich immerhin, ob die 2 Körper nicht möglicherweise aus der Theilung eines einzigen hervorgegangen sind. Das Präparat gab darüber keinen Anschluss.

leidet zunächst noch keine Veränderung, und wir können auch hier eine kernhaltige und kernlose Hälfte der Zellen unterscheiden.

Die durch das Einschneiden der 1. Furche entstandene meridionale Rinne ist immer mit den das Ei allseitig umgebenden Abortiveiern (Testazellen; vgl. 1) gefüllt, und diese werden durch das weitere Vordringen der Furche zum Theil mit in die Tiefe gedrängt. Nach vollzogener Theilung schließen sich die Furchungskugeln wieder näher an einander an, wodurch viele Abortiveier an die Peripherie zurückgeschoben werden, während andere in der Mitte der Furche zwischen den beiden Zellen eingeschlossen bleiben. Dadurch entsteht an der betreffenden Stelle eine kleine mit Zellen gefüllte Höhle (Fig. 2 F), welche von manchen Autoren (bei *Clavellina*) als Furchungshöhle in Anspruch genommen wurde.

Abgesehen von der älteren Litteratur, welche ich später zu berücksichtigen haben werde, erwähne ich, dass bei der von SEELIGER beobachteten *Clavellina* eine derartige Furchungshöhle gänzlich fehlt, während sie bei *C. Rissoana* von VAN BENEDEN & JULIN (1) beobachtet wurde. Über *Distaplia* kann ich nur noch hinzufügen, dass auch bei ihr, wie aus anderweitigen lückenlosen Schnittserien hervorgeht, die Furchungshöhle keine constante Erscheinung ist¹.

¹ Die Elemente, welche in der sogenannten Furchungshöhle von *Distaplia* vorkommen, stimmen in allen Beziehungen mit den Abortiveiern überein. Man kann über die Identität beider Bildungen nicht den geringsten Zweifel hegen, auch wenn man den Weg nicht könnte, auf welchem sie in die Furchungshöhle gelangen. Die Abortiveier spielen dabei eine vollkommen passive Rolle und werden von der zähen Flüssigkeit, in welcher sie flottiren und welche alle vorhandenen Zwischenräume zwischen den Furchungskugeln ausfüllt, einfach mitgeschleppt. In späteren Stadien werden wir oft Gelegenheit haben, die Abortiveier vereinzelt, hier und da, hauptsächlich aber in den Lücken zwischen den Zellen der beiden primären Keimblätter anzutreffen. In Fig. 4 und 4a bilden VAN BENEDEN & JULIN (1 Taf. 1) ebenfalls zellige Elemente in der Furchungshöhle von *Clavellina* ab. Sie halten sie wahrscheinlich auch für nichts Anderes als für Testazellen (Abortiveier), denn sonst hätten sie wohl in ihrem Texte dieser Erscheinung besonders Erwähnung gethan.

Zu einer eigenthümlichen Ansicht ist CHABRY gekommen. »A l'intérieur du canal de segmentation«, sagt er, »on remarque de petits corps protoplasmiques arrondis qu'on retrouve au stade suivant au milieu de la cavité de segmentation. Je n'ai pas assisté d'une manière complète à la formation de ces globules, que je crois dus à des bourgeonnements que j'ai souvent constatés sur les blastomères près du centre de l'œuf (Fig. 48, pl. 19), je n'en ai pas compté plus de trois et c'est je pense leur nombre normal, mais ils sont parfois très difficiles à trouver bien qu'il paraissent constants. Ces globules sont animés de mouvements amoeboïdes et se déplacent lentement; leur couleur, aussi bien que leur

Die zweite Furche ist ebenfalls meridional und tritt rechtwinklig zur 1. Furche auf. Daraus gehen 4 Zellen hervor, welche immer noch einander gleichen und in ihrer Beschaffenheit mit den ersten 2 Furchungskugeln völlig übereinstimmen. Ein Längsschnitt durch dieses Stadium ergibt ein ähnliches Bild, wie das der Fig. 2. Ein Querschnitt aber durch die Region der Kerne der Furchungskugeln (Fig. 3) zeigt eine typische Viertheilungsfigur, wobei die Zellen keilförmig in einander greifen.

Bis zum Stadium von 4 Blastomeren ist also die Furchung des *Distaplia*-Eies als eine äquale zu bezeichnen. Die einzige asymmetrische Erscheinung, welche wir bisher haben wahrnehmen können, bestand eben in der excentrischen Lagerung des Furchungskernes, welche sich auch weiterhin bei den Kernen der 4 ersten Furchungskugeln unverändert erhalten hat.

Aus einigen neueren Angaben geht indessen hervor, dass bei manchen einfachen, socialen und sogar zusammengesetzten Ascidien schon im Stadium der Viertheilung sich merkliche Unterschiede in der Größe der Blastomeren einstellen; dass man also hier schon auf so frühen Stadien in der Lage ist, eine Medianebene mit ihren beiden Antimeren festzustellen. So sagt z. B. SEELIGER von seiner nicht weiter bestimmten *Clavellina*: »Die zweite auf die erstere senkrecht stehende Furchungsebene zerlegt den Keim in vier Zellen, in zwei größere und zwei kleinere. Dadurch erscheint die Anlage in der

situation les rendent aisés à distinguer des cellules du testa dont ils se rapprochent par leur dimension et un certain aspect général« (pag. 197). Dass es Polzellen seien, stellt CHABRY in Abrede. Hingegen vergleicht er sie einem frühzeitig entstehenden Mesenchym, das später aber in keiner Weise mehr zum Aufbau der Organe verwendet wird. Diese frühe Entstehung des Mesenchyms findet einen analogen Vorgang bei den Echinodermen, bei welchen dasselbe noch vor dem Beginn der Gastrulation entsteht. Wenn man sich der Meinung VAN BENEDEN & JULIN's anschließt, dass zwischen einem wahren oder primären (Hydromedusen, Actinien) und einem falschen oder secundären (Ascidien) Mesenchym unterschieden werden müsse, so würden die von CHABRY beschriebenen Körperchen der *Ascidiella aspersa* ein wahres, dem Mesenchym der Echinodermen vergleichbares Gewebe darstellen. Dasselbe ist aber in diesem Falle rudimentär geworden, meint CHABRY, und hat seine ursprünglich wichtige Rolle dem falschen oder secundären Mesenchym übergeben. Den Ansichten CHABRY's kann ich mich selbstverständlich nicht anschließen und will nur noch ausdrücklich betonen, dass CHABRY selbst eine Ähnlichkeit zwischen seinen »Mesenchymkörperchen« und den Abortiveiern (Testazellen) sowohl in der Größe, als auch im allgemeinen Habitus constatiren muss.

Richtung der ersten Achse polar differenzirt, und ich will hier gleich erwähnen, . . . dass die kleinen Zellen den vorderen, die größeren den hinteren Körpertheil zu bilden bestimmt sind« (pag. 48). VAN BENEDEN & JULIN gehen noch weiter als SEELIGER, indem sie bei *C. Rissoana* schon aus der Lagerung der ersten, dem Erscheinen der 1. Furche vorangehenden karyokinetischen Figur die Medianebene der zukünftigen Larve bestimmen. »La figure nucléaire n'occupe pas le centre géométrique de l'œuf,« sagen sie, »elle est excentriquement placée. Le point de la surface le plus voisin du centre de la figure nucléaire répond à l'extrémité postérieure ou caudale de la larve; le point le plus éloigné du centre indique l'extrémité antérieure ou céphalique de l'embryon: le plan équatorial de la première figure dicentrique, c'est le plan médian de la larve future« (1 pag. 434).

Bei seiner *Ascidella aspersa* hat CHABRY ebenfalls eine excentrische Stellung der beiden ersten aus dem Furchungskern hervorgegangenen Kerne constatirt, meint aber, dies sei nicht immer und nicht regelmäßig der Fall. Seine Beobachtungen zeigten ihm, dass die 1. Furche bald auf derjenigen Eioberfläche erscheint, welche später dem entodermalen Pole entspricht, bald auf einer Fläche, die später zur vorderen, ja selbst auch zur hinteren Hälfte des Embryos gehört (pag. 196—197).

Bei *Distaplia* konnte ich, wie gesagt, keine Größenunterschiede der Blastomeren des Viertheilungsstadiums wahrnehmen, glaube aber, dass diese Erscheinung, wenn sie weniger prägnant auftritt als bei *Clavellina*, sich leicht dem Auge des Beobachters entziehen kann. Jedenfalls scheint mir die im Viertheilungsstadium auftretende Inäqualität für die spätere Entwicklung von geringerer Tragweite zu sein als diejenige, welche auch bei *Distaplia*, wie wir gleich sehen werden, nach dem Einschneiden der 3., äquatorialen Furche erscheint¹. Auch herrscht zwischen den erwähnten Autoren noch keine Übereinstimmung darüber, welche der beiden Zellenarten von *Clavellina* — die beiden kleineren oder die beiden größeren Zellen — der zukünftigen vorderen oder hinteren Hälfte der Gastrula und Larve angehören. Während nach der obigen Angabe SEELIGER's die

¹ In einer vor 3 Jahren erschienenen vorläufigen Mittheilung über die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Distaplia* (2) gab ich an, dass noch im Stadium von ungefähr 32 Blastomeren die Furchungskugeln annähernd gleich groß seien. Nach erneuerten Untersuchungen kann ich diese Angabe nicht mehr anfrecht erhalten, sondern finde, dass die Zustände bei *D.* sich bis zu einem gewissen Grade an die Beobachtungen der Autoren bei *Clavellina* anschließen.

kleineren Zellen der vorderen Hälfte entsprechen, behaupten VAN BENEDEN & JULIN das Gegentheil (1 pag. 435). Da nun aber bei *Distaplia* eine Ungleichheit der 4 ersten Blastomeren entweder gar nicht, oder nur so gering entwickelt ist, dass sie nicht constatirt werden konnte, so lässt sich auf diesem Stadium das Vorn und Hinten auch nicht angeben.

Die nun erscheinende dritte, äquatoriale Furche theilt die 4 Blastomeren in ungleiche Hälften (Taf. 18 Fig. 4). Entsprechend der Stellung der Kerne der vorhergehenden Stadien sind die 4 in der Figur unteren Blastomeren kleiner als die 4 oberen, und hiermit ist eine Scheidung gegeben, welche sich auf allen späteren Stadien erhält und die dorsale und ventrale Fläche der zukünftigen Gastrula und Larve zu unterscheiden gestattet. Die Fig. 4 ist eine Oberflächenansicht eines 8-Teilungsstadiums und ist entweder von der vorderen oder von der hinteren Partie des Keimes aufgenommen, so dass beide Zellenarten (*En*, *Ek*) zugleich sichtbar sind. Die oberen größeren und die unteren kleineren Blastomeren haben sich gegenseitig um 45° verschoben, so dass die oberen (*En*) jetzt auf den zwischen die unteren (*Ek*) fallenden Grenzlinien stehen. wesshalb auch in der Figur oben 3 Zellen, unten hingegen nur 2 Zellen zu sehen sind.

Die Deutung, welche ich oben pag. 535 der kernhaltigen und kernlosen Hälfte des befruchteten Eies gegeben habe, findet jetzt ihre Rechtfertigung: die 4 unteren animalen Zellen bilden das Material, aus welchem sich das Ektoderm entwickelt; aus den 4 oberen entsteht hingegen das primäre Entoderm mit allen seinen Derivaten (gastrales Entoderm, Chorda dorsalis und Mesoderm).

Die wichtige morphologische Bedeutung der äquatorialen Furche bei den socialen Ascidien hat zuerst SEELIGER, dann auch VAN BENEDEN & JULIN richtig erkannt. »Auf dem vierzelligen Stadium«, sagt SEELIGER, »vereinigt eine jede Furchungskugel noch die Bildungssubstanz beider Keimblätter; auf der achtzelligen Entwicklungsstufe finden sich vier ventral gelegene Zellen — zwei größere hintere und zwei kleinere vordere — die das äußere, ektodermale Keimblatt bilden und vier gleich große dorsale Zellen, die, so weit sich dies mit Sicherheit beobachten lässt, ausschließlich in die Bildung des Entoblastes und der Chorda aufzugehen scheinen« (pag. 49). Diese scharfe Scheidung der Blastomeren des Acht-Stadiums in die Elemente der beiden primären Keimblätter trifft auch für *Distaplia* in ihrem ganzen Umfange zu. Gemäß der obigen, allerdings etwas

unsicheren Angabe SEELIGER'S für seine *Clavellina* findet während der folgenden Stadien auch bei *Distaplia* kein Übertreten der einen Zellenart in die andere statt, und hierin scheint die Entwicklung der *Clavellina* SEELIGER'S und der *Distaplia* von den Verhältnissen bei *C. Rissoana* abzuweichen. Hier kamen VAN BENEDEN & JULIN zu der Ansicht, dass zwar die ventralen Blastomeren des Aecht-Stadiums ausschließlich ektodermaler Natur sind, die dorsalen hingegen zunächst einen gemischten Charakter haben. »Ces globes mixtes vont donner naissance par poussées successives à de nouvelles cellules ectodermiques« (1 pag. 436).

Die Inäqualität in der Furchung, welche nur mit geringeren Abweichungen bei den socialen und zusammengesetzten Ascidien vorkommt, scheint trotz der gegentheiligen Angaben von VAN BENEDEN & JULIN (1 pag. 432) sich nicht auf die Furchung der solitären Ascidien zu erstrecken. Wenigstens finden sich in den sehr genauen, an solitären Formen ausgeführten Untersuchungen von KOWALEWSKY und KUPFFER keine Bemerkungen über etwaige Größenunterschiede der ersten 4 oder 5 Blastomeren. Auch CHABRY (pag. 36), der die Eier der *Ascidiella aspersa* untersucht, also an demselben Objecte gearbeitet hat, auf welches VAN BENEDEN & JULIN (1 pag. 432) sich unter Anderem beziehen, meint, sein Object sei gerade für frühe Bestimmungen der Richtung der Körperachsen ungünstig, weil bei ihm keine Unterschiede zwischen den ersten Entoderm- und Ektodermzellen vorkommen.

Ehe ich in der Entwicklungsgeschichte der *Distaplia* fortfahre, möchte ich noch auf einen Punkt etwas genauer eingehen.

Die Unterschiede zwischen dem Objecte VAN BENEDEN & JULIN'S und dem meinigen scheinen bei flüchtiger Betrachtung nur geringfügig zu sein: in dem einen Falle sind eben die 4 ersten Blastomeren inäqual, in dem anderen äqual. Im letzteren Falle könnte ja auch die Inäqualität so wenig ausgesprochen sein, dass sie möglicherweise, was ich indessen nicht glaube, übersehen worden wäre. Geht man aber etwas weiter zurück, so streift man eine Frage, welche, wie mir scheint, von großer Bedeutung ist.

Wenn VAN BENEDEN & JULIN mittheilen, die 1. karyokinetische Figur liege im Ei excentrisch, so können wir doch wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass der Furchungskern selbst bereits diese Lage inne hatte. Nun würde aber nach der oben pag. 538 eitirten Angabe, wenn ich sie richtig verstehe, die kernhaltige Hälfte des Eies der späteren hinteren Partie der Larve angehören,

während dieselbe Hälfte bei *Distaplia* dem animalen oder ektodermalen Pole, der späteren ventralen Seite des Embryos entspricht. Es ist klar, dass die Lage des Furchungskernes im Ei bei 2 immerhin sich nahe stehenden Formen nicht nach der einen oder der anderen Richtung variiren kann. Die Beurtheilung der Verhältnisse muss also hier oder dort nicht die richtige sein. Ich kann nur anführen, dass die Zustände, wie ich sie bei *Distaplia* fand, mit unseren übrigen Erfahrungen aus dem Gebiete der ersten Entwicklungsstadien anderer Thiere in völligem Einklang stehen, während die Angabe VAN BENEDEN & JULIN's jedenfalls eine Ausnahme bildet.

Bei den sich total und inäqual furchenden Eiern der niederen Wirbelthiere (Cyclostomen, *Acipenser*, Amphibien) und von *Amphioxus* befindet sich der Furchungskern immer in der Nähe des animalen Poles. Nun muss aber ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die 3 ersten Furchungsstadien von *Distaplia* sich mit den gleichen Stadien aus der Entwicklung der genannten Wirbelthiere und von *Amphioxus* in völliger Übereinstimmung befinden.

Was speciell letzteren angeht, so haben wir von HATSCHKE erfahren, dass die Furchung auch hier keine äquale, daher auch keine »primordiale« ist. »Es ist ein Größenunterschied zwischen den Furchungskugeln der animalen Hälfte und denen der vegetativen Hälfte zu beobachten. Wir können die vom animalen zum vegetativen Pole gezogene Hauptachse von den ungefurchten Stadien an bis zur Bildung der Blastula continuirlich verfolgen« (I pag. 22). Wenn HATSCHKE auch einen Kern im Ei »nach der Befruchtung und vor Beginn der Furchung«, also den Furchungskern, gesehen hat, so fehlen doch bei ihm die näheren Angaben über die Lagerung desselben. Bezieht man sich aber auf seine Beobachtungen an eben abgelegten Eiern, so erfährt man, dass die Abschnürung der Richtungskörper am animalen Pole vor sich geht und dass an dieser Stelle eine größere Ansammlung von dotterarmem Protoplasma stattfindet. Die Wanderung des Keimbläschens nach der animalen Hälfte des Eies kann also auch bei *Amphioxus* nicht bezweifelt werden¹.

¹ Mit diesem Befund harmonisirt freilich die Vermuthung HATSCHKE's nicht ganz, das Spermatozoon dringe in das Ei näher dem entgegengesetzten, also dem vegetativen Pole zu, ein. Die Dottermembran hebt sich nach ihm bei *Amphioxus* nicht in gleichmäßiger Weise ab: an einem Punkte haftet sie »etwas länger an dem Protoplasma, so dass sie dort trichterförmig eingezogen« erscheint. »Ich glaube,« fährt HATSCHKE fort, »dass dies die Stelle ist, an welcher ein

Einige Thatsachen deuten ferner darauf hin, dass auch bei *Amphioxus* der Furchungskern vom animalen Pole her sich nicht bis zum Centrum des Eies zurückbewegt. Dafür spricht sowohl der Umstand, dass die 1. Furche zuerst am animalen Pole auftritt (HATSCHKE 1 pag. 22), als auch die Inäqualität der Furchung, die eben so wie bei *Distaplia* mit der dritten, äquatorialen Furche beginnt.

Wie übrigens VAN BENEDEN & JULIN zu der Auffassung gelangt sind, die 1. mitotische Figur liege nicht in der animalen oder ektodermalen, sondern in der hinteren Eihälfte, lässt sich leicht erklären. Während nämlich die beiden Autoren die Objecte ihrer Fig. 1 und 2 (1 Taf. 1) von oben oder von unten her, d. h. von der späteren dorsalen oder ventralen Fläche aus zu betrachten glaubten, sind die Figuren in Wirklichkeit so gezeichnet, dass man das Object von vorn oder von hinten aus sieht. Dann entsprechen die untere kernhaltige Hälfte des Eies Fig. 1 und die unteren ebenfalls kernhaltigen Hälften der beiden Furchungskugeln der Fig. 2 richtig dem animalen oder ektodermalen Pole. Die beiden folgenden Figuren kehren aber dem Beschauer die dorsale oder die ventrale Oberfläche des Objectes zu, was sie nach VAN BENEDEN & JULIN auch thun sollen. Demgemäß sind die Symmetrie-Ebenen der beiden letzteren Figuren, wie auch aller folgenden in richtiger Weise angegeben, und der Standpunkt, von welchem aus man einerseits Fig. 1 und 2, andererseits Fig. 3 und 4 betrachtet, ist nicht derselbe. Durch diese meine Deutung aber werden die Befunde bei *Clavellina* mit denen bei *Distaplia*, *Amphioxus* etc. in Einklang gebracht.

2. Weitere Furchungsstadien bis zur Ausbildung der Plakulaform.

Das günstige Material, an welchem SEELIGER und VAN BENEDEN & JULIN arbeiteten, hat es ihnen gestattet, die weitere Entwicklung Zelle für Zelle, bis zur Plakula (B. & J.) und Gastrula

Spermatozoon eben in das Ei eindrang. Diese Stelle fand ich regelmäßig dem vegetativen Pole des Eies genähert (pag. 20). Wenn diese Vermuthung richtig ist, so liegt hierin eine nicht unerhebliche Abweichung von allgemein bekannten Zuständen anderer thierischer Eier. Nach allem Gesagten bleibt es daher ungewiss, ob die Befruchtung bei *A.* sich am animalen Pole vollzieht oder nicht. Eben so fehlt bei HATSCHKE eine Angabe über die späteren Lagebeziehungen des Furchungskernes zur Hauptachse des Eies, d. h. ob derselbe die Mitte des letzteren erreicht oder nicht. Es ist sehr wünschenswerth, dass diese Verhältnisse bei *A.* baldigst eine eingehendere Berücksichtigung finden.

zu verfolgen. Namentlich geben B. & J. ein klares Bild der fortschreitenden Differenzirung der Furchungskugeln und ihrer Gestaltungen zu den typischen, auf einander folgenden Stadien.

Eine Wiederholung und Controllirung der Arbeit VAN BENEDEN & JULIN's lag einerseits nicht in meiner Absicht, und wäre andererseits nur dann vielleicht von einigem Werthe gewesen, wenn ich bei einer anderen, für diese Zwecke ebenfalls günstigen Form mit der gleichen Genauigkeit, wie es die beiden Forscher thun, hätte verfahren können. Allein die Eier von *Distaplia* eignen sich nicht zu derartigen Untersuchungen, und ich habe desshalb lieber auf dieselben verzichtet, als dass ich mir etwaige Beobachtungsfehler zu Schulden kommen ließ, welche bei der Ungunst der Objecte sich immer leicht einschleichen konnten. Ich will nur noch hervorheben, dass Alles, was ich von den hier in Betracht kommenden Stadien bei *Clavellina* aus eigenen Anschauungen kennen gelernt habe, mit den Angaben von VAN BENEDEN & JULIN in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt: dass ferner auch eine ganze Reihe von frühen, noch vor der Gastrulation ablaufenden Entwicklungsstadien von *Distaplia*, die ich im Folgenden anführen werde, zu den correspondirenden Stadien von *Clavellina* resp. mit den entsprechenden Figuren VAN BENEDEN & JULIN's stimmen.

Wir haben den Keim der *Distaplia* verlassen, als er sich im achtzelligen Stadium (Taf. 18 Fig. 4) befand. Die folgende Entwicklungsstufe habe ich in Fig. 5 dargestellt; diese entwarf ich zunächst nach einem optischen Durchschnitte, und nachdem ich denselben Embryo in eine Reihe von Schnitten zerlegt hatte, zeichnete ich die noch fehlenden Grenzlinien der Zellen ein und controllirte Lage und histologische Beschaffenheit der bereits früher eingezeichneten Kerne.

Über die Richtung der Hauptachse des Embryos der Fig. 5 können wir nicht im Zweifel sein. Die 2 oberen (dorsalen), großen Zellen (*En*) sind Entodermzellen, die unteren und seitlichen, kleineren Zellen gehören dem Ektoderm (*Ek*) an. Ob wir aber einen Längs- oder einen Querschnitt vor uns haben, kann nicht entschieden werden, da sich auch jetzt die Medianebene des Keimes noch nicht bestimmen lässt. Aus dem Bild, das ich aus der Betrachtung des ganzen Embryos gewonnen habe, geht mir unzweifelhaft hervor, dass ein Schnitt rechtwinklig zur Ebene unserer Figur uns ungefähr dieselben Verhältnisse zeigen würde wie Fig. 5. Daraus ist ersichtlich, dass die 4 Entodermelemente des achtzelligen Stadiums (Fig. 4)

sich noch nicht weiter getheilt, die Ektodermzellen hingegen sich bereits beträchtlich vermehrt haben und jetzt eine nach oben (dorsal) concave Scheibe bilden, welche die basalen Theile der Entodermzellen in sich aufnimmt. Beachtenswerth ist die symmetrische Anordnung der Ektodermzellen: im Schnittpräparate (Fig. 5) liegen zu beiden Seiten der Dorsoventralachse 3 Zellen, von welchen die unteren die größten, die Zellen des oberen Randes der Scheibe die kleinsten sind. Die Entodermzellen ragen mit ihrer dorsalen Fläche weit über den Rand der ektodermalen Scheibe hervor. Es sind sehr große, schöne Zellen, deren Contour seitlich und ventral mehrfach durch die Zellen des Ektoderms eingebuchtet erscheint. Die Totalform des Embryos Fig. 5 kann mit einer Kugel verglichen werden, deren dorsale (entodermale) Oberfläche etwas abgeplattet, daher auch etwas verbreitert ist.

Es gibt auf diesem, wie auch auf den nachfolgenden Stadien noch keine histologischen Unterschiede zwischen den ektodermalen und entodermalen Zellen. Auch differiren sie in ihrer Beschaffenheit noch nicht von dem befruchteten Eie (Fig. 1). Hier wie dort ist die Zelle prall mit Dotterkörpern gefüllt, und das sich um den Kern ansammelnde Ergoplasma bildet in beiden Fällen eine unregelmäßige Strahlenfigur.

Das soeben beschriebene Stadium von *Distaplia* scheint bei *Clavellina* nicht vorzukommen; wenigstens erfahren wir von VAN BENEDEN & JULIN (1 pag. 436), dass die 8 Blastomeren des achtzelligen Stadiums sich alle zu gleicher Zeit weiter theilen. Aus den 4 Ektodermzellen sind 8 Zellen geworden, welche sich zu 2 genau gleichen Gruppen zur Seite der Medianlinie ordnen. Von den 8 übrigen Zellen (dorsalen Zellen) werden 2 zu Ektodermzellen, 6 behalten aber noch ihre gemischte Natur; 4 von den letzteren liegen am dorsalen Pole der Verticalachse des Keimes, die übrigen 2 nehmen eine laterale Stellung ein. Nach SEELIGER wird das sechzehnzellige Stadium von *Clavellina* »nicht durch gleichzeitige Theilung der acht Zellen erreicht, sondern es furchen sich die Zellen paarweise nach einander, in der Weise, dass nie die bilaterale Symmetrie gestört wird« (pag. 50).

Gehen wir nun weiter zu unseren Fig. 6 und 7 über, welche beide einem etwas späteren Stadium entnommen sind als die Fig. 5. Der Schnitt Taf. 18 Fig. 6 ist ein realer Querschnitt. Die Fig. 7 ist hingegen ein Längsschnitt, der aus einer Combination eines optischen und realen Schnittes entstanden ist. Aus dem Querschnitt

Fig. 6, welcher etwa der Mitte des Längsschnittes Fig. 7 entstammt, ersieht man, dass die Elemente beider Keimblätter sich vermehrt haben. Zu beiden Seiten der Medianlinie befinden sich nun je 2 Entodermzellen und je 4 Ektodermzellen. Der Embryo ist, wie aus der Vergleichung von Fig. 6 und 7 leicht hervorgeht, oval geworden und an dem hinteren Pole etwas spitzer als am entgegengesetzten Ende. Die Entodermzellen zeigen eine gegenseitige Abplattung und stellen jetzt lange säulenförmige Gebilde dar, deren Kerne, wie auch schon früher (Fig. 5), ganz peripher liegen. Die Ektodermzellen bilden (wie auch in Fig. 5) eine becherförmige Scheibe, deren kreisförmiger Rand aber jetzt im Ganzen weiter hinauf (dorsalwärts) reicht, als es früher der Fall war. Gerade was diesen Punkt betrifft, so lassen sich bemerkenswerthe Unterschiede zwischen dem vorderen (*a*) und dem hinteren (*p*) Ende des Embryos nachweisen, und eben diese Verschiedenheiten ermöglichen es, schon auf diesem Stadium das Vorn und Hinten zu erkennen. Hinten (Fig. 7 *p*) reichen die Ektodermzellen etwas höher hinauf als vorn (*a*) und ihre oberste, dorsalste Zelle ist hinten kleiner, als diejenige, welche ihr gegenüber am vorderen Ende des Embryos liegt. Die der Fig. 7 benachbarten Schnitte der Serie bieten in so fern Interesse, als der zweitnächste Schnitt, der sich bereits auf der anderen Seite der Medianlinie befindet, genau dasselbe Bild liefert wie Fig. 7. Wir entnehmen daraus, dass die beiden seitlichen Hälften des Embryos noch vollkommen symmetrisch gebaut sind, dass ferner die hintere Ektodermzelle *Ek* auf der anderen Seite des Embryos ihr Spiegelbild besitzt.

Am hinteren Ende des Embryos dieses Stadiums finden sich also 2 durch ihre Kleinheit ausgezeichnete Ektodermzellen, welche einerseits charakteristisch für das hintere Embryonalende sind, andererseits die erste Anlage des »Nervenringes« bilden¹.

Taf. 18 Fig. 8 und 9 sind Abbildungen² von einem Quer- und einem Längsschnitte eines Stadiums, das nur um Weniges älter ist,

¹ S. unten pag. 552.

² Da bei *Distaplia* stets mehrere Embryonen in der Bruttasche des Mutterthieres liegen, so platten sie sich oft gegenseitig etwas ab, und hierdurch wird die äußere Form, zuweilen recht beträchtlich, beeinflusst. Darum ist auch oft die Dorsoventralachse eines Embryos kürzer als die eines anderen auf dem gleichen Stadium, das aber eine Abplattung von den Seiten her erfahren hat. Die Hauptachse der Fig. 8 ist z. B. länger als die der Fig. 9, obwohl beide Embryonen annähernd einem und demselben Stadium angehören.

als das von Fig. 6 und 7. Eine genauere Beschreibung dieser Figuren wäre überflüssig. Nach allem vorher Mitgetheilten leuchten die Fortschritte, welche der Embryo in seiner Entwicklung macht, von selbst ein. Die Ektodermzellen erstrecken sich zu beiden Seiten, auch vorn und hinten, immer mehr nach oben (dorsal) und zeigen hiermit das Bestreben, die Entodermzellen zu umwachsen. Es wird dadurch ein epibolischer Process eingeleitet, der später immer fortschreitet, vorn und hinten aber, wie wir noch sehen werden, auf verschiedene Art zum Abschluss kommt.

Die Stadien unserer Fig. 7 und 8 sind auch bei *Clavellina* vorhanden. Die Fig. 8 entspricht der Taf. 2 Fig. 17 der SEELIGER'schen Arbeit, noch mehr der Fig. 10c von VAN BENEDEN & JULIN (1 Taf. 2). Im letzteren Falle besteht der Embryo aus 32 Ektoderm- und 12 großen Entodermzellen. »La calotte ectodermique s'est notablement étendue: elle tend à envelopper par épibolie la masse entodermique, qui affecte la forme d'un cône à base et à sommet arrondis: la base du cône répond à la face dorsale de la gastrula« (1 pag. 438). Auch bei *Clavellina Rissoana* sind an dem hinteren Pole der Längsachse 2 durch ihre Kleinheit und Form ausgezeichnete Ektodermzellen (cellules cunéiformes) vorhanden, an denen das Hinterende auch hier leicht zu erkennen ist.

Werfen wir einen Blick auf die histologische Beschaffenheit der von uns zuletzt beschriebenen Stadien. Wenn auch keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Zellen der beiden primären Keimblätter bestehen, so kann doch hervorgehoben werden, dass die Kerne der Entodermzellen durchschnittlich kleiner sind, als die der Ektodermelemente. Auch zeigen sie im ruhenden Zustande eine mehr länglichovale Form und lassen weniger deutlich die sie zusammensetzenden Bestandtheile erkennen. Die ruhenden Kerne der Ektodermzellen sind hingegen fast immer rund, besitzen meist einen wohlausgebildeten Nucleolus und eine derbe, in die Augen fallende Membran. Außer diesen allerdings auch nicht durchgängig sicheren Kriterien ist ein Unterscheidungsmerkmal anzuführen, das bedeutungsvoll ist und in einer verschiedenen Anordnung des Ergoplasmas in den Ekto- und Entodermzellen seinen Ausdruck findet. Wenn die Kerne nicht in Karyokinese begriffen sind, so bildet es wie früher (Fig. 1—3 und 5) bei jenen eine unregelmäßige Strahlenfigur, in den Entodermzellen hingegen gewinnt es vom Stadium Fig. 6 an eine Spindelform, wobei die Achse der Spindel immer zur dorsalen Oberfläche der Zelle rechtwinklig steht (Fig. 6, 7 und 9).

Wenn jedoch der Kern einer Ektodermzelle in Theilung begriffen ist (Fig. 7 und 9 unten), so nimmt zwar das Ergoplasma ebenfalls eine Spindelform an, aber die Spindelachse steht dann der äußeren Oberfläche der Zelle parallel, und zwar ordnet sich das Ergoplasma zuerst zu einer Spindel an, und dann erst beginnen die mitotischen Erscheinungen im Kerne. Den Fig. 6, 7 und 9 zufolge ist auch die Richtung der Achsen der Mitosen im Ektoderm und Entoderm verschieden, die Spindelachse der Kerntheilungsfiguren entspricht aber in allen Fällen den Längsachsen der Ergoplasmaspindeln. Im Entoderm stellt sich also die Kernspindel senkrecht zur Oberfläche der Zelle, im Ektoderm parallel zu derselben. Auf die wichtige Bedeutung dieser Verschiedenheiten werde ich im Folgenden zurückkommen.

Dass das Ergoplasma sich zuerst in der Richtung der Spindelachse der aufzutretenden Mitose anordnet, ist eine Thatsache, welche mir darauf hinzudeuten scheint, dass hierbei die Rolle des activen und ordnenden Elementes, wie ich auch früher (im 1. Theile dieser Arbeit) ausgesprochen habe, wesentlich dem Ergoplasma zugeschrieben werden muss. In Eiern, welche weniger Dotter und nicht, wie bei *Distaplia*, in Gestalt großer Dotterkörper enthalten, wird dieses Phänomen schwerer zu beobachten sein. Bei *Clavellina* aber tritt dasselbe desswegen nicht in einer auffälligen Form zu Tage, weil hier die Längsachsen aller Theilungsspindeln während der Furchung parallel zur äußeren Oberfläche des Keimes stehen, also wie es bei *Distaplia* nur im Ektoderm der Fall ist. »Pendant toute la durée de la segmentation«, sagen VAN BENEDEN & JULIN, »les phénomènes de division cellulaire procèdent d'arrière en avant. en ce sens que dans toutes les cellules les sillons de segmentation apparaissent d'abord sur la face dirigée vers l'arrière« (1 pag. 440).

Bei *Clavellina* prägen sich die Unterschiede zwischen den Elementen der beiden primären Keimblätter schon frühzeitig aus, indem die Zellen des Ektoderms bei ihren rasch auf einander folgenden Theilungen ihre Dottersubstanz viel schneller assimiliren als die Entodermzellen (Taf. 23 Fig. 71—75). Bei den einfachen Ascidien sind die Entodermzellen oft besonders gefärbt, und SEELIGER theilt von seiner *Clavellina* mit, dass sie sich bereits auf dem 16-Stadium durch eine gelbliche Färbung auszeichnen (pag. 50).

Bis zum Stadium unserer Fig. 8 und 9 ließ die Entwicklung von *Distaplia* im Wesentlichen eine unverkennbare Ähnlichkeit mit der von *Clavellina* erkennen. Von hier ab trennen sich die Wege. Das

abweichende Verhalten von *D.* wird dadurch eingeleitet, dass die Entodermzellen eine andere Theilungsrichtung einschlagen. Während die Ektodermzellen sich so theilen, dass die von ihnen eingenommene Oberfläche stets vergrößert wird, und sie dadurch mehr und mehr zur Umwachsung der Entodermzellen an Boden gewinnen, theilen sich die letzteren derart, dass ihre Kernspindeln parallel zur Dorsoventralachse stehen. Dadurch entsteht an der dorsalen Fläche des Keimes bald eine 2. Schicht entodermaler Elemente, die sich im Folgenden zu einer »Entodermplatte« anordnen, deren weitere Entwicklung wir im nächsten Kapitel zu betrachten haben (Taf. 18 Fig. 10—12).

Fragen wir uns nun, bis zu welchem Stadium die Entwicklung von *Clavellina* und *Distaplia* in übereinstimmender Weise verläuft, so können wir dasselbe als eine Plakula im Sinne BÜTSCHLI'S bezeichnen, welchen Terminus VAN BENEDEN & JULIN für die achtzellige Entwicklungsstufe der *Clavellina* ebenfalls in Anwendung bringen.

Mit einigen Worten möchte ich hier noch eines Punktes erwähnen, welcher mir nicht ohne Interesse zu sein scheint. Auf den soeben beschriebenen Stadien von *Distaplia* findet sich, wie wir sahen, keine geräumige Furchungshöhle, wohl aber kleinere, mit Abortiveiern gefüllte Lücken zwischen den Zellen der beiden primären Keimblätter (Fig. 5—9). Wie die Abortiveier in die Lücken hineingerathen, lässt sich leicht verstehen, wenn man sich daran erinnert, dass sie schon in der kleinen Furchungshöhle des zweizelligen Stadiums (Fig. 2 *F*) vorhanden waren (vgl. oben pag. 536). Während der folgenden Zelltheilungen werden die in einem Haufen liegenden Abortiveier aus einander gedrängt und nehmen nun in den Lücken Platz. Mit anderen Worten: die auf dem zweizelligen Stadium einheitliche Furchungshöhle hat sich in eine Anzahl von Spalträumen zwischen den Zellen der primären Keimblätter getheilt. Später verschwinden diese Lücken und damit auch die in ihnen enthaltenen Abortiveier. Über das Schicksal der letzteren kann ich Folgendes anführen. In Fig. 8 sieht man, dass 2 Entodermzellen außer ihrem Kerne noch ein sich stärker färbendes Gebilde (*Aov*) enthalten. Das Studium zahlreicher Schnitte lehrt nun, dass diese Körper nichts Anderes sind, als von den Entodermzellen aufgenommene Abortiveier, welche dann auch nicht selten Zustände darbieten, die auf ihre spätere Auflösung in diesen Zellen hindeuten. Die Annahme, die ich auf pag. 134 des 1. Theiles der Arbeit ausgesprochen habe, dass

nämlich die Abortiveier zum Theil den Entodermzellen als Nahrungsmaterial dienen, findet somit eine thatsächliche Begründung.

3. Die Gastrulation und die Entstehung des Vorderdarmes.

Streng genommen gehören die im vorigen Abschnitte beschriebenen Figuren 6 und 9 nicht mehr in den Rahmen dieses Capitels, weil die Entodermzellen wenigstens zum Theil bereits in Theilung begriffen waren, welche die bisher zweischichtige Anlage in eine mehrschichtige umzugestalten beginnt.

Wenn wir uns vorerst noch zu *Clavellina* wenden, so werden die Veränderungen, welche bei ihr dem Plakula-Stadium nachfolgen, von SEELIGER und von VAN BENEDEN & JULIN annähernd in übereinstimmender Weise geschildert. »La face endodermique ou dorsale s'aplatit d'abord; puis elle devient concave et la dépression délimitée par l'endoderme, s'approfondissant de plus en plus, devient l'archenteron de la gastrula. Cette cavité est dirigée, chez la gastrula, de haut en bas et d'arrière en avant. La calotte ectodermique est devenue plus mince; elle s'est étendue en surface: elle gagne bientôt la face dorsale de la larve. Le bord de la calotte atteint alors le bord de l'orifice d'invagination, qui n'est autre que le blastopore« (1 pag. 438—439). Nach SEELIGER kommt die Gastrula durch einen Proceß zur Ausbildung, der »zwischen Invagination und Umwachsung die Mitte hält« (pag. 51). Diese Anschauung ist vollkommen zutreffend; denn ein typischer Gastrulationsproceß durch Invagination oder Embolie, so, wie er bei *Amphioxus* und *Phallusia mamillata* nach KOWALEWSKY stattfindet, kommt bei *Clavellina* nicht vor. Er kann schon aus dem Grunde hier nicht vorkommen, weil eine geräumige, für die Invagination des Blastoderms geeignete Furchungshöhle fehlt. Der Urdarm verdankt bei *Clavellina* seine Entstehung einer anfänglichen Abflachung der Entodermzellen und einer darauf folgenden Erhebung der Seitenränder der Plakula, welche letzteren einander entgegenwachsen und den Blastoporus allmählich verengern. Dieser Umwachsungsproceß hat aber seinen Sitz hauptsächlich in den Ektodermzellen, welche sich rascher vermehren und so zu einer Ausdehnung des Ektoderms nach der dorsalen Fläche des Embryos führen. Die dorsal gelegenen Entodermzellen werden schließlich von Ektodermelementen bedeckt, welche eben so wie die Entodermzellen den Blastoporus begrenzen helfen (Taf. 23 Fig. 71—73).

Diese bei *Clavellina* vorkommende Art der Gastrulation ist in der That weder eine wahre Embolie, noch eine wahre Epibolie, sondern ein Vorgang sui generis. Im Folgenden werde ich sie als Pseudembolie bezeichnen.

Die Zustände bei *Clavellina* sind für uns desswegen von großer Wichtigkeit, weil der hier wirkende Umwachsungsprocess sich bei *Distaplia* noch in viel höherem Maße vollzieht und in so fern noch eine Complication erfährt, als er mit einer in dorso-ventraler Richtung vor sich gehenden Vermehrung der Entodermzellen verbunden ist. Gegenüber der bedeutenden Rolle, welche der Umwachsungsprocess bei *Distaplia* spielt, tritt die eigentliche Pseudembolie wesentlich zurück und führt nicht mehr zur Entstehung eines Urdarmes: der Embryo bleibt auch nach Vollendung der Gastrulation eine Zeit lang als ein solides, jedes Binnenraumes entbehrendes Gebilde bestehen.

Die Figur, zu deren Betrachtung wir jetzt übergehen (Taf. 18 Fig. 10), ist ein Querschnitt eines Stadiums, das schon bedeutend weiter vorgerückt ist, als dasjenige der Fig. 6 und 9. Aus den Präparaten einiger Zwischenstadien, die mir zu Gesicht kamen, ließ sich die Anschauung gewinnen, dass jede Entodermzelle eine viel kleinere Zelle durch mitotische Theilung nach der oberen, dorsalen Fläche hin (Fig. 6 und 9) abgiebt. Diese neuentstandenen kleineren Zellen liegen anfangs jede genau über ihrer Mutterzelle, wie es Fig. 10 verdentlicht. Erst später treten gegenseitige Verschiebungen der oberen und unteren Entodermzellen ein, derart, dass jene sich zwischen die unteren einkeilen (Fig. 11). Diese beiden Zellenlagen fasse ich unter dem gemeinsamen Ausdruck »Entoderm« zusammen und unterscheide in dem letzteren vorerst ventrale (*ve*) und dorsale (*de*) Zellen. Wir werden später sehen, dass diese Unterscheidung sich nur bis zu einem gewissen Stadium durchführen lässt. Nachdem die Entodermelemente sich weiter vermehrt haben, werden die Größenunterschiede in den Derivaten der beiden Zellenlagen weniger auffällig, und die Auseinanderhaltung der letzteren bietet keine Anhaltspunkte mehr. Diejenigen Entodermzellen nun, welche auch fernerhin die dorsale Fläche des Embryos einnehmen, fasse ich als dorsale Entodermplatte zusammen.

Die Figuren 10 und 11 zeigen ferner, dass die Zellen der Entodermplatte (*de*) in eine kontinuierliche Reihe mit den Ektodermzellen gestellt sind: es ist aber nicht so ganz leicht, an dieser Stelle die Grenzen zwischen den Elementen der primären Keimblätter zu ziehen,

um so mehr, als beide Zellenarten da, wo sie in einander übergehen, an Größe nur unbedeutend verschieden sind und ihre histologischen Charaktere ebenfalls keine guten Merkmale darbieten. Ich war deshalb lange Zeit der Meinung (2), es hier nicht mit dorsalen Entodermzellen, sondern mit Ektodermzellen zu thun zu haben, und vermochte sogar, dieses Stadium mit einer Beobachtung KUPFFER's in Einklang zu bringen, der zufolge bei *Ascidia canina* eine mehrschichtige Blastula (1 pag. 129—130, Taf. 8 Fig. 7) bestand, und später erst der Einstülpungsprocess erfolgte. Nach der Entdeckung der in dorso-ventraler Richtung sich vollziehenden Theilung der ersten Entodermzellen musste ich zu einer anderen Auffassung kommen und die Prozesse, welche auf späteren Stadien vor sich gehen, auch in einem anderen Lichte betrachten.

Auf Taf. 19 habe ich eine Querschnittserie von einem Embryo abgebildet, der etwas älter ist als der von Fig. 10, 11 und 12. (Auf diesen Längsschnitt komme ich weiter unten noch zu sprechen.) Er ist nicht mehr wie bisher annähernd kugelrund, sondern sein einer Pol, den wir später als den hinteren kennen lernen werden, hat sich merklich zugespitzt, der andere, vordere hingegen ist entsprechend verdickt. Der ganze Embryo hat jetzt eine mehr oder weniger ovale Form, welche am Längsschnitte (Taf. 18 Fig. 12) wohl zu erkennen, aber noch nicht zur völligen Ausbildung, wie am Objecte der Querschnittserie, gelangt ist. Die dorsale Fläche, welche auf dem Plakula-Stadium abgeflacht war und sich nach der Vermehrung der Entodermzellen (Fig. 10 und 11) wieder etwas gewölbt hatte, zeigt nach dem hinteren Pole zu abermals eine Abflachung (vgl. auch Fig. 12).

Die Querschnitte auf Taf. 19 stellen eine continuirliche Serie dar, welche ganz in der Nähe des vorderen Poles mit Fig. 13 beginnt und sich so weit nach hinten erstreckt wie die auch am ganzen Object sichtbar gewesene Abflachung der dorsalen Fläche (Entodermplatte) reicht (Fig. 24). Die Dotterkörper, die ich in den Abbildungen nicht wiedergegeben habe, erfüllen in gleichmäßiger Weise die Zellen der beiden Keimblätter, und es ist auch auf diesem bereits vorgerückten Stadium noch nicht möglich, scharfe histologische Unterschiede zwischen den Derivaten der Ento- und Ektodermzellen zu finden.

Betrachten wir zunächst die Elemente des oberen Keimblattes. Man kann von ihnen im Allgemeinen sagen, dass sie auf der ventralen Fläche des Embryos größer sind, nach den beiden

Seiten und nach oben (dorsal) successive an Größe abnehmen; die kleinsten von ihnen bilden auf der dorsalen Fläche eine gleichmäßige Umrahmung um die hier gelegenen Zellen der Entodermplatte (vgl. namentlich die Fig. 14—18 *Emp*, 19 u. 20 *Pgr*). Auf diese Weise bildet sich um die Entodermplatte ein dorsaler Ring von kleineren Ektodermzellen, die sehr bald auch durch eine intensivere Färbung in Carmin sich auszeichnen und dadurch sich nicht nur von den benachbarten Entodermzellen, sondern auch von den übrigen Ektodermzellen merklich unterscheiden. Sie enthalten etwas weniger Dotterkörper, zeigen hingegen eine entsprechende Zunahme ihres Ergoplasmas und einen relativ großen Kern. Die stärkere Färbbarkeit dieser Zellen rührt eben von dem Vorhandensein einer verhältnismäßig größeren Menge Ergoplasmas her, das die Eigenschaft besitzt, sich in Boraxcarmin leicht rosa zu färben. Wir werden sehen, dass die Zellen des ektodermalen Ringes in die Bildung der sich später differenzirenden »Nervenplatte« eingehen, und können daher den Zellenring eben so gut als Nervenring bezeichnen. Die spezifischen Eigenschaften dieser Zellen erhalten sich auch während der folgenden Entwicklung und sind Charaktere von echten Nervenzellen (vgl. namentlich Fig. 17—19 *Nz*).

Fassen wir die hinteren Schnitte der Serie ins Auge, so sehen wir, dass auf dem letzten abgebildeten Schnitte (Fig. 24) die Elemente des Nervenringes fehlen, dass derselbe (*Np*) vielmehr auf dem Schnitte Fig. 23 einen scharfen Abschluss findet. Dieser wird von 4 transversal gestellten Zellen gebildet, welche auf dem vorhergehenden Schnitte ebenfalls noch getroffen sind (Fig. 22 *Np*). Aber hier liegen die medialen Nervenzellen nicht dicht an einander, sondern lassen einen Zwischenraum wahrnehmen. Aus der Combination der Verhältnisse der Fig. 22 und 23 geht also hervor, dass die medialen Nervenzellen von den Seiten her gegen die Medianlinie rücken, wobei ihre hinteren Enden zuerst zur Vereinigung kommen. An Median-schnitten sieht man diese Anordnungen nicht: ein genau durch die Medianlinie geführter Schnitt trifft hier überhaupt keine Nervenzellen. Erst etwas seitliche Schnitte zeigen, dass die Nervenzellen sich in der That zuerst am hinteren Körperende ausbilden und sich auch hier zuerst zu einer geschlossenen »Nervenplatte« anordnen (Taf. 18 Fig. 12 *Nz*). Weiter vorn geführte Schnitte zeigen, dass die Nervenzellen der mittleren Region des Embryos jederseits die dorsalsten Ektodermelemente sind, welche von einander zunächst durch die ganze Breite der Entodermplatte getrennt werden. Diese

Verhältnisse treten am anschaulichsten in den Fig. 18—20 hervor. An der vorderen Circumferenz des Nervenringes fehlt die regelmäßige Anordnung der Nervenzellen, wie sie am hinteren Pole des Embryos zur Beobachtung kam. Sei es, dass die vordere Grenze des Nervenringes an Schnitten überhaupt nicht in klarer Weise hervortritt, weil Querschnitte in dieser Region bereits unregelmäßige Bilder zu geben anfangen, sei es, dass die Nervenzellen auf diesem Stadium vorn sich noch nicht deutlich von den benachbarten Ektodermzellen abheben, kurz, eine deutliche Nervenplatte ist vorn noch nicht entwickelt, und wir können mit Bestimmtheit angeben, dass sie zuerst am hinteren Pole auftritt (Taf. 19 Fig. 13).

Längsschnitte können über diesen Punkt keinen sicheren Aufschluss geben. Fig. 12, einem etwas jüngeren Embryo entnommen, zeigt, dass die Entodermplatte vorn ebenfalls an kleinere Ektodermzellen stößt, die zwar einen nervösen Charakter zu haben scheinen, sich aber doch viel weniger scharf von den übrigen Ektodermzellen unterscheiden, als hinten.

Hervorgehoben muss noch werden, dass die Theilungsrichtung der Ektodermzellen dieselbe wie früher geblieben ist: die Theilungsspindeln ihrer Kerne stehen mit ihrer Längsachse der äußeren Oberfläche der Zellen parallel (Fig. 17, 18 und 12).

Gehen wir zur Betrachtung der Entoderm-elemente unserer Querschnittserie und der Fig. 12 über. Was zunächst die letztere angeht, so können wir hier noch die früheren beiden Zellenlagen unterscheiden (*de* und *ve*), müssen jedoch darauf aufmerksam machen, dass zwischen dieselben sich bereits Zellen eingeschoben haben, welche sicher Derivate der dorsalen Entodermis sind. Sie dienen nicht zur Begrenzung der dorsalen Oberfläche, gehören also auch nicht zu den Zellen, die in die Bildung der Entodermplatte eingehen. Mitosen, welche häufig in den Zellen der oberen Lage angetroffen werden und die auf dem Stadium der Plakula einmal die von ihnen eingeschlagene Richtung beibehalten, sind hier in den ventralen Entodermzellen nicht vorhanden (Taf. 18 Fig. 12 links). Es ist daraus ersichtlich, dass die letzteren nach ihrer Entstehung sich zunächst nicht weiter vermehren und längere Zeit ihre ursprüngliche Größe bewahren. Der Hauptsitz der Vermehrung im Entoderm befindet sich also in den Zellen der oberen Lage. Es herrscht keine regelmäßige Anordnung in den Zellen der Entodermplatte. Ihre oberen Contouren buchten sich nach der dorsalen Seite hin etwas aus, und von oben betrachtet erscheint die Platte als ein ovales Feld, das

von den Grenzlinien der Zellen mosaikartig durchsetzt wird. Hierbei ist zu bemerken, dass die früher vorhandene, noch in der Fig. 10 sichtbare symmetrische Vertheilung sich nach und nach verwischt hat, und dass aus den medianwärts gelegenen Grenzlinien der Zellen sich eine Medianlinie nicht construiren lässt. Wollte man dieses dennoch versuchen, so würde sie einen zickzackartigen Verlauf nehmen, da die Zellen der einen Seite des Embryos in die andere übergreifen. Dies tritt auch an der Querschnittserie deutlich zu Tage und kann nicht etwa von einer ein wenig schiefen Richtung der Schnitte herrühren.

Die Frage nun, wann die ersten asymmetrischen Erscheinungen bei *Distaplia* auftreten, lässt sich dahin beantworten, dass sie, durch die gegenseitigen, bereits oben pag. 550 erwähnten Verschiebungen zwischen den ventralen und dorsalen Entodermzellen eingeleitet, auf dem Stadium zwischen Fig. 10 und 11 zum Vorschein kommen.

Es ist von Interesse, dass die strenge Symmetrie, welche bei *Clavellina* auch den weiteren Theilungen der Zellen zu Grunde liegt, bei *Distaplia* durch einen Process gestört wird, durch welchen sich die Entwicklung beider Species von einander unterscheidet. Die Theilungsrichtung der Zellen bleibt bei *Clav.* auch weiterhin in den beiden Keimblättern die gleiche, während sie bei *Distaplia*, wie wir sahen, von der Plakula an im Entoderm und Ektoderm verschieden wird. Auch auf dem Stadium, welchem die Querschnittserie (Taf. 19) entnommen ist, dauert diese Verschiedenheit fort, indem die Theilungsspindeln der Entodermzellen alle mehr oder weniger der Dorsoventralachse des Embryos parallel stehen (Fig. 16, 19, 21 und 22).

Die Vermehrung der Entodermzellen geht auch bei diesem Embryo hauptsächlich in der dorsalen Region vor sich, aber nicht in der ganzen Ausdehnung der Anlage gleichmäßig. Am hinteren Pole erfolgt sie etwas rascher als vorn, und dies tritt später noch viel ausgeprägter zu Tage; lateral geht sie wiederum rascher vor sich als in der Nähe der Mediane. Der letztere Umstand führt bald dazu, dass an den Seiten der Entodermplatte die Zellen kleiner werden und auf dem Querschnitte zuweilen jetzt schon als besondere Gruppen hervortreten, welche aber einstweilen noch nicht genügend von den benachbarten Entodermzellen abgegrenzt werden können. Jedenfalls liegen sie immer unter dem Ektoderm und dem Nervenringe, und ihre dorsalen Elemente nehmen Antheil an der unteren resp. lateralen Begrenzung der embryonalen Rückenfläche (Taf. 19

Fig. 14—18 *Gm*). Diese Zellgruppen spielen im weiteren Verlaufe der Entwicklung eine bedeutende Rolle, indem sie die ersten deutlich erkennbaren Anlagen des mittleren Keimblattes sind.

Das Mesoderm differenziert sich, wie Querschnitte zeigen, in der vorderen Partie des Embryos zuerst; dies stimmt mit den Befunden SEELIGER'S und VAN BENEDEN & JULIN'S an *Clavellina* überein. In der Reihe weiter hinten gelegener Schnitte verstreicht die Mesodermanlage ganz allmählich; ihre Stelle wird durch größere Zellen eingenommen, die sich von den übrigen Elementen der Entodermplatte gar nicht unterscheiden (Fig. 19 ff.).

Diese kurzen Hinweise auf die Art der Entstehung des Mesoderms, welchem wir im Folgenden ein besonderes Capitel widmen werden, mögen für jetzt genügen.

Aus der beschriebenen Schnittserie ist ferner ersichtlich, dass die Rückenfläche des Embryos, die vorn nur abgeflacht ist, sich weiter hinten etwas vertieft und sich in Fig. 19 zu einer seichten und breiten Rinne gestaltet. Weiter hinten verliert sich diese Einsenkung abermals, und die Entodermplatte findet ihren jähen Abschluss an den 4 erwähnten Nervenzellen der Fig. 22 und 23.

Ich wiederhole hier ausdrücklich, dass der Boden der Rückenfläche und Rückenrinne des Embryos ausschließlich von Entodermzellen gebildet wird. Es ist dies eine Thatsache von großer Bedeutung, wenn es sich um die Beurtheilung der späteren Vorgänge handelt. Ich will nur noch hervorheben, dass da, wo die Einsenkung der Rückenfläche tiefer wird (Fig. 19), die sie begrenzenden Zellen der Entodermplatte eine radiäre Stellung zu ihr einzunehmen bestrebt sind. Dies wird zweifelsohne durch das Entgegenwachsen der seitlichen Ränder der Rückenfläche hervorgerufen: die freien, dorsalen Ränder der Entodermzellen werden an einander geschoben, wodurch die Zellen zusammengedrückt werden, an Länge aber entsprechend zunehmen.

Betrachten wir nun einen etwas älteren Embryo, von dem die Fig. 25—32 (Taf. 19 und 20) uns Querschnitte vorführen. Die letzteren sind einer Serie entnommen. Der Schnitt Fig. 25 liegt am meisten vorn und ist der 9. der Serie (bei einer Schnittdicke von 15μ). Die folgende Figur ist der 15. Schnitt der Serie. Die Schnitte zwischen Fig. 25 und 26 (also 5 an Zahl) bieten ungefähr dieselben Verhältnisse wie Fig. 25, was mit nur unwesentlichen Abweichungen auch von den vor Fig. 24 gelegenen 9 Schnitten gesagt werden kann. Der Schnitt Fig. 27 ist der 17., Fig. 28 der 18., Fig. 29 der

20., Fig. 30 der 23., Fig. 31 der 25. und Fig. 32 der 27. Schnitt der Serie.

Anknüpfend an das zuletzt betrachtete Stadium muss hervorgehoben werden, dass der ganze Embryo, ohne seine Form merklich zu verändern, bedeutend gewachsen ist (vgl. auch den Längsschnitt Fig. 36). Die Prozesse, welche auf der vorhergehenden Entwicklungsstufe ihren Anfang genommen haben, sind im jetzt zu schildernden Stadium bereits weiter vorgeschritten. So ist die Umwachsung, die am vorderen Pole des Embryos viel rascher und ohne Complicationen vor sich geht, um Vieles weiter gediehen. Schon in Fig. 12 konnten wir bemerken, dass die Ektodermzellen des vorderen, verdickten Poles des Embryos etwas weiter dorsal hinaufreichen und überhaupt vorn zahlreicher sind als hinten. An etwas älteren Embryonen (Fig. 13) ist die Umwachsung des vorderen Poles beinahe vollendet. Sie geht selbstverständlich in gleichem Maße von vorn und von den Seiten vor sich, und zwar in so schnellem Tempo, dass der Embryo der Fig. 25—32 an ungefähr 14 vorderen Schnitten eine über die dorsale Fläche ohne Unterbrechung hinziehende Ektodermischiebt aufzuweisen hat (Fig. 25). Die Zellen der letzteren tragen hier nicht die Merkmale der Nervenzellen, sondern schließen sich zunächst in ihrem ganzen Umfange den gewöhnlichen Ektodermzellen an. Wir werden im Folgenden sehen, dass ein Theil dieser Zellen, und zwar derjenige, der an die Nervenzellen der Fig. 26 angrenzt, sich später in Nervenelemente umbildet, aber eine abweichende, sich der übrigen Anlage des Nervensystems nicht anschließende Art der Entwicklung durchmacht.

Was wir aber jetzt besonders betonen müssen, ist der Umstand, dass die ganze vordere Partie des Entoderms bis in die Region des Schnittes Fig. 26 durch das Ektoderm in gleichmäßiger, einfacher Weise überwachsen worden ist, dass ferner die jetzt die dorsale Fläche dieser Region einnehmenden Ektodermzellen sich nicht zu einer gesonderten Nervenplatte anordnen. Im Hinblick auf die in der hinteren Region des Embryos vor sich gehenden Prozesse, die, wie wir gleich sehen werden, in viel complicirter Weise ihren Verlauf nehmen, bezeichne ich die vordere Region als die epibolische.

Wenn also die Vorgänge in der vorderen Embryonalregion als eine reine, ungetrübte Epibolie aufgefasst werden müssen, so kann die gleiche Auffassung nicht auf die hintere Region übertragen werden.

Hier haben wir es mit einem Prozesse zu thun, der sich auf das engste an die Gastrulation bei *Clavellina* anschließt und den wir am Eingange dieses Capitels als Pseudembolie bezeichnet haben. Der bedeutungsvollste Unterschied zwischen *Clavellina* und *Distaplia* besteht aber darin, dass die Pseudembolie im letzteren Falle nur vorübergehend ist, d. h. zu keiner bleibenden Bildung führt: durch sie entsteht nicht, wie es bei den socialen Ascidien die Regel ist, ein Urdarm (Vorderdarm) mit seinen Derivaten, sondern seine ganze Anlage verschwindet sehr bald, indem die Zellen seiner Wandung zusammenrücken und das Lumen des Urdarmes vollständig ausfüllen.

Die Grenze zwischen der epibolischen und pseudembolischen Region ist bei Embryonen aus den Stadien der Fig. 25—32 durch das Erscheinen von 4 Nervenzellen gegeben, welche ungefähr in der Mitte der dorsalen Fläche des Embryos liegen und eben so wie diejenigen, die wir am Hinterende des Embryos getroffen haben (Taf. 19 Fig. 23 und Taf. 20 Fig. 31), in einer transversalen Reihe angeordnet sind; kurz, die hintere Grenze der epibolischen Region fällt mit dem vorderen Umfange des Nervenringes zusammen. Man kann auch sagen, dass die dorsalen und hintersten Ektodermzellen des epibolischen Abschnittes sich in Nervenzellen umwandeln und den Nervenring gegen die epibolische Region abschließen.

Es liegt in der Natur der Sache, dass die Form des Nervenringes im engsten Zusammenhang mit den Vorgängen, welche sich in der pseudembolischen Region abspielen, steht. Dadurch, dass die Entodermplatte sich einbuchtet und ihre Seitenränder sich einander nähern, werden die lateralen Partien des Nervenringes zusammengeführt, so dass er bei Betrachtung von oben als ein Ellipsoid erscheint, dessen große Achse in die Medianebene des Embryos fällt und dessen vordere und hintere Curve durch die 4 vorderen und 4 hinteren Nervenzellen eine Abplattung erlitten hat. Aus den Fig. 26—31 fällt es nicht schwer, sich diese Verhältnisse zu reconstruiren. Die Zellen des Nervenringes heben sich überall deutlich hervor (namentlich in Fig. 26, 29 und 31 *N_p*, *N_v*).

Auf das specielle Verhalten des Nervensystems, sowie auch auf die Beschaffenheit der übrigen Ektodermzellen gehe ich hier nicht näher ein, sondern verweise theils auf die Abbildungen, theils auf das Capitel über die Entwicklung des Nervensystems.

Was nun die Entodermelemente angeht, so lässt sich über dieselben Folgendes angeben. Im vorderen, epibolischen Theile hat sich ihr Verhalten gegenüber dem des jüngeren Stadiums, Fig. 13,

im Allgemeinen nicht verändert (Fig. 25). Ihre dorsalen Zellen sind nur etwas kleiner und zahlreicher geworden, lassen aber auch hier nichts von einer symmetrischen Anordnung erkennen. Auf dem Schnitte Fig. 26 hingegen, der seiner Lage nach ungefähr dem Schnitte Fig. 14 des vorhergehenden Stadiums entsprechen würde und hier an der Grenze der epibolischen und pseudembolischen Region liegt, sind zur Seite der Zellen der Entodermplatte 2 symmetrisch gelagerte Zellgruppen vorhanden, in welchen wir die Anlagen des Mesoderms des vorigen Stadiums wiedererkennen. Ihre Zellen sind etwas kleiner geworden und lassen sich schon dadurch leicht von den Entodermzellen abgrenzen.

Die folgenden Figuren der Serie fallen sämtlich in die pseudembolische Region, und die Schnitte Fig. 27—30 geben ein anschauliches Bild davon, wie die Pseudembolie hier von statten geht. Man versteht sie am besten, wenn man sich denkt, die Umwachsung von Seiten der Ektodermzellen geschehe auch hier in derselben Weise wie im epibolischen Theile, nur mit dem belangreichen Unterschiede, dass die Entodermzellen resp. die Zellen der Entodermplatte hier in Mitleidenschaft gezogen werden und diesen Process zugleich mit den Ektodermzellen durchmachen. Nur umwachsen sie nicht wie die letzteren in der vorderen Region einen anderen Zellencomplex, das Entoderm, sondern nur einen Raum, den sie später selbst ausfüllen. Dieser Raum ist aber nichts Anderes, als der Gastruladarm, seine äußere Öffnung entspricht dem Gastrulamund oder dem Blastoporus. Bei *Distaplia* werde ich den Gastruladarm im Folgenden als Pseudogastralgrube oder -Höhle bezeichnen.

Die Anfänge des pseudembolischen Processes fanden sich schon früher, auf dem Stadium der Fig. 13—24, also gleich nach der Ausbildung der Entodermplatte (vgl. auch das etwas jüngere Stadium der Fig. 12). Auf dem Schnitt Fig. 19 haben wir die Einsenkung der Entodermplatte resp. die Hebung der Seitenränder der Dorsalfläche wahrzunehmen versucht. Wir brauchen uns diese Verhältnisse nur noch weiter vorgerückt zu denken, um die Fig. 27—30 zu verstehen. Die Seitenränder der Rückenfläche der pseudembolischen Region haben sich bereits mächtig erhoben (namentlich in Fig. 29), wodurch die radiäre Stellung der Zellen der Entodermplatte noch viel ausgeprägter wird. Außerdem buchten sich die dorsalen, der Pseudogastralhöhle zugewendeten Enden der Zellen in dieselbe vor, so dass der Boden und die Seitenwände der letzteren ganz unregelmäßige Contouren erhalten.

Indem ich mir vorbehalte, auf die feineren Vorgänge im Umkreise der Pseudogastralhöhle im Capitel über das Mesoderm, zu welchem sie in engem Connex stehen, ausführlicher einzugehen, hebe ich nur noch hervor, dass die Pseudogastralhöhle in ihrem ganzen Umfange der pseudembolischen Region des Embryos angehört. Aus dem Verhältnis der abgebildeten Schnitte zur Reihenzahl der Schnitte der ganzen Serie (vgl. pag. 555—556 oder die Tafelerklärung) geht ferner hervor, dass die Grenze zwischen den beiden Abschnitten ungefähr in der Mitte des Embryos liegt, was auch die Längsschnitte (Taf. 20 Fig. 36, wo die Linie *dv* ungefähr diese Grenze andeutet) bestätigen.

Über die anderen, tiefer gelegenen Entodermzellen kann ich mich kurz fassen, indem ich hauptsächlich auf die Abbildungen verweise. Ich will nur erwähnen, dass sie sich vorn viel langsamer vermehren, als hinten und also vorn auch größer bleiben (Taf. 19 Fig. 25, 26, Taf. 20 Fig. 31, 32, sowie 36). Wir werden später das Resultat, zu welchem diese Differenz führt, näher kennen lernen.

Die Befunde an etwas älteren Embryonen lehren, dass der Schluss der Pseudogastralhöhle und des Blastoporus in der einmal eingeschlagenen Weise fortschreitet, und zwar in der Richtung von vorn nach hinten. Die erstere schwindet also vorn zuerst, wird kleiner und rückt, wenn man so sagen darf, immer mehr nach hinten. In dem Maße nun, wie dies geschieht, kommen die seitlichen Zellen des Nervenringes in der Medianlinie zur Vereinigung, theilen sich einmal und reihen sich an die schon vorhandenen 4 vorderen Zellen (Fig. 26) an. Auf diese Weise entsteht nach und nach die Nervenplatte und kommt erst nach der Vollendung des pseudembolischen Processes in ihrem ganzen Umfange zur Ausbildung.

Längsschnitte von einem Stadium, auf welchem die Pseudogastralhöhle vorn zum Theil geschlossen ist, habe ich in den Fig. 33—36 der Taf. 20 dargestellt. Die uns von Querschnitten her bereits bekannten Verhältnisse treten namentlich am Medianschnitte (Fig. 36) recht anschaulich zu Tage. Die Pseudogastralhöhle wird einerseits von Nervenzellen, andererseits von Entodermzellen begrenzt, welche letzteren auch in der Richtung der Längsachse radiär zu derselben stehen. Aus Quer- und Längsschnitten gewinnt man also die Vorstellung, dass die Entodermzellen von der Pseudogastralhöhle aus nach allen Richtungen strahlenförmig divergiren. Sie sind in reger Theilung begriffen (vgl. auch Taf. 19 Fig. 27—29), und man

kann hinzufügen, dass der Herd der Vermehrung sich jetzt in der unmittelbaren Umgebung der Pseudogastralhöhle befindet.

Ein zur Seite des Medianschnittes gelegener Längsschnitt (Taf. 20 Fig. 35) giebt kein so instructives Bild mehr, hauptsächlich deswegen, weil er die hintere Partie des Embryos seitlich, zugleich also weiter vorn trifft. Die Pseudogastralhöhle ist hier eben noch getroffen, aber bereits von kleineren Zellen umgeben, in welchen wir sowohl nervöse Elemente als auch Zellen vor uns haben, in denen wir die Mesodermanlagen des vorigen Stadiums wiedererkennen müssen. Die Fig. 34, ein noch mehr lateral und entsprechend weiter vorn gelegener Sagittalschnitt, zeigt die Gastralhöhle nicht mehr. An ihrer Stelle finden sich kleinere Ektodermzellen, welche zum Theil wohl Elemente des Nervenringes sind, während die Mesodermanlage an Umfang zugenommen hat. was an dem nächst-lateralen Schnitte (Fig. 33) noch in höherem Maße der Fall ist.

Das folgende Stadium, dem die Querschnitte Taf. 20 Fig. 37—39 entnommen sind, zeigt überhaupt keine Pseudogastralhöhle mehr. Das ganze Gebilde verschwindet spurlos, und es bleibt auch nicht der mindeste Spalt zwischen den an der Pseudembolie theilhaftig gewesenen Zellen übrig. Der Embryo ist wieder in allen seinen Theilen solid geworden. Nichtsdestoweniger ist der Unterschied zwischen diesem Embryo und dem vorhergehenden wichtig genug, indem die dorsale Fläche des ersteren nicht mehr von Entodermzellen, sondern in ihrem ganzen Umfange von Ektodermzellen hergestellt wird; im pseudembolischen Theile konstituiren sie die nun ganz ausgebildete Nervenplatte: Epibolie und Pseudembolie sind nun beendet und mit ihnen auch die ganze Gastrulation.

Die 3 angeführten Schnitte entstammen verschiedenen Regionen des Embryo. Der Schnitt Fig. 37 liegt in der vorderen, epibolischen Region. Seine Eigentümlichkeiten gegenüber den 2 anderen, in der hinteren Hälfte gelegenen bestehen darin, dass hier keine deutlich abgegrenzte Nervenplatte vorhanden ist und die Mesodermanlagen gänzlich fehlen. Mit dem Schnitte Fig. 38 treten wir in den Bereich der pseudembolischen Region und treffen dem entsprechend eine Nervenplatte und 2 symmetrisch gelagerte Mesodermstreifen. Die Nervenzellen haben sich etwas verändert: sie haben eine kubische Gestalt angenommen, sind niedriger geworden, was wohl in erster Instanz mit der Einsenkung der ganzen Nervenplatte in Zusammenhang zu bringen ist. Diese Umgestaltungen nehmen ihren Anfang im vorderen Theile der Nervenplatte, also an einer Stelle, von

welcher aus die letztere nach hinten allmählich zur Entwicklung kommt. Hinten (Fig. 39) behalten die Nervenzellen noch längere Zeit ihre frühere Form bei und sind in Folge dessen von den benachbarten Ektodermzellen nicht in dem Maße verschieden wie vorn (Fig. 38). — Ungefähr Ähnliches lässt sich an den Mesodermzellen wahrnehmen: durch fortgesetzte Theilungen werden sie vorn kleiner (Fig. 38), hinten dagegen bleiben sie verhältnismäßig groß und sind hier, namentlich in der dorsalen Region, nicht immer deutlich von den Entodermzellen zu unterscheiden. Die Ursache hiervon liegt zum Theil darin, dass die Intensität der Vermehrung bei den Entodermzellen einer umgekehrten Richtung folgt. Sie theilen sich hinten rascher, werden kleiner und die Größenunterschiede zwischen ihnen und den Mesodermzellen fallen daher viel weniger auf als vorn.

Auf die Schnitte des folgenden Stadiums, bei welchem die Rückenwülste sich zu erheben beginnen und das Mesoderm ventralwärts vordringt (Taf. 20 Fig. 40—45), gehe ich hier nicht genauer ein, sondern verweise auf die speciellen Ausführungen in den späteren Capiteln. Hingegen möchte ich mit ein paar Worten auf die beiden Längsschnitte Taf. 21 Fig. 46 und 47 hinweisen. Sie rühren beide von einem Embryo her, dessen Entwicklungsstufe ungefähr der der Fig. 40—45 entspricht. Fig. 46 ist ein Medianschnitt, von welchem nur die pseudembolische Region dargestellt ist; Fig. 47 ein Lateralchnitt. Wenn diese Figuren, wenigstens vor der Hand, auch nichts wesentlich Neues lehren, so führen sie das bereits Bekannte doch auf eine recht anschauliche Weise vor. Die Unterschiede zwischen den beiden Regionen des Embryos sind deutlich ausgeprägt: man sieht, wie die Nervenplatte (*Np*) in ihrem ganzen Umfange dem hinteren Abschnitt zugehört und wie die vor ihr liegenden Ektoderm-elemente sich in ihrem Verhalten den gewöhnlichen Zellen des oberen Keimblattes anschließen (Fig. 47). An der Grenze zwischen den beiden trifft man gewöhnlich zahlreiche Mitosen in den Nervenzellen (Fig. 47); dies ist hauptsächlich die Stelle, welche der in die Länge wachsenden Nervenplatte neue Elemente liefert. Die übrigen Ektodermzellen gewinnen am hinteren Ende eine mehr cylindrische Gestalt und zeigen von oben betrachtet eine sechseckige Form. Die größten finden sich auf der ventralen und vorderen Oberfläche des Embryos. An den Entodermzellen prägt sich der Gegensatz zwischen Vorn und Hinten immer mehr aus (Fig. 47), so dass man eine vordere großzellige und eine hintere kleinzellige Hälfte des Entoderms unterscheiden kann. An dem Medianschnitte Fig. 46 sieht man, wie die

Entodermzellen allmählich kleiner werden, sich bis zum Ektoderm des hinteren Endes erstrecken und hier mit einer deutlich vom übrigen Entoderm sich absetzenden Doppelreihe von kleinen Zellen (Cd) abschließen. Wir werden später sehen, dass dies die Anlage des Caudaldarmes ist. Am Sagittalschnitt (Fig. 47) ist hinten kein Entoderm mehr getroffen, statt dessen aber mehrere Reihen von bedeutend kleineren Zellen, die nichts Anderes sind als die Mesoderm-elemente des hinteren Embryonalendes.

Endlich tritt auch die äußere Form des Embryos an den beiden Längsschnitten deutlich zu Tage. Man sieht, namentlich wenn man die Fig. 47 mit Taf. 18 Fig. 12 vergleicht, dass er bedeutend in die Länge gewachsen ist und sich hinten viel mehr zugespitzt hat. Hingegen ist der histologische Charakter aller Zellen, mit der einzigen Ausnahme der Nervenzellen, fast ganz derselbe geblieben. Wie auf den bisher betrachteten Stadien sind alle Zellen prall mit Dotterkörpern gefüllt und nur bei den Nervenzellen hat die Resorption derselben begonnen. Die Kerne der Entodermzellen haben ihre frühere Beschaffenheit und Lage innerhalb der Zellen nicht modifiziert, diejenigen der Ektodermzellen sind aber sämtlich an die äußere Peripherie gerückt und unterscheiden sich so von den Kernen der Nervenzellen, welche stets in der Mitte der Zellen liegen und größer und chromatinreicher sind (Taf. 21 Fig. 47).

Histologische Unterschiede zwischen den Entoderm- und Mesodermzellen lassen sich noch nicht nachweisen.

Zur Ergänzung der in diesem Capitel besprochenen Vorgänge will ich einige Worte über die Entstehung des Vorderdarmes mittheilen, indem ich mir vorbehalte, seine ganze Bildungsgeschichte später ausführlicher zu behandeln.

Der Vorderdarm, Urdarm, die spätere Kiemenhöhle, erscheint zu gleicher Zeit mit den sich erhebenden Rückenwülsten, also bald nach dem Abschlusse der Gastrulation. Er entsteht innerhalb des Entoderms durch ein Auseinanderweichen der Zellen desselben, kurz, durch Delamination. Die Anfänge seines Lumens sind schwer wahrzunehmen, und auf Schnitten ist man oft dazu geneigt, sie als künstliche Lücken zwischen den Zellen aufzufassen. Wenn man indessen mediane Längsschnitte durch solche Stadien, welche der Bildung des Darmlumens unmittelbar vorausgehen, ins Auge fasst — allerdings erst, nachdem man sich an späteren Stadien über den Ort der Entstehung des Darmlumens genau orientirt hat — so fällt eine Grenzlinie zwischen

den Entodermzellen der hinteren Partie auf, längs welcher die Delamination sich später vollzieht (Fig. 46 *Vd*). Sie zieht bogenförmig von oben (dorsal) vorn nach unten hinten und trennt eine hintere, kleinere Partie des embryonalen Entoderms von einer vorderen, größeren ab. Der hintere Abschnitt ist kleinzellig und lässt eine gewisse Gruppierung seiner Zellen erkennen; es ist die Anlage der *Chorda dorsalis* (*cb*).

Die ersten Spalträume nun, welche sicher die Anfänge der Darmhöhle sind, erscheinen in der Regel, jedoch nicht immer, an den peripheren Enden der Linie *Vd*, welche letztere, körperlich gedacht, im Embryo eine nach hinten concave Scheibe bildet. Es entsteht dann zunächst ein peripherer kreisförmiger Hohlraum, der allmählich längs der Linie *Vd* in die Tiefe vordringt und sich nach und nach erweitert. Fig. 48 stellt ein bereits vorgerückteres Stadium der Vorderdarmbildung dar und ist ein Flach- oder Frontalschnitt des Embryos. Zu beiden Seiten ist das Lumen des Darmes getroffen, während in der Mitte noch ein Zusammenhang zwischen den Zellen des vorderen und hinteren Entodermtheiles fortbesteht. In Fig. 51 sieht man, dass das Lumen des Darmes in diesem Falle in seiner ganzen Ausdehnung zu gleicher Zeit entstanden ist.

Der Vorderdarm nimmt in demselben Maße an Ausdehnung zu wie der Embryo in die Länge wächst (Fig. 51—54), und wir irren vielleicht nicht, wenn wir auch seine Entstehung in Zusammenhang mit dem Längenwachstum des Embryos bringen. Zu dieser Zeit sind nämlich im Entoderm nur noch selten Mitosen anzutreffen, hingegen sind sie im oberen und mittleren Keimblatte sehr zahlreich. Es beruht aber das Längenwachstum jetzt hauptsächlich auf einer Ausdehnung des Ekto- und Mesoderms, wobei das Entoderm sich nahezu passiv verhält; und so wird es klar, dass die Entodermzellen aus einander weichen müssen, was nothwendig zur Bildung eines Lumens führt. Letzteres erreicht nach und nach eine geradezu enorme Ausdehnung (Fig. 54) und ist mit einer glashellen und strukturlosen, vielleicht zähflüssigen Masse erfüllt. Durch diese Ausdehnung des Vorderdarmes werden das vordere und hintere Stück des Entoderms weit aus einander gebracht. Die Zellen des letzteren bilden sich nach und nach in Chordazellen und in die Elemente des Caudaldarmes um, während die Zellen des ersteren ihrer Hauptmasse nach lange Zeit noch als Reservematerial unverändert bestehen bleiben und erst viel später sich allesammt in Mesenchymelemente auflösen.

Ehe wir zu den speciellen Capiteln über die weitere Entwicklung der Keimblätter übergehen, wollen wir die uns bisher bekannt gewordenen Vorgänge bei der Entwicklung von *Distaplia* vom vergleichenden Standpunkte aus zu beleuchten versuchen.

4. Vergleichender Überblick über die Gastrulation der Ascidien.

a. Das Verhältnis der Gastrulation der *Distaplia* zur Gastrulation anderer Ascidien.

Die Vergleichung der ersten Stadien der Entwicklung der *Distaplia* mit denjenigen anderer Ascidien ist um so mehr geboten, als nur durch sie die oben geschilderten abweichenden Zustände im richtigen Lichte dargestellt werden können.

Auf den ersten Blick müssen diese Abweichungen als sehr bedeutend erscheinen. Indessen entstehen auch sie nicht plötzlich, sondern als Folge von Zuständen, die schon frühzeitig vorgebildet sein müssen. Unsere erste Aufgabe wird darin bestehen, zu präzisieren, worin die Eigenthümlichkeiten der *Distaplia*-Entwicklung bestehen und wo ihre Ursache zu suchen ist.

Dass wir es hier mit einem cenogenetischen Prozesse zu thun haben, kann wohl nicht bestritten werden. Um uns aber dem Verständnis der einzelnen Vorgänge zu nähern, müssen wir einen Blick auf solche Entwicklungsformen werfen, welchen wir mit Fug und Recht den Charakter der Palingenese zuschreiben können.

Solche Formen finden sich bei den solitären Ascidien. Hiermit soll keineswegs gesagt sein, dass ich den palingenetischen Charakter in der Entwicklung der solitären Ascidien ohne Weiteres, a priori, annehme. Ich gehe vielmehr von dem Standpunkte aus, dass die cenogenetischen Formen gerade weitere Beweise für die Palingenese anderer Formen liefern, und dass beide Arten der Entwicklung sich in unseren Studien nothwendig gegenseitig beleuchten müssen: wie Manches aus der Cenogenese nur dann verständlich wird, wenn man die hierzu gehörige palingenetische Form kennt, so ist dasselbe auch umgekehrt der Fall. Abgesehen davon, dass die cenogenetischen Entwicklungsprocesse an sich schon ein großes Interesse bieten, treten bei ihnen manche Vorgänge deutlicher, prägnanter hervor. Vieles erscheint auf die Spitze getrieben, macht uns

aber auf gewisse Prozesse aufmerksam, welche bei der palingenetischen Entwicklung oft nicht mit der wünschenswerthen Deutlichkeit hervortreten. Deshalb glaube ich, dass die cenogenetischen Prozesse durchaus nicht vernachlässigt werden sollen. Es ist dabei nicht zu vergessen, dass die Cenogenese uns niemals Erscheinungen vorführt, welche außer allem Zusammenhang mit der Palingenese stehen, vielmehr den Grundtypus der Entwicklung auf das Treueste bewahren und gerade deshalb interessant und lehrreich sind.

Ich gehe nun zu einer litterarisch-kritischen Übersicht über, welche zeigen soll, wie die Entwicklung innerhalb der Gruppe der Ascidien, von den solitären durch die socialen bis zu den zusammengesetzten Formen hin ganz allmählich vom palingenetischen Modus abweicht.

Schon in der älteren Untersuchung KROHN's findet sich die Angabe, dass die Furchung des Dotters bei den Phallusien, wenigstens während der ersten Stadien, »nach einer sehr regelmäßigen Progression von statten geht« (pag. 314).

Nach der bereits 1866 erschienenen Arbeit KOWALEWSKY's (2) scheint die Furchung bei *Phallusia mamillata* und *Ascidia (Ciona) intestinalis* nahezu eine äquale zu sein; wenigstens lässt sich aus Text und Abbildungen kein Größenunterschied der Furchungskugeln vor der Gastrulation ersehen. Bei 16 Blastomeren findet sich bereits eine Furchungshöhle, welche auf dem folgenden Stadium (32 Blastomeren) zu einer geräumigen, allseitig begrenzten Höhle wird. »Schon auf dieser Stufe beginnt die Einstülpung der einen Seite des Eies. Das Ei legt sich zusammen und die Zellen auf einer Seite platten sich ab und beginnen sich einzustülpen« (pag. 4), worauf die Zellen der äußeren Schicht sich schneller zu vermehren anfangen, als die der inneren. Durch die Einstülpung nimmt die Furchungshöhle bedeutend an Umfang ab, streckt sich in die Länge und ist bald nur als ein dünner Streifen zwischen den »Zellen des äußeren Epithels, und denjenigen, die den Innenkörper zusammensetzen«, sichtbar. Die Furchungshöhle geht dann in die Leibeshöhle über, während die Gastrulahöhle sich zum Darmcanale heranbildet. Der Verschluss des Blastoporus erfolgt derart, dass er an den später hinteren Pol der Larve zu liegen kommt.

Bei *Ascidia canina*, dem Objecte KUPFFER's, bietet die Furchung nichts Erwähnenswerthes dar. Wir können also annehmen, dass sie auch hier äqual ist. Hingegen fehlt bei dieser Art eine einschichtige Blastula. »Es sind demnach hier bei Beginn der Darneinstül-

pung nicht zwei Blätter vorhanden, sondern es liegen Zellen zwischen ihnen, die an der Bildung der zwischen Oberhaut und Darm entstehenden Organe sich betheiligen« (I p. 130). Die dreischichtige Anlage enthält auch hier eine Furehungshöhle, die aber nur klein ist und den Durchmesser der Zellen kaum überschreitet. Etwa 4—5 Stunden nach Beginn der Furehung erfolgt an der Oberfläche eine napfförmige Einstülpung. Die »bisher oberflächlichen Zellen, welche die Einstülpung erfahren, begrenzen jetzt einen sich nach außen öffnenden Sack, der rasch bis zum Centrum des Eies vordringt und dort mit seinem blinden Grunde die Stelle einnimmt, die vorher die Furehungshöhle inne hatte« (pag. 130). Die Lagerung des Blastoporus zur Längsachse des Embryos findet KUPFFER anders, als es aus der Schilderung KOWALEWSKY's hervorgeht, und hier müssen wir etwas weiter ausholen. »Wenn das Ei,« sagt KUPFFER, »durch die Darmeinstülpung Halbkugelform angenommen hat und die primitive Mündung am weitesten klafft, zeigt sich am Rande der Mündung eine Kerbe; der im Übrigen scharfe Rand der Mündung erscheint an einer Stelle winklig eingeschnitten. Auf diese Kerbe führt eine über die Oberfläche verlaufende Furche hin, als eine Senkung der obersten Zellenlage, wie die Fig. 9 es von oben zeigt. Sie erscheint erst als feine Linie und ich kann nicht sagen, ob sie vom Rande der Mündung oder vom anderen Ende beginnt, vertieft und verbreitet sich ein wenig, so dass die Ränder sich zu einer Zeit als deutliche Wülste zeigen Dieses Bild ändert sich bald, indem nach dem Erscheinen der Furche die Schließung der Mündung des Darmsackes sich vollzieht und das Ei wieder der Kugelform sich nähert. Ganz erreicht es diese nicht mehr, denn bevor die Mündung sich geschlossen hat, erscheint die Bildung des Schwanzes und verlängert die Gesamttform birnförmig« (pag. 132—133). Die eben beschriebene Furche hält KUPFFER für die Anlage des Nervensystems und meint, sie trete bei seinem Objecte im Verhältnis zur Schließung des Darmsackes viel früher auf, als es bei KOWALEWSKY's *A. mamillata* der Fall ist, wesshalb KUPFFER auch im Stande gewesen ist, »genau die Lage der Furche zu der Stellung dieser Mündung anzugeben« (pag. 134). Während nun nach KOWALEWSKY, wie bereits erwähnt, das hintere Ende des Nervensystems gegen den Blastoporus gewendet ist, verhält es sich nach KUPFFER umgekehrt. »Das von der Mündung (Blastoporus) abgewandte Ende der Furche sieht später gegen den Schwanz« (pag. 134). Hiergegen ist zuerst KOWALEWSKY (3) aufgetreten und nach ihm auch viele

spätere Forscher, ohne dass aber einer der letzteren eine Erklärung der betreffenden Abbildungen KUPFFER's gegeben hätte.

Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich annehme, dass die Nervenfurche von KUPFFER keine solche war. Sie ist vielmehr nichts Anderes als der optische Ausdruck der sich von hinten nach vorn an einander legenden Lippen des Blastoporus. Auf dem von KUPFFER beobachteten Stadium ist, wenn unsere Erklärung zutrifft, der Blastoporus annähernd zur Hälfte geschlossen: hinten ist er noch weit offen, während durch das Aneinanderlegen der Blastoporuslippen erst noch der Boden geschaffen wird, aus welchem sich zuerst die Medullarplatte, darauf die Medullarrinne herausdifferenzieren sollen. Die Zellen also, welche später in die Bildung des vorderen Theiles des Nervensystems eingehen, sind bereits an Ort und Stelle, nur ist die Rinne zwischen ihnen nicht die Nervenfurche s. str., sondern ein Spalt zwischen den noch nicht völlig an einander gelangten Lippen des Blastoporus. Kurz, es ist die Gastrularaphe im Beginn ihrer Entwicklung; sie bildet bei ihrem Übergange in den noch offenen Theil des Blastoporus eine »Kerbe«, indem sie nach beiden Seiten in die Lippen des Blastoporus continuirlich übergeht.

Mit der vorgetragenen Auffassung der KUPFFER'schen Abbildung (Fig. 9) stehen seine weiteren Angaben durchaus in Einklang. »Zwischen den Stadien Fig. 11, wo die Furche noch offen ist, und Fig. 14, wo eine Höhle mit deutlichem Lumen (Nervenrohr) vorhanden, da liegt ein Zeitpunkt, während welchem der Einblick in das, was innerhalb des Körpertheiles vor sich geht, erschwert ist. An der Oberfläche sieht man die Mündung des Darmsackes (Blastoporus) sich schließen und die Furche verschwinden, so dass die Oberfläche eine continuirliche Zellschicht, ich will sie Oberhaut nennen, ohne irgend eine ausgezeichnete Stelle zeigt« (1 pag. 134).

Auf diese Weise, glaube ich, lassen sich die Angaben und Figuren KUPFFER's leicht verstehen. Wir müssen hierbei allerdings Vorn und Hinten der Taf. 8 Fig. 9 umkehren; alsdann würde auch die bei *A. canina* nach KUPFFER so auffallend frühe auftretende Medullarrinne eine Erklärung finden und in Einklang mit den Objecten KOWALEWSKY's gebracht werden können.

Eine weitere schwierige Frage, deren Beantwortung ich nicht zu geben vermag, betrifft KUPFFER's Fig. 7 und 8, von welchen die eine eine Blastula, deren Höhle »jedenfalls nicht von einer Zellenlage umgeben ist«, die andere eine Gastrula mit zum mindesten dreischichtiger Wandung darstellt. Es mag ja sein, dass die Un-

durchsichtigkeit des Materials KUPFFER zu dieser Angabe führte; wenigstens ist KOWALEWSKY dieser Meinung, wenn er glaubt, dass die Zeichnung KUPFFER's (Fig. 7) »von einem Ei entworfen ist, an welchem die Einstülpung auf der entgegengesetzten Seite schon begonnen hat«; zu der letzteren Meinung, fährt KOWALEWSKY fort, »führt mich besonders die Bemerkung von KUPFFER, »dass die die Höhle zunächst umgebenden Zellen anders gefärbt sind«, und die andere Färbung, wie die Fig. 8 von KUPFFER zeigt, nur der eingestülpten Schicht angehört« (3 pag. 105). — Man ist natürlich dazu geneigt, sich der Meinung KOWALEWSKY's anzuschließen, obwohl die Frage offen gelassen werden muss, ob nicht im Falle KUPFFER's eine allerdings nur wenig wahrscheinliche, frühzeitige Entwicklung des Mesoderms stattgehabt hat.

Die Untersuchungen von LACAZE DUTHIERS und KUPFFER (2) an *Molgula*-Arten zeigten, dass die erste Entwicklung auch hier sich in allen wesentlichen Punkten dem Modus der einfachen Ascidien anschließt, obwohl das weitere Verhalten des Embryos des Eigenthümlichen genug bietet. Wenigstens sagt KUPFFER von seiner *M. macrosiphonica*, die Furchung sei regelmäßig, und wenn es sich auch nicht entscheiden lasse, ob die Abplattung der einen Seite mit einer becherförmigen Einstülpung parallel gehe, so sei letzteres doch wahrscheinlich.

In einer 1882 erschienenen Abhandlung theilt METSCHNIKOFF (3) seine Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascidia mentula* mit. Nach dieser Arbeit, auf welche wir später noch ausführlicher zu sprechen kommen, führt auch bei dieser solitären Form die Furchung zu einer »Blastula mit verdickter vegetativer Hälfte«, welche sich später einstülpt und die Wände des Blastoporus bildet. Der Blastoporus ist also nichts Anderes als die seicht konkav gewordene, spätere dorsale Fläche des Embryos. Mit dem weiteren »Fortschreiten der Invagination im Zusammenhange« steht auch »die Umgestaltung des Blastoporus, dessen beide Seitenränder gegen einander convergiren, so dass der Blastoporus nunmehr eine herzförmige Gestalt annimmt; dabei nimmt er auch merklich an Größe ab« (pag. 304). Den Schluss des Blastoporus beobachtete METSCHNIKOFF am lebenden Objecte, und zwar an einem und demselben Exemplare, und sah, dass die Ränder des Blastoporus »im Kopftheil und am unteren [hinteren] Pole stärker, als von den Seiten wachsen . . . Eine Zeit lang behält der Blastopor noch seine subcentrale Stelle; mit jedem weiteren Schritte wird er aber immer tiefer nach unten [hinten] gezogen«.

Weiterhin spricht METSCHNIKOFF von einer »an den Blastopor stoßenden Ektodermfurche . . . , welche bis zum unteren [hinteren] Körperende des Embryos reicht und sich später mit der Neuralfurche verbindet« (pag. 304).

Diese Ektodermfurche METSCHNIKOFF's erinnert auffallend an die bereits besprochenen Beobachtungen KUPFFER's. Es steht, glaube ich, nichts im Wege, wenn wir beide Gebilde identificiren und in ihnen die nahe an einander gerückten, jedoch noch nicht zur Medullarplatte verschmolzenen Ränder des Blastoporus erblicken. Jedenfalls ist die Angabe METSCHNIKOFF's, dass diese Furche sich später mit der Neuralfurche verbindet, wohl auf keinem anderen Wege zu erklären.

Schließlich verliert der Blastoporus von *Ascidia mentula* seine »frühere Gestalt und verwandelt sich in eine beinahe kreisrunde Öffnung Die anwachsenden Ränder der Neuralfurche verdecken sie bald darauf und enthüllen sie den Augen des Beobachters« (pag. 305).

Aus den Untersuchungen CHABRY's erfahren wir, dass sich *Ascidiella aspersa* ebenfalls dem Entwicklungsmodus der übrigen einfachen Ascidien auf das engste anschließt. Ich erwähnte bereits, dass die Furchung hier annähernd äqual ist, und will jetzt hinzufügen, dass selbst bei der Blastula die Ektoderm- und Entodermzellen noch nicht von einander zu unterscheiden sind. Auf dem Stadium von 32 Blastomeren besteht eine von einer einzigen Zellenschicht umgebene Furchungshöhle, welche sich aber bald bedeutend verkleinert, um schließlich gänzlich zu verschwinden. Daher erfolgt die erst jetzt eintretende Gastrulation nicht durch einen Process, den man ohne Weiteres als Embolie bezeichnen könnte. »La gastrula«, sagt CHABRY, »ne se forme pas par invagination proprement dite puisque, dans notre espèce, à l'époque de sa formation, il n'existe plus de cavité de segmentation. Le procédé n'est non plus celui de l'épibolie. Il consiste en un repliement en forme de coupe ou de sébille des bords de la blastosphère qui s'est au préalable aplatie. La face ovale d'abord plate se creuse ainsi peu à peu d'une cavité dont la plus grande profondeur, située dans le plan médian de l'animal, ne correspond cependant pas exactement au centre du disque oval, mais se trouve située un peu en avant« (pag. 214—215). Der Verschluss des Blastoporus erfolgt wie bei den Objecten KOWALEWSKY's symmetrisch, von beiden Seiten her, und zwar von vorn nach hinten. Ich verweise hierfür auf Taf. 19 Fig. 30—33, 37 und 38 der Abhandlung CHABRY's.

Diese hier angeführten Arbeiten dürften zur Genüge demonstrieren, dass die ersten Entwicklungsvorgänge der einfachen Ascidien im Großen und Ganzen einem und demselben Typus folgen: die Furchung ist überall äqual, eben so findet sich stets eine mehr oder weniger ausgebildete Furchungshöhle, welche früher oder später sich zu einem Spalt reducirt und schließlich völlig schwindet. Das Entoderm verdankt seine Entstehung einer Invagination, die nur bei *Ascidiella aspersa* vielleicht nicht ganz in der typischen Weise verläuft. Sie führt zur Entstehung des Urdarmes, dessen ursprüngliche weite Öffnung (Blastoporus) sich von vorn nach hinten derart verengt, dass sie an letzterer Stelle am spätesten schwindet.

Gehen wir zu den socialen Ascidien über, so finden wir hier Zustände, die sich bereits der Entwicklung der zusammengesetzten Ascidien (*Distaplia*) merklich nähern.

Aus den Untersuchungen SEELIGER's an einer von ihm nicht näher bestimmten *Clavellina*, und deren von VAN BENEDEN & JULIN (1) an *C. Rissoana* geht hervor, dass die Furchung hier frühzeitig, schon im Stadium von 4 Blastomeren inäqual wird und die Furchungshöhle eine nur sehr geringe Ausbildung erfährt, ja sogar überhaupt fehlen kann (SEELIGER). Das Entoderm ist schon im Stadium von 8 Blastomeren differenzirt und durch die Größe seiner Zellen wohl charakterisirt. Die Inäqualität der Furchung, sowie die Abwesenheit einer geräumigen, zur Invagination des Blastoderms geeigneten Furchungshöhle üben naturgemäß eine Wirkung auf die später erfolgende Gastrulation aus. Bei *Clavellina* kann von einer wahren Invagination nicht die Rede sein: die Furchung führt hier zunächst zu einer aus 2 Keimblättern bestehenden abgeflachten Scheibe, welche VAN BENEDEN & JULIN mit Recht der BÜTSCHLI'schen Plakula vergleichen. Die darauf erfolgende Gastrulation beruht im Wesentlichen auf einer Krümmung und einem Entgegenwachsen der Ränder der Plakula, was wohl hauptsächlich auf einem ungleichen Wachsthum der beiden Keimblätter beruht. Dadurch wird die ganze Anlage zunächst becherförmig, wobei die Mündung des Urdarmes sich allmählich verengt. Wir haben diesen Process bereits als Pseudembolie bezeichnet.

Das Zusammenwachsen der Blastoporuslippen erfolgt, wie bei den solitären Ascidien, von beiden Seiten her und von vorn nach hinten, wo noch längere Zeit eine Öffnung wahrzunehmen ist, die

sich später nach VAN BENEDEN & JULIN¹ auch in einen *Canalis neurentericus* verwandelt (2 Taf. 7 Fig. 3a).

Stellen wir nun die Unterschiede zusammen, welche zwischen der Gastrulation der einfachen und socialen Ascidien vorliegen, so gipfeln sie darin, dass bei den letzteren eine Furchungshöhle sehr reducirt ist, auch ganz fehlen kann; dass dadurch auch eine wahre Invagination nicht mehr zu Stande kommt. kurz, dass die Embolie sich in Pseudembolie umgebildet hat.

Die Vorgänge hier schließen sich jenen an, welche bei den Nematoden beschrieben worden sind. Als Prototyp kann die von BÜTSCHLI (1) untersuchte Gastrulation von *Cucullanus elegans* angeführt werden, wo wie bei *Clavellina* ein geräumiges Blastocoel fehlt (BÜTSCHLI 1. Taf. 5 Fig. 2); auch ist demgemäß das Resultat der Furchung keine runde oder längliche Blastula, sondern eine zwei-blättrige flache Scheibe, welche BÜTSCHLI später (2) eben als Plakula bezeichnete. VAN BENEDEN & JULIN erkannten in richtiger Weise, dass ein gewisses Stadium der *Clavellina* mit einer Plakula zu vergleichen ist. Auch die darauf folgenden Vorgänge befinden sich bei *Clavellina* und *Cucullanus* in einer gewissen Übereinstimmung. Das eine der Blätter der Zellplatte, »das späterhin zum äußeren oder oberen wird, tritt in ein schnelles Wachstum Da das zukünftige innere Blatt dieses Wachstum nicht mitmacht, so fängt die Platte an sich zu krümmen, wird hohl und schließlich legen sich die Ränder von verschiedenen Seiten über der Höhlung zusammen Die Mannigfaltigkeit der verschiedenen Formen, die durch diesen Process erzeugt werden, ist sehr groß und zum Theil sehr unregelmäßig gestaltet. Zuweilen, jedoch nicht häufig, trifft man auf Formen, die völlig der aus zwei Blättern gebildeten hohlen Halbkugel gleichen, die wir z. B. durch den Einstülpungsprocess bei *Sagitta* entstehen

¹ »La face endodermique ou dorsale s'aplatit d'abord; puis elle devient concave et la dépression délimitée par l'endoderme, s'approfondissant de plus en plus, devient l'archenteron de la gastrula. Cette cavité est dirigée, chez la gastrula, de haut en bas et d'arrière en avant. La calotte ectodermique est devenue plus mince; elle s'est étendue en surface; elle gagne bientôt la face dorsale de la larve. Le bord de la calotte atteint alors le bord de l'orifice d'invagination, qui n'est autre que le blastopore. Cette extension se fait à l'extrémité antérieure et sur les côtés de la larve; elle est nulle à son extrémité postérieure — Le blastopore, arrondi en avant, se termine en pointe en arrière; la forme de la gastrula peut être comparée à celle d'une pantoufle« (1 p. 438—439).

sehen« (BÜTSCHLI 1 pag. 106—107). Die Plakula von *Cucullanus* zeigt aber in so fern primitivere Eigenschaften als die von *Clavellina*, als die Zellen der beiden Keimschichten im ersteren Falle nur auf späteren Stadien verschiedene Charaktere annehmen, auf früheren hingegen in Größe und sonstiger Beschaffenheit einander vollkommen ähnlich sind. Die Zurückführung der Gastrulation auf ungleiches Wachstum der beiden Zellenlagen der Plakula kann auf den gleichen Process bei *Clavellina* mit Erfolg übertragen werden, nur vollzieht sie sich hier nicht durch ein »einfaches Größenwachstum« der Zellen des äußeren Keimblattes, wie es BÜTSCHLI für *Cucullanus* annehmen zu dürfen glaubt, sondern durch eine rascher vor sich gehende Vermehrung der Zellen. Demgemäß ist auch die Zahl der Ektodermzellen bei *Clavellina* noch vor Beginn der Gastrulation¹ ungefähr um $\frac{2}{3}$ größer als die Zahl der Entodermzellen (vgl. VAN BENEDEK & JULIN 1 pag. 43S).

Wenn die embolische Gastrula der einfachen Ascidien bei den socialen Formen modificirt erscheint und als unmittelbare Vorstufe nicht eine Blastula, sondern eine Plakula besitzt, so leitet die letztere Entwicklungsart ungezwungen zu den beschriebenen Zuständen der zusammengesetzten Ascidien hinüber. Die Epibolie, welche

¹ HATSCHKE versuchte die mechanische Seite der Gastrulation bei *Amphioxus* dadurch zu erklären, dass er die Entodermzellen die Flüssigkeit in dem Blastocoel resorbiren lässt; so müssten sich die Entodermzellen in die Blastulahöhle einstülpen. Seine eigenen Worte sind: »Wenn wir die Stadien von der Blastula bis zu dieser zweischichtigen mützenförmigen Gastrula mit einander vergleichen und namentlich die Zahl und die Größenverhältnisse der Zellen berücksichtigen, so sehen wir, dass die untere Zellschicht, das Entoderm, wirklich nur wenig mehr als dem Dritttheil der Blastula entspricht; doch haben diese Zellen während des Einstülpungsprocesses zugleich mit dem Schwinden der Furchungshöhle an Größe zugenommen. Es ist nur dadurch zu erklären, dass die Entodermzellen die in der Furchungshöhle befindliche Flüssigkeit zum Theil resorbirt haben. Es wird uns auch dadurch die mechanische Seite des Processes erklärt. Die Entodermzellen spielen eine mehr aktive Rolle, die Ektodermzellen bilden während des ganzen Vorganges eine sich mehr passiv verhaltende Wölbung« (I p. 29). Wir sehen, dass die Erklärung HATSCHKE's da nicht zutrifft, wo die Vorstufe der Gastrula nicht eine Blastula, sondern eine Plakula ist. Bei der Gastrulation der letzteren muss Activität nothwendig den Ektodermzellen zugeschrieben werden. Vielleicht ließe sich die Gastrulation auch bei *Amphioxus* auf ein ungleiches Wachstum der beiden Zellschichten (Vermehrung der Zellen) zurückführen, namentlich wenn man annimmt, dass die Flüssigkeit im Blastocoel von allen Blastodermzellen in gleichem Maße resorbirt wird. Es ließen sich dann für Embolie und Pseudembolie gleiche mechanische Ursachen aufstellen.

bei den socialen Formen nur andeutungsweise auftritt, spielt bei der Gastrulation von *Distaplia* die Hauptrolle, während die Embolie in gleichem Maße zurücktritt.

Solche allmähliche Abweichungen der Entwicklungsform vom ursprünglichen Typus kommen innerhalb aller Klassen der Metazoen vielfach vor; es finden sich nicht selten bedeutende Unterschiede in der Entwicklung bei Thieren, die nahe mit einander verwandt sind, ja sogar bei solchen, welche einer und derselben Familie angehören. Aber wohl nur selten lässt sich die abweichende Form so leicht und natürlich auf ihre mehr palingenetische Ahnenstufe zurückführen und die Abweichung bis zu ihrem ersten Auftreten verfolgen, wie es bei *Distaplia* der Fall ist.

Oben haben wir gesehen, dass die Furchung von *Distaplia*, wenn auch nicht in allen Beziehungen, so doch der Hauptsache nach der von *Clavellina* ähnlich ist: dass die Entwicklung beider Formen bis zur Plakula keine wesentlichen Differenzen darbietet; dass endlich auch dieses letztere Stadium zum Unterschiede von der Entwicklung der solitären Ascidien ihnen beiden gemeinsam ist. Von hier ab trennen sich die Wege: die Plakula von *Clavellina* bereitet sich von nun an zur Gastrulation vor, während sie bei *Distaplia* die ihr eigenthümliche Entwicklung durchmacht, welche sich zu allererst dadurch kund giebt, dass ihre Entodermzellen die Richtung ihrer Theilungsachsen verändern. Durch die nunmehrige Theilung der Entodermzellen in dorsoventraler Richtung entstehen neue Zellreihen, welche dann in der Gastrula diejenige Stelle einnehmen, die bei *Clavellina* der Urdarm resp. die Gastrulahöhle inne hat. Mit anderen Worten: die Gastrulation im Sinne von *Clavellina* kann bei *Distaplia* desswegen nicht erfolgen, weil die Entodermzellen durch die besondere Richtung, in der sie sich vermehren, die Urdarmhöhle selbst ausfüllen.

Der Grund, warum die Entodermzellen so plötzlich sich in anderer Richtung theilen, könnte, wie ich glaube, auf mechanische Ursachen zurückgeführt werden. Es ist in Betracht zu ziehen, dass die Anwesenheit des Dotters und die damit verbundene Größe der Zellen ihre Theilung in gleiche Stücke außerordentlich verlangsamen müssen. In Folge dessen schlägt die Zelle den einzigen ihr übrig gebliebenen Weg ein und theilt sich in ungleiche Theile. Dass aber das kleinere Theilproduct in keiner anderen Richtung abgegeben werden kann, als nach der dorsalen Fläche hin, leuchtet schon aus der langgestreckten, pyramidalen Form der Zelle ein: und diese

wiederum kommt wahrscheinlich dadurch zu Stande, dass die Zellen von den zur Umwachsung strebenden Ektodermzellen von beiden Seiten her zum Theil comprimirt werden.

Wenn die eben gegebene Erklärung auch nicht erschöpfend ist und die Möglichkeit anderer Auffassungen zulässt, so ist in ihr doch wenigstens der Weg angedeutet, auf welchem die Ursachen der sich mit einem Male verändernden Richtung der Theilung der Entodermzellen zu suchen sind. Dass dieses Phänomen eine mechanische Erklärung zulässt, scheint mir unzweifelhaft zu sein. Jedenfalls ist so viel sicher, dass durch die eigenartige Vermehrung der Entodermzellen eine Gastrulation im Sinne von *Clavellina* gänzlich ausgeschlossen wird; denn in dem Maße, wie die Ektodermzellen sich vermehren und dorsalwärts vorwachsen (was in gleicher Weise auch bei *Clavellina* stattfindet), vermehren sich in der nämlichen Richtung auch die Entodermzellen und verhindern dadurch die Bildung eines zur Darmhöhle werdenden Hohlraumes. So bleibt denn nichts Anderes übrig, als dass die ursprüngliche Pseudembolie sich hier zunächst zu einer Epibolie umgestaltet.

Von großem Interesse ist es nun, dass die Umwachsung doch nicht in ihrem ganzen Umfange vollzogen wird, dass vielmehr in der hinteren Hälfte des Embryos doch noch eine Pseudembolie im Sinne von *Clavellina* stattfindet. Es betheiligen sich an dem letzteren Prozesse also nicht die Ektodermzellen allein, sondern auch die Entodermzellen, die hier um einen Raum (Pseudogastralgrube) herumwachsen, der weiterhin nicht bestehen bleibt, sondern durch die einander entgegenwachsenden Zellen wieder verschlossen wird. Die morphologische Deutung dieses Vorganges bietet, so viel ich sehe, keine Schwierigkeiten. Wie bereits früher erwähnt, haben wir es hier mit einem rudimentären Prozesse zu thun, der sich zwanglos an jenen Vorgang anschließt, durch welchen bei *Clavellina* Gastrula und Urdarm entstehen. Mithin ist der Urdarm der einfachen und socialen Ascidien bei *Distaplia* eine rasch vorübergehende Erscheinung, die für den Embryo selbst ganz ohne Werth und nur eine rudimentäre, von den Vorfahren her ererbte Bildung ist. Der später im Bereiche des Entoderms entstehende, bleibende Darm (Vorderdarm, Kiemendarm) von *Distaplia* entspricht also streng genommen dem Urdarm der einfachen und socialen Ascidien nicht. Er ist vielmehr eine Neubildung, welche als Anpassungserscheinung an die eigenthümlichen Verhältnisse der *Distaplia*-Entwicklung entstanden ist.

Die letzteren Worte sollen indessen nicht zu irrigen Anschau-

ungen führen: es ist hiermit noch nicht gesagt, dass der Vorderdarm von *Distaplia* dem gleichnamigen Gebilde anderer Ascidien nicht homolog wäre. In allen Fällen entsteht der Urdarm (Vorderdarm) aus demselben Keimblatte, also auch aus denselben schon vom Anfang der Furchung (*Clavellina*, *Distaplia*) wohl unterschiedenen Zellen und liefert auch später die gleichen Organe. Wir treten hier, meine ich, an eine Frage heran, welche derjenigen gleich kommt, ob der Urdarm einer Delaminationsgastrula — z. B. von *Eucope polystyla* nach KOWALEWSKY (4) oder von *Geryonia* nach FOL und METSCHNIKOFF (4) — demjenigen einer reinen Invaginationsgastrula (Archigastrula) homolog ist. Ich zweifle nicht daran, dass diese Frage bejaht werden muss. Außerdem glaube ich, die Entstehung des Darmes durch Delamination lässt sich speciell bei *Distaplia* auf eine Erscheinung zurückführen, die vielfach bei den Metazoen auftritt, dass nämlich ursprünglich hohle Organe sich zunächst solid anlegen und erst secundär einen Hohlraum entwickeln.

Die Entstehung des Darmes bei *Distaplia* erinnert an ähnliche Vorgänge bei Larven von Schwämmen und Acalephen, wo der ganze Raum der Blastula von durch Delamination entstandenen Zellen ausgefüllt wird, Larven, welche METSCHNIKOFF (3) als »Parenchymulae« bezeichnet und als primitivere Formen den Archigastrulae gegenüber stellt. Wie bei *Distaplia* entspricht die innere Parenchymbildung dieser Larven dem Entoderm + Mesoderm, und in beiden Fällen entsteht der Darm durch Delamination innerhalb dieses Gewebes. METSCHNIKOFF hält nun seine Parenchymulae für primäre, die Archigastrulae HAECKEL's für abgeleitete, secundär entstandene Formen. Der Darm würde bei den letzteren, nach Art vieler anderer Organe sich frühzeitig anlegen und daher zu einer Einstülpung führen. Ich kann jedoch dieser Ansicht METSCHNIKOFF's nicht beipflichten, denn die Zustände bei *Distaplia* belehren mich eines Anderen. Nicht nur lässt sie sich in ihrer Entwicklung von Formen ableiten, die einer Archigastrula nahe stehen, sondern sie zeigt uns selbst noch Rudimente eines ursprünglich durch Einstülpung (hier durch Pseudembolie) entstehenden Darmes. Wenn also der Vorderdarm von *Distaplia* im Inneren des Entoderms (+ Mesoderms) entsteht, so ist dies sicher als secundär in Anspruch zu nehmen.

Von Interesse ist es, dass die rudimentäre Bildung des Urdarmes bei *Distaplia* sich nicht über die ganze Rückenfläche des Embryos erstreckt, dass vielmehr im vorderen Theile der Vorgang rein epibolisch ist. Das erklärt sich einerseits daraus, dass der Embryo,

wie wir später sehen werden, ein großes Vorderstück entwickelt, das an der Bildung der Organe keinen Antheil nimmt und einen Haufen Entodermzellen enthält, welche sich später in Mesenchymelemente auflösen. Andererseits könnte noch an folgende Erklärungsweise gedacht werden: da der Blastoporus der einfachen und socialen Ascidien sich von vorn nach hinten schließt, also am Hinterende auch am längsten offen bleibt, so haben wir letzteres überhaupt als das palingenetische Ende der Larve anzusehen; an dieser Stelle mussten sich also die typischen Vorgänge am längsten erhalten haben. Darin würden die Ascidien mit den Vertebraten übereinstimmen, bei welchen, wie z. B. bei den Selachiern, das hintere Ende primitivere Zustände aufweist, als das vordere (RÜCKERT 1). Mag nun die zuletzt gegebene Erklärungsweise überflüssig sein oder nicht, so bietet sie jedenfalls Anhaltspunkte für die Beurtheilung der Zustände bei *Distaplia*.

Die Litteratur über die Entwicklung der zusammengesetzten Ascidien ist noch in einem sehr dürftigen Zustande, und ich kann hier von den Angaben von H. MILNE EDWARDS und von A. GIARD zunächst ganz absehen, da sie nur Weniges und Unsicheres über Furchung und Darmbildung enthalten. GANIN ist eigentlich der Erste, der einigermaßen präzise Angaben liefert. Seine ausführliche Arbeit (1) ist mir leider nicht zugänglich gewesen, wesshalb ich mich auf die kurzen Angaben seiner Mittheilung in 2 beschränken muss. Hier heißt es, dass »bald nachdem die Furchung im Ei von *Botryllus* beendet ist, sich im Inneren der zelligen Embryonalanlage eine weite Höhle bildet, die von vielen Schichten von Embryonalzellen begrenzt ist. Dann folgt eine Sonderung der peripherischen Hautschicht von der Embryonalanlage. An der einen, von Anfang an dickeren Seite der inneren Blase sondert sich ein langer, platter, zelliger Strang, die Medullarplatte« (pag. 515). Wenn wir hieraus auch nichts Näheres über die Furchung erfahren, so ist wenigstens die Angabe über die Entstehung des Darmes innerhalb der Embryonalzellen wichtig; hierin würde sich *Botryllus* an *Distaplia* anschließen.

Im Jahre 1881 erschien dann die bekannte und werthvolle Monographie über die zusammengesetzten Ascidien des Golfes von Neapel von DELLA VALLE. Dieser Forscher studirte aber hauptsächlich Anatomie und Knospung seiner Species und berührte die Embryologie nur sehr vorübergehend; über die uns interessirenden Vorgänge enthält seine Schrift keine Angaben.

Drei Jahre später publicirten MAURICE & SCHULGIN die Embryologie von *Amaroeicum proliferum* in einer Arbeit, welche wir etwas näher besprechen müssen. Hierbei schicke ich voraus, dass die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der zusammengesetzten Ascidien mit zu den schwierigsten technischen Aufgaben gehört (vgl. die Einleitung zum 1. Theile meiner Arbeit), und dass daher viele gleich zu erwähnenden Angaben der beiden Forscher auf die Unzulänglichkeit ihrer Methoden zurückzuführen sind. Nach ihnen nimmt das Keimbläschen (noyau primitif de l'oeuf) keinen Antheil an der Segmentation (vgl. oben pag. 160). Die Kerne der Furchungskugeln sowie die letzteren selbst entstehen durch freie Zell- und Kernbildung; die Furchung ist nicht total, sondern nähert sich in ihrem Habitus mehr einer superficiellen. Die 1. Furche ist meridional, die 2. aber bereits äquatorial. »Les sillons qui divisent ainsi l'oeuf dans toute son étendue ne sont que superficiels, sur des coupes c'est à peine s'ils sont indiqués, et l'on ne voit nettement que quatres gros noyaux qui seraient ceux des quatres premières cellules de l'oeuf si elles existaient. Après ces deux premiers sillons nous n'en avons plus vu se produire d'autre divisant l'oeuf dans toute son étendue, c'est-à-dire suivant un plan passant par son centre« (pag. 19). Die weitere Furchung geht nur in der einen Hälfte des Eies, welche die Verfasser die »obere« nennen, vor sich. Die andere Hälfte bleibt lange Zeit ungetheilt; erst nachdem das Ektoderm mit dem Nervensystem und das Mesoderm in ihrer Bildung weit vorgeschritten sind, erscheint das definitive Entoderm (pag. 20). Die Entstehung desselben ist nicht in klarer Weise geschildert. So viel ich dem Texte entnehmen kann, scheint es, dass die endogene Kern- und Zellbildung in der ungetheilten Hälfte des Eies immer weiter schreitet, bis sich um den Dotter eine periphere Lage von Zellen bildet. Diese Differenzirung des Entoderms geht hauptsächlich an der vorderen Seite des Embryos vor sich, wo der unsegmentirte Dotter auch am raschesten verbraucht wird. »C'est ainsi que se trouve constituée une cavité qui va servir . . . à la formation de la cavité branchiale et des cavités péribranchiales« (pag. 36). Bei der Bildung dieser Höhle betheiligt sich nur der bereits gefurchte Dotter, während der ungefurchte im hinteren Abschnitte des Embryos zurückbleibt; aus ihm entstehen später Magen und Darm.

Wenn MAURICE & SCHULGIN auch an einer anderen Art arbeiteten als ich, so glaube ich doch annehmen zu dürfen, dass *Amaroeicum* in seiner Entwicklung nicht in so hohem Grade von *Distaplia* ab-

wleicht, wie aus der Arbeit der beiden Verfasser hervorzugehen scheint. Man weiß ja, wie schwer es ist, bei dotterhaltigen Objecten die Grenzen zwischen den Furchungskugeln auch auf Schnitten zu sehen. Ich kann dies wenigstens für *Distaplia* auf Grund meiner Erfahrungen mittheilen. Es kommt hier hauptsächlich darauf an, dass die Dotterkörper beim Schneiden in situ bleiben, sich nicht verlagern und verrücken, da sie sonst durch den Druck des Messers die zarten Membranen der Zellen zerreißen und das ganze Bild verzerren. An solchen Präparaten ist natürlich von Zellgrenzen nichts zu sehen; sie treten dann höchstens an der Peripherie des Keimes hervor, namentlich da, wo sie sich in die Tiefe der Dottermasse einsenken. Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich annehme, dass MAURICE & SCHULGIN ihre Anschauungen hauptsächlich auf Grund solcher, zum Theil defekter Schnittpräparate gewonnen haben; sonst würden sie nicht von einer »freien« Entstehung der Furchungskugeln und ihrer Kerne, von einer superficialen Furchung und einem ungetheilten Dotter sprechen.

Wir werden noch mehrfach auf diese Arbeit zurückkommen müssen und dann sehen, dass sie auch in Hinsicht vieler anderer Punkte mit unseren Resultaten nicht übereinstimmt. Jedenfalls aber steht so viel fest, dass das Ei von *Amaroecium* eben so dotterhaltig ist, wie das von *Distaplia*, dass ferner der Urdarm durch Delamination im Inneren des Entoderms gebildet wird und die Gastrula eher als epibolisch zu bezeichnen ist.

In meiner vor drei Jahren erschienenen vorläufigen Mittheilung (2) über die Entwicklung von *Distaplia* habe ich die Gastrulation im Großen und Ganzen richtig geschildert, nur hielt ich damals, wie bereits erwähnt, die Zellen der Entodermplatte (Taf. 18 Fig. 11) für Ektodermzellen (richtiger Blastodermzellen). In Folge dessen erschienen mir die hier als Pseudembolie dargestellten Vorgänge als eine Invagination, die zur Bildung eines »primären Entoderms« führt, das aber nicht für den Urdarm verwendet wird, sondern sich in Mesenchymelemente auflöst. »Nicht wie bei anderen Ascidien,« sagte ich, »geht hier aus der Invagination des Ektoderms (Blastoderm) der Urdarm hervor, sondern lediglich das Mesoderm, während die typischen Entodermalorgane, die Darmhöhle und die Chorda dorsalis, erst secundär aus den großen centralen Zellen sich bilden, wesshalb wir die letzteren folgerecht unter dem Namen »secundäres Entoderm« zusammenfassen wollen« (2 pag. 578). Nach den jetzt mitgetheilten Resultaten einer erneuerten Untersuchung kann die Unterscheidung

zwischen »primärem« und »secundärem« Entoderm nicht mehr aufrecht erhalten werden. Ebenfalls ist der früher als Invagination oder Embolie gedeutete Vorgang in Wahrheit eine Pseudembolie.

Versuchen wir die bisher gewonnenen Ergebnisse zusammenzustellen, so ergibt sich ungefähr Folgendes. Die Furchung ist bei den solitären Ascidien nahezu äqual und führt zu einer einschichtigen Blastula, deren eine Hälfte sich zuerst abplattet, dann einstülpt. Dadurch entsteht eine Gastrula, welche unter allen Ascidien (wahrscheinlich auch unter allen Tunicaten) dem ursprünglichen Typus, d. h. einer Archigastrula sich am meisten nähert. — Bei den socialen Ascidien tritt in so fern eine Modifikation ein, als eine Blastula nicht mehr vorkommt. Mit dem Schwunde der letzteren ist auch die Furchungshöhle zu einem Spalt zwischen den Embryonalzellen reducirt oder fehlt überhaupt ganz. Das Resultat der Furchung ist eine zweischichtige Plakula, wobei die Elemente der beiden Keimblätter sich schon früher, auf dem Stadium von 8 Zellen differenziren. Die Gastrula entsteht hier nicht durch Invagination der Blastodermzellen, sondern durch Faltung, indem die Ränder der Plakula sich erheben und gegen einander wachsen — ein Vorgang, der in diesem Falle auf ungleiches Wachstum (Vermehrung) der Zellen der beiden Keimblätter zurückzuführen ist und zum Unterschiede von der wahren Invagination (Embolie) als Pseudembolie bezeichnet werden mag. — Die Entwicklung der zusammengesetzten Ascidien lässt sich zwanglos von derjenigen der socialen Formen ableiten. Jedoch schlägt hier die Plakula später in so fern eine andere Bahn ein, als die bei *Clavellina* zum Urdarm werdende Gastrulahöhle von in dorso-ventraler Richtung sich theilenden Entodermzellen ausgefüllt wird. Demgemäß entsteht die Urdarmhöhle weder durch Embolie, noch durch Pseudembolie, sondern durch Delamination im Inneren des entodermalen Zellencomplexes (*Distaplia*, *Amaroecium*). — Die Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm vollzieht sich bei *Distaplia* nicht in der ganzen Länge des Embryos in gleichmäßiger Weise: vorn ist sie rein epibolisch, hinten hingegen findet sie unter Betheiligung der dorsalen Entodermzellen (Entodermplatte) statt, welche zugleich mit den betreffen-

den Ektodermzellen um einen Raum (Pseudogastralgrube) herumwachsen, der später von den Entodermzellen selbst ausgefüllt wird. Dieser in der pseudembolischen Region des Embryos vor sich gehende Process muss als eine rudimentäre Embolie aufgefasst werden, die trotz ihrer Rückbildung die Verhältnisse der socialen Ascidien in typischer Weise wiederholt.

Aus der hier gegebenen Übersicht geht hervor, dass die Entwicklungsweise der Ascidien parallel mit den phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Ordnungen zu einander geht¹. Wie die solitären Ascidien auch im natürlichen Systeme die einfacheren Formen sind, so steht auch ihre Entwicklung dem ursprünglichen Typus am nächsten; die zusammengesetzten hingegen weichen in beiden Richtungen am meisten ab. Zwischen den beiden Extremen stehen die socialen, die jedenfalls auch systematisch die Übergangsformen von den solitären zu den zusammengesetzten bilden.

Es ist hier ein recht prägnantes Beispiel dafür gegeben, dass bei der »phyletischen Veränderung einer Thierform (Individuenkreis)«, wie HATSCHEK sagt, »niemals allein das Endstadium verändert wird, sondern immer die ganze Reihe von der Eizelle bis zum Endstadium« (2 pag. 26).

b. Bemerkungen über die Ausbildung des bilateralen Bauplanes bei den Ascidien.

Die eben angeführten Worte HATSCHEK's sind der Ausdruck einer bedeutungsvollen Theorie. Bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Entwicklung von *Teredo* kam er zu der Überzeugung, dass die Gastrula-Achse nicht nur durch die Lage des Richtungkörpers und des Eikernes, sondern auch durch die Verschiedenheit des Protoplasmas am vegetativen und animalen Pole in der Eizelle vorgebildet wäre. »Aber auch die bilaterale Symmetrie,« fährt er fort, »kommt äußerst frühe zur Erscheinung. Wir können dieselbe schon am zweizelligen Stadium nachweisen und es liegt die Ver-

¹ CLAUS fasst in seinem Lehrbuch der Zoologie (Marburg 1883) die solitären und socialen Formen der Ascidien zu einer Ordnung zusammen und stellt ihnen die Ascidae compositae entgegen. Ich glaube, man trennt besser die socialen Ascidien von den solitären ab und macht eine besondere Ordnung aus ihnen. Durch die Anwesenheit verzweigter Stolonen, sowie durch manche andere Merkmale charakterisirt, würden sie eben so gut eine besondere Ordnung bilden können, wie die einfachen und zusammengesetzten Ascidien.

nuthung nahe, dass die bilaterale Grundform durch eine bilaterale Anordnung der Theilchen schon in der Eizelle vorbereitet war. . . . Es ist klar, dass die mechanische Ursache der bilateralen Symmetrie stets schon in der Beschaffenheit der Eizelle begründet sein muss, und es wird wahrscheinlich erscheinen, dass diese mechanische Ursache der Bilaterie in einer bilateralen Vertheilung verschiedenartiger Theilchen in der Eizelle, also einem bilateralen Bau derselben, bei allen bilateralen Thieren ihren Ausdruck finde. Der bilaterale Bau wird aber erst dann unserer Beobachtung offenbar, wenn er in der äußeren Form zur Ausprägung kommt« (2 pag. 25).

Wenn diese Theorie HATSCHEK's auch außerordentlich fördernd auf die vergleichende Embryologie gewirkt hat und noch wirkt, so kann ich mich derselben, wenigstens in ihrem ganzen Umfange nicht anschließen. Vielmehr stimme ich mit METSCHNIKOFF (3) überein, der in einer lehrreichen Schrift seine Gründe gegen HATSCHEK's Hypothese geltend gemacht hat. Mit ihm fasse ich das frühe Auftreten der bilateralen Symmetrie als eine cenogenetische Erscheinung auf und glaube, man darf geradezu sagen: je früher vor der Gastrulation der bilaterale Typus auftritt, um so modificirter und abgekürzter ist die ganze Entwicklung. Schließen wir uns dieser Betrachtungsweise an, so ist es selbstverständlich, dass wir aus Formen, welche jenseits der Gastrula liegen und bereits bilaterale Symmetrie zeigen, keine Urformen der Bilaterien zu construiren haben; denn wir würden in diesem Falle keine ursprünglichen, primären, sondern secundäre, cenogenetische Stadien vor uns haben¹.

¹ Wenn ich die Theorie HATSCHEK's richtig erfasse, so scheint sie mir eigentlich zur Auflösung der Gastraeatheorie zu führen, selbst aber einer Urform für die ganze Metazoengruppe zu entbehren. Man wird mir zugeben müssen, dass eine monaxone »Gastraea« sich von einer bilateralen doch mindestens eben so scharf unterscheidet wie ein monaxones Thier von einem bilateralen. Dasselbe muss in gleicher Weise von der Blastaea, für die Furchungsstadien, ja für das Ei selbst gelten. Ein gemeinsamer Ausgangspunkt für die radiär und bilateral gestalteten Thiere ist also nicht vorhanden, es müsste denn sein, dass man denselben noch jenseits der befruchtungsfähigen Eier zu suchen hätte.

In meinen Anschauungen schließe ich mich auf das engste der HAECKEL'schen Gastraeatheorie an und nehme mit letzterer an, dass die Stammform aller Metazoen eine monaxone Gastraea war, aus welcher dann die Urformen der radiären (»*Protascus*«) und bilateralen (»*Prothelmis*«) Thiere durch Verschiedenheiten in der Lebensweise (festsitzende und kriechende) hervorgegangen sind. In der ontogenetischen Entwicklung der Bilaterien müssten sich, wenn sie die phylogenetische Reihenfolge treu wiedergäbe, demnach zwei auf einander folgende Gastrulastadien finden. Zuerst eine monaxone Gastrula, dann aber eine bilateral differenzirte. Ich kann mir den Vorgang, durch welchen

Während ich also das Auftreten der Bilaterie auf früheren Stadien als dem der monaxonen Gastrula für cenogenetisch halte, stimme ich mit HATSCHKE überein, wenn er eine polare Differenzierung des Eies (vegetativer und animaler Pol) auch im phylogenetischen Sinne bei allen Metazoen annimmt. Diese Polarität hat sich auch in der Ontogenese vieler Metazoen erhalten, und die Angaben mehren sich täglich, welche dies bestätigen. Die Versuche aber, eine Bilateralität des Eies bei den Bilaterien zu finden, sind bis jetzt noch nicht gelungen, selbst da nicht, wo Furchung und Gastrulation den unterschiedenen Charakter der Cenogenese an sich tragen. So konnte HATSCHKE selbst bei *Teredo* nur vom zweizelligen Stadium an die bilaterale Symmetrie erkennen. O. SCHULTZE (1) versuchte es allerdings, beim Frosche noch vor der Befruchtung eine Medianebene des Eies zu construiren, und meinte, dass von dem Augenblick der normalen Lage des Eies an neben dem Rechts und Links auch das Vorn und Hinten erkennbar seien. Aber diese Angaben fanden bis jetzt noch keine Bestätigung, vielmehr nimmt ROUX (1 und 2) an, dass im Froschei unter normalen Verhältnissen nur eine Hauptrichtung der künftigen Medianebene des Embryos bestimmt ist, und diese ist dann »durch die bipolare Anordnung des Dottermaterials« bestimmt. »Von den unendlich vielen, verschieden gerichteten Meridianebenen, welche durch diese Eiachse gelegt werden können, wird diejenige zur Medianebene des Embryos, in deren Richtung die Copulation der beiden Vorkerne erfolgt. Die Copulationsrichtung ist aber keine feste, gegebene, sondern kann durch „localisirte Befruchtung“ in jeden beliebigen Meridian verlegt werden« (2 pag. 207). Hieraus geht jedenfalls hervor, dass die Medianebene des Embryos im unbefruchteten Ei nicht präformirt sein kann.

Es ist nun von großem Interesse zu erfahren, wie sich hierin die einzelnen Ordnungen der Ascidien verhalten und was sich etwa aus einem Vergleich der Entwicklung der Ascidien und von *Amphioxus* ergeben könnte.

die hypothetische Form der monaxonen Gastraea in die der »*Prothelmis*« übergeführt wird, nicht einfacher und natürlicher denken, als durch das Auftreten eines sich symmetrisch anlegenden Mesoderms, mag nun dasselbe in Gestalt zweier Polzellen oder in Form eines ganzen Gewebes entstehen. Ein früh auftretendes Mesoderm würde mit HATSCHKE jedenfalls als eine »Heterochronie« zu deuten sein. Darin muss ich dem letzteren Forscher vollkommen beistimmen, wenn er sich gegen RAEL wendet, der gestützt auf das frühe Erscheinen des Mesoderms (bereits in der Blastula) die Urform für Coelenteraten und Bilaterien in einer Blastaea suchte.

Was den letzteren Punkt betrifft, so ist er bereits von METSCHNIKOFF beantwortet worden. An seinem Objecte (*Ascidia mentula*) fand er denn auch, dass das letzte Stadium, an welchem der »radiäre Bauplan« überhaupt noch wahrgenommen werden kann, eine »Blastula mit verdickter vegetativer Hälfte« ist. Die bilaterale Symmetrie erscheint noch während der Blastula »auf einem vogastralen Stadium« (3 pag. 303). »Von allen geschilderten Gastrulae¹ entspricht diejenige der Ascidien am meisten den Forderungen der Theorie HATSCHEK's, weil wir hier die früheste Ausbildung der Bilateralsymmetrie und den größten und dabei ebenfalls doppelt symmetrischen Blastopor antreffen. Nur wird wohl kaum Jemand in diesen Erscheinungen nunmehr ein Zeichen ursprünglicher palingenetischer Phänomene wahrnehmen. Der Vergleich der Ascidiengastrula mit der von HATSCHEK selbst geschilderten Gastrulation des *Amphioxus* wird genügen, um zu zeigen, dass die oben erwähnten Eigenschaften der ersteren als Folgen einer verkürzten Embryonalentwicklung anzusehen sind« (pag. 305).

Wenn auch HATSCHEK das Auftreten der bilateralen Symmetrie bei *Amphioxus* auf einem viel früheren Stadium erkennen konnte,

¹ Um darzulegen, in welchem Lichte sich die Entwicklung der Ascidien METSCHNIKOFF zeigte, will ich hier seinen Gedankengang anführen. Er studirt die Gastrulation bei sehr verschiedenen Formen der Wirbellosen und sucht zunächst solche aus, deren Gastrulae am wenigsten von dem Typus »Archigastrula« abweichen. Zu diesem Zwecke wählt er Formen wie *Echinus*, *Polygordius*, *Lineus*, *Phoronis* etc. Während der Übergang zur bilateralen Symmetrie bei den 3 ersteren hauptsächlich durch eine Verschiebung des Darmsackes eingeleitet wird, also erst nach vollendeter Invagination erfolgt, verhält sich hierin *Phoronis* etwas anders. »Die Gastrulation der *Phoronis* lehrt uns, dass wir hier ein Beispiel einer früheren Differenzirung des bilateralsymmetrischen Bauplanes vor uns haben, als dies bei *Echinus*, *Polygordius* oder *Lineus* der Fall ist. Bei *Phoronis* sehen wir zum ersten Male diesen Bauplan noch auf dem frühesten Stadium der Entodermeinstülpung auftreten, so dass wir hier kein Recht mehr haben von einer radiären Gastrula zu sprechen« (pag. 302). Diesen Unterschied der *Phoronis*-Gastrula von der der übrigen hier genannten Thiere bringt METSCHNIKOFF in Zusammenhang mit der verkürzten Entwicklung dieser Form, »was jedenfalls auch mit dem späteren Beginn der freien Metamorphose in vollkommenem Einklang steht. Um die daraus hervorgehenden Folgerungen zu controlliren, musste es vor Allem nothwendig sein, eine sogenannte Archigastrula bei einem Thier mit notorisch verkürzter Entwicklung zu untersuchen. Diesen Forderungen schienen mir die Ascidien am besten zu entsprechen, weil es bei ihnen gar nicht zur Bildung einer bewimperten Larvenform kommt. Die Larve schlüpft bereits in einem hohen Ausbildungsgrade aus dem Ei, so dass aller Grund vorhanden ist, gerade hier eine abgekürzte Embryonalentwicklung anzunehmen« (pag. 303).

als KOWALEWSKY, so war es doch nicht vor »dem Stadium der vollendeten Einstülpung«, also erst nach der Invagination des Blastoderms. Es tritt also bei den einfachen Ascidien (*Ascidia mentula*), deren Entwicklung im Vergleich zu *Amphioxus* ich mit METSCHNIKOFF für abgekürzt halte (vgl. oben Anm. zu pag. 583), die bilaterale Symmetrie früher auf als bei dem mehr palingenetischen *Amphioxus*.

Wie sich aber in der Ontogenese die einfachen Ascidien zu *Amphioxus* verhalten, so auch die socialen Ascidien zu den solitären. Da wir gesehen haben, dass die socialen noch bedeutend mehr vom palingenetischen Typus abweichen, als die solitären, so müssen wir erwarten, dass die bilaterale Symmetrie bei ihnen noch viel früher eintritt, als bei den solitären; und das ist in der That der Fall. Aus den übereinstimmenden Angaben von SEELIGER und VAN BENEDEEN & JULIN, sowie aus meinen eigenen Beobachtungen an *Clavellina* geht hervor, dass sie hier bereits auf dem Stadium von 4 Blastomeren wahrzunehmen ist. *Distaplia* wird sich hierin auch nicht anders verhalten, nur ist sie kein günstiges Object zur Untersuchung derartiger Verhältnisse. (Vgl. oben Capitel 1.)

c. Über das Verhältnis der Gastrula-Achse zu den Körperachsen bei den Ascidien.

Wenn das frühe Auftreten der Bilateralität durch die obige Auseinandersetzung verständlich gemacht werden konnte, so ist hinsichtlich der Frage, zu der wir uns jetzt wenden, die Aufgabe eine viel schwierigere. Kurz formulirt würde sie ungefähr folgendermaßen lauten: Wie verhält sich die Lage des Blastoporus zu den Körperachsen bei den Ascidien und bei *Amphioxus*.

Zur Lösung dieser Aufgabe, namentlich wenn sie vergleichend behandelt werden soll, sind ausgedehnte Untersuchungen über die Hauptgruppen der Bilaterien nothwendig. Merkwürdig ist es immerhin, dass fast alle Embryologen, mit Ausnahme von HATSCHEK, diese fundamentale Frage nur sehr vorübergehend oder gar nicht berühren.

Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, dass bei allen Coelenteraten die Gastrulaachse mit der Längsachse des erwachsenen Thieres zusammenfällt. Bei den übrigen Metazoen (Bilaterien) scheint dies nicht der Fall zu sein, vielmehr stellt sich die Längsachse des späteren Thieres rechtwinklig zur Gastrulaachse, derart also, dass der Blastoporus entweder nach der späteren ventralen oder nach der

dorsalen Fläche sieht. Ersteres findet nach HATSCHKE (3) bei den Anneliden statt, letzteres bei *Amphioxus*, dem sich die Ascidien anschließen. Über *Amphioxus* lauten die Worte HATSCHKE's folgendermaßen: »Auch kam ich zu dem Schlusse, dass der ursprüngliche weite Gastrulamund ganz der späteren Rückenregion angehört und dass eine Stelle seines Randes das Hinterende des Körpers bezeichnet« (1 pag. 25). Indem wir die Verhältnisse der Ascidien, des *Amphioxus* und der Anneliden zusammenfassen, können wir sagen, dass der Blastoporus stets nach der neuralen Seite des Thieres gekehrt ist, und hier kommt er auch allmählich zum Verschluss längs einer medianen Linie, welche man mit HATSCHKE (3) als »Gastrularaphe« bezeichnen kann.

Während nun der Blastoporus bei den Anneliden (HATSCHKE) sich von hinten nach vorn schließt, so dass sein letzter Rest in manchen Fällen noch direkt in den bleibenden Mund übergeht, schließt er sich bei den Ascidien und *Amphioxus* in umgekehrter Richtung, scheint also hier keine Beziehungen zur Mundöffnung gehabt zu haben und ist viel eher zu dem ursprünglichen After in Beziehung zu bringen (vgl. auch KUPFFER 3). Bei den Anneliden würde die Stelle, an welcher sich das Nervensystem entwickelt, größtentheils hinter dem Rest des Blastoporus (Mund), bei den Chordaten vor demselben zu suchen sein. In beiden Fällen aber entwickelt sich das Nervensystem an der Stelle der Gastrularaphe.

Aus der Arbeit HATSCHKE's über *Amphioxus* ist leider nicht zu ersehen, ob die Gastrularaphe, deren Existenz hier vorausgesetzt werden darf, in der That die Medianlinie des Rückens, also auch diejenige des Nervensystems einnimmt — kurz, ob die Ränder des Blastoporus auch hier in so nahen Beziehungen zur Bildung des Nervensystems stehen, wie es aus der Untersuchung der Ascidien auf das Unzweifelhafteste hervorgeht. Vielleicht könnte man vermuthen, dass ein ähnliches Verhältnis auch bei *Amphioxus* besteht, namentlich wenn man sich auf die Worte HATSCHKE's bezieht, dass »die Verwachsung der Ränder [des Blastoporus] in einer Linie erfolgt, welche den größeren Hintertheil der späteren Rückenlinie bildet« (1 pag. 31).

Diese Verhältnisse sind desswegen von hoher Bedeutung, weil gerade am Rücken des Embryos sich die wichtigsten und phylogenetisch ältesten Organe, wie das Nervensystem und die Chorda anlegen. Bei den Ascidien können wir mit Sicherheit von einer paarigen Entstehung dieser Organe sprechen; denn ihre Elemente (vgl. auch unten pag. 623 ff.) kommen zur Differenzirung, nochhe der Verschlusse

des Blastoporus erfolgt ist. In der mehr palingenetischen Entwicklung von *Amphioxus* wird eine so frühe Differenzirung wohl nicht zu erwarten sein, oder sie tritt vielleicht nicht in der prägnanten Weise auf wie bei den Ascidien. Der Annahme aber, dass den genannten Organen auch bei *Amphioxus* paarige Anlagen zu Grunde liegen, steht, so viel ich sehe, nichts im Wege. Man darf also sagen, dass die Rückenorgane der Ascidien und des *Amphioxus* aus zwei seitlich symmetrischen, anfangs durch die ganze Breite des Blastoporus von einander entfernten Anlagen entstehen, welche in der dorsalen Medianlinie immer näher an einander rücken und vorn zuerst, später in der ganzen Medianlinie des Rückens zur Vereinigung kommen.

Es ist eine andere Frage, ob wir auch bei den Wirbelthieren eine ähnliche Entstehungsweise der erwähnten Organe annehmen dürfen. Dies ist bereits, namentlich bei den Haifischen, öfters angeregt worden, scheint aber bisher nur wenig Anklang gefunden zu haben. Auch erfuhr His lebhaften Widerspruch, als er in seiner Arbeit über die Bildung der Haifisembryonen sagte: »Nach ihrer Entwicklungsgeschichte und mit Beziehung auf den Körper ist die Chorda dorsalis als dessen axiale Längsnaht zu bezeichnen; mit Beziehung auf den Gesamtkeim repräsentirt sie einen Theil der verwachsenen Lippen des Blastoporus.« Ich will hier nicht weiter untersuchen, ob His auf Grund seiner damaligen Erfahrungen dazu berechtigt war oder nicht, diesen Ausspruch zu thun, muss aber darauf hinweisen, dass diese seine Anschauung mit den Verhältnissen der Ascidien und des *Amphioxus* durchaus in Einklang gebracht werden kann.

Es bleibt natürlich der künftigen Forschung vorbehalten, auf diese Punkte bei den Wirbelthieren zu achten, und dazu werden sich wohl die sich total furchenden Eier der niederen Wirbelthiere am besten eignen.

Roux hat vor Kurzem eine Mittheilung von hohem Werthe gemacht (3). Um »über die Lagerung des Materials des Medullarrohrs im gefurchten Froschei« Aufschlüsse zu erhalten, stellte er mit Hilfe der PFLÜGER'schen Zwangslage verschiedene Versuche an und kam hierbei zu folgenden Resultaten¹: »Wir haben uns vielmehr vorzu-

¹ Es darf nicht verschwiegen werden, dass ROUX' Angabe bereits [eine Entgegnung von O. SCHULTZE (2)] erfahren hat. Nach ihm sind die mit Hilfe der PFLÜGER'schen Zwangslage angestellten Versuche ROUX' verbunden mit der Einstichmethode nur dazu geeignet, Missbildungen hervorzurufen. An Eiern von *Siredon pisciformis* und *Rana fusca* fand SCHULTZE in einigen Fällen »natürliche

stellen, dass das Material zur Bildung der Medullarplatte jederseits durch seitliches Herabwachsen vom Äquatorrande aus auf die Unterseite des Eies geschoben wird, und dass diese von beiden Seiten her einander entgegenwachsenden Platten unten in der Medianlinie mit einander verschmelzen. Diese Verschmelzung findet successive und zwar in cephalocaudaler Richtung statt. Auf diese Weise erklärt sich zugleich die in der gleichen Richtung erfolgende Wanderung des Urmundes um etwa 170° über die Unterfläche des Eies. Die Gastrulation des Froscheies vollzieht sich also wesentlich durch Überwachsung der weißen, unteren Hälfte des Eies von den beiden Seitenhälften des Äquators aus, also durch »bilaterale Epibolie«. Eine Einstülpung kommt dabei bloß in so weit vor, als das Nahrungsdottermaterial der unteren Hälfte zugleich nach oben gegen das Dach der Furchungshöhle hin wandert oder verdrängt wird bis zur vollkommenen Berührung desselben, also bis zum Schwunde der Furchungshöhle« (pag. 701).

Abgesehen davon, dass Roux' Angabe es möglich macht, die Gastrulation bei den Amphibien auf diejenige bei den Ascidien und *Amphioxus* zurückzuführen, hilft sie noch über einen anderen schwierigen Punkt hinweg.

Die 4 ersten Entodermzellen der socialen und zusammengesetzten Ascidien und von *Amphioxus*¹ müssen wir in Bezug auf die

Localisationmarken«, welche einen künstlichen Angriff zu umgehen gestatteten und dennoch, nach seiner Meinung, sichere Zeichen boten. Aus der Untersuchung solcher Eier geht nun hervor, dass »der Urmund sich nicht im Sinne von Roux zur Hauptmasse des Eies verschiebt« (pag. 24). Die Medullarplatte kommt also am animalen, von Anfang an durch reichliche Zellvermehrung ausgezeichneten Pole des Eies zur Anlage. Ich muss mich selbstverständlich enthalten, hier ein positives Urtheil zu Gunsten dieser oder jener Arbeit zu fällen. Es sei ausdrücklich hervorgehoben, dass ich lediglich vom vergleichend-embryologischen Gesichtspunkte ausgehe, und wenn ich mich daher mehr zur Ansicht Roux' hinneige, so soll damit nicht gesagt sein, dass ich seiner Arbeit und seinen Methoden den Vorzug gebe.

¹ Die Furchung von *Amphioxus* ist nach HATSCHKE keine streng äquale, sondern eher eine inäquale (»adäquale«). In ihrem Habitus nähert sie sich dem Furchungsproceß der holoblastischen Eier der niederen Wirbelthiere und, wie ich hinzufügen kann, auch der Furchung der socialen und zusammengesetzten Ascidien und zeigt wie bei den genannten Thieren von Anfang an nur eine Hauptachse, welche vom animalen zum vegetativen Pole zieht. Die 1. meridionale Furche beginnt am animalen Pole, schreitet allmählich dem vegetativen Pole zu und zerlegt schließlich das Ei »in zwei, so weit die Beobachtung möglich ist, vollkommen gleiche Theile« (I pag. 23). Die 2., ebenfalls meridionale Furche führt zur Bildung von 4 ebenfalls gleich großen Segmenten. Erst die 3., äqua-

Richtungsebenen der späteren Larve als dorsale Zellen bezeichnen, die Ektodermzellen hingegen als ventrale. Da aber die äquatoriale (dritte) Furchung immer näher dem animalen Pole auftritt, so entsprechen die 4 ersten Ektodermzellen in allen Fällen dem animalen Pole des Eies. Wir können also sagen, dass dieser bei den Ascidien der späteren Bauchfläche der Larve entspricht. Wenn wir nun weiterhin mit den früheren Embryologen annähmen, dass die Rückenorgane des Froschembryos auf der pigmentirten, also ursprünglich animalen Hälfte des Eies zur Entwicklung kommen, so würde sich bei den Amphibien das Verhältnis umkehren: die 4 ersten Ektodermzellen würden dann nicht wie bei den Ascidien und bei *Amphioxus* der Bauchfläche, sondern der Rückenfläche der Larve entsprechen. Dieser Widerspruch würde sich durch die Annahme ROUX' beseitigen lassen: es würde dann auch bei den Amphibien der animale Eipol der späteren ventralen Fläche des Embryos entsprechen.

Wollte man vom Gesichtspunkte ROUX' aus die Gastrulation der Amphibien auf die der Ascidien zurückführen, so würde man zu einer Auffassung gelangen, welche zum Theil der von SCHWINK geäußerten entsprechen würde. Man müsste annehmen, dass die entodermalen Zellen der Blastula der solitären Ascidien oder von *Amphioxus* sich nicht in einfacher Reihe einstülpen, sondern erst nach vorausgegangener intensiver Vermehrung. Die nun erfolgende Überwachsung der Dotterzellen («bilaterale Epibolie» ROUX') durch die Ektodermzellen würde dann zur Bildung einer auf der dorsalen Fläche des Embryos entstehenden Gastrularaphe und somit auch zur Entstehung der Medullarplatte führen. Der Darm hingegen müsste durch Delamination innerhalb des Entoderms, wie bei *Distaplia*, entstehen¹.

toriale Furchung tritt näher beim animalen Pole auf und die entstehenden 8 Zellen sind ihrer Größe nach verschieden. Die nächste Theilung in 16 Zellen, sowie auch die nachfolgende in 32 tritt noch bei allen Zellen zu gleicher Zeit auf; jede von ihnen theilt sich in zwei Hälften, woraus dann 16 animale (kleinere) und 16 vegetative (größere) Zellen hervorgehen. Während der weiteren Furchung, bis zur Ausbildung der Blastula, theilen sich dann die animalen Zellen rascher als die vegetativen.

¹ Die meisten Forscher sind indessen der Ansicht, dass der Amphibiendarm wesentlich durch eine Einstülpung, an welcher sich die pigmentirten Zellen des animalen Poles ebenfalls betheiligen, gebildet wird. Ich glaube aber, die Acten über diesen Gegenstand sind noch nicht abgeschlossen, wenigstens liegen einige neuere Arbeiten vor, welche das Gegentheil nachzuweisen bestrebt sind. Ich verweise auf die Mittheilung SCHWINK's und auf den bereits citirten Passus ROUX', aus welchem letzteren jedenfalls hervorgeht, dass die Ein-

Aus dem Gesagten folgt, dass von gewissen Gesichtspunkten aus die Furchung und Gastrulation der Amphibien sich direct mit den nämlichen Vorgängen bei Ascidien und *Amphioxus* vergleichen lässt. Freilich bedürfen diese Gesichtspunkte noch vielfach thatsächlicher Stützen, aber der Weg zum richtigen Verständnis der Gastrulation der Amphibien, vielleicht auch der bei den übrigen holoblastischen Wirbelthieren, ist, wie mir scheint, durch die hier erwähnten Untersuchungen angebahnt¹.

d. Einige Bemerkungen zum Rabl'schen Stammbaum der Vertebraten.

Auf Grund der Furchungserscheinungen und der größeren oder geringeren Quantität des Nahrungsdotters stellt RABL (1 pag. 157) einen Stammbaum der Vertebraten auf. Nach ihm muss man primär und secundär dotterarme und dotterreiche Eier unterscheiden. »Wenn wir die Eier des *Amphioxus* und der Cyclostomen als primär dotterarme mit totaler Furchung bezeichnen dürfen, so müssen wir die Eier der Ganoiden und der Amphibien als secundär dotterarme und diejenigen der placentalen Säugethiere als tertiär dotterarme bezeichnen. Wenn wir ferner die Eier der Selachier — da sie in der Reihe die ersten sind, die eine partielle Furchung zeigen — primär dotterreiche nennen dürfen, so müssen wir diejenigen der Knochenfische, Sauropsiden und Monotremen secundär dotterreiche und die Furchung eine sekundär partielle nennen; aber auch hier haben wir wieder die Eier der Knochenfische wohl von denen der Sauropsiden und Monotremen zu scheiden« (pag. 158).

In vielen Punkten kann ich mich den Ausführungen RABL's anschließen, jedoch bin ich über die wechselseitige Stellung der Selachier, Ganoiden und Amphibien anderer Meinung. Eine Nothwendigkeit, die Eier der beiden letztgenannten Gruppen von den meroblastischen Eiern der Selachier herzuleiten und sie als secundär dotterarme zu bezeichnen, scheint mir nicht vorzuliegen: das

stülpung, die bei den Amphibien allein in Betracht kommt, mit der Bildung des Darmes nichts zu thun hat. Beim Axolotl entsteht der Urdarm nach HOUSSAY & BATAILLON auch nicht durch Invagination, sondern durch Auseinanderweichen der vegetativen Zellen.

¹ Für die meroblastischen Selachier ist über die Entstehung des Darmes trotz der vielen Arbeiten der letzten Jahre noch keine Übereinstimmung erzielt worden. Während KASTSCHENKO und RABL (1) seine Entstehung durch Invagination annehmen, lässt ihn RÜCKERT (vgl. 1 und 2) in letzter Instanz aus den Merocyten hervorgehen. Daher spricht RÜCKERT nur von einer Pseudoinvagination (Pseudembolie).

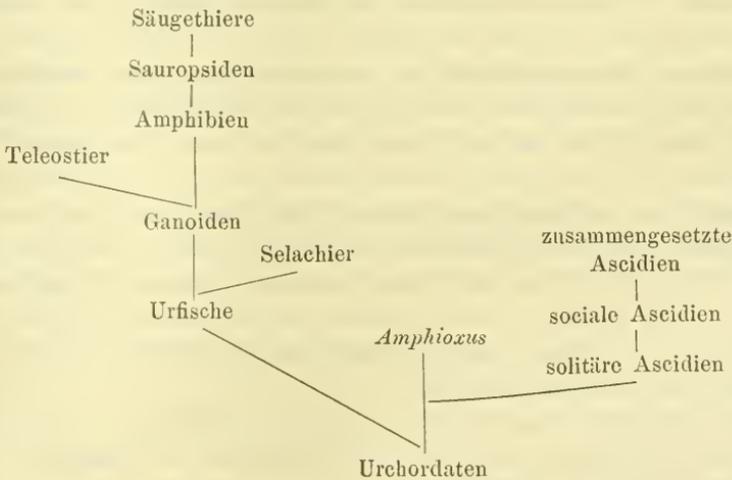
Verhältnis der Selachier zu den Ganoiden findet, meiner Ansicht nach, keinen richtigen Ausdruck, wenn man die letzteren von selachierähnlichen Formen ableitet. Die Selachier sind gewiss in vieler Beziehung ältere Thiere als die Ganoiden; man muss aber dabei nicht vergessen, dass diese wiederum in manchen Punkten auch ältere Zustände aufweisen als jene. Ich gehe hier auf diese, bereits von anderer Seite mehrfach discutirte Frage nicht weiter ein, glaube aber, es ist das einzig Richtige, die Ganoiden und Selachier von einer gemeinsamen Stammform herzuleiten, deren Eier sich total und inäqual furchten. Die Beziehungen der Ganoiden zu den Amphibien und Teleostiern würden dann dieselben bleiben wie in dem Schema RABL'S; hingegen würden die Selachier eine Seitenrichtung einschlagen. Sie würden sich dann zu den hypothetischen Urformen der Fische eben so verhalten wie die Teleostier zu den Ganoiden. Die allgemeine Auffassung der Selachier als primitive Formen erfährt dabei keine Beeinträchtigung, indem wir sie direkt von den Urformen ableiten und die zu ihnen führende Linie beliebig kurz fassen können.

Aus dieser verhältnismäßig geringen Veränderung des RABL'schen Schemas erwachsen doch bedeutende Consequenzen, welche uns zu einer wesentlich anderen Auffassung der holoblastischen Eier der Ganoiden und Amphibien führen. Wir können dann hier nicht von secundär, sondern nur von primär dotterarmen Eiern sprechen. Eben so ist dann das Ei der Teleostier, der Sauropsiden und Monotremen ein primär dotterreiches Ei.

Die wichtigste Bedeutung unserer Abänderung liegt aber darin, dass wir nun die holoblastischen Eier der niederen Wirbelthiere in ununterbrochenem Zusammenhange mit den ihnen so nahe verwandten Eiern der Ascidien und des *Amphioxus* betrachten dürfen. Wir können dann diese Reihe in directer Linie von den Urformen der Vertebraten ableiten und brauchen nicht die Continuität der Kette durch die Einschaltung eines so hochgradig meroblastischen Eies wie das der Selachier zu unterbrechen. Die große Ähnlichkeit in der Furchung und Gastrulation, welche zwischen den Ascidien, dem *Amphioxus* und den Ganoiden und Amphibien besteht, wäre bei der Annahme, dass die Eier der beiden letzteren secundär dotterarm geworden sind, unverständlich. Man könnte höchstens glauben, dass das Ei der Ganoiden und Amphibien nach Verlust des Dotters wieder zu ursprünglichen Verhältnissen zurückgekehrt sei. Diese Anschauung wäre aber sehr gekünstelt und würde auch unseren anderweitigen Erfahrungen nicht entsprechen. Wenn ein

meroblastisches Ei zu einem holoblastischen wird, so erhalten sich an dem letzteren stets Spuren einer solchen Veränderung, welche in der Hauptsache gerade darin bestehen, dass die ursprünglichen Verhältnisse seitens des holoblastisch gewordenen Eies eben nicht mehr erreicht werden. Bei den placentalen Säugethieren finden wir ja ein prägnantes Beispiel dafür. Hier ist das Ei zweifellos holoblastisch geworden, aber seine Entwicklung kann doch unmöglich als ursprünglich aufgefasst werden.

In dem nachstehenden Schema erlaube ich mir, die gegenseitigen Beziehungen von *Amphioxus*, der Ascidien und der niederen Vertebraten zusammenzufassen, wie sie sich im Laufe dieser Arbeit von selbst ergeben. Wenn wir zunächst von der übrigen Beschaffenheit der hier angeführten hypothetischen Formen absehen und uns lediglich an die Furchung und Gastrulation halten, so setze ich voraus, dass die Urchordaten im Besitze eines Eies mit primordialer Furchung und einer Archigastrula waren. Der Typus der Urfische hingegen hatte ein sich total aber inäqual furchendes Ei und eine Amphigastrula. Die Cyclostomen lasse ich bei Seite¹.



¹ Wie ich aus einer kürzlich erschienenen Mittheilung BEARD's ersehe, ist auch er der Meinung, dass für die Ableitung der holoblastischen Eier der niederen Wirbelthiere von Formen mit meroblastischen Eiern keine Gründe bestehen. (The inter-relationships of the Ichthyopsida. in: Anat. Anzeiger 5. Jahrg. pag. 146—159, 179—188.)

II. Entwicklung des Mesoderms.

1. Bei *Distaplia*.

Durch die frühzeitige und eigenartige Vermehrung der Zellen des primären Entoderms wird bei *Distaplia* ein Zellencomplex geschaffen, welcher der gemeinsame Mutterboden für die Anlagen des gastraln (secundären) Entoderms, der Chorda und des Mesoderms ist. Der Zeitpunkt, an welchem diese 3 Bildungen zu scharfer Ausprägung und Localisation gelangen, wird durch das Erscheinen der Darmhöhle (vgl. oben pag. 562 ff.) resp. des gastraln Entoderms bestimmt. Alle in die Bildung des letzteren nicht eingegangene Zellen des Entoderms differenziren sich theils zur Chorda dorsalis, theils früher oder später zu Elementen des Mesoderms.

Fassen wir znerst die Entstehung des letzteren ins Auge.

Da alle Zellen des Embryos bis auf die spätesten Stadien gleichmäßig mit stark lichtbrechenden Dotterkörpern gefüllt sind, so zeigen sich die Merkmale, durch welche die Mesodermzellen sich charakterisiren, erst verhältnismäßig spät. Es ist daher außerordentlich schwierig, den Zeitpunkt ihres allerersten Auftretens zu bestimmen. Wenn man indessen die Erfahrungen an älteren Embryonen auf jüngere Stadien überträgt, so kann man sich leicht davon überzeugen, dass diejenigen Entodermelemente, aus welchen sich später die ersten Mesodermzellen entwickeln, lediglich in der pseudembolischen Hälfte des Embryos vorhanden sind. Hier entsteht das Mesoderm, wie wir gleich sehen werden, aus paarigen, bilateralen Anlagen; im vorderen epibolischen Theile kommt es hingegen erst viel später und auch nicht mehr in bilateraler Weise zur Differenzirung. Diese zwei Arten der Mesodermbildung müssen anfangs scharf aus einander gehalten werden, was später, wenn sie zum Theil mit einander verschmelzen und ein zusammenhängendes Mesenchym bilden, nicht mehr möglich ist.

Ich bezeichne das Mesoderm des pseudembolischen Theiles als axiales oder gastrales, das des epibolischen als prägastrales oder secundäres Mesoderm.

Diejenigen Entodermzellen, aus welchen sich das gastrale Mesoderm entwickelt, liegen an der Peripherie der Entodermplatte in unmittelbarer Nachbarschaft der sich eben differenzirenden Zellen des Nervenringes und bilden, wie der Nervenring selbst, je nach der Form der Entodermplatte eine kreisförmige oder ovale Anlage. Diese Zellen können nicht als Urmesodermzellen bezeichnet werden,

und zwar aus dem Grunde nicht, weil bei ihrer nachfolgenden Theilung das eine Theilproduct zu einer Mesodermzelle wird, das andere aber eine Entodermzelle bleibt. Es sind vielmehr Mutterzellen oder Gonaden des gastraln Mesoderms. Die übrigen, näher der Medianlinie gelegenen Zellen der Entodermplatte betheiligen sich an der Mesodermbildung nicht, sondern gehen später mit in die dorsale Wand des gastraln Entoderms über.

Das jüngste Stadium, auf welchem ich die Mesodermgonaden habe nachweisen können, ist jenes unmittelbar vor der Gastrulation (Pseudembolie) stehende, auf welchem die Entodermplatte nur in einem beschränkten, etwa in ihrer Mitte liegenden Bezirke eine flache Einsenkung wahrnehmen ließ (Taf. 19 Fig. 19 *Mg*). Die Entodermplatte besteht hier, auf dem Querschnitte, aus 4 Zellen, von welchen 2 medial und 2 lateral gelegen sind. Die lateralen halte ich für die Mutterzellen des gastraln Mesoderms. Theoretisch muss man sich denken, dass das, wie ich glaube, typische Verhalten der Entodermplatte der Fig. 19 ursprünglich in der ganzen Ausdehnung der Platte sich wiederholte. Erfahrungsgemäß findet das aber auf keinem Stadium statt, weil das gastrale Mesoderm sich nicht zu gleicher Zeit in der ganzen Ausdehnung der Entodermplatte entwickelt, sondern zuerst vorn beginnt und dem Schlusse der Blastoporuslippen gemäß nach hinten fortschreitet. Die Entwicklung der ersten Mesodermzellen offenbart sich dadurch, dass die Mesodermgonaden sich theilen. Demgemäß dürfen wir das Verhalten des Schnittes Fig. 19 auf den weiter vorn gelegenen Schnitten nicht mehr suchen, da in diesem Bereiche die Mesodermgonaden sich bereits getheilt haben werden. Betrachten wir die Schnitte Fig. 18—14, namentlich Fig. 16—14, so bekommen wir Bilder, welche unsere Auffassung zu bestätigen geeignet sind.

Hand in Hand mit der Theilung der Gonaden geht auch eine Vermehrung der übrigen Zellen der Entodermplatte vor sich: sie werden kleiner, platten sich gegenseitig ab und sind leider oft schwer, oft auch gar nicht von den sich anschließenden Mesodermzellen zu unterscheiden (Fig. 16—14). Man kann indessen diesen Übelstand, wenigstens zum Theil, durch eine einfache Überlegung beseitigen: etwas spätere Stadien, auf welchen das Mesoderm sich deutlich abgliedert, lehren, dass dasselbe vorn zuerst als eine einschichtige, höchstens zweischichtige Anlage vorhanden ist (Taf. 19 Fig. 26; Taf. 20 Fig. 38, 40—42), die zwischen Entoderm und Ektoderm sich mehr oder weniger weit ventralwärts ausdehnt. Wir werden kaum

irre gehen, wenn wir auf früheren Stadien diejenigen kleineren Zellen der Entodermplatte für Mesodermelemente halten, welche unmittelbar unter dem Nervenring und dem benachbarten Ektoderm liegen (Taf. 19 Fig. 18 *Mg* rechts, Fig. 15 *Mg* rechts und links, und Fig. 14 rechts). Auf Stadien, wo die Pseudembolie begonnen hat und vorn zum Abschluss und zur Bildung der Nervenplatte gekommen ist (Fig. 26), tritt das Mesoderm vorn in schärferer Weise hervor, während es hinten zum Theil noch in Bildung begriffen ist (vgl. die Schnittserie Fig. 26—32). In Fig. 26 besteht das Mesoderm jederseits aus 4 charakteristischen und ungleich großen Zellen. Die ventraleren Elemente sind kleiner und stehen paarweise neben einander. Die dorsalen, großen Zellen liegen einzeln zwischen Ekto- und Entoderm. Die nun folgenden 4 Schnitte (der 17., 19., 20. und 23. der Serie) gehen durch die zur Gastrulation bereits erhobenen Ränder der Entodermplatte.

Betrachten wir zuvörderst Fig. 29, einen Schnitt, der ungefähr die Mitte und zugleich die tiefste Stelle der Pseudogastralgrube trifft. Der Boden der letzteren ist von 4 nach oben etwas zugespitzten Entodermzellen eingenommen, welche an den Erhebungen der Ränder sich zunächst nicht zu betheiligen scheinen. Die Seitenwand der Grube besteht aber einerseits aus den oberflächlichen Zellen des Nervenringes (*Nr*), andererseits aus großen, länglichen Entodermzellen, von welchen die linke eben in Theilung begriffen ist (*Mg*). Wenn wir diese Figur auf die Fig. 19 der vorhergehenden Serie beziehen, so können wir in den Entodermzellen der Seitenwand der Grube die Mesodermgonaden der Fig. 19 wieder erkennen. Sie betheiligen sich also an der Pseudembolie, erheben sich und streben mit ihren dorsalen Enden der Medianlinie des Rückens zu. Die rechte Gonade hat sich bereits getheilt und die Zelle *Gm*, eine Mesodermzelle, aus sich hervorgehen lassen. In der Verlängerung der Längsachse der linken Gonade liegen ebenfalls kleinere Zellen, von welchen wenigstens die oberste (laterale) sicher zum Mesoderm zu zählen ist. Nach Allem, was ich gesehen habe, und indem ich mich unter Anderem auch auf Fig. 29 stütze, komme ich zu der Annahme: die Mesodermgonaden theilen sich mehrere Male in der Art, dass das eine Stück zu einer Mesodermzelle wird, das andere als Entodermzelle zurückbleibt.

Die weiter vorn geführten Schnitte, Fig. 28 und 27, bieten allmähliche Übergänge zu Fig. 26. Die als Mesodermelemente aufzufassenden Zellen nehmen an Zahl allmählich zu, während ihre

Mutterzellen immer näher zur Medianlinie rücken, bis sie in Fig. 26 zur gegenseitigen Berührung kommen und hier gleich unterhalb der Zellen der Nervenplatte ihren Platz einnehmen (*Mg*). Die schematische Seite dieses Vorganges wird dadurch verdeckt, dass die Entodermzellen des Bodens der Pseudogastralgrube sich zu dieser Zeit ebenfalls lebhaft vermehren (Fig. 30, 2S—26), sich in die Länge ziehen und oft in die Pseudogastralgrube hervorragen. Bei der Pseudembolie werden diese Zellen in so fern in Mitleidenschaft gezogen, als ihre Längsachse, welche ursprünglich der Dorsoventralachse des Embryos parallel war, hierbei nach und nach ihre Richtung verändert, sich zuerst spitzwinkelig, dann, nach Vollendung der Pseudembolie, rechtwinkelig zu ihr stellt. Die Zellen haben sich also um 90° gedreht, wobei ihre ursprünglich nach oben (dorsal) gekehrten Enden gegen einander zu liegen kommen, ihre zuerst laterale Fläche zu einer dorsalen wird. Sie verhalten sich in dieser Beziehung nicht anders als die Mesodermgonaden, nur bleiben sie an Ort und Stelle und werden beim Abschlusse der Pseudembolie von den Mesodermgonaden überlagert. Ihre Theilungsachse verändert ihre Stellung in gleichem Sinne: die Spindeln, die früher rechtwinkelig zur dorsalen Fläche des Embryos standen, sind jetzt parallel dazu gerichtet (vgl. Fig. 28 mit Fig. 27 und 26).

Nach der Beendigung der Pseudembolie scheinen die Gonaden keine Mesodermzellen mehr zu liefern. Diese vermehren sich von nun an selbständig und erlangen nach und nach die spezifischen Charaktere der späteren Mesodermzellen. Die Gonaden hingegen schließen sich in ihrem ferneren Verhalten den unter ihnen befindlichen Entodermzellen, von welchen sie nur durch ihre Lage zu unterscheiden sind, an. Später gehen sie im vorderen prächordalen Theile des Embryos in die Bildung des gastral Entoderms ein, während sie hinten zu Bestandtheilen der Chorda dorsalis werden.

Die soeben vorgetragene Anschauung basirt nicht lediglich auf den Präparaten, welchen die Abbildungen entnommen sind, sondern ist durch eine Vergleichung zahlreicher Entwicklungsstadien begründet. Dass die Mesodermgonaden nicht selbst Urmesodermzellen sind, leuchtet schon daraus ein, dass die Stelle, an welche sie schließlich zu liegen kommen, die Mediane des Rückens, auch auf allen späteren Stadien kein Mesoderm enthält. (Sie wird entweder vom gastral Entoderm oder von der Chorda dorsalis eingenommen.) Als Urmesodermzellen können wir demnach nur diejenigen Elemente bezeichnen, welche aus der 1. Theilung der Mesodermgonaden her-

vorgegangen und zu Mesodermzellen geworden sind. Kurz, das erste mesodermale Theilstück einer Mesodermgonade ist eine Ur-mesodermzelle. Die letzteren sind bei *Distaplia* nicht in Zweizahl vorhanden, sondern bilden, schematisch gedacht, wie die Gonaden selbst einen Kranz um die Pseudogastralgrube.

Die weitere Entwicklung des gastraln Mesoderms ist verhältnismäßig einfach. Die Vermehrung der Zellen führt erst zu einer Ausbreitung des Mesoderms zwischen Ektoderm und sekundärem Entoderm und schließlich zu einer vollständigen Umwachsung des letzteren. Die Embryonen der hier in Betracht kommenden Stadien sind bereits eiförmig (Taf. 21 Fig. 47) und spitzen sich nach hinten zu. Bei gleicher Vermehrungsintensität umwachsen daher die Mesodermzellen die hintere Partie des Embryos rascher als die vordere, und hinten entwickeln sich dann auch sehr bald mehrere Lagen von Zellen, aber die Zellen selbst bleiben hier naturgemäß größer als vorn (Taf. 20 Fig. 38, 39, 40—44). Nach und nach kommt ein schärferer Gegensatz zwischen den beiden Stücken des Mesoderms zur Ausprägung. Das hintere, caudale Mesoderm geht in die Anlage des Schwanzes über und differenzirt sich später zu den Muskeln desselben. Der vordere, somatische Theil löst sich hingegen sehr bald zu Mesenchymzellen auf, welche in der zwischen Ektoderm und sekundärem Entoderm entstandenen Leibeshöhle zunächst frei umherliegen (Taf. 21 Fig. 47, 51—54; Taf. 22 Fig. 56—58 *Mz* = Mesenchym Taf. 24 Fig. 94—100 *Cmes* = caudales Mesoderm).

Die Art und Weise, wie die ursprünglich eine zusammenhängende Anlage bildenden somatischen Mesodermzellen (Taf. 20 Fig. 38, 40—44) sich zu Mesenchym auflösen, bietet in so fern kein weiteres Interesse, als die Zellen sich einfach von einander abtrennen, was zuerst vorn und in den am meisten ventral vorgedrungenen Mesodermstreifen geschieht (Taf. 20 Fig. 41, 43; Taf. 21 Fig. 47, 51—54). Weiter hinten können die Mesodermzellen länger ihr dichtes Gefüge bewahren. In der ventralen Mediane des Körpers findet man aber stets den Zusammenhang der Zellen aufgelockert (Taf. 21 Fig. 51—54). Sie liegen dann einzeln oder gruppenweise zu 2, 3 und mehr, sind aber in jüngeren Stadien noch alle gleichartig. Erst wenn die Anlage des Schwanzes hervorzuknospen beginnt (Fig. 54), lassen sich 2 Arten von ihnen unterscheiden, welche durch vielfache Übergangsformen mit einander verbunden sind. Die eine Art ist um das Mehrfache größer als die andere und enthält noch Dotterkörper in Menge; ihr Kern ist meistens wandständig, und sie hat im Ganzen

den Habitus einer Fettzelle. In ihrem Verhalten schließt sie sich den ursprünglichen Formen der Mesodermzellen an und erweist sich dadurch als ihr unmittelbares Derivat. Die zweite Art ist durch kleine kugelförmige Zellen vertreten, welche ihren Dotter schon größtentheils assimiliert haben und die Tendenz zeigen, sich den Wandungen des Darmes und dem Ektoderm anzuschließen (Taf. 21 und 22 Fig. 54—58).

Wenn ich vorhin bemerkte, dass das gastrale Mesoderm sich nur im hinteren, pseudembolischen Theile des Embryos vorfindet, so gilt dieser Satz nur bis zu einem gewissen Stadium, welchem ungefähr der Längsschnitt Taf. 21 Fig. 52 entspricht. Die Grenze zwischen dem epibolischen und pseudembolischen Theile ist hier sehr anschaulich durch den vorderen Abschluss der Nervenplatte angegeben; hier liegt eine große eben in Theilung begriffene Ektodermzelle. Wir sehen zugleich, dass die Darmhöhle noch ganz im pseudembolischen Theile liegt, dass ferner auch die Mesodermzellen nur vereinzelt in die epibolische Region, und zwar in der ventralen Mittellinie vorgezogen sind. Wie der Embryo in die Länge wächst, dehnt sich die Darmhöhle aus und ihre vordere Wandung tritt nach und nach, indem sie das prägastrale Entoderm vor sich her schiebt, in die epibolische Region über, was in gleicher Weise auch mit dem gastralen Mesoderm geschieht (Fig. 53). In der ventralen Mediane erstrecken sich einige Mesodermzellen bis zum vorderen Pole und liegen hier vereinzelt zwischen dem Ektoderm und dem Haufen der Zellen des prägastralen Entoderms. Im dorsalen Theile der epibolischen Region sind zur Zeit noch gar keine Mesodermzellen vorhanden. Hier treten sie erst viel später auf und stammen auch nicht vom gastralen Mesoderm her, sondern entwickeln sich, wie wir gleich sehen werden, aus dem Zellencomplexe des prägastralen Entoderms selbst (Fig. 54).

In der allgemeinen Vertheilung des somatischen Mesoderms oder Mesenchyms im Embryo lassen sich zunächst keine Besonderheiten erkennen. Jedoch möchte ich schon hier auf eine mit *Oe* bezeichnete Stelle der Fig. 54 aufmerksam machen, wo die Mesodermzellen sich bereits jetzt in größerer Menge anhäufen. Sie liegt hinten und ventral unmittelbar unter der Basis der Schwanzknospe, wo später unter Vermittelung einer Entodermausstülpung die Anlage des Ösophagus auftritt. Auf Querschnitten eines etwas späteren Stadiums und bei stärkerer Vergrößerung wird diese Anhäufung noch deutlicher (Taf. 24 Fig. 84 *Oe*). Hier hängt das somatische Mesoderm noch längere Zeit mit dem caudalen zusammen.

Im caudalen Mesoderm kommt es zu einer Mesenchymbildung nicht. Die Zellen behalten ihr gedrängtes Gefüge, bilden mehrere Lagen und verwandeln sich später in die Muskelzellen des Schwanzes. Allmählich werden sie kleiner und bilden ein compactes Gewebe um die Chorda dorsalis, das caudale Nervensystem und den in Bildung begriffenen Caudaldarm (Taf. 22 Fig. 59—61, 70; Taf. 24 Fig. 94—100). Auf Querschnitten durch die Schwanzknospe eines Stadiums, das ungefähr die Mitte zwischen den in Fig. 53 und 54 abgebildeten hält, ist das Mesoderm an der Basis der Knospe ventral noch in lockerer Anordnung (Fig. 59, 60); weiter hinten aber nimmt es sogleich das dichte Gefüge des im übrigen Schwanze vorhandenen an, wesshalb auch die Leibeshöhle sich nicht weiter als bis zur Basis des Schwanzes erstreckt und zugleich mit dem somatischen Mesenchym ihren Abschluss findet (Fig. 61). Beim ferneren Längenwachstum des Schwanzes werden die caudalen Mesodermzellen kleiner und die Anzahl der von ihnen gebildeten Schichten sinkt bis auf 3 oder 2 herab. Eine Querschnittserie eines nur wenig vorgerückteren Stadiums, als das der Fig. 54, zeigt das somatische Mesoderm bei seinem Übergange in das Mesoderm des Schwanzes (Taf. 24 Fig. 94) zu 2 die Chorda sichelförmig umgreifenden Anlagen consolidirt, welche oben vom Ektoderm und dem Medullarrohr, unten noch vom Entoderm des Vorderdarmes begrenzt sind. An den Seiten stoßen sie an die nun geräumig gewordene Leibeshöhle und scheinen sich an der Mesenchymbildung zu betheiligen, indem sich Zellen aus ihrem Verbande lösen, frei werden und in die Leibeshöhle hinein gerathen. Diese Verhältnisse sind an dem nächstfolgenden, hinteren Schnitte (Fig. 95) deutlich zu sehen, welcher auch die Grenze zwischen dem somatischen und caudalen Mesoderm bezeichnet. Weiter hinten führen die zur ventralen Abgrenzung des Schwanzes sich entwickelnden Einstülpungen des Ektoderms (Taf. 24 Fig. 95—100) zu einer Abgrenzung des caudalen Mesoderms von der Leibeshöhle. Ersteres stößt hier ventral auch nicht mehr an den Vorderdarm, sondern an den Schwanzdarm, welcher hier noch eine nach unten offene Rinne ist. Die 2 weiteren Schnitte bieten in Bezug auf das Mesoderm keine wesentlichen Veränderungen. Hingegen zeigt der Schnitt Fig. 99, der die Stelle *Oe* der Fig. 54 und 84 trifft, dass das caudale Mesoderm hier noch einmal mit dem somatischen in Zusammenhang tritt (*Sm*, *Cmes*). Auf dem folgenden Schnitte sind die caudalen Einstülpungen des Ektoderms bis zur Medianlinie herangewachsen und zur Berührung gekommen, was die vollkommene Abgrenzung des Schwanzes vom

Körper zur Folge hat (Fig. 100). Die folgenden Schnitte bieten kein weiteres Interesse mehr und sind nichts als Wiederholungen des Querschnittes Fig. 100.

Von nun an entwickelt sich das caudale Mesoderm selbständig weiter und bald beginnen seine Zellen sich in Muskelzellen umzubilden.

Hinsichtlich des Mesoderms des epibolischen Abschnittes, des prägastralen Mesoderms, können wir uns kurz fassen. Es entsteht nicht in symmetrischer Weise und auch später als das gastrale Mesoderm. Die Grundlage, aus welcher es sich entwickelt, ist im prägastralen Entoderm gegeben (Taf. 21 Fig. 4S, 52—54; Taf. 22 Fig. 55—58 *Pge*). Hier entwickelt sich das Mesoderm von vorn herein als Mesenchym, indem einzelne periphere kleinere Zellen des prägastralen Entoderms sich loslösen und unter mehrfachen Theilungen in Formen verwandeln, welche in allen Beziehungen den aus dem gastralen Mesoderm hervorgegangenen beiden Arten der Mesenchymzellen gleichen. Dieser Process beginnt erst, wenn das somatische Mesenchym in die epibolische Hälfte einzuwandern anfängt (Taf. 21 Fig. 52—54). Dasselbe bekommt also von dem prägastralen Entoderm einen mächtigen Zuwachs an Mesenchymzellen, und beide Bildungen — die Derivate des gastralen und prägastralen Mesoderms — vermischen sich mit einander und sind dann in ihrer Herkunft nicht mehr aus einander zu halten (vgl. namentlich Fig. 55—58).

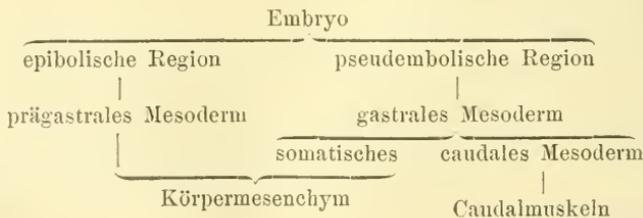
Eine ausführlichere Schilderung des Vorganges, durch welchen die Zellen des prägastralen Entoderms sich in Mesenchym umwandeln, ist überflüssig; ich verweise aber auf Taf. 21 und 22 Fig. 54, 55—58, wo er eine naturgetreue Darstellung gefunden hat. — Erwähnenswerth wäre noch der Umstand, dass das Mesenchym der dorsalen Region des epibolischen Abschnittes sich am spätesten entwickelt, so dass selbst auf Stadien, wie dem der Fig. 54, hier erst einzelne freie Zellen wahrzunehmen sind.

Versuchen wir die Mesodermbildung von *Distaplia*, wie sie aus der obigen Schilderung hervorgeht, zusammenzufassen, so wird sich ungefähr Folgendes ergeben:

Wir haben 1) das Mesoderm des epibolischen Theiles des Embryos (prägastrales Mesoderm) und 2) das Mesoderm der pseudembolischen Region (gastrales Mesoderm) zu unterscheiden. Die Elemente des letzteren entstehen frühzeitig, noch vor dem Abschluss der Pseudembolie aus ventralen resp. lateralen Theilstücken von Entoderm-

zellen, welche im Umkreise der Entodermplatte, unter dem Nervenringe liegen und als Mutterzellen oder Gonaden des gastralen Mesoderms bezeichnet werden können. Nach Vollendung der Pseudembolie liegen die Mesodermgonaden unter der Nervenplatte und gehen vorn in Bestandtheile des gastralen Mesoderms über, hinten nehmen sie Antheil an der Bildung der Chorda dorsalis. Sie produciren Mesoderm-elemente, bleiben aber selbst als wahre Entodermzellen bestehen. Das gastrale Mesoderm legt sich bilateral an und scheidet sich im Folgenden in das Mesoderm des Körpers der Larve (somatisches Mesoderm) und in das des Schwanzes (caudales Mesoderm). Letzteres bleibt als solide Anlage bestehen und wird zur Muskelschicht des Schwanzes, während das erstere sich nach und nach in Mesenchym auflöst, dessen Zellen später auch in die epibolische Region des Embryos eindringen. — Das prägastrale Mesoderm entsteht viel später aus den vor dem Darne liegenden Zellen des prägastralen Entoderms. Letzteres bildet sich nach und nach vollständig in Mesenchymzellen um, die mit den Mesenchymzellen des gastralen Mesoderms in allen Beziehungen übereinstimmen. Die beiden Anlagen, das somatische und prägastrale Mesoderm fließen schließlich in ein gemeinsames Gewebe, das Körpermesenchym, zusammen. Ausdrücklich sei hervorgehoben, dass am gastralen Mesoderm weder in seinem somatischen noch caudalen Theile keinerlei Spuren einer Segmentirung wahrzunehmen sind. Eben so fehlt im caudalen Mesoderm jegliche Andeutung eines dem Myocölon vergleichbaren Hohlraumes. — Die Mesodermentwicklung bei *Distaplia* kann in keiner Weise auf eine den HERTWIGSchen Enterocoeliern entsprechende Form zurückgeführt werden (vgl. weiter unten pag. 616).

Tabellarisch lässt sich die Mesodermentwicklung bei *Distaplia* folgendermaßen ausdrücken.



Nach MAURICE & SCHULGIN entsteht das (somatische) Mesoderm bei *Amaroeciium* erst nach dem Verschluss der Medullarplatte, und zwar noch innerhalb des ungefurchten Dotters (vgl. oben pag. 577), also auch vor der Bildung des eigentlichen Entoderms. Die Zellen erscheinen als paarige Anlagen zur Seite des Medullarrohres und verlieren nach und nach ihren Dotter. Durch die Entstehung des definitiven Entoderms werden sie nach der Peripherie gedrängt, wo ihr Zellenverband sich nach und nach auflockert. Nachdem die 3 Keimblätter sich gebildet haben, bleibt eine ventrale ungefurchte Dottermasse zurück, welche erst später zum Theil sich zu kleinen unregelmäßigen und verlängerten Körperchen auflöst, zum Theil von den Zellen des gastraln Entoderms resorbiert wird. Die Muskeln des Schwanzes entstehen wie die Zellen der Chorda dorsalis frei aus dem unsegmentirten Entoderm und verhalten sich darin den übrigen Mesodermzellen gleich.

Hieraus können wir jedenfalls entnehmen, dass bei *Amaroeciium* ein unserem prägastraln Entoderm zu vergleichender Entodermabschnitt vorhanden ist, dass also das Mesoderm auch hier in 2 große Gruppen eingetheilt werden kann. Auf die Differenzen, welche sonst zwischen MAURICE & SCHULGIN und mir vorliegen, gehe ich nicht weiter ein, sondern verweise zum Theil auf das früher Gesagte.

2. Bei *Clavellina Rissoana*.

Die ersten genauen Angaben über die Entstehung des Mesoderms bei den socialen Ascidien rühren von VAN BENEDEN her. In einer kurzen Notiz im Z. Anzeiger (1881) theilt er mit, dass die Ascidien im Sinne der Gebrüder HERTWIG Enterocoelien seien und dass das Mesoderm sich bei ihnen auf paarige Ausstülpungen des Entoderms (Coelomdivertikel) zurückführen lasse.

Ein Jahr später erschien die Untersuchung SEELIGER's, welche die obigen Angaben nicht bestätigte. Ihr zufolge entsteht das Mesoderm zur Zeit der Bildung der Nervenrinne. »Sobald nun in der Medianebene die Nervenrinne sich bildet, werden die darunter liegenden oben als Chordazellen bezeichneten Entodermzellen aus dem Zusammenhange der übrigen beiderseits herausgerissen und ventralwärts vorgeschoben. So erscheint also die Chorda auf dem Querschnitt (Taf. VIII Fig. S9) von beiden Seiten und ventral von einem einschichtigen Kranz von Entodermzellen eingeschlossen, der nur dorsal offen ist. Diese offene Stelle aber wird durch die Medullarplatte

und später durch das Nervenrohr geschlossen. Die beiden die Chorda seitlich begrenzenden entodermalen Zellstreifen werden zum Mesoderm und liefern im hinteren Körperabschnitt die Schwanzmuskulatur, im vorderen die freien Mesodermzellen« (pag. 58). Das caudale Mesoderm bleibt einschichtig und seine Zellen scheinen sich nicht weiter zu vermehren. Vorn hingegen (somatisches Mesoderm) finden rege Zelltheilungen statt, welche zur Mehrschichtigkeit der Mesodermstreifen führen. Diese schieben sich als compacte Masse weiter nach vorn »über die Chordaregion hinaus und erscheinen auf dem Querschnitt in zwei durch das Nervenrohr geschiedene Partien zwischen Hautschicht und Darmrohr eingekeilt. Übrigens löst sich eine große Anzahl Zellen vollständig los und durchwandert die ganze zwischen Darm und Hautepithel sich immer mehr ausbreitende primäre Leibeshöhle. Diese Zellen vermehren sich außerordentlich rasch unter steter Größenabnahme bei bedeutender Variabilität in der Form« (pag. 71).

Zwei Jahre später veröffentlichten dann VAN BENEDEN & JULIN ihre ausführliche, bereits mehrfach citirte Arbeit (2) und versuchten in ihr die obige Ansicht VAN BENEDEN'S an der Hand zahlreicher Abbildungen schärfer zu begründen. Auf diese für die ganze Morphologie der Ascidien sehr werthvolle Arbeit müssen wir etwas genauer eingehen.

Mesoderm und Chorda entwickeln sich bei *Clavellina* aus gemeinsamer Anlage, welche schon am Anfange der Invagination (Pseudembolie) wahrgenommen werden konnte. Etwas später besteht das Entoderm der Gastrula überall noch aus einer einzigen Zellschicht, an welcher aber 2 Partien zu unterscheiden sind: die Entodermzellen unmittelbar unter dem Nervenringe sind viel kleiner als diejenigen, welche unter dem übrigen Ektoderm liegen. Jene bilden, wie die Nervenzellen selbst, einen geschlossenen Ring um den noch weit offenen Blastoporus und stellen die gemeinsame Anlage der Chorda und des Mesoderms vor. Während diese Anlage sich nun (Stadium I) aus mehreren Zellschichten zusammensetzt, bestand sie am Anfange der Gastrulation aus einer einzigen Reihe von Zellen. Aber auch in der mehrschichtigen Anlage sind die Chorda- und Mesodermzellen noch nicht scharf von einander zu unterscheiden. So verstehe ich wenigstens folgende Stelle des Textes. »Les cellules qui siègent d'une part aux côtés du blastopore, d'autre part aux limites latérales de l'ébauche de la notocorde donnent naissance au mésoblaste futur. Mais il n'est pas possible de reconnaître, au stade

que nous considérons, la limite entre l'ébauche de la notocorde et celle du futur mésoblaste« (pag. 261). Im Stadium I besteht also die gemeinsame Anlage der Chorda und des Mesoderms aus 2 Hälften, welche in Form eines Ringes den Blastoporus umgeben. Im Stadium II zerfällt sie in ihre Bestandteile, und aus dem primären Entoderm sind jetzt hervorgegangen 1) die Chorda, 2) die beiden Mesodermanlagen und 3) das sekundäre oder gastrale Entoderm. Die Chorda bildet das Dach des Darmes und besteht aus einer ventralwärts leicht concaven Platte. Rechts und links von ihr sind die Zellen des Entoderms (resp. Mesoderms) kleiner. Sie tragen zur Begrenzung des Darmlumens bei, welches sich in 2 laterale Divertikel kontinuierlich fortsetzt. Diese seitlichen Stücke des Entoderms bilden die Anlage des vorderen Theiles des Mesoderms. Auch histologisch sind die Zellen dieser Anlagen anders beschaffen, als die Zellen der Chorda und des gastralen Entoderms: sie färben sich intensiver in Boraxcarmin und enthalten im Plasma statt der größeren Dotterelemente der anderen Zellen nur feine Körnchen.

Aus diesen Beobachtungen geht also hervor, dass Chorda und Mesoderm sich aus gemeinsamer Anlage auf Kosten des primären Entoderms entwickeln: dass ferner das Mesoderm im vorderen Theile zuerst in Gestalt zweier Coelomdivertikel zwischen Chorda und gastralem Entoderm zur Erscheinung kommt.

Von Wichtigkeit ist der Umstand, dass VAN BENEDEN & JULIN diese Coelomdivertikel nur im vorderen Abschnitt des Embryos (Stad. II) gefunden haben. Über die hinteren Partien lauten ihre Angaben unsicher. Jedenfalls konnten sie an Querschnitten, welche durch den nahezu geschlossenen Blastoporus und nach hinten von ihm geführt wurden, keine Coelomdivertikel wahrnehmen.

Auf dem Stadium III gelangt nun das Mesoderm zur schärferen Ausprägung. Im vorderen Theile des Embryos besteht es aus 2 Zellenlagen, von welchen die innere, dem Darmentoblast anliegende mit dem letzteren verbunden ist, während die äußere, sich dem Ektoderm anschließende mit den Chordazellen im Zusammenhange steht. Zwischen beiden Zellenschichten ist noch eine Spur der Ausstülpungen der Gastralhöhle (Coelom) zu finden; jedenfalls setzt sich die letztere virtuell zwischen ihnen fort und stellt das Homologon der Leibeshöhle der Enterocoelier vor.

Im hinteren Theile des Embryos besteht das Mesoderm jederseits zunächst aus einer einzigen Lage von größeren Zellen, welche weiter hinten kontinuierlich in die Zellen des gastraln Entoderms

übergehen. Noch weiter hinten wird das Mesoderm schließlich durch die lateralen Partien des gastraln Entoderms selbst repräsentirt.

Auf dem Stadium IV ist von einem Coelom in den vorderen Mesodermstreifen nichts mehr zu sehen, und ihre Zellen verlieren allmählich den epithelialen Charakter ganz. Es sind solide Zellhaufen geworden, welche von vorn nach hinten an Umfang abnehmen. Die mit der Chorda in Verbindung stehenden Zellen (parietaler Mesoblast) setzen sich wahrscheinlich direct in die hintere Partie der Larve fort, wo sie continuirlich mit dem gastraln Entoderm zusammenhängen. Es würde hier die halbmondförmige, dorsalwärts concave Linie, die einerseits das Mesoderm, andererseits das Entoderm von der Chorda trennt, das Homologon der Coelomdivertikel sein. — Die Mesodermanlage bei *Clavellina* lässt also in Entstehung und weiterer Entwicklung 2 von einander scharf gesonderte Theile unterscheiden: 1) die vordere mehrschichtige, sich in Form von Coelomdivertikeln anlegende Partie und 2) die hintere einschichtige Anlage, die in ununterbrochenem Zusammenhange mit dem gastraln Entoderm bleibt. Jene löst sich später in Mesenchymelemente (freie Mesodermzellen, SEELIGER) auf; aus dieser entwickeln sich die Muskelplatten des Schwanzes.

Ausdrücklich sei noch hervorgehoben, dass Chorda, Mesodermstreifen und Nervensystem als paarige Bildungen auftreten, welche gegen einander rücken und erst viel später zu einheitlichen Organen verschmelzen. »Il n'existe donc pas au début d'organes médians; les organes médians en apparence comme le myelencéphale et la notocorde sont, de par leur origine, des organes pairs et latéraux, comme tous les autres organes du corps« (2 pag. 274—275).

So weit VAN BENEDEN & JULIN.

Die Resultate nun, zu welchen die Untersuchung der Mesodermentwicklung von *Distaplia* mich führte, harmoniren, wie wir sehen, nicht in allen Beziehungen mit den Angaben der beiden belgischen Forscher. Dies rührt, so dachte ich mir, hauptsächlich daher, dass ich an einer anderen Species arbeitete, die von dem Objecte VAN BENEDEN & JULIN's immerhin etwas weiter absteht. Da sich auch in anderen Beziehungen bei *Distaplia* abweichende Verhältnisse gefunden haben, so wäre es nicht befremdend gewesen, wenn auch die Entstehung des Mesoderms sich modificirt gezeigt hätte. Ich habe anfangs diese Verhältnisse bei *Distaplia* dadurch auf die bei *Clavellina* zurückführen wollen, dass ich einfach die Coelomausstülpungen hier solid geworden sein ließ, wozu mir hauptsächlich die abweichende

Entwicklung der Darmhöhle und die nur vorübergehend auftretende pseudembolische Höhle (Pseudogastralgrube) den Anstoß gaben (2). Nach und nach aber gelangte ich, namentlich durch die Erkenntnis, dass die Zellen der Entodermplatte wahre Entodermzellen sind, sowie dass die ersten Mesodermzellen schon vor dem Abschlusse der Gastrulation als Theile ihrer Gonaden entstehen und anfangs einen einschichtigen Zellenring zwischen Entoderm und Ektoderm bilden, zu einer anderen Überzeugung: das Verhalten des Mesoderms bei *Distaplia* schien mir ein ursprünglicheres zu sein, und aus ihm müssten erst die Coelomdivertikel von *Clavellina* abgeleitet werden. Da aber *Clavellina*, wie wir sahen, in allen anderen Beziehungen einen mehr palingenetischen Charakter zeigte als *Distaplia*, so war in Hinsicht der Mesodermentwicklung ein Widerspruch vorhanden, den ich nicht eher gelten lassen wollte, als bis ich bei allem Vertrauen zu den Untersuchungen VAN BENEDEN & JULIN's die Verhältnisse bei *Clavellina* aus eigener Anschauung und von diesem Gesichtspunkte aus kennen gelernt haben würde. Die Vermuthung, dass die Mesodermentwicklung bei *Clavellina* demselben Typus folgt wie bei *Distaplia*, fand durch meine Untersuchungen eine Bestätigung. Die abweichenden Resultate, zu welchen ich gekommen bin, glaube ich durch die Annahme erklären zu können, dass ich Stadien vor mir hatte, die zwischen denen VAN BENEDEN & JULIN's liegen.

Ich brauche wohl kaum hinzuzufügen, dass meiner Untersuchung von *Clavellina* nur Schnittpräparate zu Grunde liegen, welche sämmtlich von orientirten Objecten herstammen (vgl. Taf. 23).

Betrachten wir zunächst 2 mediale Längsschnitte aus früherer Gastrulationsperiode. Fig. 71 ist ein jüngeres, Fig. 72 ein etwas älteres Stadium. An diesen Schnitten ist vorn und hinten leicht an der verschiedenen Anordnung der großen, dicht mit Deutoplasma-körnchen gefüllten Entodermzellen zu erkennen. Hinten sind nämlich in Fig. 71 vier, in Fig. 72 fünf Zellen vorhanden, welche sich auf besondere Art gruppieren und auch kleiner als die übrigen Entodermelemente sind. Ihre inneren Enden spitzen sich zu und streben einander entgegen, so dass sie sich fast alle berühren. Wie aus Querschnitten zu ersehen ist, ist dieser Complex paarig an den Seiten der Medianlinie angeordnet, und seine Zellen helfen später aller Wahrscheinlichkeit nach den Caudaldarm bilden. Das Vorderende der Gastrula besteht aus sehr großen, massiven Zellen, welche in der Regel an der Basis breiter sind und nach dem Gastralraum hin sich zuspitzen. Aus einer Vergleichung von Fig. 71 und 72

geht weiterhin hervor, dass das Hinterende sich, wie zu erwarten war, an der Pseudembolie nicht betheiligt, während die vordere Lippe des Blastoporus, wie man sich uncorrecter Weise auszudrücken pflegt, gegen die hintere Lippe gepresst ist und sich zuletzt mit ihr verlöthet. Diese Figuren zeigen außerdem, dass die Theilungsspindeln der Entodermzellen noch immer tangential zur ektodermalen Oberfläche gelagert sind. Wenn wir also Querschnitte von solchen Stadien anfertigten, so müssten wir die Mitosen der Entodermzellen entweder schräg oder meistens quer treffen.

An Querschnitten, die etwas älteren Stadien entnommen sind, als dem der Fig. 72, sieht man aber die Theilungsrichtung bei gewissen Entodermzellen geändert, und zwar bei solchen, welche entweder unmittelbar unter den Zellen des Nervenringes liegen oder doch nur durch eine Entodermzelle von ihm geschieden sind. Hier stellt sich die Kernspindelachse radiär zur ektodermalen Fläche und führt zu einer Theilung, durch welche zwischen die beiden primären Keimblätter Zellen eingeschoben werden, die als erste Mesodermzellen betrachtet werden können (Taf. 23 Fig. 73). Das Stadium, auf welchem dies zuerst geschieht, scheint innerhalb gewisser, zeitlich allerdings nabestehender Grenzen zu variiren. In den meisten Fällen kann man aber noch vor dem Verschluss des Blastoporus solche Theilungen, ja selbst bereits abgesonderte Mesodermzellen finden. In Fig. 73, einem Querschnitt aus dem vorderen Theile des noch weit offenen Gastrularaumes, ist Beides zu sehen: auf der linken Seite zeigt eine Entodermzelle eine Mitose mit radiär gerichteter Spindelachse, auf der rechten wird die Theilung der entsprechenden Entodermzelle sich bereits vollzogen haben, da wir hier eine Mesodermzelle zwischen Entoderm und Ektoderm eingeschoben finden. Nachdem der Blastoporus eine Strecke weit zum Abschlusse gekommen ist, liegen vorn stets mehrere Mesodermzellen, entweder in einer Reihe, wie es Fig. 74 links zeigt, oder aber zu einem soliden Zellcomplexe gruppiert (rechts). Sie haben hier durchaus den Charakter der Entodermzellen und sind noch mit Dotterkörpern von derselben Größe prall gefüllt. Ihre zahlreichen Mitosen deuten jedenfalls auf eine intensive Vermehrung hin, so dass die Annahme einer weiteren Betheiligung der Entodermzellen an der Bildung des Mesoderms überflüssig erscheint. — Der demselben Embryo mehr nach hinten entnommene Schnitt Fig. 75 zeigt primitivere Verhältnisse: hier sind manche Mesodermgonaden noch in Theilung begriffen, während andere schon jederseits eine Mesodermzelle abgeschnürt haben.

Die Zellen in der dorsalen Medianlinie der beiden Schnitte, zwischen den Mesodermanlagen, gehören unzweifelhaft zu den Elementen der späteren Chorda dorsalis. Die Ektodermzellen darüber bilden die noch wenig differenzirten Bestandtheile der Nervenplatte.

Wenn wir nun die Anlage des Mesoderms von *Clavellina* mit der des gastraln Mesoderms von *Distaplia* vergleichen, so ergibt sich eine in die Augen fallende Übereinstimmung. In beiden Fällen entsteht es aus Theilungen von Entodermzellen, welche in nächster Nähe der Blastoporuslippen liegen, also aus Zellen, welche sich selbst nicht in Mesodermelemente umwandeln, sondern beständig zum gastraln Entoderm gehören.

Eine andere schwierige Frage, die ich zu meinem Bedauern nicht endgültig beantworten kann, betrifft das Verhältnis der ersten Mesodermzellen (*Clavellina*) zu den Chordazellen, kurz, die Frage, ob die zu Chordazellen werdenden Entodermzellen Mesodermgonaden sind oder nicht. Nach Allem, was ich gesehen habe, muss ich die Zellen *ch*¹ und *ch*² der Taf. 23 Fig. 73 für die späteren Chordazellen der Fig. 74 und 75 halten, und es scheint mir zweifellos, dass jederseits wenigstens eine Reihe von Mesodermzellen von ihnen abstammt. Andererseits muss man annehmen, dass auch die den späteren Chordazellen unmittelbar anliegenden Entodermelemente sich an der Mesodermbildung betheiligen, worauf die Fig. 75, wo sie in radiärer Theilung begriffen sind, hinweist. Hiermit würde sich ein Unterschied zwischen *Clavellina* und *Distaplia* ergeben, der jedenfalls in der eigenthümlichen Entwicklung der Chorda bei der letzteren Form seine Erklärung findet (vgl. unten pag. 623 ff.). Wir hätten also bei *Clavellina* einen Doppelring von Mesodermgonaden. Die Zellen des dorsalsten gehen nach Lieferung ihrer Mesodermzellen in die Anfangs nur zweischichtige Chordaanlage ein, diejenigen des ventralen bleiben gastrale Entodermzellen.

Aus dieser Darstellung dürfte sich jedenfalls ergeben, dass die Zellen des primären Entoderms sich nicht selbst in Mesodermzellen umwandeln, so dass letztere niemals zur Begrenzung der Darmhöhle resp. ihrer Divertikel beitragen, sondern immer zwischen den beiden primären Keimblättern liegen. Zuerst bilden sie in der Regel eine einfache Schicht (Taf. 23 Fig. 74 links), welche erst später, also secundär, durch Vermehrung der Zellen vorn in eine zwei- und mehrschichtige Anlage übergeht. Die Entstehung des Mesoderms ist daher in keiner Weise an Ausstülpungen der Gastralhöhle (Cölom-

divertikel) gebunden. Bilder, wie sie VAN BENEDEN & JULIN (2) zur Annahme der Divertikel führten, können nur secundär entstanden sein. Ich habe lange Zeit, auch auf späteren Stadien, nach Zuständen gesucht, welche etwa ihrer Fig. 2d auf Taf. 7 oder der Fig. 3e auf Taf. 8 entsprächen, fand sie aber nicht und muss weiterhin hinzufügen, dass ich niemals Etwas gesehen habe, was irgend wie auf eine Fortsetzung der Gastralhöhle zwischen den Mesodermzellen hingedeutet hätte. Daher muss ich SEELIGER beistimmen, wenn er sagt: »bei der phyletischen Ableitung der seitlichen Mesodermstreifen der Appendicularien [?] und Larven aus paarigen, den Cölomsäcken der Vertebraten zu homologisirenden Ausstülpungen, muss festgehalten werden, dass dafür in der ontogenetischen Entwicklungsgeschichte der Ascidien keine Beweise zu finden sind« (citirt nach v. B. & J. 2 pag. 287).

Betrachten wir nun die Mesodermentwicklung bei *Clavellina* an einer Serie von Querschnitten weiter, wo die Nervenplatte erst hinten eine Strecke lang zum Medullarrohr geschlossen ist. Dieses Stadium ist etwas älter, als der Embryo, welchen VAN BENEDEN & JULIN (2) auf Taf. 7 Fig. 3a im optischen Längsschnitte und auf Taf. 8 Fig. 3b—g in einer Reihenfolge von Querschnitten abbilden. Unser Schnitt Taf. 23 Fig. 76 trifft den Embryo an der vorderen Grenze seiner Nervenplatte, welche hier eine seichte Rinne bildet, zugleich aber auch an der Vordergrenze des Mesoderms. Der Schnitt ist nicht ganz quer ausgefallen, was an der verschiedenen Anordnung der Mesodermzellen auf beiden Seiten zu sehen ist. Rechts sind deutlich 3 Zellen vorhanden, während links nur eine größere getroffen ist¹. Im Schnitte Fig. 77, der 4 Schnitte (von $7\frac{1}{2}$ μ Dicke) mehr nach hinten liegt, besteht die Mesodermanlage rechts aus 4 Zellen in einer Reihe, links aus 6 Zellen, von welchen die 3 ventralen zweischichtig angeordnet sind. Zwei Schnitte weiter hinten

¹ Es muss ausdrücklich hervorgehoben werden, dass man sowohl bei *Distaplia* wie bei *Clavellina* selten einen Querschnitt von Embryonen erhält, dessen rechte und linke Hälfte in allen Beziehungen Spiegelbilder wären. Dies rührt von der Unmöglichkeit her, die Objecte bis auf eine Zellschicht genau zu orientiren. Die Asymmetrie der Schnitte tritt bei den Medullarwülsten verhältnismäßig nur wenig auffallend zu Tage, äußert sich aber um so schärfer in den Mesodermanlagen. Dies liegt zum Theil darin, dass die Entwicklung des Mesoderms von vorn nach hinten fortschreitet, zum Theil wohl auch in der unsymmetrischen Vermehrung der Mesodermzellen selbst. Hat der Schnitt z. B. die linke Seite des Embryos um eine Zellschicht weiter vorn getroffen als die rechte, so erhält man links primitivere Zustände des Mesoderms als rechts.

(Fig. 78) ist die Mesodermanlage auf beiden Seiten zweischichtig, wobei rechts die ventralen Zellen bedeutend kleiner geworden sind und auch ventral mehr vordringen. Noch 2 Schnitte weiter (Fig. 79) ist das Mesoderm rechts an seiner dicksten Stelle, noch im Bereiche der Chorda, sogar vierschichtig, links durchweg dreischichtig. Wieder 2 Schnitte weiter (Fig. 80) sind die Mesodermanlagen nochmals nur zweischichtig; die Zellen sind aber bedeutend größer als vorn und reichen auch namentlich rechts mehr nach unten. Der Schnitt Fig. 81 liegt bereits weit hinten, um 5 Schnitte von Fig. 80 entfernt; hier besteht das Mesoderm jederseits aus einer einschichtigen Anlage von 4—5 Zellen, welche die Chorda sichelförmig umgiebt und oben an das hier geschlossene Medullarrohr, unten an die Zellen des Caudaldarmes grenzt. Der letzte Schnitt Fig. 82 endlich bietet kein weiteres Interesse dar, und dies gilt auch von allen Schnitten zwischen den hier abgebildeten, da sie nur vielfache Übergänge zeigen.

In ihrem histologischen Charakter schließen sich die Mesodermzellen da, wo sie nur eine einzige Schicht bilden, auf das engste den Zellen des gastraln Entoderms und der Chorda an (Taf. 23 Fig. 76, 81 und 82). Wo sie aber in mehreren Schichten vertreten sind, gewinnen sie mehr den Habitus der Ektodermzellen, indem sie in der Assimilation ihres Dotters rasch fortschreiten und in Boraxcarmin sich beinahe eben so intensiv färben wie die Nervenzellen (Fig. 77—80).

Nach Allem, was hier über die Mesodermbildung bei *Clavellina* gesagt wurde, erscheint eine wenn auch nur zeitweilige Eintheilung der Mesodermanlagen in Somato- und Splanchnopleura nicht zulässig. Auch wo das Mesoderm zweischichtig ist und man ein parietales und viscerales Blatt unterscheiden möchte, besteht keine Homologie zwischen diesen Lagen und den Begrenzungsschichten des Cöloms bei den Enterocoeliern. Um die vorgetragene Auffassung über die Entstehung des Mesoderms bei *Clavellina* anschaulich zu machen, kann man von den speciellen Verhältnissen der zeitlichen und örtlichen Aueinanderfolge seiner einzelnen Entwicklungsphasen abstrahiren und einfach annehmen, dass es jederseits in der ganzen Länge des Embryos durch Theilungen seiner Gonaden als eine einschichtige Lage von wenigen Zellen entsteht, in der vorderen Region durch raschere Vermehrung dieser Zellen zwei- und mehrschichtig wird, hinten dagegen einschichtig bleibt. Hierin befinde ich mich im Einklange mit SEELIGER, kann aber seine Eingangs erwähnte Angabe, nach welcher

Zellen des primären Entoderms direkt zu Mesodermzellen werden, nicht bestätigen.

Die vordere Partie des Mesoderms (somatisches Mesoderm) löst sich auch bei *Clavellina* nach SEELIGER und VAN BENEDEN & JULIN (2) in Mesenchym auf, während die hintere (caudales Mesoderm) sich zu den Muskeln des Schwanzes umbildet. Die Grenze zwischen den beiden Regionen ist bei *Clavellina* nicht so scharf wie bei *Distaplia*, was zweifellos mit der bei ihnen verschieden weit nach vorn reichenden Chordaanlage in Zusammenhang steht. Bei *Clavellina* greifen die Anlagen des somatischen und caudalen Mesoderms weit in einander über, so dass wir eine ganze Reihe von Querschnitten erhalten, auf welchen beide vertreten sind. Dorsal, in der unmittelbaren Umgebung der Chorda, finden sich größere, noch dotterhaltige und großkernige Mesodermzellen, welche sich später unstreitig in Muskelzellen umwandeln. Ventral und seitlich von ihnen gelegene Mesodermzellen »bilden sich hingegen in Mesenchym um (Taf. 23 Fig. 80 *Cmes* und *Sm*). « Die der Chorda unmittelbar anliegenden Zellen, « sagt SEELIGER, lassen sich durch ihre Form und festere Verbindung unter einander zu zwei paarig verlaufenden Zellstreifen als Muskelzellen erkennen. Ein jeder Streifen setzt sich aus drei [über einander gelagerten] Zellreihen zusammen, die nach hinten zu continuirlich in die seitlichen Muskelbänder des Schwanzes übergehen« (pag. 70). Ich finde dies richtig und sehe in Fig. 80 drei der Chorda sich anschließende Zellen (*Cmes*), welche durch Größe und Beschaffenheit ihrer Kerne, sowie durch den größeren Gehalt an Dotterpartikelehen sich von den nach außen liegenden Zellen (*Sm*) wesentlich verschieden zeigen. Auf Schnitten weiter hinten gehen sie continuirlich in die Mesodermzellen der Fig. 81 und 82 (*Cmes*) über, die sich zweifellos zu Muskelementen umbilden, da in dieser so weit hinten gelegenen Region überhaupt kein Mesenchym mehr gebildet wird. Hiermit komme ich in einen Gegensatz zu den oben angeführten Anschauungen VAN BENEDEN & JULIN's, nach welchen sich gerade der »parietale Mesoblast« in die Muskelzellen des Schwanzes fortsetzt.

Wenn das somatische und caudale Mesoderm bei *Clavellina* sich ohne Weiteres mit den gleich benannten Producten des gastraln Mesoderms von *Distaplia* vergleichen lassen, so verhält es sich mit dem prägastraln Mesoderm der zusammengesetzten Ascidien anders. Dieses findet in der Entwicklung von *Clavellina* kein Homologon, und zwar aus dem Grunde, weil bei den socialen Ascidien auch das prägastrale Entoderm fehlt. Die Wandung des Darmes ist

hier überall einschichtig. Das prägastrale Entoderm und Mesoderm von *Distaplia* muss daher als ein durch den Reichthum an Nahrungsmaterial neuerworbenes Gebilde betrachtet werden.

3. Bei den einfachen Ascidien.

Über die Entstehung des Mesoderms der einfachen Ascidien habe ich keine selbständigen Untersuchungen angestellt und bin daher genöthigt, mich auf die Litteraturangaben zu stützen, welche zum größten Theile noch aus der älteren Zeit stammen. Wenn auch die einfachen Ascidien in ihrer Gesamtentwicklung das classische Object KOWALEWSKY'S und KUPFFER'S bildeten und als Basis zur Begründung der Verwandtschaft der Tunicaten mit den Wirbelthieren dienten, so ist doch gerade die Entstehung des Mesoderms derjenige Punkt, der beim Studium der betreffenden Abhandlungen am wenigsten befriedigend wirkt. Hierüber entspann sich denn auch von Anfang an eine Controverse zwischen KOWALEWSKY und KUPFFER (1), indem Letzterer eine mehrschichtige Blastula fand und die nach der Invagination zwischen den beiden primären Keimblättern liegende Zellschicht als Mesoderm deutete (vgl. oben pag. 565 ff.). KOWALEWSKY (3) bestritt diese Angabe und beschrieb in dieser Arbeit die Mesodermbildung bei *Ascidia mamillata* etwas genauer. Er bestätigte zunächst seine und METSCHNIKOFF'S (1) Beobachtungen über die entodermale Genese des Mesoderms (»Muskelblatt«) und gelangte schon damals zur Unterscheidung eines vorderen und hinteren Muskelblattes. Die Muskelzellen des Schwanzes entstehen nach ihm direkt aus lateralen Zellen des gastraln Entoderms, so »dass sie deshalb eigentlich nur die im hinteren Theile des Embryo seitlich liegenden Zellen des unteren Blattes sind« (3 pag. 110). Diese Muskelzellen erstrecken sich nach vorn weiter, als die Chorda reicht, und liegen hier an der Seite des Vorderdarmes. Sie »liegen am hinteren Ende des auswachsenden Schwanzes zu zwei, je mehr nach vorn zu drei jederseits des Schwanzes, am Rumpfe zu 4 und 5 Was aber die Zellen des mittleren Blattes anlangt, welche im Rumpfe die hinteren Seitentheile des Vorderdarmes bedecken, so bilden sie sich nicht zu Muskeln um, weil es keine Muskeln im Rumpfe bei den Ascidienlarven giebt. Diese Zellen, welche Anfangs dicht an einander gedrängt liegen und die Form der sechseckigen Pflasterepithelzellen haben, beginnen auf dem Stadium Fig. 32 [eine bereits ausgebildete Larve mit Mund und beginnender Cloakeneinstülpung]

sich allmählich abzurunden, sondern sich und es treten in denselben große helle Blasen auf. Diese Zellen erfüllen anfangs das hintere Ende des Rumpfes, später aber rücken sie an die Seiten des Darmes bis an das Vorderende der Larve und bilden schließlich die Blutkörperchen (pag. 119—120).

Aus dieser Darstellung KOWALEWSKY's lässt sich entnehmen, dass das Mesoderm bei *Phallusia mamillata* sich ähnlich wie bei den socialen Ascidien und ähnlich dem gastraln Mesoderm der aggregirten Formen in Rumpf- und Schwanzmesoderm gliedert, sowie dass das Mesoderm des Rumpfes eben so einfach entsteht wie das des Schwanzes und durch Vermehrung und Auflockerung seiner Zellen schließlich in Mesenchym zerfällt. Von etwa vorhandenen Cölomdivertikeln erwähnt KOWALEWSKY nichts, obwohl er sie kurz vorher (1) bei *Amphioxus* entdeckt hatte. Seine Annahme, dass das Mesoderm des Schwanzes einfach durch Umwandlung der lateralen Zellen des gastraln Entoderms entsteht — was auch SEELIGER und VAN BENEDEN & JULIN angeben — stimmt mit meinen Beobachtungen nicht überein, und ich glaube, diese Auffassung beruht auf einer leicht begreiflichen Täuschung, wobei es sich lediglich darum handelt, wie man bei einem typischen Querschnitte des Schwanzes der Larve das Verhältnis der Chorda zum Schwanzdarm auffasst, und wo man dann das Darmlumen zu suchen hat. Im folgenden Capitel werde ich näher hierauf eingehen.

Nach den Untersuchungen von KOWALEWSKY und KUPFFER tritt eine lange Pause in der Erforschung der Embryologie der einfachen Ascidien ein. Erst 1887 veröffentlichte CHABRY eine embryologische Untersuchung über *Ascidiella aspersa*, die viele wichtige, von neuen Gesichtspunkten aus angestellte Beobachtungen enthält.

Das invaginirte Entoderm differenzirt sich nach CHABRY in Chorda, gastrales Entoderm, die seitlichen Mesodermstreifen und das ventrale caudale Mesoderm (Schwanzdarm). In alle diese Anlagen gehen die Entodermzellen selbst ein.

Auf frühen Stadien zerfallen die lateralen Mesodermstreifen in 2 Segmente, ein vorderes und ein hinteres. »Le tronçon antérieur occupe la partie postérieure du tronc en arrière et en dehors du sac branchio-intestinal; par suite de sa croissance il s'étend de plus en plus en avant sur les parties latérales du tronc de la larve . . . Peu de temps après que le rudiment commun du coeur et du pericarde s'est isolé, le segment antérieur du mésoderme se dissocie et la cavité périviscérale se forme par l'apposition d'un liquide plus ou moins

abondant entre les éléments dissociés. Ce segment ne se divise nulle part en deux lames continues l'une splanchnique, l'autre somatique (comme chez les Vertébrés) mais il se désagrège purement et simplement, donnant ainsi naissance à une variété de schizocoèle qu'il conviendrait de distinguer par un nom spécial« (pag. 231).

Wenn CHABRY auch nirgends Andeutungen von Cölomdivertikeln gefunden hat und die Leibeshöhle als Schizocoel bezeichnet, so glaubt er doch die Ascidien mit VAN BENEDEN & JULIN von enterocölischen Urformen ableiten zu müssen, indem er annimmt, dass die Cölomdivertikel bei den Ascidien sich solid anlegen. Gegen diese Argumentation lässt sich freilich nichts einwenden, als eben das, dass sie in Anbetracht meiner Erfahrungen an socialen und zusammengesetzten Ascidien überflüssig geworden ist. Wir haben gesehen, dass die solitären Ascidien auch in ihrer Entwicklung primitiver sind, als die beiden anderen Gruppen; wenn man also sämtliche Ascidien von Vorfahren ableiten wollte, die ein Enterocoel hatten, so müsste man letzteres vor Allem bei den solitären Ascidien, wenn auch in reducirter Form, nachweisen können. Dieser Nachweis ist aber bisher nicht geliefert worden.

Hiernach dürfte die Mesodermentwicklung bei den einfachen Ascidien sich ungezwungen den Verhältnissen bei den übrigen Formen anschließen. Die wesentlichste Differenz, nämlich dass nach CHABRY, zum Theil auch nach KOWALEWSKY die Entodermzellen sich direkt in Mesodermelemente umwandeln, fällt nicht schwer in die Wag-schale, wenn man bedenkt, dass die Erforschung der Entstehung des Mesoderms überall zu den schwierigsten Aufgaben der Embryologie gehört. Die Beseitigung der erwähnten Differenz können wir aber nur von Untersuchungen erwarten, welche speciell und von diesem Gesichtspunkte aus auf diese Frage eingehen.

4. Vergleichende Betrachtungen über die Entstehung des Mesoderms bei den Ascidien.

Die Cölomtheorie der Gebrüder HERTWIG scheidet bekanntlich die große Gruppe der Metazoen in 2 Abtheilungen: in Thiere mit 2 und in Thiere mit 4 Keimblättern. Jene sind Pseudocölier, diese Enterocölier. Die Trennung gründet sich auf das verschiedene Verhalten des »mittleren Keimblattes«, indem es bei den Pseudocöliern aus Zellen, welche sich einzeln von den primären

Keimblättern ablösen, bei den Enterocöliern hingegen in Gestalt zweier Ausstülpungen (Cölomdivertikel) aus dem primären Entoderm hervorwächst. Im Sinne der Gebr. HERTWIG haben die Pseudocölier keinen »Mesoblast«, sondern nur »Mesenchym«. Die embryonalen Zellen, welche »durch Auswanderung in den von den Keimblättern begrenzten Raum gebildet werden«, sind »Mesenchymkeime« und »das von ihnen gelieferte Gewebe ist das Mesenchym. Es findet sich sowohl bei zwei- als auch bei vierblättrigen Thieren. Von der Keimblattbildung, welche mit der morphologischen Differenzirung des Körpers in Zusammenhang steht, muss die Mesenchymbildung scharf unterschieden werden, wenn in die ganze Blättertheorie Klarheit und ein einheitliches Princip gebracht werden soll« (O. HERTWIG pag. 114).

Die Cölomtheorie wirkte so außerordentlich fördernd auf die moderne embryologische Forschung ein, dass letztere gar bald auch ihre Mängel entdeckte. Es fehlte ihr gerade das, wonach sie strebte, eben das einheitliche Princip. Thiere, die im natürlichen System weit von einander stehen, gelangten durch die Cölomtheorie in große Nähe, und umgekehrt. Auch in histologischer Beziehung konnte die scharfe Scheidung der Metazoen in Pseudo- und Enterocölier nicht mehr aufrecht erhalten werden.

In jüngster Zeit hat nun RABL in seiner Schrift »Theorie des Mesoderms« den Versuch gemacht, eine einheitliche Auffassung der Bildung und Entstehung des Mesoderms bei allen Bilaterien durchzuführen. Vom Gesichtspunkte einer monophyletischen Abstammung aller Bilaterien aus, hat er durch seine Arbeit der Embryologie wesentliche Dienste geleistet. Gestützt auf sich selbst und auf zahlreiche andere Forscher, namentlich auf HATSCHKE, nimmt RABL an, das Mesoderm der Bilaterien gehe onto- und phylogenetisch aus 2 vom primären Entoderm abstammenden, bilateral-symmetrisch auftretenden Zellen, sogenannten Urmesodermzellen, hervor. Diese primitiven Zustände haben sich nur bei solchen Keimen erhalten, welche aus einer verhältnismäßig geringen Menge von Zellen bestehen. Vermehrt sich hingegen die Zellenzahl der beiden primären Keimblätter, so nimmt auch die Zahl der Mesodermzellen zu. Dies bleibt nicht ohne Einfluss auf die Art des ersten Auftretens des mittleren Keimblattes, und die Abweichungen, welche hierbei entstehen, können wir uns nach 2 Richtungen hin modificirt denken. »Entweder es verlassen die Mesodermzellen schon frühzeitig den epithelialen Verband, sie rücken in die Tiefe und bilden nun, nach der

Einstülpung des Entodermzellenfeldes, eine mittlere, zwischen den primären Blättern liegende Schicht. Oder aber sie bleiben noch längere Zeit im Verbande des Entoderms ihres Mutterbodens, behalten also ihren epithelialen Charakter bei und werden bei der Gastrulation mitsammt dem Entoderm eingestülpt. In einem solchen Falle wird das Mesoderm noch durch einige Zeit Antheil an der Begrenzung des Darmes nehmen, indem es einen Theil seiner Wand bildet. Seine Zellen können dabei dieselbe Form wie die Entodermzellen besitzen und auch in ihren sonstigen Charakteren, wie in ihrer Größe und in ihrem Körnchenreichthum den Entodermzellen gleichen. Die seitliche Symmetrie, welche die Mesodermanlage aller Bilaterien zeigt, wird auch in einem solchen Falle gewahrt bleiben. Die Wand des Urdarmes wird daher an der linken und rechten Seite aus Zellen bestehen, welche ihrer späteren Entwicklung nach als Mesodermzellen bezeichnet werden müssen, an der dorsalen und ventralen Seite dagegen aus Zellen, welche auch nach ihren späteren Schicksalen als echte Entodermzellen erscheinen. Das Mesoderm wird also, so lange es noch nicht zur Abtrennung vom Entoderm gekommen ist, zwei symmetrische Platten bilden, welche sich vom Rande des Blastoporus mehr oder weniger weit bis zum Grunde des Entodermsäckes erstrecken. Die Sonderung der beiden Mesodermplatten vom Entoderm wird in einem solchen Falle am einfachsten dadurch bewerkstelligt werden können, dass sich rechts und links eine Falte der Darmwand bildet, deren Rand der Grenze zwischen Entoderm und Mesoderm entspricht und die allmählich gegen den Blastoporus vorwächst. Es ist dies genau der Process, welchen wir bei *Sagitta* und *Argiope* ablaufen sehen« (I pag. 205—206).

Hiermit wäre die Mesodernbildung sämtlicher wirbelloser Bilaterien von einem gemeinsamen Gesichtspunkte aus erklärt. Wie verhält es sich nun damit bei den Wirbelthieren?

Bekanntlich nimmt RABL mit BALFOUR und RÜCKERT an, das Mesoderm der Selachier sei zweifachen Ursprunges. Auf der einen Seite steht das gastrale Mesoderm (axiales Mesoderm, RÜCKERT), das aus dem primären Entoderm hervorgeht; auf der anderen das peristomale Mesoderm (peripheres Mesoderm, RÜCKERT), das an der ganzen Peripherie der Keimscheibe seinen Ursprung nimmt. Die Zustände bei den Selachiern wiederholen sich bei den Amnioten, indem das Mesoderm des Kopffortsatzes dem gastralen, dasjenige des Primitivstreifens dem peristomalen entspricht. Wesentlich dieselben Verhältnisse findet RABL auch bei *Amphioxus*: das gastrale ist hier

zunächst aus 2 lateral verlaufenden Mesodermplatten gebildet, welche dorsal zwischen sich einen schmalen Entodermstreifen fassen. Dieser wird zur Chorda, jene erheben sich als »Mesodermfalten« und gehen in die Bildung des parietalen und visceralen Blattes des Mesoderms ein. Größere Schwierigkeiten bietet das peristomale Mesoderm dar, und zwar hauptsächlich desswegen, weil die von HATSCHKE entdeckten »Polzellen« des Mesoderms hier nicht an der dorsalen Lippe des Blastoporus liegen, wie auf Grund der Beobachtungen an wirbellosen Thieren zu erwarten wäre, sondern an dem ventralen (hinteren) Rand desselben

Um diesen Widerspruch zu beseitigen, greift RABL zu einer Hypothese, welche weniger einfach und einleuchtend als seine übrigen Argumente ist. »Wir können uns nun ganz wohl denken, dass diese Polzellen, die bei den Vorfahren des *Amphioxus* gerade so wie bei den Anneliden, Mollusken oder Nematoden am hinteren Urmundrande gelegen sein mussten, indem sie sich fortgesetzt theilten und nach vorn zu neue kleine Tochterzellen lieferten, allmählich vom Hinterrande, der hier nach vollzogener Einstülpung als dorsaler Rand erscheint, abrückten, an die Seite des Urmundrandes gelangten und schließlich bei weiter fortgesetzter Proliferation an den ventralen Urmundrand zu liegen kamen. Wir können uns also vorstellen, dass nach Ablauf dieses Processes jederseits innerhalb des Entoderms der Gastrula ein Mesodermstreifen gelegen war, der am ventralen Blastoporusrande mit einer Polzelle begann, dann — vielleicht als einfache Zellreihe — an der Seite des Blastoporus bis zum dorsalen Rande verlief und sich in die Mesodermplatte der dorsalen Urdarmwand fortsetzte« (pag. 209).

Es ist recht merkwürdig, dass die Gebr. HERTWIG und RABL in ihren Mesodermtheorien die Tunicaten ganz stiefmütterlich behandelt haben, obwohl diese, wie wir sehen werden, namentlich wegen der Ausführungen RABL's gewiss ein ganz besonderes Interesse beanspruchen dürften.

Angeregt durch die Arbeit von VAN BENEDEN & JULIN, glaubte ich anfangs die Mesodermentwicklung von *Distaplia* auf den Typus der Enterocölier zurückführen zu müssen (vgl. DAVIDOFF 2). Die weiteren Untersuchungen haben mich eines Anderen belehrt; ich sah, dass hier eine derartige Auffassung nicht im Wesen des Vorganges liegt und daher auch unzulässig ist. Ich hätte allerdings immer noch annehmen können, dass die belangreichen Modificationen im ganzen Aufbau der Keimblätter die Eigenart der Mesodermbil-

lung bei *Distaplia* hervorriefen und dass lediglich daher das Typische des Vorganges verdeckt blieb. Indessen änderte sich meine Auffassung immer mehr, indem ich in der Mesodermbildung bei *Distaplia* einen primitiven Zustand zu erblicken anfang, von dem erst die Entstehung des Mesoderms vermittle der Divertikelbildung abgeleitet werden müsse. Die zur festeren Begründung dieser Auffassung nothwendig gewesene Prüfung der Verhältnisse bei *Clavellina* bekräftigte meine Ansicht. Ich kam ganz davon ab, die Ascidien für Enterocoelien zu halten, glaubte vielmehr, dass sie eine eigene Art der Mesodermbildung besäßen, welche weder in die Kategorie der Enterocoelien noch in die der Schizocoelien gestellt werden könne.

In den soeben mitgetheilten Ausführungen RABL's ist indessen der Schlüssel zu einer einheitlichen Auffassung des Mesoderms gegeben, und wir wollen, statt eine besondere Art der Bildung desselben gelten zu lassen, dem Gedankengange RABL's folgen und die Zustände der Ascidien nach seiner Theorie zu deuten versuchen.

Was zunächst die »Polzellen des Mesoderms« angeht, so finden sie sich in ihrer ursprünglichen Lage und Zahl, etwa so wie sie RABL selbst bei *Planorbis* (2) gefunden hat, bei den Ascidien nicht. Vielmehr entsteht das Mesoderm aus zahlreichen im Umkreise des Urmundes einen Ring bildenden und dem primären Entoderm (Mesodermgonaden) entstammenden Urmesodermzellen. Man kann annehmen, dass die »Polzellen«, entsprechend der größeren Anzahl der Embryonalzellen, sich vermehrt und demgemäß um den ganzen Blastoporusrand ausgedehnt haben. Nach dem Schluss des Urmundes liegen die Urmesodermzellen (resp. »Polzellen«) in bilateraler Anordnung seitlich von der dorsalen Medianlinie zwischen Chorda, Nervensystem und Darmentoblast. Das aus der Vermehrung der Urmesodermzellen hervorgehende, bei *Distaplia* nur in der pseudembolischen Region des Embryos auftretende, bei den socialen und solitären Ascidien allein vorhandene Mesoderm ist gastrales Mesoderm. Ich kann jetzt hinzufügen, dass ich diesen Ausdruck im Sinne RABL's gebrauche und die gleichbenannten Bildungen der Ascidien und Wirbelthiere für homolog erachte. Die bei den Ascidien nicht auftretende Segmentirung dieses Mesoderms, sowie die Abwesenheit der Cölomausstülpungen geben, namentlich wenn man bedenkt, dass die letzteren ja auch bei den Wirbelthieren nur selten sind, keine Einwände gegen die erwähnte Homologie ab. Zu Gunsten unserer Annahme sprechen hingegen 1) die Entstehung des erwähnten Mesoderms aus Zellen (Mesodermgonaden), welche sich

später zu Chordazellen und zu Zellen des gastralen Entoderms ausbilden; 2) die Lagebeziehungen des Mesoderms zu den benachbarten Organen (Chorda, Nervensystem, Darm) und 3) seine bilateralsymmetrische Anordnung. In allen diesen Punkten stimmt das gastrale Mesoderm der Ascidien mit dem der Vertebraten überein.

Wenn wir also die erwähnte Homologie für begründet halten müssen, so erhebt sich die weitere Frage nach dem peristomalen Mesoderm. Ist es bei den Ascidien vorhanden oder nicht? Da wir bei ihnen kein anderes Mesoderm, als unser gastrales kennen, so würden wir scheinbar vergebens nach dem peristomalen suchen. Das Problem erscheint indessen in einem ganz anderen Lichte, und das Auffinden des peristomalen Mesoderms gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn wir uns fragen, ob eine zeitliche, an gewisse Entwicklungsstadien gebundene Aufeinanderfolge der beiden Mesodermarten besteht, d. h. ob das gastrale nicht anfangs als peristomales auftritt, kurz, ob die beiden Arten bei den Ascidien nicht in eine und dieselbe Anlage zusammenfallen. — Diese Frage muss aber unbedingt bejaht werden: die ersten Mesodermzellen entstehen ja noch vor dem Verschluss des Urmundes in dessen Umkreise aus ihren Gonaden, also ist der Complex derselben auf diesem Stadium als peristomales Mesoderm zu bezeichnen. Hieraus folgt, dass das peristomale Mesoderm der Ascidien sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung zum gastralen herausbildet, oder dass das gastrale Mesoderm ursprünglich peristomales Mesoderm ist.

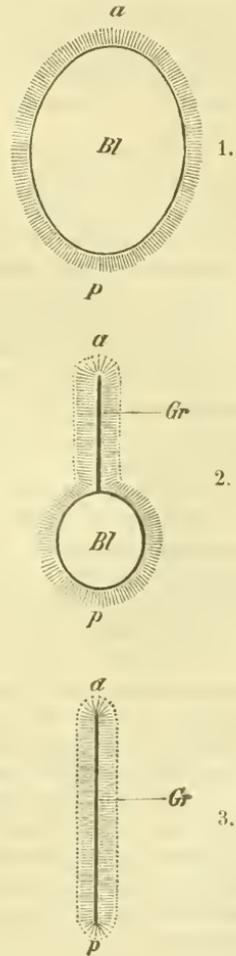
Da der Blastoporus der Ascidien sich von vorn nach hinten schließt, so wird beim Übergang des peristomalen Mesoderms in das gastrale zuerst eine Zwischenstufe erreicht, auf welcher vorn bereits gastrales und hinten noch peristomales vorhanden ist.

Zur Erläuterung dieser Verhältnisse mögen die beistehenden Schemata dienen. Sie weichen von der Wirklichkeit nur in so fern ab, als sie eine gleichzeitige Entstehung des Mesoderms im ganzen Umkreise des Blastoporus vorführen, was ja bei den Ascidien nicht der Fall ist. Fig. 1 stellt den noch geöffneten Blastoporus dar. Rings um ihn sind die ersten Mesodermzellen aus ihren Gonaden entstanden — peristomales Mesoderm. Die Fig. 2 ist ein späteres Stadium, wo die Lippen des Blastoporus vorn sammt ihrem Mesoderm an einander getücht sind und eine Gastrularaphe bilden, so dass wir vorn gastrales, hinten peristomales Mesoderm erhalten. In Fig. 3 ist endlich der Verschluss des Gastrulamundes

erfolgt und das ganze peristomale Mesoderm zum gastralen geworden.

Das Schema Fig. 1 lässt sich in so fern nicht auf den *Amphioxus* übertragen, als das vordere Mesoderm bei ihm später, erst nach dem vorderen Verschluss der Blastoporuslippen, also von Anfang an als gastrales zur Entwicklung kommt. Hinten dagegen entwickelt sich um den Blastoporus herum unsegmentirtes Mesoderm, das längere Zeit besteht und als peristomales bezeichnet werden muss (RABL). Ließen sich aber die Zellen des primären Entoderms, aus welchen sich später die Mesodermzellen bilden, schon vor dem Verschluss des Blastoporus erkennen, documentirten sie sich also bereits dann als Mesodermzellen, so würde auch das Schema 1 für *Amphioxus* seine Gültigkeit beibehalten. Die Schemata 2 und 3 entsprechen aber den Zuständen bei *Amphioxus*, wobei wir uns an der äußersten hinteren Grenze des Blastoporus, symmetrisch an den Seiten der Medianlinie, die bekannten Polzellen des Mesoderms zu denken haben¹.

Ob die Entwicklungsstufe der Fig. 1 in der Ontogenese der Vertebraten vorkommt, oder ob sie übersprungen wird und das Mesoderm von vorn herein als gastrales und peristomales auftritt (Schema 2), wage ich nicht zu entscheiden. Würden wir den ersteren Fall bejahen, so müssten wir zugleich eine paarige, aus seitlichen Theilen sich zusammenfügende Entstehung der Embryonalanlage annehmen, wofür bei den Wirbelthieren zur Zeit nur verhältnismäßig wenige Angaben zu sprechen scheinen (His, Roux 3). Nimmt man hingegen den 2. Fall an, so kann man sich das Fehlen des Stadiums 1 durch eine Abänderung in der Entwicklung erklären, die im Wesentlichen darin bestehen



a = vorn, *p* = hinten, *Bl* = Blastoporus, *Gr* = Gastrularaphe, — = peristomales, -·- = gastrales Mesoderm.

¹ Ob diese Zellen auch morphologisch den ihnen von HATSCHKE gegebenen Namen beanspruchen dürfen, ist für mich sehr zweifelhaft, da sie an einer

würde, dass sich das Mesoderm vorn zwar später, dafür aber auf einmal in großer Zellenzahl anlegen würde¹.

ganz anderen Stelle liegen und zur ersten Mesodermbildung wohl gar keine Beziehungen haben. Die erwähnte Hypothese RABL's, dass sie ursprünglich vorn lagen und durch die Production des Mesoderms allmählich nach hinten gerückt sind, scheint mir zum mindesten gewagt zu sein. Dafür sind in der Entwicklung von *Amphioxus* keine Andeutungen gegeben. So lange das spätere Schicksal dieser Zellen nicht bekannt ist, werden sie für uns räthselhaft bleiben.

¹ Unsere 3 Schemata bieten in der That vielfache Anknüpfungspunkte an die Gastrulation der Wirbelthiere. Gewisse Verhältnisse weisen darauf hin, dass sich das gastrale Mesoderm wenigstens phylogenetisch aus einem Theil des peristomalen differenzirt hat. Wenn auch einstweilen keine zwingenden Thatsachen dafür sprechen, dass die Embryonalanlage der Selachier sich aus paarigen, ursprünglich dem Peristomrand angehörigen Seitentheilen aufbaut, so muss doch der continuirliche Zusammenhang des gastralen und peristomalen Mesoderms am hinteren Rande der Keimscheibe ausdrücklich hervorgehoben werden. Die hintere Gabelung der Chorda nach HIS würde für eine paarige Entstehung derselben nach Art der Ascidien sprechen, zugleich aber auch darauf hindeuten, dass ein Theil der Peristomränder mit in den Bereich der hinteren Embryonalanlage hineingezogen wird. Die Angaben von HIS sind aber durch KASTSCHENKO und RABL (1) nicht bestätigt worden; die Chorda der Selachier wäre also eher als ein unpaares axiales Organ aufzufassen. In Anbetracht dieser Zustände entsteht die Frage, ob die Ascidien selbst in diesem Falle eine phylogenetisch ältere Stufe repräsentiren, da man die paarige Entstehung ihrer Chorda eben so gut als eine verfrühte Anlage dieses Organs, als eine Heterochronie, deuten könnte. Gestützt auf die primitive Natur der Gastrulation bei den Ascidien und *Amphioxus* bekenne ich mich zur gegentheiligen Meinung und glaube, dass den axialen Organen aller Vertebraten phylogenetisch eine paarige Anlage zu Grunde liegt. Ob aber das Stadium 1 in der Ontogenese der Selachier wiederholt wird, kann nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse nicht endgültig entschieden werden.

Über die Amphibien lauten die Angaben noch sehr verschieden, so dass zur Zeit noch nichts Bestimmtes über das Vorkommen oder Fehlen des Stadiums 1 bei ihnen gesagt werden kann. Würden sich die oben pag. 56 ff. angeführten Angaben ROUX' bestätigen, so wäre die Übereinstimmung zwischen Amphibien und Ascidien vollkommen. Eben so muss ich auf die Untersuchung von PERÉNYI verweisen, der die Entstehung der Keimblätter der Vertebraten (Amphibien) durch eine Art von Duplication des Blastoderms annimmt, wodurch der Vorgang der Embolie sich zum Theil in Epibolie umgestaltet. In letzter Instanz entsteht bei ihm die Chorda aus einer paarigen Anlage, aus Zellen, welche die Blastoporuswand seitlich begrenzen, von vorn nach hinten zur Vereinigung kommen und schließlich die »intermesodermalen Zellen des Ektoderms« bilden, aus welchen dann die Chorda hervorgeht. Ich verweise namentlich auf Fig. 5, 6, 9 und 10, wo alle diese Verhältnisse in deutlicher Weise zur Anschauung gebracht worden sind. — Das holoblastische Ei der Amphibien (auch der Gaenoiden und Petromyzonten) verhält sich in seiner Furchung dem der Ascidien und *Amphioxus* so ähnlich, dass wir am allerehesten bei diesen Vertebraten die

Beim Vergleich der Mesodermbildung der Ascidien mit der von *Amphioxus* ist ferner zu ermitteln, welche der beiden Arten den primitiven Charakter für sich beansprucht. Hinsichtlich der Entstehung des Mesoderms aus Cölomdivertikeln muss ich mich RABL anschließen, indem ich dieselben für eine abgeleitete Erscheinung halte. Andererseits lässt sich gegen die Annahme, dass das Mesoderm der Ascidien durch fortgesetzte Rückbildung auf die gegenwärtige Stufe gesunken ist, eben nur das einwenden, dass dafür bei ihnen keinerlei Beweise zu finden sind.

Das vielleicht einzig Richtige ist meiner Ansicht nach, die Ascidien und *Amphioxus* von gemeinsamen Vorfahren herzuleiten, welche jedenfalls keine Enterocölrier gewesen sind. Die Ascidien schlagen hierbei eine Seitenrichtung ein und verhalten sich zu den Urchordaten so, wie die Selachier zu den Urfischen oder die Teleostier zu den Ganoiden (vgl. den Stammbaum auf pag. 591).

Auf diese Weise ließe sich, wie ich glaube, das Verhältnis zwischen der Entwicklungsweise des Mesoderms bei den Ascidien und *Amphioxus* verstehen. Zu einem Vergleich mit den Wirbeltieren dürften hierbei nur die gemeinsame Ausgangsform der Ascidien und von *Amphioxus* herangezogen werden. Ich nehme an, dass bei den Urchordaten ähnlich wie bei den Ascidien das Mesoderm kurz vor dem Verschluss des Blastoporus als peristomales Mesoderm entstanden ist, worauf letzteres durch die Vereinigung der

ungefälschte Wiederholung der 3 gegebenen Stadien der Ascidien zu erwarten haben.

Bei den Amnioten lässt sich das gastrale Mesoderm (Kopffortsatz, Chordanlage) dadurch auf eine paarige Grundlage zurückführen, dass man annimmt, die Primitivrinne (Urmund) liege ursprünglich (auch ontogenetisch) weiter vorn noch im Bereiche des späteren Kopffortsatzes. In dem Maße nun, wie sie sich vorn schließt und zur Bildung des Kopffortsatzes führt, schließen sich ihrem hinteren Ende neue Partien des Blastoderms an, welche sich aber etwas später zur Primitivrinne entwickeln. Es würde daher die Invagination, durch welche die Primitivrinne entsteht, sich wie ihre Schließung von vorn nach hinten ausbilden. Wäre das der Fall, so würde man kein Stadium antreffen, das die Primitivrinne in ihrem ganzen Umfange zeigte; denn entweder liegt sie vorn und ihr hinteres Stück hat sich noch nicht ausgebildet, oder sie liegt hinten und ihre vordere Partie ist bereits zum Kopffortsatz geworden. Erst wenn ihre Anlage ihren hinteren Endpunkt erreicht hat, wird die Primitivrinne an sich kürzer, indem sie vorn immer mehr in die axiale Embryonalanlage übergeht. — Dafür, dass die Primitivrinne sich in der That schließlich in embryonale Achsenorgane umwandelt, bestehen zahlreiche Angaben, die ich hier nicht anführen will; ich verweise nur unter Anderem auf die kürzlich erschienenen Arbeiten von SCHWARZ, BONNET etc.

Blastoporuslippen allmählich nach Art unserer 3 Schemata in gastrales übergeht.

Aus dem hier Mitgetheiltem dürfte hervorgehen, dass die Ableitung der Mesodermverhältnisse der Wirbelthiere etwas anders gedacht werden kann, als es RABL will. Bei der Vermehrung des embryonalen Zellmaterials hat sich die Zahl der »Polzellen« des Mesoderms entsprechend vermehrt. Sie entstehen aus ihren Gonaden im ganzen Umkreise des Blastoporus und bilden die Anlage eines peristomalen Mesoderms. Durch allmähliches Zusammenrücken der Blastoporuslippen geht dieses zuerst vorn, dann nach und nach auch im Bereiche der ganzen Gastrularaphe in gastrales über. Die Bildung der Cölomdivertikel lässt sich von demselben Vorgange ableiten, und zwar durch die Annahme, dass eine größere Zahl von gleichwerthigen Mesodermzellen zu gleicher Zeit entsteht und das Mesoderm daher auch später und im vorderen Embryonaltheile direct als gastrales auftritt.

Die Verschiedenheiten in der Art der Mesodermbildung zwischen Ascidien und *Amphioxus* führen auch zur Entstehung von 2 morphologisch ganz von einander verschiedenen Leibeshöhlen. Bei *Amphioxus* befindet sie sich von Anfang an zwischen den beiden Grenzblättern des Mesoderms (parietalem und visceralem Blatt); bei den Ascidien liegt sie zwischen den beiden primären Keimblättern (Taf. 21 Fig. 54 und ff.) und muss als secundäres Blastocölom bezeichnet werden. Wäre die Furchungshöhle der Ascidien größer und verschwände sie nicht durch die innige Anlagerung der beiden primären Keimblätter während der Gastrulation (solitäre Ascidien) temporär, so müsste man ihre Leibeshöhle schlechthin als Furchungshöhle bezeichnen.

Die von KOWALEWSKY (1) 1866 geäußerte Vermuthung, die Furchungshöhle bei *Amphioxus* und den Ascidien gehe in die Leibeshöhle über, hat nach seinen eigenen Untersuchungen für *Amphioxus* keine Bestätigung erfahren, für die Ascidien aber kann sie noch jetzt cum grano salis aufrecht erhalten werden.

Die ursprüngliche Bedeutung der Furchungshöhle war auch jedenfalls, die spätere Leibeshöhle des Thieres zu bilden. Erst durch secundäre Zustände wurde sie durch das zwischen den Grenzblättern des Mesoderms liegende Cölom verdrängt. Hierbei

würden die Ascidien einen primitiveren Charakter aufweisen als *Amphioxus*.

III. Über die Entstehung des gastraln Entoderms und der Chorda dorsalis.

1. Bei *Distaplia*.

Chorda und gastrales Entoderm stehen in so inniger Beziehung zu einander, dass wir sie auch in unserer Beschreibung nicht trennen wollen. In den vorigen Capiteln ist beider Gebilde bereits mehrfach gedacht worden, so dass wir uns an dieser Stelle kurz fassen können.

Die Entstehung der Darmhöhle (vgl. oben pag. 562 ff.) führt zu einer Sonderung des primären Entoderms in ein vorderes prägastrales und ein hinteres Stück, das zum Theil der Anlage der Chorda, zum Theil der des Schwanzdarmes angehört. Dies tritt am besten auf Längsschnitten hervor und lässt sich an günstigen Präparaten auch auf Stadien nachweisen, welche unmittelbar vor der Bildung des Darmlumens stehen. Dann lässt sich die Grenzlinie, längs welcher die Darmhöhle entstehen soll, annähernd bestimmen. Sie ist in Taf. 21 Fig. 46 mit *Vd* bezeichnet. Die Zellen dorsal und hinten von ihr, die auch besonders gruppirt sind, gehören zur Anlage der Chorda dorsalis (*Ch*). Letztere wird an ihrem unteren und hinteren Rande von einer Doppelreihe kleinerer Zellen begrenzt, welche später den caudalen Darm bilden (*Cd*). Die Partie vor der erwähnten Grenzlinie enthält große polygonale Zellen, welche sämmtlich in die Bildung des prägastraln Entoderms eingehen und sich später in Mesenchym umwandeln (*Pge*).

Nach der Entstehung des Darmlumens prägen sich alle diese Theile deutlicher aus, und auch das gastrale Entoderm lässt sich bald als besondere Zellschicht von den umgebenden Elementen unterscheiden. In Taf. 21 Fig. 51 ist das Darmlumen soeben entstanden und setzt sich ventral und hinten eine Strecke weit zwischen die Zellen des caudalen Darmes fort, wo es sich gemäß der Lagerung dieser Zellen ebenfalls nach aufwärts krümmt. Dieses Lumen ist niemals bis zum oberen dorsalen Ende des Schwanzdarmes zu verfolgen, endet gewöhnlich frühzeitig, und seine Anlage setzt sich virtuell in die Grenzlinie zwischen den beiden Zellenreihen fort (Fig. 51). Die äußere resp. ventrale Zellenlage des Schwanzdarmes liegt dem Ektoderm dicht an, während die innere oder vordere Lage

den entsprechenden Rand der Chorda begrenzt. Nach oben, dorsal, stoßen die beiden Zellreihen an die hintere Grenze des Medullarrohres (oder der Medullarplatte) an, von dessen Zellen sie sich durch ihre Kerne und die geringere Quantität ihres Ergoplasmas scharf unterscheiden (Taf. 21 Fig. 46, 51; Taf. 24 Fig. 84).

Es ist dies die Stelle, wo bei Thieren mit embolischer Gastrulation (z. B. *Amphioxus*) noch lange Zeit die Öffnung des Blastoporus fortbesteht und sich in einen Canalis neurentericus umwandelt. Bei der abweichenden Gastrulation von *Distaplia* müsste sich ein solcher, wenn er überhaupt entstehen sollte, erst secundär bilden, wofür aber auch keine Beweise erbracht werden konnten.

Auf späteren Stadien (Fig. 54), wo die Schwanzanlage hervorzuknospen beginnt (Taf. 24 Fig. 84 zeigt dies bei stärkerer Vergrößerung), sieht man das Lumen des Schwanzdarmes wie früher nur am Anfange desselben entwickelt. Von einem Canalis neurentericus ist also auch jetzt nichts zu sehen. Die Möglichkeit, dass der abgebildete Schnitt kein rein medialer ist und in Folge davon eine etwaige Communication zwischen Medullarrohr und Darmhöhle übersehen wurde, ist so gut wie ausgeschlossen. Übrigens lassen auch die Nachbarschnitte nichts davon wahrnehmen.

Wenn man KUPFFER (3) darin beipflichtet, dass der Canalis neurentericus morphologisch keine andere Bedeutung hat als die eines Rudimentes, so kann man sagen, dass bei *Distaplia* auch dieses Rudiment nicht mehr zur Entwicklung kommt.

Vermöge seines bogenförmigen Verlaufes ist der Schwanzdarm an Querschnitten zum Stadium weniger geeignet, und seine Zellen sind auf früheren Stadien von den umgebenden Mesodermzellen nicht zu unterscheiden. Ich will mich deshalb bei Querschnitten aus jüngeren Stadien nicht aufhalten, sondern verweise auf Taf. 20 Fig. 44, wo die großen mittleren Zellen dorsal zur Chordaanlage gehören, ventral Elemente des Schwanzdarmes sind. Eine einigermaßen scharfe Grenze lässt sich zwischen den beiden Gebilden nicht ziehen. Das Gleiche kann von Quer- und Frontalschnitten aus etwas späteren Stadien gesagt werden (Taf. 21 Fig. 48; Taf. 22 Fig. 70). Die Anlage der Chorda hat sich zwar deutlich ausgeprägt und ist von der Schwanzdarmanlage deutlich geschieden, die letztere aber unterscheidet sich wiederum so wenig von dem umgebenden Mesoderm, dass ihre Bestandtheile nicht abgegrenzt werden können.

Erst wenn eine deutliche Schwanzknospe sich herausbildet, ge-

während die proximalen Querschnitte durch dieselbe instructive Bilder. Auf Taf. 24 Fig. 94—100 sind Schnitte einer Serie abgebildet, wobei die 2 vordersten (94 und 95) noch vor die Anlage der Schwanzknospe fallen. (Die Bauchwand des Embryo ist weggelassen.) Hier ist die Chordaanlage ventral vom einschichtigen gastralen Epithel begrenzt, das sich continuirlich seinen seitlichen Nachbarzellen anschließt. In Fig. 96 bildet sich aber unterhalb der Chorda eine aus 4 Gastralzellen bestehende, ventral offene Rinne, an welcher schon auf dem folgenden Schnitte sich noch mehr Zellen betheiligen. Allmählich wachsen die Seitenränder dieser Rinne ventralwärts vor und gegen einander (Fig. 98) und berühren sich schließlich, wobei das Lumen des Schwanzdarmes ventral von der Vorderdarmhöhle abgeschlossen wird (Fig. 97—99). An Sagittalschnitten kommt diese Rinne nicht zum Ausdruck. Man muss sich aber denken, dass sie ein Stück weit vor dem Anfange des caudalen Darmes beginnt und sich ungefähr da schließt, wo die ventrale Wand desselben noch von Mesenchymzellen des Rumpfes begrenzt wird (Fig. 84 und 99 *oe*). In Fig. 99 besteht der Schwanzdarm aus 8—10 Zellen, welche ein schlitzförmiges Lumen umgeben. Auf dem folgenden Schnitte, wo die Schwanzanlage sich vom Rumpfe abgesondert hat (Fig. 100), finden sich 6 Zellen des Darmes in festerer Fügung und mit kleinem Lumen dazwischen. Die 2 ventralen Zellen liegen nunmehr dem ventralen Ektoderm des Schwanzes an.

Die noch weiter hinten fallenden Schnitte treffen den Schwanzdarm bereits schräg und bieten im Vergleich zu den betrachteten Längsschnitten auch nichts wesentlich Neues dar. Mit dem Schwund seines Lumens vermindert sich allmählich die Zahl seiner Zellen: man trifft zunächst noch 4 Zellen, näher dem Hinterende des Medullarrohres aber sogar nur noch 2, eine rechts, die andere links gelegen.

Die Untersuchung der geschilderten Verhältnisse des Schwanzdarmes ist namentlich auf früheren Stadien nicht leicht, und darin ist auch der Grund zu suchen, dass MAURICE & SCHULGIN diese Bildung bei *Amaroecium* übersehen haben. In seiner 1888 erschienenen, werthvollen Arbeit über *Fragaroides aurantiacum* n. sp. giebt MAURICE das Vorhandensein des Schwanzdarmes bei dieser Species an, und wie ich vom Verfasser brieflich erfahre, ist sie identisch mit *A. proliferum*.

Nachdem die Vorderdarmhöhle bei *Distaplia* entstanden ist, vergrößert sie sich sehr rasch und erlangt zur Zeit des Schlusses des

Medullarrohres eine sehr bedeutende Ausdehnung (Taf. 21 Fig. 48—54); hiermit geht die allmähliche Differenzirung der Zellen ihrer Wandung Hand in Hand. Ursprünglich befindet sich die obere dorsale Wand dicht unterhalb des Vorderendes der Nervenplatte. Hier zeigt sich das Darmlumen von Zellen begrenzt, welche zur Bildung des Mesoderms Beziehungen hatten und Derivate der Mesodermgonaden sind (vgl. Fig. 51 und 52 und auch den Querschnitt Taf. 19 Fig. 26 *Mg*). Später dehnt sich die Darmhöhle nach hinten und nach vorn vom vorderen Ende des Medullarrohres aus, wodurch zugleich die Organanlagen des Schwanzes nach hinten, das prägastrale Entoderm nach vorn geschoben werden (Fig. 53 und 54).

Die Zellen der Vorderdarmwandung lassen frühzeitig Verschiedenheiten erkennen, die sich bis in die spätesten Stadien der Embryonalentwicklung, ja bis zum Ausschlüpfen der Larve erhalten. Die dorsale Wand ist stets aus kleineren Zellen zusammengesetzt, welche sich später bedeutend abflachen und oft zu spindelförmigen Gebilden ausziehen (Fig. 54). In der Mediane liegen sie unmittelbar unter den Zellen des Medullarrohres, seitlich werden sie nach oben zum Theil von Mesodermzellen, zum Theil von der Leibeshöhle selbst begrenzt (Taf. 24 Fig. 83, 91—93). Nach hinten stößt diese Schicht an die vordere Grenze der Chordaanlage und biegt daselbst ventral um (Fig. 84, 94 und 95), wobei anfangs ihre Zellen, namentlich auf Längsschnitten, nicht scharf von den Chordazellen geschieden werden können (Taf. 21 Fig. 51—54). Auf Frontalschnitten lässt sich indessen oft schon frühzeitig eine Abgrenzung wahrnehmen, wie z. B. in Fig. 48, wo die hintere Darmwand aus einer Reihe charakteristischer cubischer Zellen gebildet wird. Endlich werden sie wie die Zellen der oberen Wand länglich, und ihre medianen Elemente gehen unter Bildung der beschriebenen Rinne in die Zellen des Schwanzdarmes über (Taf. 24 Fig. 84, 94—100). Seitlich und ventral gestalten sich die Zellen des Vorderdarmes bald zu einer gesonderten freiliegenden Schicht (Taf. 21 und 22 Fig. 54—58). Anfangs sind sie cubisch, dann ziehen sie sich aus und werden annähernd spindelförmig, so dass ihre Reihe wie eine Perlschnur aussieht (Fig. 58). Die Zellen der vorderen Darmwand behalten noch längere Zeit ihren primitiven Charakter und schließen sich hierin auf das engste an die Zellen des prägastralen Entoderms an (Fig. 54). Der Übergang in die ventrale und seitliche Darmwand geschieht auch hier ganz allmählich. Oft erstreckt sich das prägastrale Entoderm weiter ventral und nach vorn, als es in Fig. 54 der Fall ist; dann ist die

hintere Vorderdarmwand schräg von oben und vorn nach unten und hinten gerichtet, so dass man an einem gut orientirten Querschnitt das vordere Ende des Medullarrohres, den Vorderdarm und ventral noch einen Theil des prägastralen Entoderms trifft (Fig. 56—57). Erst nachdem letzteres sich gänzlich in Mesenchymzellen aufgelöst hat, was erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve geschieht, differenziren sich auch die Zellen der vorderen Darmwand und schließen sich in ihrem Verhalten den Zellen der ventralen und seitlichen Wand an.

Die eigenthümliche Entwicklung des Vorderdarms bei *Distaplia* bleibt nicht ohne Einfluss auf das Verhalten der Chordaanlage. Wie wir aus den Längsschnitten (Fig. 51—54) bereits erschen können, liegt hier der vordere Theil der Chorda niemals oberhalb der dorsalen Vorderdarmwand. Ihre ganze Anlage wird von Anfang an nach hinten gedrängt, so dass sie nur die hintere Wand des Vorderdarmes begrenzt und also von Hause aus über dem caudalen Darm liegt. Früh besteht ihre Anlage aus einem Haufen von großen Zellen, an welchem ich zunächst keine bestimmte Anordnung wahrnehmen konnte (Taf. 21 Fig. 43, 44, 46, 51—54). An Frontalschnitten ließ sich allerdings öfters schon bald eine gewisse Regelmäßigkeit in der Lagerung ihrer Zellen erkennen: sie hat dann die Form einer biconcaven Linse, und die Kerne der Zellen sind dem Mittelpunkte genähert (Fig. 48, 50). An einem mehr dorsalen Frontalschnitte (Fig. 49) sowie auf etwas früheren Stadien ist diese Regelmäßigkeit der Anlage nicht zu finden. Auf Längsschnitten durch spätere Stadien sind die Chordazellen zu 2 Reihen über einander angeordnet, wobei ihre Kerne der inneren Grenzlinie der Zellen genähert sind (Fig. 54). Später erfolgt eine Umordnung dieser Zellen, bei welcher sie sich gegenseitig einkleinen, so dass jede die ihrem kernhaltigen Ende gegenüberliegende Seite der Chorda zu erreichen bestrebt ist (Taf. 24 Fig. 84). Alsdann sind sie an ihrer Basis mächtig verbreitert und enden zugespitzt. Im vorderen Bereiche der Chorda finden sich schon auf diesem Schnitte Zellen, die säulenförmig sind und die ganze Dicke der Chorda durchsetzen, was nach und nach auch die übrigen Zellen thun.

Querschnitte zeigen ebenfalls, dass die Chordaanlage von einem gewissen Stadium ab zweischichtig wird (Taf. 22 Fig. 59—61) und dass der geschilderte Process den Übergang zu einem einschichtigen Gebilde einleitet. Wir treffen demnach auf Querschnitten späterer Stadien vorn nur 1 Chordazelle mit centralem Kerne (Taf. 24 Fig. 94 und

95): weiter hinten, wo die Umordnung noch nicht zum Abschlusse gelangt ist, sind 2 oder 3 Zellen auf dem Schnitte vorhanden. Wenn die Querschnitte also ganz im Einklange mit den Längsschnittbildern stehen, so zeigen sie doch, dass die Chordazellen nicht säulen-, sondern flach scheibenförmig sind. Später erfahren sie alle jene Umordnung, so dass sie im nahezu ausgebildeten Schwanze wie Geldrollen an einander gereiht sind und dann das Bild ergeben, welches schon von anderen Ascidien her allgemein bekannt ist.

2. Bei *Clavellina Rissoana*.

Über die Differenzirung des gastralen Entoderms und der Chorda dorsalis der socialen Ascidien haben VAN BENEDEN & JULIN (2) so präcise und getreue Angaben gemacht, dass ich nichts wesentlich Neues hinzuzufügen vermag. Indessen bestehen zwischen *Distaphia* und *Clavellina* in der Anlage dieser Organe ziemlich bedeutende Unterschiede, welche in phylogenetischer Beziehung von hoher Tragweite sind und desshalb ausdrücklich hervorgehoben werden müssen.

Die wichtigste Differenz ist, dass die Chorda von *Clavellina* weit nach vorn reicht und ihre Zellen anfänglich Bestandtheile der Vorderdarmwandung sind (Taf. 23 Fig. 76 ff.). Auf dem Querschnitte sind es meistens 4 oder 5 Zellen, die alle in einer Reihe unmittelbar unter der Nervenplatte stehen und die obere Wand des Darmes bilden. Ihre Kerne liegen in den ventralen Hälften der Zellen und unterscheiden sich in nichts von den Kernen der übrigen Entodermzellen.

Nach VAN BENEDEN & JULIN geht die weitere Entwicklung (Stad. III v. B. & J.) so vor sich, dass die lateralen Zellen ventral gegen einander rücken und zur Vereinigung kommen, wodurch die Chorda zu einem kompakten Zellenhaufen wird. »La série des figures 3*b*, 3*c*, 3*d*, 3*f*, 3*g* montre que la notocorde est en avant une plaque incurvée de façon à constituer une gouttière ouverte dans l'archenteron (fig. 3*c* et 3*d*); plus en arrière elle constitue un cordon plein. Cependant la figure 3*e* permet de reconnaître encore une trace de gouttière. Il semble donc que le cordon plein se forme par incurvation progressive de la plaque notocordale ou, si l'on veut, par l'accolement des faces latérales de la gouttière: la notocorde est donc un tube virtuel. L'étude des stades précédents et subséquents confirme cette manière de voir« (pag. 267).

Trotzdem ich eine deutlich ausgeprägte Chordarinne im vorderen Theile niemals gesehen habe, muss ich mich VAN BENEDEN & JULIN doch anschließen. Für mich besteht die Chorda weit hinten immer noch aus einer einzigen Reihe von Zellen (Taf. 23 Fig. 80), welche sich aber im Schwanze (Fig. 82) zu je 2 Reihen über einander gelagerter Zellen anordnen. Das Bild erweckt in der That die Vorstellung, als ob eine Zusammenschichtung der Zellen stattgefunden hätte. Hierin bietet *Clavellina* eine große Ähnlichkeit mit den Vertebraten und *Amphioxus*.

Auch darin muss ich VAN BENEDEN & JULIN Recht geben, wenn sie sich gegen SEELIGER wenden (pag. 253), dem zufolge die ersten Chordazellen hinter dem Blastoporus entstehen und sich dann später, nach dem Schluss des letzteren, der vorderen Chordanlage anschließen. In meinen Präparaten fand ich keine Bestätigung der Ansicht SEELIGER's.

In der Beschaffenheit ihres Schwanzdarmes schließt sich *Clavellina* den einfachen Ascidien an. Die Querschnitte (Taf. 23 Fig. 76—82) zeigen, dass die Anzahl der Zellen des gastraln Entoderms von vorn nach hinten abnimmt, während sie bei der Chorda annähernd dieselbe bleibt: so finden sich auf dem Schnitte Fig. 80 nur 5 Zellen des gastraln Entoderms, weiter hinten (Fig. 81 und 82) nur noch 2 Zellen. Das Lumen des Darmes verändert aber seine Lagebeziehungen nicht und befindet sich auch im caudalen Theile des Embryos zwischen der Chorda und den Zellen des gastraln Entoderms. In der Anlage des Schwanzes findet also bei *Clavellina* keine Abgliederung des gastraln Entoderms von der Chorda statt. Jenes hat hier kein selbständiges, allseitig von seinen Zellen umgebenes Lumen. Wir sahen, dass *Distaplia* sich hierin anders verhält.

Aus einem Vergleich beider Formen geht hervor, dass das Lumen des Schwanzdarmes der einen Form der gleichnamigen Bildung der anderen nicht homolog ist.

3. Bei den einfachen Ascidien.

Diese Formen verhalten sich in der Entwicklung der Chorda und des gastraln Entoderms den socialen Ascidien so ähnlich, dass hier keine belangreichen morphologisch wichtigen Unterschiede hervorgehoben werden können. Dass das gastrale Entoderm sich in Gestalt von 2 Zellenreihen in den Schwanz fortsetzt, hat schon KOWALEWSKY gesehen (3 Taf. 11 Fig. 22 und 26) und neuerdings fand CHABRY dies auch bei *Ascidiella aspersa*. An einem Embryo von *Phallusia mamillata*,

bei welchem die Sinnesblase bereits angelegt ist und der Schwanz nahezu die definitive Länge erreicht hat (Taf. 12 Fig. 29), sah KOWALEWSKY den Zusammenhang der »Darmdrüsenzellen« im Schwanze mit dem Vorderdarm noch bestehen.

Auf dem folgenden Stadium »verschwindet dieser Zusammenhang vollständig und die Zellen des Darmdrüsenblattes, welche im Schwanze liegen, erleiden eine Verwandlung, . . . welche in ihrer Sonderung, dem sich Abrunden und der Umwandlung in die künftigen Blutkörperchen besteht« (3 pag. 123).

Wahrscheinlich durch diesen Ausspruch verleitet, kam CHABRY zu der Überzeugung, dass die Entodermzellen des Schwanzes überhaupt zum Mesoderm gehörten (vgl. oben pag. 612). Es ist allerdings richtig, dass sie sich später in Mesenchymzellen umwandeln, aber dies geschieht erst kurz vor dem Ausschlüpfen der Larve, ja bei *Distaplia* erst beim Beginn der Metamorphose. Dieser Process ist, wie ich glaube, schon zu den Erscheinungen zu rechnen, welche der gänzlichen Reduction des Schwanzes vorangehen und jedenfalls keine Veranlassung dazu geben können, die Zellen des Schwanzdarmes für Mesodermelemente zu halten.

4. Vergleichende Betrachtungen über das gastrale Entoderm und die Chorda dorsalis der Ascidien.

Die Folgerungen aus den mitgetheilten Thatsachen liegen auf der Hand. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, dass die Anlage und Entwicklung der Chorda bei *Distaplia* im hohen Maße cenogenetisch umgebildet ist. Da sie sich nur im hinteren, später zum Schwanze werdenden Theile des Embryos anlegt, so hat sie die Bedeutung eines Stützorgans für den Körper der Larve verloren. Hierzu steht die Thatsache in engster Beziehung, dass die Chordazellen bei *Distaplia* niemals Bestandtheile der Darmwandung bilden, vielmehr sich gesondert davon anlegen. Es ist beachtenswerth, dass trotz ihrer abweichenden Anlage die Chorda bei dieser Species dennoch ganz dieselbe Höhe der Ausbildung erreicht wie bei den einfachen und socialen Ascidien. Wenn man die Chorda einer eben ausgeschlüpften *Distaplia*-Larve betrachtet, so ist sie der der anderen Ascidienlarven in allen Punkten so ähnlich, dass man weit davon entfernt ist, bei ihr eine so verschiedene Entwicklung zu vermuthen. Dies ist ein weiteres Beispiel dafür, dass manche Organe, welche im fertigen Zustande einander durchaus gleichen, sich dennoch auf

verschiedenen Wegen ausbilden können. Das palingenetische Moment von *Distaplia* besteht aber darin, dass die Chorda lediglich aus Entodermelementen entsteht, also aus einem Theil des Zellencomplexes, aus welchem das gastrale Entoderm und das Mesoderm ihren Ursprung nehmen.

Interessante Folgerungen ergeben sich bei einer vergleichenden Betrachtung des Schwanzdarmes der Ascidien und von *Amphioxus*.

Ich schließe mich hier vollkommen VAN BENEDEN & JULIN an und will sie hier wörtlich anführen: »Chez l'*Amphioxus* cette seconde portion [die Portion hinter der »vésicule préchordale«, 2 pag. 355—356] du tube alimentaire de la larve, sous-jacente à la chorde dorsale, est délimitée supérieurement, au début, par la notochorde elle-même; mais plus tard la paroi épithéliale du tube digestif se complète: une voûte hypoblastique se constitue sous la chorde dorsale et dès lors ce dernier organe constitue un cordon plein interposé entre le tube médullaire et le canal intestinal. Chez la Clavelline les choses se passent de la même manière sous l'extrémité antérieure de la notochorde; mais dans toute la longueur de la queue, le tube digestif, arrêté dans son développement, ne dépasse jamais le premier stade larvaire de l'*Amphioxus*: jamais la paroi épithéliale du canal alimentaire ne se complète sous la notochorde. Bien plus, la notochorde envahit peu à peu la cavité alimentaire, et toute la portion subchordale de l'enteron, réduite à une simple rangée de cellules épithéliales, incapable de recevoir et de conduire des matières alimentaires, n'est plus qu'un organe rudimentaire appelé d'ailleurs à disparaître bientôt. La comparaison avec la larve de l'*Amphioxus* démontre de la manière la plus évidente le caractère coenogénique de la larve des Ascidiens: par suite de l'arrêt du développement et de l'atrophie progressive de la portion subchordale du tube intestinal, la queue des Ascidiens, homologue à la plus grande partie du tronc de la larve de l'*Amphioxus*, a été réduite à un simple organe de locomotion. De même que chez l'*Amphioxus* et chez les Poissons la portion postanale du tube digestif s'oblitére et se resorbe, de même chez les larves urodèles des Ascidiens toute la portion subchordale du canal alimentaire devient rudimentaire et incapable de fonctionner« (2 pag. 356—387).

Wenn wir von diesem Gesichtspunkte aus, den ich als den allein richtigen bezeichnen muss, den Schwanzdarm von *Distaplia* betrachten, so konstatiren wir, dass er trotz der sonst so abweichenden Entwicklung dieser Ascidie ursprünglichere Zustände zeigt als bei den solitären und socialen Formen. Im vorderen Theil des

Schwanzes besitzt er selbständige Wandungen und ein von der Chorda gesondertes Lumen. Dies ist als atavistisch von den gemeinsamen Vorfahren des *Amphioxus* und der Ascidien her ererbt zu betrachten. Der hintere Körpertheil dieser Ausgangsformen war nicht zu einem bloßen Ruderorgan rückgebildet, sondern war ein Bestandtheil des Rumpfes und enthielt wie dieser einen functionirenden Darmcanal, der am Hinterende des Thieres durch einen After nach außen mündete. Eigenthümlich bleibt es immer, dass gerade bei *Distaplia*, die in ihrer Entwicklung am meisten von den Urformen abweicht, der Schwanzdarm primitivere Verhältnisse darbietet. Dies zeugt, wie ich bei anderer Gelegenheit bereits hervorhob (3), wiederum dafür, dass bei den vielfachen Um- und Rückbildungen einer Form ihre verschiedenen Organe nicht gleichen Schritt halten: die einen gestalten sich derart um, dass sie kaum noch ihre ursprünglichen Verhältnisse erkennen lassen (bei *Distaplia* die Chorda); die anderen hingegen verhalten sich so primitiv, dass sie über die jetzt lebenden Formen hinaus auf Zustände, welche man erst bei den gemeinsamen Vorfahren vorausgesetzt hat, bezogen werden müssen (Schwanzdarm von *Distaplia*). Desshalb halte ich es nicht für richtig, wenn man bei vergleichend-morphologischen Betrachtungen allein von den sogenannten primitiven Formen ausgeht. Wir sehen, dass die obige Hypothese VAN BENEDEN & JULIN'S gerade bei solchen Formen eine festere Begründung fand, wo es am wenigsten zu erwarten war, nämlich bei den so vielfach umgebildeten zusammengesetzten Ascidien.

IV. Über die Entwicklung des Nervensystems.

1. Bei den Ascidien im Allgemeinen.

In der Entwicklung des Nervensystems herrscht im Allgemeinen bei allen Ascidien große Übereinstimmung. Seine ausschließliche Zugehörigkeit zum Ektoderm wurde von KOWALEWSKY (2) von Anfang an erkannt, und diese seine Angabe fand gleich darauf Bestätigung und Erweiterung in den Arbeiten KUPFFER'S. Die Annahme METSCHNIKOFF'S (1), dass die Zellen der »hufeisenförmigen Anlage« (Chorda) sich an der Entstehung des Nervensystems betheiligen, wurde von den beiden erstgenannten Forschern mit Erfolg zurückgewiesen. Wir werden sehen, dass auch die spätere Angabe METSCHNIKOFF'S (2) über die Betheiligung der Entodermelemente am Aufbau des Medullarrohres — die doppelschichtige, aus Ekto-

derm und Entoderm bestehende hintere Blastoporuslippe sollte bei der Schließung der Nervenplatte nach vorn wachsen, also die vordere Blastoporuslippe überwachsen, und ihre Entodermzellen sollten daher die untere Schicht des Daches des Medullarrohres bilden — auf einer Täuschung beruht, welche in der Hauptsache dadurch entstand, dass METSCHNIKOFF lediglich optische Längsschnitte (der KOWALEWSKY'schen 2. Arbeit) in Betracht zog. »Um sich diesen Process am leichtesten zu veranschaulichen, soll man sich einen Menschen vorstellen, welcher mit der Unterlippe seine Nase berühren will; der Raum, welcher dabei zwischen den beiden Lippen sich bildet, wird mit der Höhle der Nervenröhre verglichen werden können« (2 pag. 343). Die Schleimhaut der Unterlippe würde dann dem Entoderm, die Epidermis dem Ektoderm der hinteren Blastoporuslippe entsprechen.

Wenn man die von METSCHNIKOFF angegebene Genese des Nervenrohres annimmt, so wird man auch seinen Folgerungen Recht geben müssen. KOWALEWSKY hat wahrscheinlich selbst die Meinung METSCHNIKOFF's veranlasst, indem er den Schluss der Nervenrinne mit dem Hervorwachsen des Amnions bei einem Hühnerembryo vergleicht (3) und noch hinzufügt, dass er sich also bei den Ascidien wesentlich von demselben Prozesse bei den Wirbelthieren unterscheidet. Dem ist nun, wie schon aus den Angaben von VAN BENEDEN & JULIN folgt, nicht so. Vielmehr kommt das Nervenrohr der Ascidien wesentlich so zu Stande wie auch der Schluss des Gastrulamundes erfolgt: die beiden, sich seitlich von der Medullarrinne erhebenden Medullarwülste erstrecken sich im Bereiche der ganzen Anlage des Nervensystems, und das spätere Rohr geht lediglich aus der medianen Vereinigung dieser Wülste hervor. Nur muss man bei diesem Vergleiche im Auge behalten, dass der Blastoporus sich von vorn nach hinten, die Nervenrinne aber in umgekehrter Richtung schließt. Legt man nun seinen Anschauungen allein reelle oder optische Längsschnitte zu Grunde, wie es METSCHNIKOFF gethan hat, so ist nichts natürlicher, als in den Irrthum zu verfallen, dass das Dach des Medullarrohres einzig und allein durch ein Vorwachsen der hinteren Blastoporuslippe entstehe.

Die Auffassung dieser Vorgänge steht in enger Beziehung zum Zeitpunkte, an welchem sich der Blastoporus schließt, wesshalb darauf mit einigen Worten eingegangen werden soll.

Aus KUPFFER's Beobachtungen an *A. canina* (1) geht sicher hervor, dass der Blastoporus sich zugleich mit der vollständigen Ausbildung der Nervenplatte schließt. Die Medullarwülste erheben

sich also erst nach dem Schluss des Urmundes. Bei KOWALEWSKY hingegen besteht der Blastoporus, allerdings als ein »feiner Spalt«, noch zur Zeit, wo bereits ein Theil der Medullarrinne sich zum Nervenrohr geschlossen hat (3 Taf. 11 Fig. 16 und 20). SEELIGER, der die Entstehung der Chordazellen vor und hinter dem Blastoporus annimmt, giebt demgemäß einen frühen Verschluss des letzteren an, also jedenfalls wenn die Chordaanlage sich in ihrem ganzen Umfange gebildet hat. Der Figur 3 a auf Taf. 7 von VAN BENEDEN & JULIN (2) lässt sich entnehmen, dass er auch bei *Clavellina Rissoana* sich kurz, nachdem das Medullarrohr hinten entstanden ist, schließt. Dies geht auch aus Taf. 2 Fig. 35 von CHABRY (*Asciditella aspersa*) hervor. Diese Angaben beweisen, dass ein Canalis neurentericus, wenn er überhaupt vorhanden ist, nur eine kurze Zeit besteht. Die Annahme METSCHNIKOFF's, der Blastoporus rücke zugleich mit der Bildung des Medullarrohres nach vorn und finde sich schließlich im Neuroporus wieder, entbehrt daher einer festeren Begründung.

Ich kann meinerseits hervorheben, dass bei *Clavellina Rissoana* nach Allem, was ich gesehen habe, es zu einer Bildung eines Canalis neurentericus überhaupt nicht kommt: die vordere Lippe des Blastoporus legt sich, nachdem sie in die Nähe der hinteren Lippe gerückt ist, an dieselbe so eng an, dass man nur kurze Zeit von einer Grenzlinie zwischen den beiden Lippen sprechen kann. Dann ist von Medullarwülsten noch nichts zu sehen. Da wir ferner wissen, dass nervöse Elemente auch an der hinteren Blastoporuslippe schon frühzeitig erscheinen, so darf man sagen, dass die Medullarwülste nicht eher auftreten, als bis die hinter dem Blastoporus auftretenden Nervenzellen mit in die Anlage der Nervenplatte hineingezogen worden sind, was erst nach dem Schlusse des Blastoporus erfolgen kann. Daher kann zur Zeit der Erhebung der Medullarwülste nicht mehr von Blastoporuslippen die Rede sein; die Urdarmöffnung ist bereits geschlossen, und die ganze dorsale Fläche des Embryos wird von der einheitlichen, nirgends eine Unterbrechung zeigenden Nervenplatte eingenommen.

Mit diesen Erfahrungen an *Clavellina Rissoana* stimmen die Befunde bei *Distaplia* überein: erst nachdem die Pseudogastralgrube verschwunden ist, bildet sich die Nervenplatte in ihrem ganzen Umfange aus, und erst dann beginnt die Erhebung der Medullarwülste.

Wie bereits hervorgehoben wurde, unterscheiden sich die Zellen des Nervenringes frühzeitig von den benachbarten Ektodermelementen. An Carminpräparaten fallen sie durch ihre intensivere Färbung auf,

welche darauf beruht, dass die Assimilation des sich in Carmin nicht färbenden Dotters hier am frühesten beginnt und zu einer Zunahme des Ergoplasmas führt, das eine leichte Rosafärbung annimmt (Taf. 19 Fig. 24—45). Vor und während der Gastrulation besteht der Nervenring aus einer einzigen Reihe von Zellen, welche in Größe und Configuration noch mit den benachbarten Ektodermzellen übereinstimmen. Später aber, noch vor der vollkommenen Ausbildung der Nervenplatte, theilen sich diese Zellen und so entstehen jederseits 2 Reihen von Nervenzellen, so dass auf dem Querschnitte die Nervenplatte sich in der Regel aus 4 Zellen zusammengesetzt zeigt. Gemäß der von vorn nach hinten vor sich gehenden Ausbildung der Nervenplatte sind die vorderen Zellen in ihrer weiteren Differenzirung voran. Sie platten sich etwas ab, werden cubisch und liefern dann die charakteristischen Bilder der Fig. 38, 41 und 42 (Taf. 20). Da sich nun die Medullarwülste zuerst hinten bilden und schließen, so gehen in die Bildung des Medullarrohres anfangs Elemente ein, welche oft noch nicht den späteren Charakter der Nervenzellen erreicht haben (vgl. Fig. 38 und 39 mit 43 und 44). Entstehung und Schluss der Medullarwülste einerseits und Differenzirung der Zellen der Nervenplatte andererseits erfolgen also in umgekehrter Richtung.

Die ersten Anzeichen der Medullarwülste lassen sich auf Stadien wahrnehmen, welche dem Auftreten des Darmlumens unmittelbar vorausgehen. Für die hierher gehörigen Querschnitte verweise ich auf Taf. 20 Fig. 40—45. Die annähernd demselben Stadium entnommenen Längsschnitte sind Taf. 21 Fig. 46 und 47 abgebildet. Aus dem Vergleiche derselben können wir ersehen, dass wenn sich die seitlichen Medullarwülste hinten zu bilden beginnen (Fig. 43—45), auch eine seichte Erhebung des Hinterrandes der Nervenplatte erfolgt (Fig. 46). Dadurch wird die Vorstellung hervorgerufen, dass im ganzen Umkreise des Hinterrandes der Nervenplatte eine hufeisenförmige Erhebung auftritt, deren äußere Wand aus indifferenten Ektodermzellen, die innere hingegen aus nervösen Elementen besteht. Die obere Kante der Medullarwülste wird aber stets von Zellen eingenommen, die durch ihren indifferenten Charakter noch zu den Ektodermzellen s. str. zu rechnen sind. Vorher wird dies nicht so deutlich wie später, wenn die Differenzirung der nervösen Zellen fortgeschritten ist. Dann sieht man vorn die Nervenplatte wie früher aus einer queren Reihe von 4 Zellen zusammengesetzt; diesen schließen sich seitlich je 1 Ektodermzelle an, welche vorn noch seit-

lich von den lateralen Zellen der Nervenplatte liegen (Taf. 22 Fig. 63), weiter hinten aber durch die Erhebung der Medullarwülste allmählich eine dorsale Stellung zu ihnen gewinnen und so über den lateralen Rand der Nervenplatte zu liegen kommen (Fig. 64). Zwei Schnitte weiter nach hinten (Fig. 65) haben sich die Medullarwülste noch mehr erhoben und sind in Fig. 66 auch schon nahe an einander gerückt. In Fig. 67 endlich ist der Verschluss erfolgt. Diese 3 letzten Figuren zeigen, dass die ursprünglich an der Kante der Medullarwülste gelegenen Ektodermzellen mit in den Bereich des Medullarrohres hineingezogen worden sind, so dass die Wandung des letzteren nicht, wie zu erwarten war, aus 4, sondern aus 6 Zellen besteht. Das Dach des Nervenrohres wird eben durch die erwähnten »Kantenzellen« gebildet, welche auch jetzt noch den histologischen Charakter der Ektodermzellen s. str. bewahrt haben und sich von den übrigen Zellen der Rohrwand wesentlich unterscheiden. Auf dem nächst hinteren Schnitte, Fig. 68, sind sie ebenfalls zu sehen, selbst in Fig. 69 sind noch Andeutungen von ihnen vorhanden. Weiter hinten aber scheint die Bethheiligung der Kantenzellen an der Bildung des Medullarrohres nicht mehr stattzufinden, denn letzteres wird immer nur von 4 Zellen gebildet, welche auch nur selten noch ein Lumen zwischen sich erkennen lassen (Taf. 22 Fig. 70, 60, 61). Sehr bald nehmen die »Dachzellen« des Nervenrohres die Beschaffenheit echter Nervenzellen an und sind dann nur ihrer Lage nach von den übrigen Zellen zu unterscheiden.

Hieraus ergibt sich, dass das Nervensystem sich nicht in seiner ganzen Länge auf gleichmäßige Weise entwickelt: wie wir gleich sehen werden, geht auch an seinem Vorderende noch ein Process vor sich, der ganz abweichender Natur zu sein scheint.

Bei *Distaplia* wird die Nervenplatte lediglich im pseudembolischen Theile des Embryos gebildet, so dass die vordere Grenze des Medullarrohres in der That auch die Grenze zwischen der epibolischen und pseudembolischen Region abgiebt. Demgemäß bildet sich auch das Medullarrohr bis zu diesem Punkte in der oben für seinen vorderen Theil geschilderten Art. Von Interesse ist es nun, dass das Nervensystem an dieser Stelle noch nicht aufhört, sondern sich eine Strecke weit in den epibolischen Theil des Embryos fortsetzt, hier aber in anderer Weise entsteht.

Auf Längsschnitten von Stadien, wo das Medullarrohr vorn bereits geschlossen ist, liegt vor demselben ein Complex großer, runder Zellen, der nach oben von bedeutend kleineren Ektodermzellen

abgegrenzt wird (Taf. 24 Fig. S3). Ich habe lange Zeit geglaubt, hier Elemente des Entoderms vor mir zu haben, welche eigenthümlich groß und in besonderer Anhäufung vorhanden wären, bis mich eine Querschnittserie aus einem der Fig. S3 unmittelbar vorausgehenden Stadium eines Anderen belehrte. Es hat sich herausgestellt, dass nur die die Darmhöhle begrenzenden Elemente des Zellcomplexes dem Entoderm angehören, alle anderen Zellen hingegen dem Ektoderm entstammen und beim Abschluss der Embryogenese sich zu großen, an der Vorderwand der späteren Sinnesblase gelegenen Ganglienzellen umwandeln.

Der vorderste Schnitt dieser Serie (Taf. 24 Fig. S5) fällt ungefähr in das vordere Stück des Längsschnittes der Fig. S3, und zwar dahin, wo die Zellen dieses Complexes bereits 3 Schichten bilden. Auf der linken Seite der Figur können wir noch deutlich die Elemente der 3 Keimblätter unterscheiden. In der Medianlinie hingegen liegt eine große Zelle, deren Zugehörigkeit zum Ektoderm oder Entoderm zunächst noch fraglich bleibt. Auf dem folgenden Schnitte (Fig. S6) sind 2 solche Zellen vorhanden, und die über ihnen liegenden Ektodermzellen erscheinen merklich abgeflacht. Fig. S7, im Wesentlichen gleich der Fig. S6, zeigt aber, dass die rechte große Zelle nach oben keinen vollständigen Abschluss durch Ektodermzellen findet, sondern theilweise selbst die dorsale Oberfläche begrenzt: dies wird auf dem nächsten Schnitt (Fig. S8) noch deutlicher, indem die großen Zellen, die hier 2 Schichten bilden, einer ektodermalen Bekleidung fast vollständig entbehren. Rechts und links von dieser Anlage giebt es aber eigenthümlich kleine Ektodermzellen, deren Lage einerseits auf ihre Abstammung von benachbarten seitlichen Ektodermzellen schließen lässt, andererseits die Vorstellung wachruft, als ob das Ektoderm vermittels ihrer die Anlage des Ganglions zu überbrücken bestrebt wäre. Auf dem folgenden Schnitt (Fig. S9) ist diese Umwachsung von rechts her bereits geschehen, von links hingegen noch nicht. Auch zeigt sich hier eine flache Rinne, die weiter hinten (Fig. 90) an Tiefe zunimmt und uns an Verhältnisse erinnert, welche auch sonst beim Schlusse der Medullarwülste obwalten.

Eine wesentliche Eigenthümlichkeit der Zellen dieser Ganglianlage besteht in ihrer auffallenden Größe und in ihrem noch ganz unverbrauchten Gehalt an Dotter. Ihre Kerne liegen in den oberflächlichen Zellen meist ganz dorsal und wandständig, und da, wo die Rinne begonnen hat, der Wandung der letzteren dicht an.

Das Ergoplasma sammelt sich um die Kerne in größerer Menge an und strahlt nach der äußeren, der Rinne abgekehrten Peripherie der Zelle aus (Fig. 90). Auf dem nächsten Schnitte (Fig. 91) ist das Medullarrohr geschlossen, zeigt aber Dinge, welche sich weiter hinten nicht mehr vorfinden. Es ist aus einer größeren Anzahl von Zellen zusammengesetzt, und die Zelle lateral rechts schließt sich in ihrer Beschaffenheit noch den großen Zellen der Ganglionanlage an. Nur ihr kernhaltiger Theil trägt zur Begrenzung des Centralcanales bei, während der Rest den ganzen Raum zwischen Ekto- und Entoderm einnimmt und mit großen Dotterkörpern gefüllt ist. Die ektodermale Decke des Medullarrohres erscheint auch hier noch aus merklich kleineren und abgeflachten Zellen zusammengesetzt (was mehr hinten nach und nach unkenntlich wird) und über dem Medullarrohr liegen schließlich Zellen, welche von den benachbarten Ektodermzellen sich in nichts unterscheiden. Auch das Medullarrohr selbst gewinnt in Fig. 92 und 93 allmählich die gewöhnliche Beschaffenheit; in Fig. 93 besteht es wie an früher betrachteten Abbildungen aus 6 Zellen und lässt noch deutlich die bekannten 2 Dachzellen wahrnehmen.

Die Rinne in dem hinteren Abschnitt der Ganglionanlage verschwindet später (Taf. 22 Fig. 56): die Zellen legen sich an einander und bilden einen soliden Haufen, der sich später längs der Vorderwand der Sinnesblase (Gehirnblase, KOWALEWSKY) sichelförmig ausdehnt.

Die Betrachtung etwas jüngerer Stadien lehrt, dass die in die Ganglionanlage eingehenden Ektodermzellen von Anfang an durch ihre Größe auffallen (Taf. 21 Fig. 52 und 53) und dass schon früher die Überwachsung eingeleitet wird (Taf. 22 Fig. 62).

Auf Längsschnitten lassen sich die bisher an Querschnitten untersuchten Verhältnisse nicht in ihrem ganzen Umfange wahrnehmen. An gut orientirten Medianschnitten ist indessen die obere und untere Wand des Medullarrohres in ihrem hinteren Theile, da wo sie keinen Zuwachs an ektodermalen Elementen erhält, aus annähernd gleich großen Zellen gebildet (Taf. 21 Fig. 54). Weiter vorn besteht die dorsale Wand aus merklich kleineren Zellen, in welchen man die Dachzellen der Querschnitte wiedererkennt. Die Ganglionanlage ist in Fig. 54 deutlich zu sehen und wird von Ektodermzellen bedeckt, welche sich durch ihre abgeplattete Form von den übrigen scharf absetzen. Auf früheren Stadien ist die Stelle, an welcher die Ganglionanlage sich bilden soll, durch besonders große Zellen charakterisirt. (In Fig. 52 ist eine solche Zelle in

Theilung begriffen; in Fig. 53 wird die Anlage dreischichtig; vgl. auch Taf. 24 Fig. S3.)

Der Verschluss des Neuroporus geht aber nicht derart von statten, dass die Naht eine vor der Ganglionanlage liegende senkrechte Linie bildet; die Fig. S3 zeigt deutlich, dass die Ganglionanlage durch die obere Wand des Medullarrohres und das ihr zugehörige Ektoderm überbrückt wird und dass ein Theil der Zellen ihres Ektodermbeleges so in den Bereich der Sinnesblase hineingezogen wird. Die Sinnesblase hat in Fig. S3 vorn noch keinen vollkommenen Abschluss durch solche Zellen erhalten, welche den übrigen Zellen ihrer Wandung gleichen, sondern stößt noch unmittelbar an eine Zelle der Ganglionanlage. In Fig. 54 (Taf. 24) ist hingegen dieser Abschluss erfolgt; er muss demnach wohl durch die vorderen Zellen des Ektodermbeleges der Ganglionanlage bewerkstelligt werden, der also theilweise zur vorderen Begrenzung der Sinnesblase verwendet wird (Taf. 24 Fig. S3 *Dga*). Schematisch kann man sich dies so vorstellen, dass der Wulst der Ganglionanlage sammt ihrem Ektodermbeleg noch vor dem Schluss des Neuroporus nach hinten eine abschüssige, sich in den Boden des Medullarrohres continuirlich fortsetzende Fläche bildet. Beim Wachsthum des Daches des Medullarrohres kommt der vordere Rand des letzteren auf die Ganglionanlage zu liegen, wobei die vorderen Elemente des Ektodermbeleges zur vorderen Wand der späteren Sinnesblase werden.

Die Entstehung des Medullarrohres bei *Distaplia* ist also nicht so einfach wie man es hätte erwarten können. Wir müssen drei Abschnitte unterscheiden, von welchen zwei in die pseudembolische Region fallen, der 3. der epibolischen Region angehört. Die Unterschiede zwischen den beiden ersteren bestehen darin, dass hinten, im Bereich des zukünftigen Schwanzes lediglich Elemente der Nervenplatte in die Bildung des Medullarrohres eingehen, vorn hingegen ektodermale Zellen s. str. herangezogen werden, welche die Dachzellen des Medullarrohres bilden, sich aber erst viel später zu Nervenzellen differenzieren. — Vom epibolischen Abschnitt des Embryos erhält das Medullarrohr einen Zuwachs an Material, der die vordere Wand der späteren Sinnesblase bildet (Ganglionanlage) und in seiner Entwicklung von dem gewöhnlichen Modus abweicht: durch Vermehrung der Ektodermzellen wird hier

eine ein- bis zweischichtige Anlage geschaffen, welche von den Seiten her durch Ektodermzellen überwachsen wird. Nur hinten schließt sich die Ganglionanlage genetisch an das Medullarrohr der pseudembolischen Region an, indem auch hier eine sich allerdings später schließende Rinne (Medullarrinne) gebildet wird. Die Entwicklung der Ganglionanlage beansprucht deswegen ein größeres Interesse, weil sie sich wesentlich auf eine Epibolie zurückführen lässt, also demjenigen Prozesse entspricht, welcher der ganzen Entwicklung des epibolischen Abschnittes des Embryos zu Grunde liegt.

Ob bei den einfachen und socialen Ascidien ähnliche Verhältnisse zu finden sind, müssen weitere Untersuchungen lehren. Aus meinen eigenen Abbildungen von *Clavellina* (Taf. 23 Fig. 80) und aus denen VAN BENEDEN & JULIN'S (2 Taf. 8 Fig. 3g) lässt sich entnehmen, dass der vordere Theil des Nervenrohres in der That unter Betheiligung von Ektodermzellen s. str. entsteht, da er auf Querschnitten auch hier aus 6 Zellen besteht und deutlich 2 kleinere Dachzellen unterscheiden lässt. Vor dem Verschluss der Medullarrinne bilden die letzteren auch hier die Kante der Medullarwülste (vgl. meine Fig. 79 und v. B. & J. Fig. 3f).

Im Bereiche des späteren Schwanzes finde ich das Medullarrohr bei *Clavellina* zuerst aus 5, weiter hinten sogar nur aus 3 Zellen zusammengesetzt (Fig. 82). VAN BENEDEN & JULIN bilden aber auch weit hinten 4 Zellen ab (Fig. 4c—d, 5e—f). Bei *Phallusia mamillata* scheint der Querschnitt des Medullarrohres auch im Schwanztheile aus einer größeren Anzahl von Zellen gebildet zu werden, womit auch die Zusammensetzung der Nervenplatte aus zahlreicheren Elementen in Einklang stehen würde (vgl. KOWALEWSKY 3 Taf. 11 Fig. 17, 22, 26).

Ich muss ausdrücklich betonen, dass ich VAN BENEDEN & JULIN vollkommen Recht gebe, wenn sie sich gegen SEELIGER wenden, der das Medullarrohr bei den Ascidien sich ähnlich bilden lässt wie bei *Amphioxus*. Bei letzterem wird die Medullarrinne bekanntlich zuerst von Ektodermzellen überbrückt, erst dann kommen die Medullarwülste median zur Vereinigung. Es ist ja möglich, dass SEELIGER dadurch zu seiner Anschauung geführt wurde, dass er das Dach des Medullarrohres von Ektodermelementen constituirt sah. Er erkannte aber nicht, dass diese Zellen einen bleibenden Bestandtheil des Nervensystems bilden und sich nach und nach in Nervenzellen umwandeln.

Die beschriebene eigenartige Bildung eines vorderen Ganglions bei *Distaplia* scheint bei den übrigen Ascidien kein Analogon zu finden, was damit harmonirt, dass der Entstehungsort dieses Gebildes der epibolische Abschnitt ist, der ja eine für die aggregirten Ascidien spezifische Bildung ist.

In den folgenden Abschnitten unserer Arbeit werden wir bei der speciellen Betrachtung des Nervensystems noch auf alle diese Punkte zurückzukommen haben.

Hinsichtlich der Angaben von MAURICE & SCHULGIN über *Ama-roecium* muss ich mein Urtheil vorerst beschränken. Nach ihnen erfolgt der Schluss der Medullarwülste von vorn nach hinten und liegt das Nervensystem außerdem noch auf derselben Seite der Larve wie der Endostyl (Taf. 10 Fig. 20 ihrer Arbeit).

Nach GANIN (2) entwickelt sich das Nervensystem bei *Botryllus* aus einer anfangs soliden Anlage.

2. Vergleichende Bemerkungen über das Nervensystem der Ascidien.

Aus den obigen Erfahrungen geht hervor, dass das Nervensystem der Ascidien sehr frühzeitig im ganzen Umkreise des Blastoporus entsteht. Wie bei *Amphioxus* schreitet zwar die Erhebung der Medullarwülste und ihr Verschluss zum Rohre von hinten nach vorn fort, aber bei den Ascidien nicht unter den Verhältnissen, welche bei jenem obwalten, sondern in engster Beziehung zu dem Modus bei den Wirbelthieren. Beide, *Amphioxus* und die Ascidien, nehmen dadurch eine besondere Stellung zu den Vertebraten ein, dass die Medullarplatte der letzteren sich von vorn nach hinten, die der ersteren in umgekehrter Richtung schließt.

Versuchen wir die Frage zu beantworten, durch welche Umstände diese Differenz mit den Wirbelthieren hervorgerufen werden konnte. Die Medullarwülste der Ascidien entstehen erst nach dem Verschluss des Blastoporus, oder doch erst kurz vorher. Denken wir uns aber, die Anlage der Medullarwülste trete früher auf als bei den Ascidien, schon lange vor dem Verschluss des Blastoporus, so würde sie in diesem Falle zuerst nur vorn entstehen können, also da, wo die Blastoporuslippen sich zuerst an einander gelegt haben und wo auch eine Nervenplatte zuerst zur Ausbildung kommt. Wir würden dann vorn bereits die Medullarwülste haben, hinten aber noch den weit offenen Rest des Blastoporus. Dies ist

ein Zustand, der bei allen Wirbelthieren zu finden ist, am prägnantesten bei den Sanropsiden, wo zu gleicher Zeit vorn die Medullarwülste, hinten die Primitivrinne existiren.

Es kann vorerst noch nicht entschieden werden, ob die Zustände bei den Ascidien oder bei den Wirbelthieren in dieser Frage den primären Charakter für sich beanspruchen dürfen, d. h. ob die Anlage der Medullarwülste der Ascidien eine verspätete oder jene der Wirbelthiere eine verfrühte ist. Obwohl ich mich mehr zur letzteren Annahme hinneige, kann ich nicht verschweigen, dass manche That-sachen auch gegen dieselbe zu sprechen scheinen und für Ascidien und *Amphioxus* einen secundären Zustand ergeben.

Das wichtigste Argument besteht darin, dass der Blastoporus (oder der Rest desselben) bei gewissen niederen Wirbelthieren von den Medullarwülsten nicht umwachsen wird, sondern als After dauernd bestehen bleibt (z. B. bei *Petromyzon* und *Salamandra maculosa*). Fasst man mit KUPFFER (3) diesen Zustand als primär auf, von welchem erst jener abzuleiten ist, wo der Blastoporus sich in einen Canalis neurentericus verwandelt und so seine ursprüngliche Bedeutung als After verliert — so erscheinen die Befunde bei den Ascidien und *Amphioxus* als cenogenetische: der Blastoporus wird bei ihnen von Anfang an in seiner ganzen Circumferenz von Nervenzellen umgeben! Die Ansicht KUPFFER's steht auch im vollen Einklange mit den sich an die Gasträatheorie anschließenden Betrachtungen BÜTSCHLI's, nach welchen der Blastoporus auch morphologisch dem Mund und After der Metazoen homolog ist (2). So weit würden die Sachen mit einander harmoniren. Nun fragt es sich aber, ob bei den Ur-chordaten (vgl. pag. 591) der Blastoporus resp. sein hinterer Rest als After persistirt, oder ob er sich schon hier wie bei *Amphioxus* in einen Canalis neurentericus umgewandelt oder gar wie bei den Ascidien frühzeitig geschlossen hat. Nähmen wir die beiden letzteren Fälle an, so würden dann die Befunde bei *Petromyzon* und *Sal. maculosa* als secundäre Erscheinungen aufgefasst werden müssen.

V. Über die Abgliederung der Schwanzanlage vom Rumpfe.

Zum Schlusse möchte ich mit einigen Worten auf die Abgliederung der Schwanzanlage vom Rumpfe des Embryos bei *Distaplia* eingehen. Von Anfang an liegen, wenn wir uns so ausdrücken dürfen, alle Schwanzorgane im Hintertheil des embryonalen Rumpfes. Erst wenn Nervensystem, Chorda, caudales Entoderm und Mesoderm sich völlig

angelegt haben, fängt die Schwanzanlage nach hinten hervorzuragen an (Taf. 21 Fig. 54. Taf. 24 Fig. 84). An Querschnitten aus solchen Stadien kann man wahrnehmen, dass der Process, durch welchen die Schwanzanlage zur Sonderung kommt, weit vorn am vordersten Ende der Chorda dorsalis beginnt (Fig. 84). Hier senkt sich das Ektoderm in Gestalt zweier zu den Seiten des Medullarrohres liegenden, vorn noch ganz flachen Einstülpungen ein (Taf. 24 Fig. 94). Je mehr wir nach hinten schreiten (Fig. 95—99), um so tiefer werden diese, bis sie auf dem Schnitte Fig. 100 den Schwanzdarm von unten her umgreifen, zur Vereinigung kommen und dadurch die Schwanzanlage vom Rumpfe abgliedern. Ihr ferneres Wachsthum besteht lediglich in einer Vermehrung ihrer Elemente, verbunden mit der beschriebenen Umordnung der Chordazellen (vgl. oben pag. 627). Die massive Anlage zieht sich in die Länge und schlägt sehr bald eine ventrale Richtung ein (Taf. 21 Fig. 54).

Possenhofen am Starnberger See, im Juli 1890.

Litteraturverzeichnis.

- Balfour, F., A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1875.
- Beneden, Éd. van, Existe-t-il un Coelome chez les Ascidies? in: Z. Anzeiger 4. Jahrg. 1881.
- Beneden, Éd. van, & Charles Julin, 1., La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve. in: Bull. Acad. Belg. (3) Tome 7. 1884.
- 2. Recherches sur la morphologie des Tuniciers. in: Arch. Biol. Tome 6. 1884.
- Bonnet, R., Beiträge zur Embryologie der Wiederkäufer, gewonnen am Schafei. 2. Vom Auftreten der ersten Ursegmente bis zur Bildung der Extremitätenstummeln. in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1889.
- Bütschli, O., 1. Entwicklungsgeschichte des *Cucullanus elegans*. in: Zeit. Wiss. Z. 26. Bd. 1875.
- 2. Bemerkungen zur Gasträtheorie. in: Morph. Jahrb. 9. Bd. 1884.
- 3. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. in: Zeit. Wiss. Z. 29. Bd. 1877.
- Chabry, L., Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. in: Journ. Anat. Phys. Paris Tome 23. 1887.

- Davidoff, M. von, **1.** Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. 1. Abschnitt. Die Reifung des Eies. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1859.
- **2.** Über die erste Entwicklung bei *Distaplia magnilarva* Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. in: Anat. Anzeiger 2. Jahrg. 1857.
- **3.** Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische. 3. Theil. *Ceratodus*. in: Morph. Jahrb. 9. Bd. 1884.
- Della Valle, A., Nuove contribuzioni alla storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli. in: Mem. Accad. Lincei Vol. 10. 1881.
- Fol, H., Die erste Entwicklung des Geryonideneies. in: Jena. Zeit. Naturw. 7. Bd. 1873.
- Ganin, M., **1.** Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. in: Mitth. Univ. Warschau. 1870. (Russisch.)
- **2.** Autoreferat über dasselbe. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1871.
- Giard, A., Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. in: Arch. Z. Expér. Tome 1. 1872.
- Haeckel, Ernst, Die Gasträtheorie, die phylogenetische Classification des Thierreiches und die Homologie der Keimblätter. in: Jena. Zeit. Naturw. 8. Bd. 1874.
- Hatschek, B., **1.** Studien über die Entwicklung des *Amphioxus*. in: Arb. Z. Inst. Wien 4. Bd. 1851.
- **2.** Über Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. ibid. 3. Bd. 1880.
- **3.** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden. in: Sitz. Ber. Akad. Wien 74. Bd. 1876.
- Hertwig, Oscar, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Jena 1886.
- Hertwig, Oscar & Richard Hertwig, Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. in: Jena. Zeit. Naturw. 15. Bd. 1882.
- His, W., Über die Bildung von Haifischembryonen. in: Zeit. Anat. Entwickl. 2. Bd. 1876.
- Houssay, F., & E. Bataillon, Formation de la gastrula, du mésoblaste et de la chorde dorsale chez l'Axolotl. in: Compt. Rend. Tome 106. 1888.
- Kastschenko, N., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Vorläufige Mittheilung. in: Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888.
- Kowalewsky, A. O., **1.** Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*. in: Mém. Acad. Pétersbourg (7) Tome 11. 1867.
- **2.** Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. ibid. (7) Tome 10. 1866.
- **3.** Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. in: Arch. Mikr. Anat. 7. Bd. 1871.
- **4.** Untersuchungen über die Entwicklung der Cölenteraten. in: Nachr. Ges. Freunde Naturw. Anthr. Ethn. Moskau 1873. (Russisch). Auszug in: Jahr. Ber. Anat. Phys. Hoffmann und Schwalbe. 1873.
- Kupffer, C., **1.** Die Stammesverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. in: Arch. Mikr. Anat. 6. Bd. 1870.
- **2.** Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. ibid. 8. Bd. 1872.
- **3.** Über den Canalis neurentericus der Wirbelthiere. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München 3. Bd. 1887.

- Krohn, A., Über die Entwicklung der Ascidien. in: Arch. Anat. Phys. Jahrg. 1852.
- Lacaze Duthiers, H., Les Ascidies simples des côtes de France. in: Arch. Z. Expér. Vol. 3. 1874.
- Maurice, Ch., Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (*Fragaroides aurantiacum* n. sp.). in: Arch. Biol. Tome 8. 1888.
- Maurice, Ch., & Schulgin, Embryologie de l'*Amaroeicum proliferum*. in: Ann. Sc. N. (6) Tome 17. 1884.
- Metschnikoff, Elias, 1. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. 8. Embryonalentwicklung der einfachen Ascidien. in: Bull. Acad. Pétersbourg Tome 13. 1868.
- 2. Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 22. Bd. 1872.
- 3. Vergleichend-embryologische Studien. 3. Über die Gastrula einiger Metazoen. ibid. 37. Bd. 1882.
- 4. Über die Entwicklung einiger Coelenteraten. in: Bull. Acad. Pétersbourg Tome 15. 1870.
- Milne Edwards, H., Observations sur les Ascidies des côtes de la Manche. in: Mém. Acad. Sc. Paris Tome 18. 1841.
- Perényi, Josef, Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda in neuer Beleuchtung. in: Anat. Anzeiger 4. Jahrg. 1889.
- Rabl, C., 1. Theorie des Mesoderms. in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889.
- 2. Über die Entwicklung der Tellerschnecke. ibid. 5. Bd. 1879.
- Roux, W., 1. O. Schultze, Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. in: Biol. Centralbl. 7. Bd. 1887.
- 2. Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. No. 4. Die Richtungsbestimmung der Medianebene des Froschembryo durch die Copulationsrichtung des Eikerns und des Spermakernes. in: Arch. Mikr. Anat. 29. Bd. 1887.
- 3. Über die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei. in: Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888.
- Rückert, J., 1. Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.
- 2. Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. in: Anat. Anzeiger 4. Jahrg. 1889.
- Schultze, O., 1. Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. in: Festschrift Kölliker. Leipzig 1857.
- 2. Über die Entwicklung der Medullarplatte des Frosches. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg. (2) 23. Bd. 1889.
- Schwarz, D., Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbelthiere. in: Zeit. Wiss. Z. 48. Bd. 1889.
- Schwinck, F., Über die Gastrula der Amphibien. in: Sitz. Ber. Ges. Morph. Phys. München 3. Bd. 1887.
- Seeliger, Oswald, Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. in: Jena. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. 18—24.

Alle Figuren sind so orientirt, dass das Hinterende nach rechts, das Vorderende nach links, die dorsale Fläche nach oben, die ventrale nach unten, und bei Querschnitten die linke Seite nach links, die rechte nach rechts gekehrt sind. Bei Querschnittserien trägt die Abbildung des vordersten Schnittes stets die kleinste Nummer, die übrigen folgen der Reihe nach.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

<i>a</i>	born.	<i>Kmdw</i>	Kantenzellen des Medullarwulstes.
<i>Aov</i>	Abortiveier (Testazellen).	<i>Kmes</i>	Körpermesenchym.
<i>Bl</i>	Blastoporus.	<i>L</i>	Leibeshöhle.
<i>Bl</i>	Blastoporuslippen.	<i>Mch</i>	Mesenchym.
<i>Cd</i>	caudaler Darm.	<i>Mdr</i>	Medullarrinne.
<i>Ch</i>	Chorda dorsalis.	<i>Mdw</i>	Medullarwülste.
<i>Ck</i>	Centralcanal des Medullarrohres.	<i>Mes</i>	Mesoderm.
<i>Cmes</i>	caudales Mesoderm.	<i>Mg</i>	Mesodermgonaden (Mutterzellen der Urmesodermzellen).
<i>d</i>	dorsal.	<i>Mr</i>	Medullarrohr.
<i>Dga</i>	ektodermale Deckzellen der Ganglionanlage.	<i>Mz</i>	eine Mesenchymzelle.
<i>Dk</i>	Dotterkörper.	<i>Np</i>	Nervenplatte.
<i>Dz</i>	Dachzellen des Medullarrohres.	<i>Npr</i>	Neuroporus.
<i>Ek</i>	Ektoderm.	<i>Nr</i>	Nervenring.
<i>En</i>	Entoderm.	<i>Nz</i>	Nervenzelle.
<i>Enp</i>	Entodermplatte.	<i>p</i>	hiuten.
<i>Ep</i>	Ergoplasma.	<i>Pe</i>	pseudembolische Region des Embryos.
<i>Epb</i>	epibolische Region des Embryos.	<i>Pg</i>	Pseudogastralgrube.
<i>F</i>	Furchungshöhle.	<i>Pge</i>	prägastrales Entoderm.
<i>Flk</i>	Follikelepithel.	<i>Pgm</i>	prägastrales Mesoderm.
<i>Ga</i>	Ganglionanlage am vorderen Ende des Medullarrohres.	<i>Sk</i>	Schwanzknospe.
<i>Ge</i>	gastrales Entoderm.	<i>Sm</i>	somatisches Mesoderm.
<i>Gm</i>	gastrales Mesoderm.	<i>v</i>	ventral.
		<i>Vd</i>	Vorderdarm.

Tafel 18.

Distaplia. Vergr. 142.

- Fig. 1. Ein befruchtetes Ei mit Furchungskern. Schnittpräparat (vgl. Fig. 32 33 und 35 des 1. Theiles, sowie pag. 534 Anm. 1 dieses Theiles).
Eh = Eihaut (Text pag. 535 ff.).
- 2. Stadium der Zweitheilung. Optischer Schnitt. Die Verhältnisse des Kernes und das Ergoplasma nach einem Schnittpräparat ergänzt (Text pag. 535).
- 3. Vierheilungsstadium. Schnittpräparat. Der Schnitt geht durch die Region der Kerne, also durch die animale (ventrale) Hälfte des Keimes. Die den letzteren umgebenden Abortiveier und die folliculäre Hülle sind wie in den folgenden Figuren (4—11) weggelassen (Text pag. 537)

- Fig. 4. Achttheilungsstadium. Totopräparat, von der vorderen oder hinteren Seite des Keimes aus gesehen. Dorsal die 4 großen Entodermzellen; ventral die 4 kleineren Ektodermzellen (Text pag. 539).
- 5. Ein etwas späteres Stadium als in Fig. 4. Die Entodermzellen haben sich seit dem Achttzellstadium noch nicht vermehrt, während die Ektodermzellen bereits die entodermale Hälfte des Keimes zu umwachsen bestrebt sind. Ob der Schnitt ein Längs- oder ein Querschnitt ist, lässt sich nicht bestimmen; er ist nach einem Totopräparat entworfen und nach einem Schnittpräparat ergänzt (Text pag. 543).
 - 6. Ein Querschnitt annähernd desselben Stadiums wie Fig. 7, ungefähr aus der Mitte des Embryos (vgl. Fig. 7).
 - 7. Ein Stadium der Plakula. Optischer Längsschnitt, nach einem realen Längsschnitte ergänzt (Text p. 544 ff.).
 - 8 und 9. Quer- und Längsschnitt eines und desselben Stadiums, das nur wenig älter ist, als das Stadium der Fig. 6 und 7 (Text pag. 545).
 - 10. Querschnitt eines Stadiums, bei welchem die in dorso-ventraler Richtung vor sich gehende Theilung der Entodermzellen bereits erfolgt ist. Die dorsalen Zellen (»Entodermplatte«) liegen noch genau über ihren Mutterzellen (Text pag. 550 ff.).
de = dorsale Entodermzellen (Entodermplatte).
ve = ventrale Entodermzellen.
 - 11. Längsschnitt eines etwas späteren Stadiums als Fig. 10. Die dorsalen Zellen des Entoderms (Entodermplatte) haben sich verschoben, so dass sie jetzt mit ihren Mutterzellen, den ventralen Entodermzellen alternieren. *de* und *ve* wie vorher (Text pag. 550).
 - 12. Älteres Stadium als das von Fig. 11. Längsschnitt. Die dorsale Oberfläche des Embryos hat sich abgeflacht und bildet nun eine ausgebildete Entodermplatte *de* (Text pag. 551).

Tafel 19.

Distaplia. Vergr. 142.

- 13—24. Diese Figuren gehören einer und derselben Querschnittserie an. Die Dicke der Schnitte beträgt 20 μ . Das Stadium ist etwas älter als das der Fig. 12. Dotterkörper, Abortiveier und folliculäre Hülle weggelassen.

Der vorderste Schnitt Fig. 13 ist der 7. der Serie und fällt noch in den Bereich der epibolischen Partie des Embryos. Fig. 14 (der 9. Schnitt) unmittelbar am vorderen Ende der pseudembolischen Region. Die Fig. 15—24 entsprechen den Schnitten 10—19 der Serie.

In Fig. 23 trifft der Schnitt die hinteren Nervenzellen (vgl. Fig. 12 *Nz*), die hier bereits eine quere Reihe von 4 Zellen bilden. Die Entodermplatte, welche auf dem Schnitt Fig. 14 erscheint, erfährt in Fig. 19 eine Einsenkung, die später (vgl. Fig. 28—30) tiefer wird und zur Bildung der Pseudogastralgrube (Gastruladarm) führt. An den Schnitten Fig. 14—18 treten lateral die kleinen Mesodermzellen hervor, während diese hinten fehlen und nur potentiell durch ihre Gonaden repräsentirt sind (Fig. 19—22. (Text pag. 551 ff. und 593 ff.)

Tafel 19 und 20.

Fig. 25—32. *Distaplia*. Vergr. 142. Aus einer Serie von 15 μ dicken Querschnitten. Dotter, Abortiveier und Follikelhülle wie vorher weggelassen. Älteres Stadium als das der vorigen Serie. Fig. 25 ist der 9. Schnitt und gehört der epibolischen Embryonalregion an, befindet sich also noch weit vorn. Fig. 26 (der 15. Schnitt) trifft das vordere Ende der pseudembolischen Region, zeigt eine ausgebildete Nervenplatte (*Np*) und 2 bilaterale Mesodermstreifen. Fig. 27 (der 17. Schnitt) zeigt das vordere Ende der Pseudogastralgrube *Pg*. Fig. 28 ist der 18. Schnitt, Fig. 29 der 20., Fig. 30 der 23., Fig. 31 der 25. und Fig. 32 der 27. Bei der gleichen Dicke der Schnitte zeigt sich, dass die Grenze des epibolischen und pseudembolischen Theiles des Embryos ungefähr in der Mitte des letzteren liegt (Fig. 26). (Text pag. 555, 593 ff.)

Tafel 20.

- 33—36. *Distaplia*. Vergr. 142. Vier Längsschnitte aus einer Serie. Stadium annähernd das gleiche wie in der vorigen Querschnittserie. Schnittdicke 15 μ .

Fig. 33 ist der 5. Schnitt, Fig. 34 der 6., Fig. 35 der 8. und Fig. 36 der 9. Die Schnitte Fig. 33 und 34 fallen noch lateral und zeigen in ihrem hinteren Abschnitte demgemäß noch Mesodermelemente. In Fig. 35 trifft der Schnitt seitlich die Pseudogastralgrube, während Fig. 36 ein Medianschnitt ist, wo auch jegliche Mesodermzellen fehlen. Nach hinten von der Linie *dv* liegt die pseudembolische, nach vorn die epibolische Region (Text pag. 559).

Fig. 37—45. *Distaplia*. Vergr. 142.

- 37—39 sind Abbildungen aus einer Querschnittserie. Die Pseudogastralgrube ist bereits verschwunden und die Nervenplatte in ihrer ganzen Ausdehnung entwickelt. Deutliche Medullarwülste sind indessen noch nicht vorhanden. Schnittdicke 15 μ . Fig. 37 fällt in die epibolische Region; Fig. 38 trifft das vordere Stück des pseudembolischen Theiles. Fig. 39 12 Schnitte weiter hinten als Fig. 38 (Text pag. 560 ff.).

- 40—45, ebenfalls Querschnitte, sind einem etwas späteren Stadium entnommen als Fig. 37—39. Dicke 15 μ . Fig. 40 ist der 19. Schnitt, darauf folgt der 21., 23., 25., 26. und Fig. 45 ist der 25. Schnitt. Fig. 40 trifft das vordere Ende der pseudembolischen Region und zeigt bereits Mesoderm, aber noch keine Medullarwülste, welche erst auf den folgenden Schnitten allmählich hervortreten und hinten (Fig. 43—45) schon deutlich entwickelt sind. Vorderdarmhöhle fehlt noch gänzlich (Text pag. 561, 635).

Tafel 21.

- 46. *Distaplia*. Vergr. 180. Medianschnitt durch die pseudembolische Region eines Embryos mit ausgebildeter Nervenplatte. Darmhöhle noch nicht begonnen; *Vd* ist die Linie, längs welcher sie entstehen wird. Dahinter die Organe des späteren Schwanzes, die Chorda dorsalis (*Ch*) und Schwanzdarm (*Cd*); vor ihr das prägastrale Entoderm (*Pye*),

von welchem nur der vordere Theil abgebildet ist (vgl. Fig. 47 und Text pag. 561).

- Fig. 47. *Distaplia*. Vergr. 142. Längsschnitt, 2 Schnitte lateralwärts von Fig. 46. Hinten das gastrale Mesoderm *Gm*, das in der ventralen Medianlinie sich bereits in einzelne Mesenchymzellen (*Mz*) aufzulösen beginnt (Text pag. 561).

Fig. 48—54. *Distaplia*. Vergr. 150.

- 48. Frontalschnitt durch einen Embryo mit begunnenem Vorderdarm (Text pag. 563, 624, 627).
- 49 und 50. Frontalschnitt durch ein etwas späteres Stadium. Fig. 49 mehr dorsal, Fig. 50 2 Schnitte weiter ventral (Text pag. 627).
- 51. Medianschnitt durch die pseudembolische Region; Medullarrohr hinten geschlossen, Vorderdarm eben gebildet (Text pag. 563, 623).
- 52. Lateraler Längsschnitt von demselben Embryo, mit Follikelhülle und Abortiveiern (Text pag. 563, 623).
- 53. Nahezu medianer Längsschnitt durch einen Embryo mit weiter entwickelter Darmhöhle und weiter nach vorn reichendem Medullarrohr. Das gastrale Mesoderm dringt nach vorn vor. Die Zellen des prägastralen Entoderms scheinen an der Mesenchymbildung noch keinen Antheil zu nehmen (Text pag. 563).
- 54. Medianer Längsschnitt durch einen Embryo mit geschlossenem Nervenrohr und hervorknospendem Schwanz. *Hs* = Anlage einer Haftscheibe (Text pag. 563, 597).

Tafel 22.

Distaplia. Vergr. 150.

- 55—58. Querschnitte aus einer Serie durch ungefähr das Stadium der Fig. 54. Schnittdicke 10 μ . Fig. 55 ist der 10. Schnitt, Fig. 56 der 22., Fig. 57 der 32. und Fig. 58 der 47. Fig. 55 liegt noch weit vor dem Anfang des Nervensystems; Fig. 56 trifft die Anlage des Ganglions, Fig. 57 den vorderen Theil des Medullarrohres. Fig. 58 liegt weit hinten unmittelbar vor dem vorderen Ende der Chordaanlage (vgl. Fig. 54) (Text pag. 596, 638).
- 59—61. Drei auf einander folgende Schnitte aus dem Bereiche der Chorda dorsalis von einem etwas jüngeren Stadium als Fig. 54 und etwas älteren als Fig. 53. Schnittdicke 25 μ (Text pag. 627, 638).
- 62—70. Querschnitte durch den dorsalen Theil eines Embryos, dessen Stadium der Fig. 53 unmittelbar vorausgeht. In Fig. 62 und 70 ist der ganze Querschnitt abgebildet. Die Serie zeigt den Schluss des vorderen Theiles des Medullarrohres. Schnittdicke 15 μ . Fig. 62 ist der 25. Schnitt, darauf folgen der 27., 29., 30., 32.—35. und 37. Fig. 62 fällt in den Bereich der Ganglionanlage (Text pag. 635 ff.).

Tafel 23.

Fig. 71—75. *Clavellina Rissoana*. Vergr. 330.

(Conservirt in Pikrin-Eisessig. Vgl. oben pag. 115 ff.)

- 71. Frühes Stadium einer Gastrula. Längsschnitt. Follikelhülle weggelassen wie in allen folgenden Figuren (Text pag. 605).

- Fig. 72. Etwas späteres Stadium einer Gastrula. Längsschnitt (Text pag. 605).
- 73. Querschnitt durch eine Gastrula ungefähr wie Fig. 72. Ch^1 und Ch^2 rechte und linke Chordazelle; Ch^1 in Theilung begriffen zur Production einer Mesodermzelle, also zur Zeit noch eine Mesodermgonade (Text pag. 606).
- 74 und 75. Querschnitt aus einer Serie von einem Stadium mit nahezu geschlossenem Blastoporus. Schnitttdicke $7\frac{1}{2}\mu$. Fig. 74 ist der 12. Schnitt, Fig. 75 der 15. (Text pag. 606 ff.).
- 76—82. Querschnitte einer Serie von einem Stadium mit zur Hälfte geschlossener Medullarrinne. Schnitttdicke $7\frac{1}{2}\mu$. Fig. 76 ist der 7. Schnitt, Fig. 77 der 8., Fig. 78 der 14., Fig. 79 der 16., Fig. 80 der 18., Fig. 81 der 23., Fig. 82 der 25. und Fig. 82 der 26. (Text pag. 608, 629).

Tafel 24.

Distaplia.

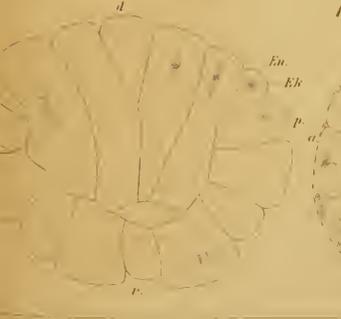
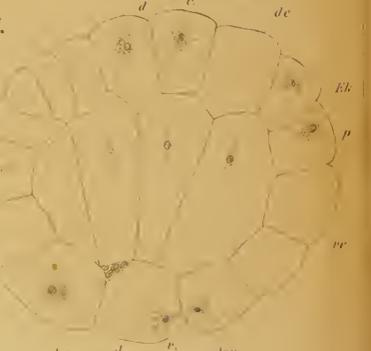
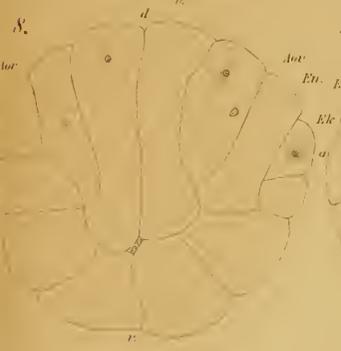
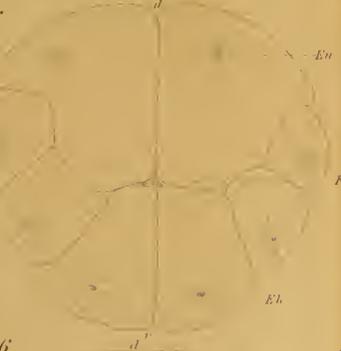
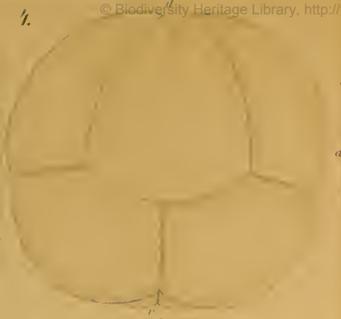
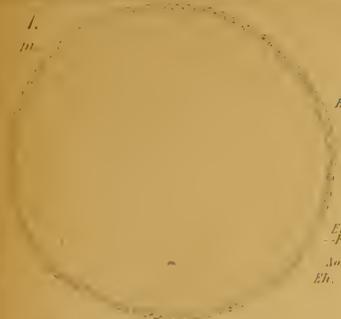
Fig. 83—93, Vergr. 330. Fig. 94—100, Vergr. 180.

- 83 und 84. Dorsaler Theil eines Embryos auf einem der Fig. 54 unmittelbar vorausgehenden Stadium. Mediale Längsschnitte. Fig. 83 Vorderstück des Medullarrohrs mit der Anlage des Ganglions. Fig. 84 Hinterstück mit Chorda dorsalis und Schwanzdarm (Text p. 624, 627, 637).
- 85—93. Querschnittserie durch die Ganglionanlage und den vorderen Theil des Medullarrohrs von einem Stadium, das etwas jünger ist als das von Fig. 83 und 84. Schnitttdicke 15μ . Fig. 84 ist der vordere Schnitt und trifft die Ganglionanlage da, wo die Keimblätter dreischichtig sind (vgl. Fig. 83 und 84). (Text pag. 637.)
- 94—100. Querschnitte aus dem Bereiche der Chorda dorsalis (Schwanzknospe) von einem Stadium, von dem Fig. 84 einen Längsschnitt darstellt. Schnitttdicke 10μ . Fig. 94 ist der 54. Schnitt, Fig. 95 der 56., Fig. 96—100 der 58.—62. (Text p. 625, 643).

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	533
I. Furchung und Gastrulation.	
1. Die ersten drei Furchungsstadien	534
2. Weitere Furchungsstadien bis zur Ausbildung der Plakula-Form. . .	542
3. Die Gastrulation und die Entstehung des Vorderdarmes	549
4. Vergleichender Überblick über die Gastrulation der Ascidien	
a. Das Verhältnis der Gastrulation der <i>Distaplia</i> zur Gastrulation anderer Ascidien	564
b. Bemerkungen über die Ausbildung des bilateralen Bauplanes bei den Ascidien.	580
c. Über das Verhältnis der Gastrula-Achse zu den Körperachsen bei den Ascidien.	584
d. Einige Bemerkungen zum RABL'schen Stammbaum der Vertebraten	589
II. Entwicklung des Mesoderms.	
1. Bei <i>Distaplia</i>	592
2. Bei <i>Clavellina Rissoana</i>	601
3. Bei den einfachen Ascidien	611
4. Vergleichende Betrachtungen über die Entstehung des Mesoderms bei den Ascidien.	613
III. Über die Entstehung des gastralen Entoderms und der Chorda dorsalis	
1. Bei <i>Distaplia</i>	623
2. Bei <i>Clavellina Rissoana</i>	628
3. Bei den einfachen Ascidien	629
4. Vergleichende Betrachtungen über das gastrale Entoderm und die Chorda dorsalis der Ascidien	630
IV. Über die Entwicklung des Nervensystems.	
1. Bei den Ascidien im Allgemeinen	632
2. Vergleichende Bemerkungen über das Nervensystem der Ascidien . .	641
V. Über die Abgliederung der Schwanzanlage vom Rumpfe	642
Litteraturverzeichnis	643
Erklärung der Abbildungen.	646

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/ www.zobodat.at



31.

34.

37.

40.

43.

32.

35.

38.

41.

44.

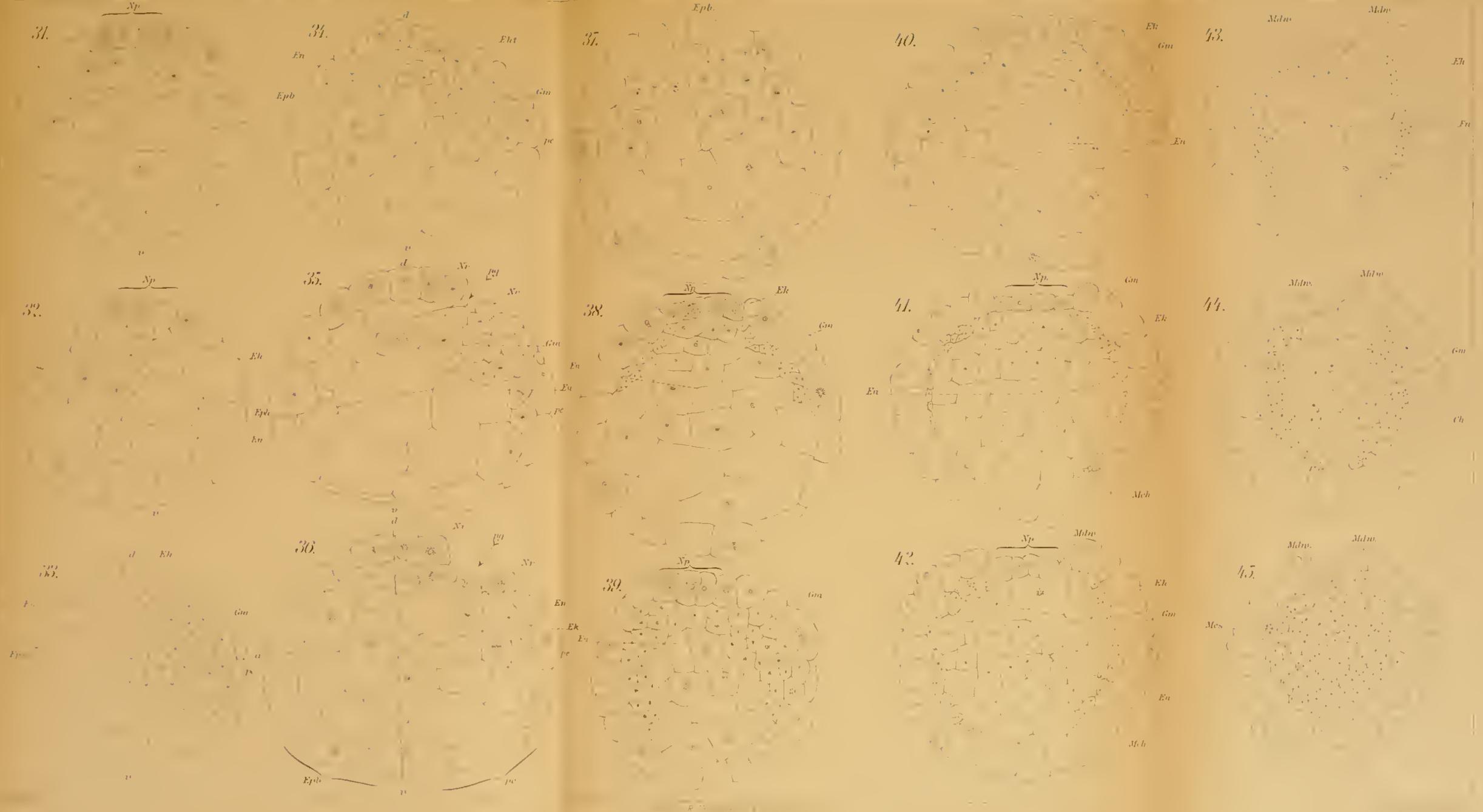
33.

36.

39.

42.

45.



Epi

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vid

Mx Vid

49.

Sp

47.

48.

46.

Vd

Ppe

Ek

ku

Vd

Sp

ch

ch

Mx

51.

52.

Vd

Ppe

Vd

Sp

50.

Vd

53.

Sp

Mb

Mx

ch

Mx

Mx

ch

Mb

Ppe

Mx

Gr

L

Vd

Vd

Gr.

Mx

Vd

54.

ch

Ppe

Sp

Vd

Sp

Gr

Vd

ch

Gr

Vd

Gr

Vd

Gr

Vd

Gr

Vd

Gr

Vd



71.



72.



73.



74.



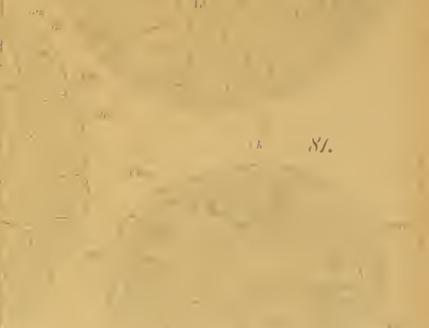
75.



76.



77.



78.



79.



80.



81.



82.

81.

