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

wiedergegebenen glich. Am 2. VII. kam es zur Verschmelzung der beiden Köpfe. Also auch hier war die Doppelköpfigkeit Folge einer Depression gewesen. Koelitz vermutet selbst, daß vielleicht die meisten als Längsteilung beschriebenen Fälle auf Depressionen zurückzuführen seien. Ich kann diese Vermutung nur bestätigen; denn wie ich immer wieder beobachten konnte, treten die Mißbildungen nur an Tieren auf, die eine Depression durchgemacht haben. Die Depression bewirkt, daß zwischen Eltertier und Knospe ein Mißverhältnis zustande kommt, daß die Knospe die Energie verliert sich abzulösen und mit dem Eltertier in fester Verbindung bleibt. Erst wenn die Depression vorüber ist, sucht das Eltertier die Knospe abzuschnüren, und so kommt es entweder zu einer Längsteilung, indem die Knospe nach dem Fuß des Elters wandert, oder zu einer Verschmelzung, indem sie nach dem Tentakelkranz zu wächst, so daß vorübergehend das Bild einer doppelköpfigen *Hydra* entsteht.

Literatur.

1906. Hertwig, R., Über Knospung und Geschlechtsentwicklung von *Hydra f.* Biol. Centralbl. Bd. 26.
1908. Krapfenbauer, Einwirkung der Existenzbedingungen auf die Fortpflanzung von *Hydra.* Dissertation.
1909. Frischholz, Zur Biologie von *Hydra.* Depressionserscheinungen und geschlechtliche Fortpflanzung. Biol. Centralbl. Bd. 29.
1911. Koch, Über geschlechtliche Differenzierung und den Gonochorismus von *Hydra fusca.* Biol. Centralbl. Bd. 31.
1909. Koelitz, Über Längsteilung und Doppelbildungen bei *Hydra.* Zool. Anz. 5. Okt. 1909.

4. Über Bau und Entwicklung des Stolo prolifer der Pyrosomen.

Von Dr. Günther Neumann, Dresden.

(Mit 10 Figuren.)

eingeg. 4. November 1911.

Unsre bisherige Kenntnis über die stoloniale Knospung der Pyrosomen gründet sich im wesentlichen auf Untersuchungen von Joliet (1888), Seeliger (1889) und Bonnevie (1896). Während die Angaben der genannten Autoren über Zahl und Anordnung der den Stolo zusammensetzenden Stränge völlig übereinstimmen, bestehen hinsichtlich der Herkunft der Stoloelemente z. T. tiefgreifende Widersprüche.

Die von den Forschern übereinstimmend aufgefundenen 6 Stolostränge sind bekanntlich folgende: Ein äußeres ectodermales Rohr, die Fortsetzung des mütterlichen Hautepithels, umgibt zunächst ein centrales Rohr, den sog. Endostylfortsatz, der sich als die Fortsetzung des entodermalen Kiemendarmes darstellt und daher auch als Entodermrohr oder Entodermfortsatz bezeichnet wird. Zwischen

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

diesen beiden Strängen liegen zu beiden Seiten des letzteren die paarigen Peribranchialröhren, ferner senkrecht dazu das Nervenrohr und endlich gegenüber der Genitalstrang (vgl. Fig. 10).

Hinsichtlich der Abstammung des äußeren und inneren Rohres kann kein Zweifel bestehen, und daher herrscht unter den Angaben der Autoren auch völlige Übereinstimmung; allein für alle andern zwischen den beiden Rohren befindlichen Stränge behaupten Joliet und Seeliger einen mesodermalen Ursprung, wenn auch die Art der Entstehung im einzelnen widersprechend angegeben wird. Dagegen läßt Bonnevie die Peribranchialröhren und den Nervenstrang vom inneren Entodermrohr aus entstehen.

So würde also nach den ersteren Forschern dem Mesoderm die Rolle zufallen, so verschiedenartige Organe, wie Peribranchialräume, Nervensystem, Geschlechtsorgane und Herz — denn dieses soll später aus freien Mesenchymzellen entstehen — es sind, in den Pyrosomenknospen zu bilden, ein Umstand, der ebenso in Erstaunen setzen muß, wie die Angabe von Bonnevie, nach welcher das Nervensystem und die Peribranchialräume der Knospen entodermal sein sollen, während wir doch aus den Untersuchungen von Kowalewsky, Salensky und Korotneff wissen, daß Peribranchialräume und Nervensystem der 4 Primärascidiozooide, welche vom Cyathozooid abstammen, ectodermal sind.

Meine diesbezüglichen Untersuchungen gelegentlich der Bearbeitung der Pyrosomen der Deutschen Tiefsee-Expedition, über die ich vorläufig und in Kürze hier berichten will, führten mich zu wesentlich andern Ergebnissen. Ich werde zu beweisen haben, daß den 6 Stolosträngen nicht nur ein siebenter, und zwar ein Pericardialstrang, von Anfang an im Stolo zugestellt ist, sondern auch, daß sowohl die Peribranchialröhren des Stolo, als auch der Pericardial-, Nerven- und Genitalstrang desselben, direkt von den entsprechenden Organen des Muttertieres aus entstehen.

Die genannten Autoren führten ihre Untersuchungen wohl ausnahmslos an Material von *P. giganteum* aus[1]. Ich gelangte zu jenen abweichenden Ergebnissen zunächst bei *P. agassixi*, einer Form, welche mit *P. spinosum* zusammen eine enggeschlossene Verwandtschaftsgruppe mit vielen morphologischen Eigentümlichkeiten darstellt, die diese beiden Formen von sämtlichen andern bisher bekannten Species scharf trennen. Wenn nun freilich nicht zu erwarten stand, daß neben den vielen abweichenden Merkmalen der übrigen Pyrosomenformen (gegenüber *P. agassixi* und *spinosum*) auch die Stoloverhältnisse völlig anders ge-

[1] Bonnevie nennt zwar ihr *Pyrosoma »elegans«* Vgl aber darüber Seeliger (1895) und Neumann (1909).

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

artet sein würden, so war es doch zweifellos von Interesse, die Dinge auch an dem Material nachzuprüfen, welches die genannten älteren Forscher zu völlig abweichenden Ergebnissen geführt hatte. Meine Untersuchungen an *P. giganteum* bestätigten denn auch die an *P. agassizi* gemachten Befunde.

Was *P. agassizi* (und *spinosum*) für diese Untersuchungen geeigneter erscheinen läßt, ist u. a. die Tatsache, daß diese beiden Formen merkwürdigerweise weder früher noch später einen Eläoblast entwickeln, wodurch der Distalabschnitt der Knospen, in welchem sich ja die Bildung des Stolo prolifer vollzieht, besonders bei Beobachtungen in toto durchsichtiger und klarer wird. Bei sämtlichen andern Formen wird das gesamte Hinterende vom Eläoblastgewebe eingehüllt und dadurch die Stolobildung gewissermaßen etwas verschleiert. Entsprechende Schnitte an gut konserviertem Material lassen dagegen die diffizilen Vorgänge hier wie dort mit gleicher Deutlichkeit hervortreten. Ich

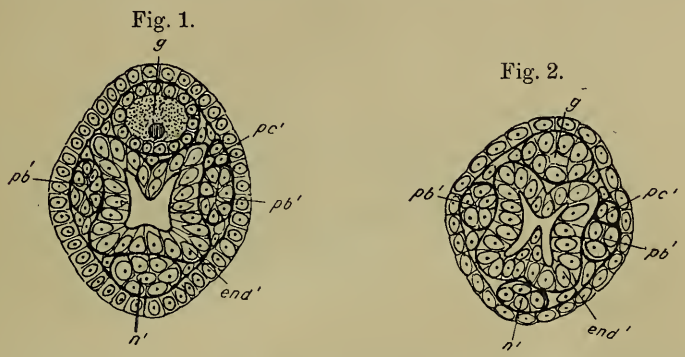

Fig. 1 u. 2. Querschnitte durch den Stolo eines noch nicht erwachsenen Ascidiozooids von *P. giganteum* (Fig. 1) und *P. agassizi* (Fig. 2). *end'*, Entodermrohr; *g'*, Geschlechtsstrang; *n'*, Nervenstrang; *pb'*, Peribranchialstrang; *pc'*, Pricardialstrang.

werde mich daher im folgenden aus den angeführten Gründen in der Hauptsache auf *P. agassizi* beschränken, soweit Zeichnungen in toto in Betracht kommen, und von *P. giganteum* nur einige Parallelschnitte einfügen.

Ein Querschnitt durch den zapfenförmigen Stolo eines Ascidiozooids läßt neben den sechs bekannten Strängen in der charakteristischen Anordnung einen siebenten, bisher übersehenen, dicht über dem rechten Peribranchialrohr, jedoch von diesem scharf abgegrenzt, erkennen (Fig. 1, 2, 10). Es ist, wie die Weiterentwicklung zeigt, ein Pericardialstrang. Die Durchsicht der ganzen Querschnittserie zeigt auch, daß sämtliche Stränge den Stolo seiner ganzen Länge nach durchziehen (Fig. 3).

Über die Abstammung der zweifelhaften Stränge ist auf diesem

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

Stadium nichts zu erfahren. Zwar ist das Ectoderm natürlich die Fortsetzung des mütterlichen ectodermalen Hautepithels; das Entodermrohr ragt zwar zapfenförmig ein Stück in die mütterliche Leibeshöhle hinein (vgl. Fig. 3—6), aber der bei *P. agassizi* und *spinosum* (im Gegensatz zu den übrigen Arten) langausgezogene verbindende Endostylfortsatz ist auf diesem Stadium (wieder im Gegensatz zu *P. giganteum* z. B.) meist schon durchgeschnürt, der Zusammenhang mit dem mütterlichen Kiemendarm also schon aufgehoben. Von den übrigen Strängen dringen nur der Nervenstrang und der Geschlechtsstrang in die mütterliche Leibeshöhle vor; und zwar der Nervenstrang bloß ein kurzes Stück an der Bauchseite des Mutterascidiozooids entlang, der Geschlechtsstrang dagegen läßt sich als dicker, dem Körperectoderm dicht anliegender Zellstreifen bis hinauf zum Oesophagus verfolgen. (Bei *P. giganteum* erscheinen beide Stränge viel kürzer.) Hinsichtlich der Lagebeziehung der Stolostränge zum Muttertier sei schon hier bemerkt, daß der Geschlechtsstrang der Dorsalseite, der Nervenstrang der Ventralseite des Mutterascidiozooids zugekehrt erscheinen. Die Stränge liegen also im Stolo gerade umgekehrt als die Organe, welche aus ihnen hervorgehen, später im Ascidiozooid.

Während der lang ausgezogene Genitalstrang bei *P. spinosum* zahlreiche in Entwicklung begriffene Eizellen birgt (wie wir es auch bei allen andern Arten zu sehen gewohnt sind), besteht der Genitalstrang bei *P. agassizi* in allen seinen Teilen (im Stolo wie in der Leibeshöhle des Ascidiozooids) aus großen spindelförmigen Zellen, von denen aber nicht eine einzige auch nur einen Ansatz zur Entwicklung eines bläschenförmigen Eikernes verrät (vgl. Fig. 2, 7, 8, 10*g*). Auch auf allen folgenden Stadien der Stoloentwicklung bis wieder zum fertigen Muttertier behält er diese Beschaffenheit. Es ist ein Ausdruck für die bereits von Ritter und Byxbee, den ersten Beobachtern (1905), konstatierte Tatsache, daß *P. agassizi* auf den bisher beobachteten Stadien keine Geschlechtsorgane entwickelt[2]. Somit liegt hier eine eigentümliche, lang andauernde Verzögerung der Geschlechtszellendifferenzierung vor, wie sie bei keiner andern Pyrosomenart stattfindet.

Während der Weiterbildung des Stolos zur Knospe ist das wichtigste Verhalten dies, daß sämtliche Stränge während ihrer Umbildung zu den entsprechenden Organen nach wie vor bis in

---

[2] Die von der Valdivia gefischten Stöckchen von *P. agassizi* sind im Maximum nur etwa 10 cm lang. Das von Ritter u. Byxbee beschriebene maß 12 cm. Durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. Krüger (Zoolog. Institut München) bin ich in der Lage, mitteilen zu dürfen, daß auch die Ascidiozooide der gewaltigen, z. T. über 1 m großen Kolonien von *P. agassizi* aus der Sammlung des Fürsten von Monaco keine Geschlechtszellen zeigen. Wir dürfen demnach auf eine recht stattliche Stockgröße dieser Form schließen.

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

das distale Ende der Knospe reichen, daß also die Organe gewissermaßen Fortsätze dorthin entsenden, gleichviel, in welchem Knospenabschnitt die Organe liegen, die aus den betreffenden Strängen hervorgegangen sind. So bildet der Nervenstrang zwar alsbald nur an der proximalen Ventralseite ein Lumen aus und sendet fast gleichzeitig zwei seitliche Nervenröhren gegen die Dorsalseite zu, reicht aber

Fig. 3.

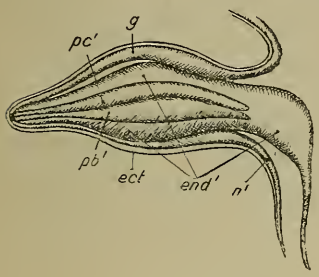

Fig. 4.

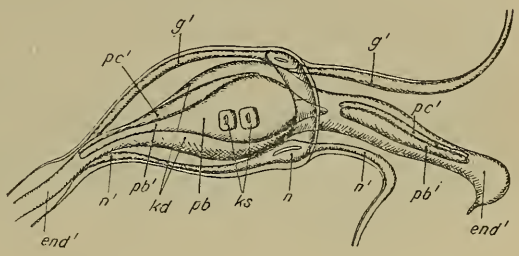

Fig. 5.

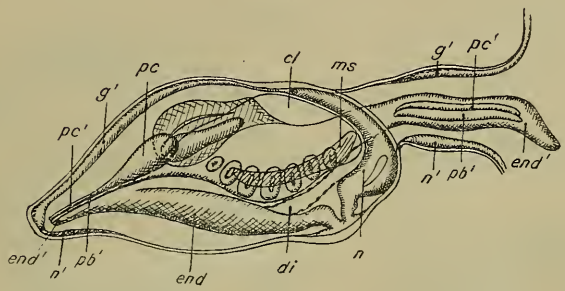

Fig. 6.

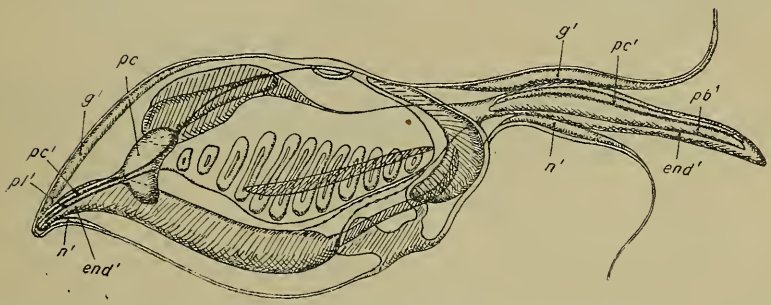

Fig. 3—6. Vier Stadien der Umbildung des Stolos zur Knospe von *P. agassizi*. Der Nervenstrang *n'* erscheint auf Fig. 5 bereits durchgeschnürt, alle andern Stränge nicht. Die Bezeichnung der Stränge wie oben. *cl*, Cloake; *di*, Diapharyngealband; *end*, Endostyl; *kd*, Kiemendarm; *ks*, Kiemenspalten; *ms*, Muskel; *n*, Ganglion; *pc*, Pericard; *pb*, Peribranchialraum.

als feiner Fortsatz, dem ventralen Körperectoderm median dicht anliegend, bis in das distale Knospenende (Fig. 4*n'*). Während ferner die

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

Peribranchialröhren ihre Lumina unter Abflachung ihrer Wände im mittleren Knospenabschnitt erweitern (Fig. *pb'*) und zu den Peribranchialräumen werden, nehmen doch die Peribranchialstränge immer an der Verlängerung des Knospenkörpers teil und erstrecken sich bis in das Ende der Knospe hinein. Bei seitlicher Betrachtung von Knospen (Fig. 4—6*pb'*) sieht man auf das deutlichste und unzweifelhafteste, wie die bereits mit Kiemspalten durchsetzten Peribranchialräume sich gewissermaßen nach hinten ausziehen, einen Fortsatz in das Knospenende senden. Der Pericardialstrang rückt zwar allmählich aus dem proximalen Abschnitt etwas nach hinten (vgl. Fig. 3 mit 4 u. 5), während sein Lumen etwa im hinteren Knospendrittel sich besonders erweitert, bleibt aber gleichfalls bis ans Knospenende verlängert. Auch das Pericard zeigt also bei seitlicher Betrachtung einen Fortsatz bis in die distale Knospenspitze hinein (Fig. 5 u. 6). Endlich der Geschlechtsstrang erstreckt sich ohne Unterbrechung mediodorsal

Fig. 8.

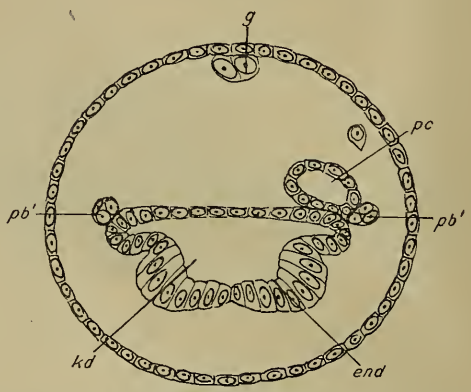

Fig. 7.

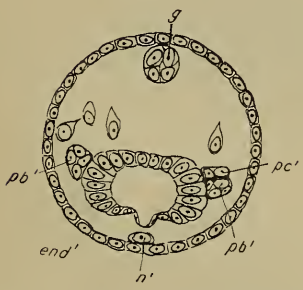

Fig. 7 u. 8. Zwei Querschnitte durch den distalen Knospenabschnitt einer Knospe von *P. agassizi*, welche zwischen den in Fig. 5 und 6 abgebildeten steht. (Fig. 8 5 Schnitte weiter proximalwärts. An Stelle des Pericardialstranges ist das Pericard geschnitten; der Nervenstrang ist nicht mehr getroffen.)

immer dicht unter dem Ectoderm vom Ende der dorsalen Nervenröhren bis an das Ende der Knospe. Das Entodermrohr bedarf kaum besonderer Erwähnung, es erstreckt sich als Endostyl ja nicht nur bis ans Ende der Knospe, sondern als einziger Strang bis in die Verbindungsstücke zwischen den einzelnen Knospen (Fig. 4) so daß die Kiemendärme sämtlicher Knospen einer Kette solange in direkter Verbindung stehen, bis die Durchschnürung der Knospenkette erfolgt. Alle andern Stränge treten nicht in die Verbindungsstücke der Knospenkette ein. (Vgl. Fig. 4—6.)

Somit finden sich hier am Ende der Knospe alle Stränge

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

des Stolos zusammen, aus denen weiter proximal in den betreffenden Knospenabschnitten die entsprechenden Organe entstanden sind. Was die Betrachtung der Knospen in toto zeigt, bestätigen Querschnitte durch die distale Knospenpartie (Fig. 7 u. 9). Man sieht mediodorsal den Geschlechtsstrang (bei *P. agassizi*, Fig. 7, ohne Eizellen), ventral ihm gegenüber den dünnen Nervenstrang. Als weites Rohr ist noch Endostylfortsatz getroffen, links, diesem angeschmiegt, der linke, rechts der rechte Peribranchialstrang und dicht über diesem der Pericardialstrang.

Wenn nun bei der Weiterentwicklung der Knospe zum fertigen Ascidiozooid der eben beschriebene distale Körperabschnitt schließlich als zapfenförmiger Stolo hervorwächst, muß er natürlich von Anfang an alle jene Stränge

Fig. 9.

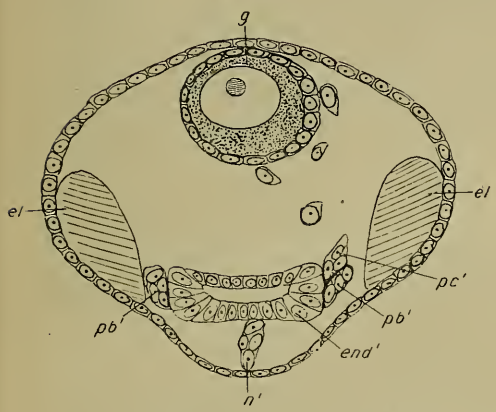

Fig. 10.

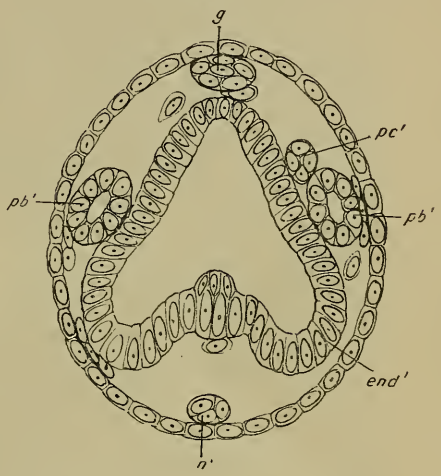

Fig. 9. Querschnitt durch den distalen Knospenabschnitt einer Knospe von *P. giganteum*, welche der in Fig. 7 u. 8 geschnittenen etwa gleichalterig ist.
Fig. 10. Querschnitt durch den mittleren Teil des in Fig. 3 abgebildeten Stolos.

enthalten, die wir oben im Querschnitt des fertigen Stolo antrafen.

An diesem Verhalten wird naturgemäß nichts geändert, wenn auch schließlich die ins Knospenende hineinziehenden Fortsätze sich von ihren entsprechenden Organen abschnüren. Am frühesten, bereits in der sehr jungen Knospe, erfolgt die Durchschnürung des Nervenstranges. Die Fortsätze der Peribranchialräume und des Pericards werden relativ spät, erst in höherem Knospenalter abgeschnürt, der Endostylfortsatz erst im erwachsenen Ascidiozooid (bei *P. giganteum* überhaupt nicht); und der Geschlechtsstrang erfährt zunächst überhaupt keine Abtrennung von dem im Muttertier befindlichen Abschnitt

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

(vgl. oben), sondern wird gleichzeitig mit Nerven-, Pericardialstrang und Peribranchialröhren erst durchgeschnürt, wenn der ersten Knospe eine zweite folgt (Fig. 4—6).

Bei *P. giganteum* (und den übrigen Arten) liegen nun im allgemeinen die Verhältnisse ebenso, wovon ich durch einige Schnitte überzeugen möchte (Fig. 1 u. 9). Was die Beobachtung etwas erschwert, ist einmal die gewaltige Entwicklung des Eläoblast, und sodann der Umstand, daß die Abschnürung der Stränge im allgemeinen früher erfolgt, vielleicht eben wegen der mächtigen Ausbildung des Eläoblastgewebes. Wenn der rückwärtige Zusammenhang der Stränge mit dem Mutterboden bereits in frühen Stadien gelöst ist, können die zuerst winzigen Stränge im Stolo sehr leicht für Aggregationen freier Mesodermzellen gehalten werden (Seeliger), wenn man den Zusammenhang der Stränge mit den entsprechenden Organen selbst nicht in toto oder auf Schnitte aufgefunden hat.

Ich werde an andrer Stelle noch zeigen, daß Seeliger z. B. auch den Pericardialstrang nicht nur gesehen, sondern auch bis nahe zum Pericard zurückverfolgt, aber falsch gedeutet hat. Und weil die Peribranchialstränge dem Endostyl so dicht angeschmiegt liegen, konnte Bonnevie auf ungeeignet geführten Schnitten Bilder bekommen (vgl. Taf. VII, Fig. 2 u. 3), die ihr ein Auswachsen der Peribranchialröhren aus dem Endostyl vortäuschten.

Nach den Untersuchungen von Kowalewsky (1875), Salensky (1891 u. 1892) und Korotneff (1905) über die Embryonalentwicklung der Pyrosomen entstehen die Peribranchialräume der Primärascidiozooide von den paarigen Peribranchialröhren des Cyathozooids, welche ihrerseits aus taschenförmigen Ectodermeinstülpungen hervorgehen. Nun erweisen sich die Peribranchialröhren im Stolo der knospenden Primärascidiozooide als Fortsätze der Peribranchialräume derselben, woraus folgt, daß auch die Peribranchialräume aller folgenden Ascidiozooidgenerationen ectodermal wie die der Primärascidiozooide sein müssen. Das gleiche gilt vom Nervensystem der Knospen, da nach Salensky dasselbe in den 4 Primärascidiozooiden als selbständige Ectodermeinstülpung auftritt. Das Pericard der vier ersten Ascidiozooide soll nach Salensky dem sogenannten rechten Pericardialstrange entstammen, und dieser wieder geht aus mesodermalem Material des Cyathozooids hervor. Da nun, wie ich zeigen konnte, der Pericardialstrang des Stolos sich als direkter Fortsatz des Pericardiums darstellt, dürfte — falls Salensky recht hat — das Pericard seiner Abstammung nach mesodermal sein.

Bei dieser Gelegenheit sei noch ein Irrtum Salenskys richtiggestellt. Nach seinen Beobachtungen besitzen die jungen Primärasci-

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

diozooide 2 Pericardialstränge, aus deren rechtem eben das Pericard derselben entsteht, während die distalen Teile beider in den Stolo eintreten und die »Mesodermstränge des Keimstockes« bilden, über deren Weiterentwicklung Salensky nichts anzugeben vermochte.

Aus Salenskys Beschreibung (1892, S. 44) und aus seinen Zeichnungen von Quer- und Längsschnitten durch junge Primärascidiozooide (Fig. 55, 58, 65, 66) geht aber unzweifelhaft hervor, daß er die Peribranchialfortsätze, die von den Peribranchialräumen zu beiden Seiten des Endostyls nach hinten ziehen und auch den von mir beschriebenen Pericardialfortsatz für jene Mesodermstränge des Keimstockes angesehen hat. Tatsächlich existieren ja auch im Stolo keine weiteren Stränge außer den oben beschriebenen sieben. Damit entfallen auch die Meinungsverschiedenheiten, welche seinerzeit zwischen Seeliger (1892) und Salensky über diesen Punkt ausgebrochen waren.

Nicht unerwähnt sei, daß Korschelt und Heider (Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte, spezieller Teil, S. 1393) auf Grund der Angaben von Salensky und Seeliger bereits die Vermutung aussprachen, »man möchte wohl vielleicht geneigt sein, die Peribranchialröhren der *Pyrosoma*-Knospen mit den oben erwähnten sog. Mesodermsträngen des Stolos in genetische Beziehungen zu bringen«.

Es bestätigt sich somit jedenfalls für *Pyrosoma*, was Korschelt und Heider ebenda (S. 1393) bereits 1893 angesichts der oben mitgeteilten befremdlichen Angaben Seeligers aussprachen, »daß im Stolo prolifer keines der Primärorgane neu angelegt wird, sondern daß dieselben sämtlich auf die entsprechenden Organe des Embryos zurückzuführen seien, von denen sie sich abschnüren.«

Literatur.

Kowalewsky, Über die Entwicklungsgeschichte der *Pyrosoma*. Arch. f. mikrosk. Anatomie 1875.

Joliet, Etudes anatomiques et embryogéniques sur le *Pyrosoma giganteum*. 1888.

Seeliger, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 1889.

Salensky, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie. 4. Bd. 1891 und 5. Bd. 1892.

Seeliger, Bemerkungen zu Herrn Prof. Salenskys »Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. Zool. Jahrb. Bd. V«. Zool. Anz. 1892.

—— Die Pyrosomen der Plankton-Expedition 1895.

Bonnevie, On gemmation in *Distaplia magnilarva* and *Pyrosoma elegans*. In: The Norwegian North-Atlantic-Expedition 1876—1878. Zoologie. 1896.

Korotneff, Zur Embryologie von *Pyrosoma*. Mitteil. a. d. zool. Station z. Neapel. 1905.

Ritter and Byxbee, The Pelagic Tunicata. Mem. of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College. Vol. 26. 1905.

Neumann, Mitteilung über eine neue Pyrosomenart der Deutschen Tiefsee-Expedition, nebst Bemerkungen über die Stockbildung und das Wandern der Knospen bei *Pyrosoma*. Zool. Anz. Bd. 34. 1909.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 39

Autor(en)/Author(s): Neumann Günther

Artikel/Article: Über Bau und Entwicklung des Stolo prolifer der Pyrosomen. 13-21