

Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien.

Von

Dr. Oswald Seeliger.

(Fortsetzung aus dem ersten Hefte dieses Bandes.)

Allgemeiner Theil.

Es sind in neuester Zeit von namhaften Forschern Beobachtungen über die Entwicklung von Tunikaten veröffentlicht worden, welche die Fundamente der Keimblättertheorie zu untergraben drohen. Zwar scheint es mir gewiss, dass eine gründliche und vorurtheilslose Durcharbeitung der Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Tunikatengruppen noch sehr viel durchaus Neues und Interessantes zu Tage fördern wird; nimmer aber kann ich glauben, dass eine an so vielen andern Thierformen begründete Theorie bei der Anwendung auf die Tunikaten vollständigen Schiffbruch erleiden könnte. Jene Untersuchungen beziehen sich vornehmlich auf freischwimmende Tunikaten. Die ganz eigenthümlichen Mittheilungen SALENSKY's über die Entwicklung der Salpen (Nr. 51) sind zur Genüge bekannt, und Niemand wird ohne Staunen vernommen haben, dass hier eine eigentliche Embryonalentwicklung überhaupt nicht vorkommt. Der Organismus soll sich nur zum kleinsten Theil aus der Eizelle und ihren Derivaten aufbauen, den Hauptbestandtheil dagegen der Follikel und die Wandung der Athemhöhle des Mutterthieres liefern.

Aber auch über Ascidien liegen Untersuchungen vor, in welchen die Möglichkeit, die Keimblätterlehre auf die Entwicklungsgeschichte anzuwenden, geleugnet wird (DÖNITZ Nr. 6). Ueber die Zuverlässigkeit dieser Arbeiten habe ich mich weiter oben bereits aussprechen müssen. Nichtsdestoweniger halte ich es nicht

für unzweckmässig, hier im Zusammenhange darzuthun, dass die Entwicklungsgeschichte der Ascidien, wie sie im ersten Theile dieser Abhandlung beschrieben wurde, mit den allgemeinen Ansichten über die Keimblätter und ihren Homologien nicht im Widerspruche steht, vielmehr dieselben durch ein neues Beispiel an den Tunikaten stützt.

Weiterhin drängte sich die Frage auf, in wie weit die durch das Studium der ontogenetischen Entwicklung gewonnenen That-sachen hinreichen, um über die Beziehungen der Ascidien zu Amphioxus Klarheit zu erlangen und die Frage nach dem Mesoderm und der Leibeshöhle der Tunikaten, die durch HERTWIG's Coelomtheorie eine so eminente Bedeutung erlangt hat, zur Entscheidung zu bringen. Es lassen sich aber über die Verwandtschaftsbeziehungen der Tunikaten zu den andern Thierstämmen keine sicheren Ansichten fassen, wenn nicht zuvor über den Stammbaum innerhalb des Typus selbst eine bestimmte Auffassung gewonnen ist. Fast überall wird bei den Tunikaten die ausgebildete Form auf zwei ganz verschiedenen Entwicklungswegen erreicht; und wenn nun die Entwicklungsgeschichte in der einen oder andern Frage entscheiden soll, wird es zunächst festzustellen sein, ob die Embryonalentwicklung oder die Knospung massgebend sein soll. So schien es mir denn angezeigt zu sein, Einiges über die beiden Entwicklungsweisen im Zusammenhange voranzuschicken. Somit zerfällt der nachfolgende Theil meiner Abhandlung in vier Abschnitte, in deren erstem Knospen- und Embryonalentwicklung verglichen wird, im zweiten die Keimblätterfrage zur Sprache kommt. Im dritten und vierten Theil wird die Verwandtschaft der Tunikatengruppen unter einander und zu den anderen Typen im Thierreiche behandelt.

Ich habe bei den Erörterungen im ersten Kapitel auf das Herbeiziehen vergleichend-anatomischer Gesichtspunkte ganz verzichtet und mehr die physiologische Seite des Generationswechsels und die Art und Weise der Bildung und des Auftretens der Knospen in den Vordergrund treten lassen. Die vergleichend-anatomischen Befunde werden dagegen vorwiegend im dritten Abschnitte dieser Untersuchung massgebend sein, während eine Vergleichung der embryologischen That-sachen zu den Schlussfolgerungen im zweiten Theile führen wird. Manches, was durch die Erörterungen in einem früheren Abschnitte noch nicht genügend bewiesen erscheinen könnte, wird in einem nachfolgenden Kapitel — so hoffe

ich — durch die Betrachtung von einer anderen Seite aus wahrscheinlicher und natürlicher gemacht werden. —

I. Embryonalentwicklung und Knospung.

Früher bereits habe ich den Versuch unternommen, zwischen der Organbildung in der Knospen- und Embryonalentwicklung nach Möglichkeit Uebereinstimmung zu erweisen, habe aber im Laufe dieser Untersuchung einsehen müssen, dass die Differenzen bedeutender sind, als ich anfänglich meinte. Es betrifft dies die Entstehung des Peribranchialraumes, der bei den Knospen aus einer entodermalen, bei den Embryonen aus paarigen ektodermalen Aus- oder Einstülpungen hervorgeht.

In der ungeschlechtlichen Entwicklung hat das Ektoderm beim Aufbau des Körpers überhaupt eine sehr untergeordnete Bedeutung und erschöpft seine Thätigkeit mit der Bildung des äusseren Cellulosemantels. Es scheint das Ektoderm des knospenden Thieres den embryonalen Charakter so vollständig verloren zu haben, dass es nicht mehr die Fähigkeit besitzt, zu anders funktionirenden Geweben sich umzubilden, sondern lediglich cellulosesecernirend bleibt. Das Nervenrohr und die sich in ihm entwickelnden Gebilde des Embryo fehlen denn auch den Knospen. Der Entodermsack der Knospenanlage, der vielleicht von dem am Ende des Endostyls hervorwachsenden Entodermzapfen des Embryo abzuleiten ist (Fig. 42, 45, 56), der dem Herzen die Entstehung giebt und mir späterhin nicht mehr verfolgbar war, liefert den gesammten Darmtraktus der Knospe mit dessen Anhängen. Es sind das die Gebilde, welche in der Embryonalentwicklung — wie aus dem Schema auf p. 94 ersichtlich ist — aus dem Theile des Darm-entoblastes ihren Ursprung nehmen, welcher nach Lostrennung des Schwanzentoderms im vorderen Leibesabschnitte zurückgeblieben ist; ausserdem entstehen aus dem Entoderm der Knospe die Wände des Peribranchialraumes. Alle diejenigen Gebilde, welche während des Larvenlebens auftreten, um wieder rückgebildet zu werden, fehlen den Knospen vollständig, und es ist die ungeschlechtliche Entwicklung eine bedeutend kürzere.

Wir haben im beschreibenden Theile gesehen, dass die nur provisorischen Organe des Embryo schliesslich in der verschiedensten Weise in ihre zelligen Elemente sich auflösen und in der primären Leibeshöhle als freie Mesodermzellen mannigfache Bedeutung erlangen und dass Hypophysidrüse und Ganglion sich

theilweise aus ihnen aufbauen. Zwischen den Ektoderm- und Entodermis Schlauch der jungen Knospen schieben sich nun bedeutende Mengen solcher Mesodermzellen ein, die hier direkt wieder die nämlichen Organe zu bilden im Stande sind, die im Embryo aus ihnen selbst oder ihren Muttergeweben sich aufgebaut haben. Der wunde Punkt für das rein morphologische Verständniss des ganzen Entwicklungszyklus bleibt aber der Peribranchialraum, der hier ektodermalen, dort entodermalen Ursprungs ist.

Wollte man nun versuchen, durch Vergleichung mit den Salpen dafür ein Verständniss zu gewinnen, so wird man bald zur Ueberzeugung gelangen müssen, dass die Angaben über dieselben unzureichend und allzu widersprechend sind. In den ersten Arbeiten (Nr. 48 u. 49) entwickelte SALENSKY die Kontinuität des Bildungsmateriales der aufeinanderfolgenden Generationen in folgender Weise: Aus dem Ektoderm des Embryo bilden sich Elaeoblast und Mesoderm; letzteres liefert Muskel und Herz der solitären Form. Aus dem Perikardium derselben entsteht weiterhin Mesoderm und Elaeoblast der Kettenform. Der dem Ektoderm entstammende Elaeoblast der Solitärform bildet aber in der geschlechtlichen, aggregirten Salpe den Entoblast. Die Entwicklung der Hoden steht in keinem Verhältniss zum Elaeoblast und Ovarium (Nr. 50 p. 282). SALENSKY's neuere Untersuchungen gar (Nr. 51) wissen von einer Kontinuität der Keimblätter durch die aufeinanderfolgenden Generationen Nichts und lösen dieselbe in ein buntes Durcheinander auf, mit dem Nichts anzufangen ist.

Uebrigens finden sich auch in anderen Thiergruppen Beispiele dafür, dass die Gewebe und Körperschichten der Knospe sich nicht aus den entsprechenden Theilen des Mutterthieres bilden. Ich muss hierbei auf die eigenthümlichen Beobachtungen NITSCHÉ's ¹⁾ hinweisen, welcher bei phylactolaemen Süßwasserbryozoen und bei *Loxosoma* (l. c. V. Abschnitt „Ueber die Knospung der Bryozoen“) die gesammte Knospenanlage aus nur wenigen Zellen der ektodermalen Hautbekleidung des Mutterthieres hervorgehen lässt, so dass man an eine Entwicklung durch Keimsporen erinnert wird, der lange Zeit eine wichtige theoretische Bedeutung beigemessen wurde, bis neuere Untersuchungen ihr Vorhandensein in fast allen Thierklassen in Abrede stellten. Freilich hat im Gegensatze zu NITSCHÉ

¹⁾ H. NITSCHÉ, „Beiträge zur Kenntniss der Bryozoen“ Zeitschr. f. wiss. Zool. 1869, 71, 75.

HATSCHKE (Nr. 21) in einer höchst eleganten Untersuchung über *Pedicellina* Resultate erhalten, welche an eine Continuität der verschiedenen Keimblätter durch die aufeinanderfolgenden Generationen festzuhalten erlauben. Und wenn nun NITSCHKE die Keimblätterlehre durch seine Beobachtungen erschüttert glaubt, so dürfte demgegenüber vielleicht das Verlangen nach einer neuen und vorurtheilsfreien Prüfung der Knospenvorgänge bei diesen Bryozoen auch einige Berechtigung haben.

Es soll nun hier nicht nochmals erörtert werden, wie wenig die Knospenentwicklung auf die morphologische Beschaffenheit der Stammform der Tunikaten zu schliessen erlaubt, und wie gerade die Entwicklungsweise der Organe in den Knospen leicht dazu führen kann und in der That auch dazu geführt hat, Entwicklungsvorgänge bei den Ascidien vollständig irrig aufzufassen und Homologien aufzustellen, die in Wirklichkeit nicht vorhanden sind. Die Entwicklungsvorgänge in der Knospe dürfen nicht ohne Weiteres bei der Untersuchung der phylogenetischen Entwicklung verwerthet werden, wenn sie nicht zuvor mit den entsprechenden Embryonalbildungen vergleichend geprüft worden sind. Denn wie ich dies früher bereits nachzuweisen versucht habe, ist die Vermehrung durch Knospung erst spät im Ascidienstamm aufgetreten, nachdem das geschwänzte, Larven ähnliche Stadium bereits überschritten war, und es lassen sich daher die älteren phylogenetischen Prozesse in ihr nicht wiederfinden. So kommt es, dass die Knospenentwicklung mit Umbildungen anhebt, die in der Stammesentwicklung erst verhältnissmässig spät aufgetreten waren (vgl. Nr. 52 p. 44 u. fg.).

Wenn nun auch die rein morphologische Prüfung der ungeschlechtlichen Entwicklung allein zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Tunikatenstammes nicht viel beitragen kann, so lässt sich doch Manches gewinnen, wenn man das physiologische Moment des Generationswechsels in den Vordergrund treten lässt. So hat GROBBEN (Nr. 15) vorzüglich von diesem Gesichtspunkte aus, die freischwimmenden Salpen von den festsitzenden, zusammengesetzten Ascidien abgeleitet, und man findet in seiner Abhandlung eine übersichtliche Zusammenstellung der Entwicklungszyklen der verschiedenen Tunikatengruppen und wie dieselben auseinander abzuleiten seien.

Wir sind zwar über die Bedingungen, unter welchen die ungeschlechtliche Vermehrung oder Knospenbildung am Thierkörper auftreten kann und über das Wesen derselben noch nicht genügend aufgeklärt, aber es scheint mir denn doch zweifelhaft zu sein, ob hier

bei den Tunikaten überall die Knospung auf eine gemeinsame, fest-sitzende Stammform mit Sicherheit zu schliessen erlaubt, welche die Vermehrung durch Knospung erworben und diese Fähigkeit auf die später sich entwickelnden freischwimmenden Formen vererbt hätte.

Wenn man dabei auf das Verhältniss der Medusen und Siphonophoren zu den Hydroidpolypen hinweist, so übersieht man, dass im Tunikatenstamme gerade dasjenige Moment fehlt, welches bei den Coelenteraten zur Ansicht ihrer phylogenetischen Ableitung von Polypenformen geführt hat: das ist der Generationswechsel zwischen diesen beiden Coelenteratenformen, während die fest-sitzenden kompositen Ascidien niemals eine Salpen ähnliche Generation entwickeln. Und umgekehrt weist auch da, wo ein bedeutender Dimorphismus der beiden Generationen bei den Salpen sich entwickelt, keine derselben auf festsitzende Ascidien zurück.

Man wende nicht etwa ein, dass wir in den Pyrosomen Tunikaten kennen, welche in Bezug auf ihre morphologische Beschaffenheit gewissermassen eine Uebergangsgruppe zwischen Ascidien und Salpen bilden, die, obwohl freischwimmend, doch viele wichtige Merkmale mit den festsitzenden Ascidien gemein haben. Mit diesem Einwand wird aber der Punkt, um welchen es sich hier handelt, verrückt. Denn zunächst war ja nur die rein physiologische Seite des Generationswechsels das Massgebende, was dazu bestimmte, freischwimmende Stockformen von festsitzenden abzuleiten, weil das Auftreten von Knospen, ein solches Plus von Lebensenergie — wenn ich so sagen darf — an festsitzenden Formen, bei welchen die durch eine freischwimmende Bewegung geleistete Arbeit entfällt, leichter begreiflich ist. Nun kann man aber auch die Pyrosomen nicht mehr als eine Uebergangsgruppe anführen, denn ihr Entwicklungszyklus ist so ganz eigenthümlicher Art, hebt mit partieller Furchung an, zeigt die sonderbare Bildung der zweiten Generation, der Ascidiozooide, aus dem Cyathozoid bei dessen gleichzeitiger Rückbildung, dass man wohl kaum den Generationswechsel der Salpen als durch ein solches Stadium hindurchgegangen wird auffassen können. Und auch in Bezug auf das rein Morphologische wird es sich später noch zeigen, dass es gar nicht nothwendig ist, die Pyrosomaform aus einer festsitzenden Synascidien ähnlichen herzuleiten.

Ich will nun nicht noch erörtern, dass jene Auffassung schon deshalb weniger einleuchtend ist, weil sie einen etwas seltsamen Vorgang voraussetzt, dass nemlich die freischwimmende Tunikatenstammform sich festgesetzt, zur Ascidienform umgebildet und

Knospen zur Entwicklung gebracht hätte, und dass die phylogenetische, festgesetzte Form neuerdings eine freischwimmende erzeugt habe, welche weiterhin die Salpen hervorbrachte.

Trotzdem würde ich mich nun nicht im Geringsten sträuben, diese Ansicht zu adoptiren, wenn wir eine wirkliche Uebergangsform fänden. Aber die Lücke scheint mir jetzt doch so bedenklich gross, dass man sich vergeblich nach den Ursachen umsieht, welche die theoretisch geforderten Zwischenformen zwischen den festsitzenden und freischwimmenden Formen haben verschwinden lassen. Vollauf aber müsste die Abstammung der Salpen von festsitzenden Ascidien anerkannt werden, wenn man eine Form entdeckte, die als Ascidie an Stolonen, in ähnlicher Weise etwa wie *Perophora*, Knospen entwickelte, welche zu freischwimmenden, Salpen ähnlichen Formen würden und Geschlechtsorgane besässen. Dann liessen sich die an Coelenteraten gewonnenen Ergebnisse ohne Weiteres auf die Tunikaten übertragen.

Vorläufig aber glaube ich, auf den rein morphologischen Standpunkt mich stellend, von welchem aus ich den Salpenkörper nicht als eine direkte Weiterbildung des Ascidienorganismus auffassen kann, dass der Zusammenhang zwischen den beiden Tunikatengruppen etwas tiefer zurückverfolgt werden muss, und dass sie beide von einer Stammform herzuleiten sind, welche noch freischwimmend war. Doch sollen diese Verhältnisse weiter unten erörtert werden.

Es ist einleuchtend, dass nach der eben erwähnten Auffassung entweder die freischwimmende Stammform der Ascidien und Salpen bereits die Fähigkeit, Knospen zu entwickeln, gehabt haben muss, oder dass diese in beiden Gruppen selbständig erworben wurde. Die anscheinende Schwierigkeit dieser Annahmen, hat zur oben besprochenen Ansicht der Abstammung der Salpengruppe von festsitzenden Ascidien geführt, weil man sich eben sträubte, das Auftreten von Knospen an freischwimmenden Formen anzunehmen. Es lässt sich allerdings nicht leugnen, dass derartige Beispiele zwar nur spärlich im Thierreiche vorhanden aber z. B. unter den Würmern zu finden sind. Wenn man die Knospenbildung bei freischwimmenden Coelenteraten als eine durch Vererbung von den festsitzenden polypenähnlichen Stammformen überkommene betrachtet, so entfällt bei den Würmern jedenfalls eine solche Erklärung; und auch bei gewissen Medusen scheint mir übrigens die Knospung ganz selbständig erworben zu sein, so dass sie sich phylogenetisch nicht auf die Knospungsfähigkeit der Polypenform zurückführen

lässt. Aber selbst wenn wir sonst nirgend im Thierreiche ein Beispiel dafür fänden, dass Knospung an freischwimmenden Formen selbständig auftritt, könnte dies dennoch kein Beweis dafür sein, dass es nicht gerade bei den Tunikaten der Fall ist.

Ich glaube nun nicht, dass die freischwimmende, allen Tunikatengruppen gemeinsame Stammform bereits durch Knospen sich vermehrt hätte. Wenn wir nemlich das Vorkommen der ungeschlechtlichen Vermehrung bei den verschiedenen Tunikatenspecies prüfen, so finden wir, dass dieselbe gerade den Formen fehlt, welche zweifelsohne auf ursprünglichere Verhältnisse hinweisen und der Stammform näher stehen: den Appendicularien. Sodann tritt die Knospung im Allgemeinen in der ontogenetischen Entwicklung erst spät auf, wenn die typische Ascidienform bereits erreicht ist; an der freischwimmenden Larve aber (vgl. GANIN Nr. 10) nur ausnahmsweise. Als wesentlich betheiligen sich an der Bildung der Knospe die freien Mesodermzellen, Theile des Mutterthieres also, welche zum Theil erst nach der Rückbildung eines wichtigen Körpertheiles der freien Larve disponibel wurden. Kurz, die Knospung scheint bei den Ascidien erst nach der Festsetzung aufgetreten zu sein und fehlt denn auch dem Stamm der solitären Formen. Diese erreichen eine bedeutende Grösse, während die zusammengesetzten Ascidien klein bleiben, dagegen ihre Lebensenergie in einer reichlichen Bildung von Knospen beurkunden.

Damit ist eigentlich schon der Beweis erbracht, dass in der Salpengruppe die Entwicklung durch Knospen einen selbständigen Ursprung genommen, allerdings nur unter der Voraussetzung, dass die beiden Tunikatenabtheilungen als selbständig weitergebildete Zweige von einer freischwimmenden, Larven ähnlichen Stammform und nicht etwa die Salpen als ungebildete Ascidien aufzufassen sind. Da ich aber diese oben bereits erwähnte Voraussetzung noch nicht genügend begründet habe, will ich hier noch versuchen, aus der Art und Weise der Knospenentwicklung selbst ihren verschiedenen Ursprung wahrscheinlich zu machen.

Ich muss daher zunächst mit einigen Worten auf die Manigfaltigkeit hindeuten, die in der Knospenbildung der Ascidien herrscht, um dieselbe mit der Stolonenbildung bei Salpen vergleichen zu können.

GIARD (Nr. 14 p. 565 u. fg.) unterscheidet bei den Ascidien vier Arten von Knospung, die er mit *bourgeonnement stolonial* (bei *Clavelina lepadiformis*, *Perophora*), *bourg. palléal* (*Botrylliden*), *bourg. ovarien* (*Amaroecium*) und *bourg. pylorique* (*Didem-*

nium) bezeichnet. SALENSKY unterzieht im allgemeinen Theil seiner Arbeit über die Salpenknospung (Nr. 49) die ungeschlechtliche Entwicklung der Ascidien und Salpen einer eingehenden Vergleichung. Die Knospen bei den Ascidien bringt er vorzüglich nach dem Verhalten der Geschlechtsstoffe in zwei Gruppen: in eine solche, welche auf die Salpen hinweist (Didemnum und Pyrosoma) und eine zweite, bei welcher zwischen den Ausstülpungen der beiden Keimblätter Blutkörperchen (Perophora) oder Muskeln und Bindegewebe (Amaroeicum) liegen.

So weit ich nun sehe, lassen sich die verschiedenen Arten der Knospenentwicklung bei den Ascidien in folgende Gruppen bringen:

Erstlich die seltsame Knospenbildung der Didemnumlarven. Dieselbe dürfte am wahrscheinlichsten als in ein früheres Entwicklungsstadium zurück verlegt anzusehen und von einem ähnlichen Modus der Knospenbildung abzuleiten sein, wie er von KOWALEVSKY (Nr. 36) für *Didemnum styliferum* beschrieben wurde. Bei diesem ist der Zusammenhang der jungen Knospe mit dem Mutterthiere noch nicht erkannt worden, und KOWALEVSKY fand die jüngsten Gebilde bereits vollständig isolirt im gemeinsamen Cellulosemantel. Nach den Verhältnissen der übrigen Salpen zu schliessen, dürften auch hier die Knospen an der ventralen Körperwand des Mutterthieres hinter dem Endostylende ihren Ursprung nehmen und sich dann frühzeitig loslösen. Die junge Knospe enthält bereits die Anlage des Eierstockes, der aber stets nur Ein Ei zur Ausbildung bringt.

Eine zweite Art von Knospung, die von GIARD als palléal bezeichnet wurde, findet sich bei den Botrylliden und ist zuerst von KROHN (Nr. 37 u. 38) und METSCHNIKOFF eingehend beschrieben worden. Die Knospen entstehen dicht hinter dem Endostyl, mehr oder weniger seitlich, stets aber an der ventralen Seite des Mutterthieres. Die erste Anlage ist eine zweischichtige Blase, deren äussere Wand eine Fortsetzung des ektodermalen Hautepithels ist, deren innere vom Kiemendarme ausgeht. Zwischen beiden Zellschichten liegt die primäre, von freien Mesodermzellen erfüllte Leibeshöhle. — Der Entwicklungszyklus scheint bei einigen Formen ziemlich komplizirt zu sein, indem die erste Knospe sich nur ungeschlechtlich vermehrt und abstirbt, bevor sie die Geschlechtsreife erlangt hat. Nach KROHN's Beobachtungen folgen mehrere solcher ungeschlechtlicher Generationen aufeinander, und erst in der vierten entwickeln sich Hoden und Eier. Dass übrigens das Auftreten mehrerer ungeschlechtlicher Generationen auf eigenthüm-

liche Anpassungsverhältnisse der Botrylliden selbst zurückzuführen sei, wird wohl zugegeben werden müssen.

Diese Art Knospen unterscheidet sich von der des *Didemnum* nur dadurch, dass sie längere Zeit mit dem Mutterthiere verbunden bleibt und dass in ihr die Geschlechtsorgane in der ersten Anlage noch nicht als solche zu erkennen sind, sondern sich erst später aus den Mesodermzellen entwickeln. Da die aus dem Ei entstandene solitäre Form ursprünglich jedenfalls selbst wieder Geschlechtsprodukte entwickelt haben muss, eine Fähigkeit, welche erst nach dem Auftreten von Knospen auf diese übergegangen ist, so scheint das frühzeitige Vorhandensein von Geschlechtszellen in den jüngsten Knospenanlagen auf ein primäres Verhältniss hinzuweisen. Die Geschlechtszellen der Knospe können eigentlich als zum Mutterthiere gehörend betrachtet werden, von welchem aus sie in die Knospen eingewandert sind. Diese haben also gleichsam nur als Brutkapseln zu funktionieren, so dass von diesem Gesichtspunkte aus der Ausdruck „Amme“ für die Stockform gerechtfertigter wäre als für die Solitärthiere. Auf der anderen Seite aber scheint es mir mehr auf die ursprünglicheren Verhältnisse hinzuweisen, wenn die junge, sich entwickelnde Knospe, wie bei vielen Botrylliden, lange Zeit mit dem solitären Mutterthiere im Zusammenhange bleibt und von diesem aus ernährt wird.

Wie dem auch sei, so glaube ich doch, dass die Aehnlichkeiten zwischen diesen beiden Arten der Knospenbildung bei den zusammengesetzten Ascidien so bedeutend sind, dass ihre Zusammengehörigkeit ohne Weiteres wird zugegeben werden müssen. Dass bei den Botrylliden in der vierten Knospengeneration die Geschlechtsorgane auftreten können, obwohl sie den vorhergehenden gefehlt haben, wird verständlich, wenn man bedenkt, dass durch alle Generationen hindurch die Kontinuität der Mesodermzellen direkt zu verfolgen ist und dass diese es sind, welche die Fortpflanzungszellen erzeugen und jedenfalls auch in der phylogenetischen, solitären Form erzeugt haben.

Eine andere Art von Knospenbildung wurde von KOWALEVSKY bei *Amaroecium* beschrieben (Nr. 36). Das ganze Abdomen, das zwischen Kiemendarm und Herz gelegen ist, zerfällt in eine mehr oder minder grosse Zahl von Theilstücken, die zu neuen Individuen werden, während das Herz des Mutterthieres neu gebildet werden soll. Es erinnert diese Art von Knospenbildung in gewisser Weise an die ausserordentliche Regenerationsfähigkeit vieler Coelenteraten, Echinodermen und Wür-

mer, bei welchen einzelne Theilstücke des Individuums zu einem vollständigen Thiere wiederum sich ausbilden können. Der wesentliche Unterschied von den anderen Knospungsarten der Tunicaten liegt eben darin, daß hier nicht erst von verschiedenen Organen des Mutterthieres neue, ausschliesslich zur Bildung der Knospen bestimmte Ausstülpungen sich bilden, welche nicht nothwendige Theile des Mutterkörpers sind, sondern dass die Knospen des *Amaroeicum* direkt aus einem Abschnitt des mütterlichen Körpers entstehen, der für die Existenz des Individuums nothwendig ist. Doch scheinen bei nahe verwandten Formen des *Amaroeicum proliferum* Knospenbildungen vorzukommen, welche unmittelbar zu den vorhin erwähnten hinüberführen, so dass man auch für diese Art der Knospenbildung keinen selbständigen Ursprung anzunehmen wird nöthig haben.

Eine vierte Art der Knospenbildung endlich ist die von GIARD als stolonial bezeichnete, die sich bei *Clavelina lepadiformis* findet und von KOWALEVSKY (Nr. 35) für *Perophora* beschrieben wurde. Im Gegensatze zu den oben erwähnten Bildungsweisen entstehen hier die jungen Knospen nicht direkt am Mutterthiere, sondern an den Stolonen, den weitverzweigten Ausläufern, mittelst derer das Thier festsetzt. Ein durchgreifender, wesentlicher Unterschied wird wohl darin nicht gefunden werden können und zwar umsoweniger, als die junge Knospenanlage selbst und die ganze Art und Weise der Entwicklung zur ausgebildeten Form vollständig den vorhin erwähnten Arten der Knospung ähnlich ist.

Es ist durchaus nicht meine Absicht, die Vergleichung bis in's Detail durchzuführen. Das aber muss festgehalten werden, dass überall bei den Ascidienknospen die Anlage eine zweischichtige Blase ist; zwischen den beiden Schichten schwimmen in der primären Leibeshöhle die Mesodermzellen, unter welchen oft schon die Geschlechtszellen als solche erkennbar sind. Die Art nun, wie durch die Faltenbildungen und Ausstülpungen des inneren Blattes vornehmlich die ausgebildete Form zu Stande kommt, ist überall eine so ausserordentlich ähnliche, zum Theil vollständig gleiche, dass daraus schon ohne Weiteres auf eine gemeinsame Herkunft der Ascidienknospung wird geschlossen werden können. Und gerade das eine, mit der Homologie der Keimblätter so schwer vereinbare Moment, dass im Gegensatze zur Embryonalentwicklung bei der Knospenentwicklung überall der Peribranchialraum aus entodermalen Ausstülpungen entsteht, spricht deutlich dafür.

Wenn ich mich nun darüber auslassen wollte, welche Art der

Knospenbildung bei den Ascidien als die phylogenetisch älteste zu betrachten und wie wohl aus dieser die anderen zur Entwicklung gelangt seien, würden wir uns in einem Labyrinth von Muthmassungen verlieren, weil unsere Kenntniss der Knospenentwicklung gegenwärtig noch allzu lückenhaft ist. —

Bei *Pyrosoma* stellt sich bekanntlich nach HUXLEY's und KO-WALEVSKY's Untersuchungen der Entwicklungscyklus in folgender Weise dar. An der durch partielle Furchung entstandenen Keimscheibe sind zwei Theile zu unterscheiden: der vordere, Ascidien ähnliche, das Cyathozoid, und der hintere, der stets im weiteren Verlaufe der Entwicklung in die vier Ascidiozooide zerfällt. Diese werden unter gleichzeitiger Rückbildung des Cyathozoids und des Nahrungsdotters des Eies zu den vier ersten Individuen des Stockes, die gleichzeitig Geschlechtsorgane und Knospen zur Entwicklung bringen. Diesen letzteren kommt ebenfalls wieder die Fähigkeit der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Vermehrung zu. Von SALENSKY wurde diese Knospung der Pyrosomen, wie ich oben bereits bemerkt habe, wegen des frühzeitigen Auftretens der Geschlechtszellen mit *Didemnum* verglichen. Offenbar besteht diese äussere Aehnlichkeit nur mit der zweiten Art der Knospenbildung bei Pyrosomen, durch welche sich die Ascidiozooide und die folgenden Knospengenerationen ungeschlechtlich vermehren. Ich kann dieser Aehnlichkeit aber keine tiefere Bedeutung beimessen, die hinreichen würde, auf eine genetische Zusammengehörigkeit schliessen zu lassen.

Wenn man nun für die Knospung der Ascidiozooide am Cyathozoid nach einem analogen Entwicklungsvorgang unter den Synascidien suchen will, wird man davon auszugehen haben, dass die Bildung der Ascidiozooide mit der Knospung der noch solitären Form, die aus der pelagischen Larve sich entwickelt hat, in Parallele wird gestellt werden müssen. Und da haben wir unstreitig den wesentlichen Unterschied, dass bei den Pyrosomen Verhältnisse anzutreffen sind, die man bei den zusammengesetzten Ascidien lange Zeit bestehend glaubte, die aber durch die gründlicheren entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von KROHN und METSCHNIKOFF als nicht vorhanden erwiesen wurden: der Zerfall des aus der Eizelle stammenden embryonalen Materiales zur Bildung von fünf Individuen, des Cyathozoids und der Ascidiozooide. Diesem Unterschiede gegenüber scheint mir die Hindeutung darauf, dass die Knospenanlage bei *Didemnum styliferum* in der Bildung der Sexualzellen Aehnlichkeiten mit den Knospen der zweiten und

folgenden Pyrosomengenerationen besitzt, von untergeordneter Wichtigkeit zu sein. Stets sind nemlich, wie bereits erwähnt, in allen Ascidienknospen aus dem Mutterthiere stammende Mesodermzellen zu finden, aus welchen sich bald früher, bald später in der Knospe ebenso die Geschlechtsprodukte entwickeln, wie gegenwärtig bei den Solitärascidien und ehemals in der phylogenetischen Reihe bei der noch solitären Stammform.

Nach diesen Erwägungen scheint es mir noch am besten zu sein, wenn man die Knospung der Ascidiozooide am Cyathozoid mit der Bildung der Knospen an dem solitären Amaroecium proliferum zu vergleichen sucht. Denn auch hier ist das Wesentlichste das, dass das Abdomen der eben festgesetzten Solitärform — ein Theil des Ascidienkörpers selbst also, der ebenfalls aus dem Eimaterial direkt sich aufgebaut hat — in 3 bis 18 Theilstücke zerfällt, die sich zu neuen Ascidien ausbilden. Während aber bei den Pyrosomen das Cyathozoid rückgebildet wird, erlangt das Mutterthier von Amaroecium nach einer Neubildung des Herzens seine frühere Lebensfähigkeit wieder. Als ein weiterer wichtiger Unterschied wird hervorzuheben sein, dass die erste Generation der Pyrosomen, das Cyathozoid, niemals die fertige Tunikatenform erreicht, sondern rückgebildet wird, wenn es noch auf einer embryonalen Bildungsstufe steht. — Ob nun weiterhin aber bei Amaroecium die aus der Solitärform durch Knospung entstandenen Individuen ausser der Fortpflanzung durch befruchtete Eier noch in ähnlicher Weise eine dritte Generation erzeugen wie sie selbst entstanden sind, oder ob dann eine neue Form von Knospung auftritt, die nach Art der späteren Pyrosomengenerationen frühzeitig Geschlechtsprodukte besitzt, ist mit Sicherheit nicht festgestellt; doch dürfte das Erstere das Wahrscheinlichere sein, weil von einer zweiten Knospenform bis jetzt nichts bekannt geworden ist.

Ich bin nun weit entfernt behaupten zu wollen, dass die Knospung von Amaroecium zu der von Pyrosoma in einer genetischen Beziehung stünde und dass beide Arten aus einer Knospen entwickelnden Stammform phylogenetisch abzuleiten seien. So wie bei der Besprechung der verschiedenen Bildungsweisen der Knospen bei den zusammengesetzten Ascidien die vollkommen gleiche Organbildung in denselben für mich bestimmend war, ihre phyletische Ableitung aus Einer Urform für sehr wahrscheinlich zu halten, wird bei den Pyrosomen die eigenthümliche Organentwicklung in den Knospen auf eine von den Ascidienknospen verschiedene

Entstehung der ungeschlechtlichen Vermehrung hindeuten. Vor allem ist es da die Entstehung des Peribranchialraumes bei den Ascidiozoiden aus zwei paarigen Ektodermeinstülpungen, während bei den Ascidienknospen überall Entodermfalten den Perithorakalraum bilden. In dieser Beziehung gleichen die ersten Pyrosomaknospen den Embryonen der Ascidien, und wenn wir uns der eigenthümlichen Entwicklungsweise der Knospen durch Theilung der Keimscheibe erinnern, wird die Vermuthung eines verschiedenen Ursprunges der Knospenbildung bei Ascidien und Pyrosomen sich nicht von der Hand weisen lassen.

Wie bereits erwähnt, ist es am wahrscheinlichsten, dass bei den Ascidien die Knospung phyletisch auftrat, nachdem die freischwimmende Larve sich bereits festgesetzt hatte. Der Degenerationsprozess des verhältnissmässig mächtigen Ruderschwanzes machte eine bedeutende Masse von Nähr- und Bildungsmaterial disponibel, das denn in der That auch für die Weiterentwicklung der Ascidienform nach zwei Richtungen hin verwerthet wurde. Es bildeten sich einerseits die grossen, komplizirt gefalteten solitären Ascidienformen, andererseits trat neben der geschlechtlichen Vermehrung die Knospenbildung auf, welche mächtige Ascidienstöcke schuf, deren Einzelindividuen aber verhältnissmässig klein bleiben. — Die Entstehung der ersten Knospengeneration bei Pyrosomen weist dagegen auf das Prinzip hin, welches man als „embryonale Doppelbildung“ bezeichnet hat, womit freilich für das kausale Verständniss der Bildung der Knospen wenig gewonnen ist. Dass die phyletische Pyrosomaform, bei welcher zuerst die Knospung auftrat, anders beschaffen gewesen sein muss, als jetzt das Cyathozoid, wird unbedingt eingeräumt werden müssen. Aber unzweifelhaft scheint mir die Bildung der Ascidiozoide am Cyathozoid von einer Knospung resp. Theilung einer freischwimmenden, Larven ähnlichen Stammform phyletisch herzuleiten zu sein.

Man könnte allerdings versuchen, die Knospung an der Keimscheibe in ähnlicher Weise wie die der Didemnumlarven als eine sekundäre, in ein früheres Entwicklungsstadium zurückverlegte zu betrachten und von einer der Bildungsarten abzuleiten, welche sich bei den zusammengesetzten Ascidien finden. Doch scheint mir gerade der im Verhältniss zu den jungen Ascidienknospen viel komplizirtere Bau der Knospenanlage der Ascidiozoide und insbesondere die ektodermale Entstehung der Peribranchialröhren dieser Auffassung zu widersprechen und auf einen verschiedenen Ursprung hinzuweisen. — Wie bei den Ascidien kommt den Pyrosomenknospen die Fähigkeit sowohl der geschlechtlichen als der

ungeschlechtlichen Vermehrung zu, und in der That besteht in der ungeschlechtlichen Bildungsweise der dritten und folgenden Generationen eine gewisse Aehnlichkeit mit Didemnumknospen namentlich in Bezug auf das Verhalten der Geschlechtszellen. Doch ist dem gegenüber die paarige Anlage der Perithorakalröhren als solide, dem Mesoderm entstammende Zellstränge — KOWALEVSKY hält übrigens aus theoretischen Gründen einen entodermalen Ursprung für nicht unmöglich — dann das Vorhandensein des Elaeoblast u. s. w. als wichtige Unterschiede von Bedeutung, so dass sich, selbst wenn man die Ascidiozooide als eine eingeschobene Generation auffasst, die zweite Knospengeneration der Pyrosomen mit den Ascidienknospen nicht recht homologisiren lässt. —

So hat denn auch KOWALEVSKY versucht, den Entwicklungscyklus der Pyrosomen mit dem Generationswechsel der Salpen in Uebereinstimmung zu bringen. Seine Argumentation fasst er in folgenden Sätzen zusammen: „Möchten wir diese Bildung der vier Ascidiozooide mit ähnlichen Vorgängen bei andern Tunikaten vergleichen, so fällt uns besonders in die Augen die Aehnlichkeit mit den Salpen, bei denen die aus dem Eie sich entwickelnde Salpe noch während der embryonalen Stadien schon den Stolo bildet, auf dem auch die einzelnen Knospen angedeutet sind. Bei den Salpen geht aber die Bildung des Stolo langsamer vor sich als die der Amme selbst, und deshalb entwickelt sich diese früher, wird zu einem freilebenden Thiere, und während der letzten Periode ihres Lebens entfaltet sich die Kette. Bei der Pyrosoma ist der ganze Vorgang ganz entgegengesetzt, und namentlich die Kettenindividuen resp. die Ascidiozooide entwickeln sich schneller, dagegen wird der Cyathozoid (resp. Amme) nie zu einem freilebenden Geschöpfe, sondern bildet sich nur soweit aus, um im Stande zu sein, den angehäuften Nahrungsdotter aufzulösen und die ernährende Flüssigkeit den wachsenden Ascidiozoiden zuzuführen.“ (KOWALEVSKY Nr. 31 p. 621).

Ich muss diesen Bemerkungen KOWALEVSKY's doch Einiges entgegenhalten. Bekanntlich ist bei den Salpen die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung streng auf beide Generationen vertheilt¹⁾ und die den Ascidiozoiden vergleichbaren

¹⁾ Ich kann hier nicht auf die in neuerer Zeit von TODARO und BROOKS gemachten Einwände gegen die alte Auffassung des Entwicklungscyklus der Salpen als echten Generationswechsel des Ausführlichen mich einlassen. Man findet eine gute Erörterung dieser Fragen in SALENSKY's entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten über die Salpen, namentlich in „Die Entwicklung des Hodens und der Generations-

Kettensalpen entwickeln niemals Knospen. Aber ganz abgesehen davon ist der Unterschied in der Knospenbildung der Salpen und des Pyrosomencyathozoid genau der nemliche, wie bei diesem und den Ascidien. Ebenso wie bei den allermeisten Ascidien entsteht bei den Salpen die Knospe niemals aus einem dem mütterlichen Körper nothwendigen Leibesabschnitt, sondern es entwickelt sich erst durch complicirte Ausstülpungen ein eigenthümliches, ausschliesslich der ungeschlechtlichen Vermehrung dienendes Organ: der Stolo; stets ventral, dicht hinter dem Endostyl, genau an der nemlichen Stelle, an welcher bei *Doliolum* das rosettenförmige Organ anzutreffen ist. An diesem Stolo erst kommen die Knospen in einer schon oft beschriebenen, aber noch lange nicht genügend gekannten Weise zur Ausbildung. Mag man sich den Stolo gegenüber dem Mutterthiere noch so gross und sein Wachsthum noch so rasch denken, so wird man ihn doch stets als einen sekundären Anhang der solitären Form auffassen müssen, der nicht als ein nothwendiges Organ des Tunikatenkörpers betrachtet werden kann, während die Ascidiozooide sich direkt aus Theilen des Mutterleibes entwickeln, ohne welche ein Tunikat überhaupt nicht gedacht werden kann.

Ganz anders ist das nun freilich bei der Bildung der zweiten und der folgenden Knospengenerationen bei *Pyrosoma*. Hier ist die Knospenanlage in der That wie der Salpenstolo ein Fortsatz der ventralen Körperwandungen, der ausschliesslich der ungeschlechtlichen Vermehrung gewidmet ist und sonst für die Existenz des Mutterthieres keine weitere Bedeutung hat. Während

wechsel“ (Nr. 50). Interessant ist die Auffassung von BROOKS („The development of Salpa.“ Bulletin of the Museum of comparat. Zool. at Harvard College, Cambridge, Mass.), welcher den Dimorphismus der beiden Generationen als geschlechtlichen auffasst. Ihm ist die solitäre Salpe das Weibchen, die Kettensalpe das Männchen. Ersteres bringt nicht selbst den Eierstock zur Reife, sondern lässt ihn in den Stolo übertreten und legt in jedes Männchen hinein ein Ei. TODARO hatte früher bereits das Vorkommen von ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei Salpen gelehrt und die Behauptung aufgestellt: die Kettensalpen seien nicht Nachkommen, sondern jüngere Geschwister der solitären Salpe. — KOWALEVSKY aber hatte folgende Ansicht entwickelt: „Bei den Salpen gibt es bekanntlich zwei Generationen, in der einen entwickelt sich der aus vielen Eikeimen bestehende Eierstock, welcher in den Stolo hineingeht und sich hier zu je einem einzigen Ei theilt; sodann die einzelnen Knospen resp. Kettensalpen, in welchen weiter aus diesem Ei ein Embryo entsteht, wieder mit einem aus mehreren Eikeimen bestehenden Eierstocke“ (Nr. 31 p. 604). BROOKS' Auffassung ist eine natürliche Verschmelzung dieser beiden Ansichten.

aber bei den Salpen an diesem Stolo erst seitlich die Knospen entstehen, wandelt sich der ventrale Auswuchs der Ascidiozooiden direkt in eine Knospe um, an deren Basis gleichzeitig noch eine zweite zur Ausbildung gelangen kann¹⁾). Wenn man die Homologie der zweiten Knospengeneration, der Knospen an den Ascidiozoiden, mit dem Salpenstolo festhält, dann muss die so ganz eigenthümliche Bildung der Ascidiozooiden selbst als eine von den Pyrosomen selbständig erworbene angesehen werden, die auf einen ursprünglichen Theilungsakt der solitären Generation phylogenetisch zurückzuführen sein dürfte. Mit der ersten ungeschlechtlich entstandenen Generation am Dorsalstolo des Doliolum, die nach GROBBEN eine im Doliolumstamm neu eingeschobene Generation ist, besteht wohl kaum eine innere Beziehung.

Die Knospenbildung bei den Salpen hat nach einer anderen Seite hin gewisse äussere Aehnlichkeiten mit der der socialen Ascidien und namentlich Perophora. Bei diesen entwickelt die eben festgesetzte noch solitäre Form einen ventralen Stolo, an welchem die einzelnen Knospen entstehen, welche die Geschlechtsprodukte aus den dem Mutterthiere entstammenden Mesodermzellen zur Ausbildung bringen. Bei Perophora wenigstens scheint den Knospen ebenso wie bei den Salpen die Fähigkeit einer weiteren ungeschlechtlichen Vermehrung zu fehlen, und es bilden sich neue Knospen immer nur an dem Stolo, der unter dendritischen Verzweigungen ein unbegrenztes Wachsthum zu haben scheint. Allerdings bleibt die primäre Leibeshöhle der geknospten Formen mit dem Hohlraum des Stolo, der sich zwischen den beiden Zellröhren ausbreitet, in Verbindung, und durch die Pulsationen des Herzens treten Blutkörperchen und Mesodermzellen in denselben aus und ein, um sich bei der Bildung neuer Knospen zu betheiligen. Diese können an einem Seitenzweige des Stolo zwischen zwei ganz alten Thieren entstehen, so dass die Vertheilung der einzelnen Individuen im Stocke in Bezug auf ihr Alter ziemlich regellos ist. Doch bilden sich die neuen Knospen vorzugsweise an den distalen äusseren Zweigen des Stolo, während im proximalen Ende, in der Nähe des Mutterthieres, das dichotomische Wachsthum des Stolo ein unbedeutendes ist, weil dort die älteren Individuen bereits die Geschlechtsstoffe zur Reife bringen.

Bei den Salpen dagegen sprossen bekanntlich die neuen Knos-

¹⁾ HUXLEY, „Anatomy and development of Pyrosoma.“ Linn. Trans. 1860.

pen immer nur an der Basis des Stolo hervor, und am distalen Ende lösen sich die reifen Formen ab. In ähnlicher Weise nimmt am Cestodenkörper das Alter der Proglottiden von vorn nach hinten zu. Diese Regelmässigkeit in der Altersfolge der Individuen am Stolo findet sich allerdings bei den Dolioliden nicht mehr vor, und die alten Medianknospen an der Basis des Stolo sind von ganz jungen Knospenanlagen dicht umgeben.

Jener Gegensatz nun, dann der sehr verschiedene Bau des Salpen- und Ascidienstolo und die ganz differente Weise der Ausbildung der Knospen am Stolo sind es, welche mich davon abhalten, an eine genetische Beziehung des Stolo der socialen Ascidien zu dem der Salpen zu glauben und den anscheinend so einleuchtenden Gedanken zu vertheidigen, dass der Salpenstolo mit der dicht gedrängten Anlage der Individuen aus dem gleichbenannten weitverzweigten Gebilde der festsitzenden Tunikaten hervorgegangen sei, unter Anpassung an die durch die freischwimmende Lebensweise nothwendig gewordenen Bedingungen. Unter den zusammengesetzten Ascidien selbst nähert sich übrigens die Stockform von *Chondrostachys* und *Oxycorynia* ¹⁾ noch mehr der Form des Salpenstolos mit den daran haftenden Knospen. —

Wenn sich nun die Entstehung der Knospung bei Salpen und Pyrosomen mit der bei Ascidien nicht auf eine Wurzel zurückführen liess, so ist dies doch zweifelsohne der Fall bei jenen und den Dolioliden. GROBBEN hat versucht (Nr. 15), dies durchzuführen und betrachtet die Knospen am dorsalen Stolo des Doliolum als eine bei gleichzeitiger Rückbildung des ventralen Stolo zum rosettenförmigen Organ neu entstandene Generation, während ULIANIN ²⁾ dieselben aus kriechenden Urknospen ableitet, die dem rosettenförmigen Organe entstammen, auf den dorsalen Fortsatz der ersten Ammengeneration gewandert sind und zu polymorphen Individuen, den Median- und Lateralsprossen, sich gestalten. ULIANIN kennt überhaupt nur Eine Ammenform, u. z. ist sie ihm die aus den Eiern entstandene Generation. Die abgelösten Median sprossen sind durchaus steril und vermehren sich auch nicht ungeschlechtlich, denn die Knospen am ventralen Stolo leitet ULIANIN ebenfalls vom rosettenförmigen Organe der ersten Amme her. Leider fehlt uns nur dafür jedes Verständniss, warum gerade nur

¹⁾ R. DRASCHE, „Ueber eine neue Synascidiengattung.“ Zool. Anz. Nr. 107. 1882.

²⁾ ULIANIN, „Zur Naturgeschichte des Doliolum.“ Zool. Anz. Nr. 118, 119. 1882.

diejenigen losgelösten Urknospen des rosettenförmigen Organes Geschlechtsprodukte entwickeln können, welche ein glücklicher Zufall bei ihren Wanderungen auf eine bereits in Entwicklung begriffene, früher abgetrennte Urknospe geführt hat, während diejenigen, welche ein Missgeschick auf den dorsalen Fortsatz der Amme direkt festsetzen liess, als Lateral- oder Mediansprossen zur Sterilität verdammt sind.

Es ist klar, dass nach GROBBEN's Auffassung der Generationswechsel, der in der ontogenetischen Entwicklung der Dolioliden anzutreffen ist, von dem der Salpen total verschieden ist. Denn wenn die zweite Generation, die Mediansprossen am Rückenstolo, eine neu aufgetretene Form ist, die kein Homologon bei den übrigen Tunikaten besitzt, wird doch auch die dritte Generation, die sich am ventralen Stolo der zweiten ungeschlechtlich entwickelt, nicht ohne Weiteres mit der Kettengeneration der Salpen verglichen werden können. Man weise hier nicht etwa auf die Botrylliden hin, bei welchen eine ganze Reihe ungeschlechtlicher Generationen in den ursprünglich einfachen Entwicklungszyklus eingeschoben ist, welcher in einem regelmässigen Wechsel von einer ungeschlechtlichen und einer geschlechtlichen Form bestand, welch' letztere sich gleichzeitig durch Sprossen vermehrte. Denn hierfür ist das Verständniss leicht zu gewinnen, wenn man die Aufeinanderfolge zweier ungeschlechtlicher Generationen auf Theilung der Knospen zurückführt, eine Erklärung, welche mit zahlreichen Beobachtungen an Ascidien in vollkommenstem Einklange steht. In ganz ähnlicher Weise begreift sich der Entwicklungszyklus der Pyrosomen durch die Annahme einer Theilung der ersten, solitären Generation, so dass die Knospen der Ascidiozooide, die dritte Generation, sehr wohl mit der Kettengeneration der Salpen verglichen werden darf. — Dass aber der neu entstandene Entwicklungszyklus bei den Dolioliden mit der vierten Generation wieder zur Ausgangsform zurückführen kann, die direkt auf die phyletische Stammform zu beziehen ist, erklärt sich einfach in der vollständigen Kontinuität der Mesodermzellen resp. der Geschlechtsprodukte, die eben erst in der dritten Generation zur Ausbildung gelangen, weil in den früheren die Wachstums- und Lebensenergie der Individuen bei der ungeschlechtlichen Vermehrung aufgebraucht wurde.

Trotz dieser angedeuteten Schwierigkeit in der Auffassung des Entwicklungszyklus der Dolioliden, die bei ULIANIN's Ableitung der Mediansprossen aus dem ventralen rosettenförmigen Organe entfällt, möchte ich dennoch GROBBEN's Ansicht den Vor-

zug geben, weil mir die Auswanderung der Urknospen vom rosettenförmigen Organe auf den Rückenfortsatz der Amme und ihre Umbildung zu den Knospen desselben durch die Beobachtungen weniger erwiesen zu sein scheint, als die Entstehung der Median sprossen aus dem Stolo an Ort und Stelle. —

Der Generationswechsel und die Knospung von *Anchinia* scheinen sich, nach den bisherigen lückenhaften Kenntnissen zu urtheilen, eng an die Verhältnisse der *Dolioliden* und *Salpen* anzuschliessen. Ob auch hier bereits der Dimorphismus der beiden Generationen, der — wie GROBBEN bemerkt — sich stets aus dem Vorhandensein des Stolo prolifer und der damit dem Thiere erwachsenden Last erklärt, zur Ausbildung gelangt ist, ist unsicher, weil es bis jetzt noch nicht gelungen ist, die Ammenform aufzufinden. Nicht wahrscheinlich ist es mir, dass spätere Entdeckungen uns mit einem ähnlich komplizirten Entwicklungszyklus bekannt machen werden, wie wir ihn von *Doliolum* kennen, vielmehr dürfte sich dieser wohl als ein einfacher Generationswechsel darstellen.

KOROTNEFF, der sich zuletzt mit der Entwicklungsgeschichte der *Anchinia* beschäftigt hat, ist freilich anderer Ansicht; nach ihm ist der Entwicklungszyklus viel verwickelter, und er äussert sich über die Entstehung desselben in folgender Weise: „Die asexuelle Generation mit einem rosettenförmigen Organe und einem Auswuchse wechselt mit einer sexuellen Form (Sprossen) ab; mit der Zeit aber hat sich, wie gesagt, diese zweite Form ausgedehnt und eine intermediäre Reihe von parthenogenetischen Organismen ¹⁾ eingeschoben. Eine solche Ausdehnung der Gene-

¹⁾ KOROTNEFF (Nr. 28) hat eigentlich — wenn man sich auf dessen eigenen Standpunkt stellt — für seine Arbeit einen sehr unglücklichen Titel gewählt, wenn er sie „Die Knospung der *Anchinia*“ überschreibt, denn er glaubt ja die Entwicklung aus unbefruchteten Eiern beobachtet zu haben. Schon auf seine erste deutsche Mittheilung hin („Knospung der *Anchinia*.“ Zool. Anz. Nr. 148) sah sich ULIANIN veranlasst („Einige Worte über Fortpflanzung des *Doliolum* und der *Anchinia*.“ Zool. Anz. Nr. 152), die Beobachtungen und Deutungen KOROTNEFF's einer Kritik zu unterziehen; und manche seiner Einwände scheinen mir überzeugend zu sein. Weder in seiner Replik („Noch etwas über die *Anchinia*.“ Z. A. Nr. 160), noch in seiner neuesten ausführlichen Abhandlung hat KOROTNEFF — so will es mir wenigstens scheinen — den Kernpunkt seiner Auffassung bewiesen, dass nämlich die jungen Gebilde am Stolo, welche er selbst eigenthümlicher Weise Knospen nennt, wirklich aus seinen parthenogenetischen Eiern hervorgehen. Sowohl die Abbildungen als die Beschreibung lassen zwischen den „kriechenden, parthenogenetischen

ration ist gewiss durch unvermeidliche Nothwendigkeit, eine grössere Zahl von Geschlechtssprossen zu erhalten, hervorgerufen, weil eine Zeugung durch Urknospen (abgetrennte Theile des rosettenförmigen Organes) ungenügend ist, um eine bedeutende Zahl von Geschlechtssprossen zu erzielen. Wir haben es in der Bildung der Sprossen aus den kriechenden Zellen gewiss mit einer Erscheinung zu thun, die ganz analog jener bei Aphiden vorhandenen ist.“ (KOROTNEFF Nr. 28 p. 57.)

Der unbekannten Ammenform wird von KOROTNEFF wohl lediglich aus theoretischen Gründen, um möglichste Uebereinstimmung mit *Doliolum* zu erzielen, ein rosettenförmiges Organ zugeschrieben, von welchem aus die ersten Knospen auf den dorsalen Fortsatz wandern. Denn sonst vermag ich in seinen Mittheilungen keinen Anhaltspunkt für die Annahme einer solchen ungeschlechtlich erzeugten Generation zu finden und sehe nicht ein, warum die sog. parthenogenetischen Eier nicht eben so gut demselben Individuum angehören könnten, welches den stoloartigen, dorsalen

Eizellen“ und den jüngsten Knospen eine Lücke offen. Auch mir scheint es am einleuchtendsten zu sein, dass die sog. parthenogenetischen Eizellen modifizierte Blutzellen sind, wie ja vielfach unter den Tunikaten die Mesenchymzellen sehr verschieden gestaltet sind. Die jungen Knospen am Stolo, die KOROTNEFF mit den Eizellen in genetischen Zusammenhang bringt, trotzdem aber „Knospen“ nennt, fasst ULIANIN als abgetrennte Theile des problematischen rosettenförmigen Organes der unbekannten Ammenform auf; ich möchte sie aber lieber im Anschlusse an GROBBEN's Beobachtungen an *Doliolum*, vorläufig wenigstens, als echte Knospen des Stolo selbst ansehen. Ich will mich nun hier nicht weiter in eine Kritik von KOROTNEFF's Ansichten einlassen und nur noch hervorheben, dass mir dieselben aus rein theoretischen Gründen nicht recht sympathisch erscheinen, weil sie eine ganz eigenthümliche Verschmelzung von Heterogonie und Generationswechsel in einen Entwicklungszyklus behaupten und unter den Ascidien den Generationswechsel von *Didemnum styliferum* in Heterogonie umwandeln. Freilich hat auch WEISMANN den Generationswechsel der Tunikaten Heterogonie genannt, nicht aber, weil er an den bekannten Thatfachen der Entwicklungsgeschichte der Salpen und Ascidien gerüttelt hätte, sondern lediglich, weil er die Worte Heterogonie und Generationswechsel in einer anderen als herkömmlichen Bedeutung gebrauchte. Wie bekannt, galt ihm als der prinzipielle Unterschied nicht der Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher oder parthenogenetischer Fortpflanzung, sondern ob die aufeinanderfolgenden Generationen auf derselben Entwicklungsstufe stehen oder auf verschiedene Formen der phylogenetischen Ahnenreihe hinweisen. So blieb für WEISMANN der Generationswechsel der Coelenteraten: Generationswechsel, der der Tunikaten wurde ihm zur Heterogonie.

Fortsatz trägt. Ursprünglich müssen ja bei allen Tunikaten die aus dem Ei stammenden Formen die Fähigkeit besessen haben, Geschlechtszellen zur Ausbildung zu bringen, die aber bei dem Auftreten der Knospen auf diese übergang. Und ein solches bei *Anchinia* anzunehmen, liegt für KOROTNEFF kein direkter Grund vor, denn er glaubt ja die Entstehung der Gebilde, welche man als Knospen deutete, aus parthenogenetischen Eiern beobachtet zu haben. Die Wanderung solcher kriechender Eier aus dem Mutterthiere auf den Stolo fortsatz ist nicht schwieriger als von den ersten Knospen aus. Wenn man somit streng von KOROTNEFF's Gesichtspunkte aus das aus der Entwicklung der *Anchinia* Bekannte beurtheilt, müsste man ihren Entwicklungszyklus als wahre Heterogonie deuten und so auffassen, dass die aus dem befruchteten Ei hervorgegangene Form nur durch parthenogenetische Eier sich vermehrt, die auf einen dorsalen, stoloartigen Auswuchs wandern, um dort eine Generation zu erzeugen, die sich ebenfalls parthenogenetisch vermehrt. Nach einer Reihe von parthenogenetischen Generationen entsteht eine solche, die Ovarien und Hoden besitzt und aus befruchteten Eiern wiederum die erste Form mit stoloartigem Fortsatze hervorbringt.

Wie gesagt bin ich aber weit entfernt, KOROTNEFF's Auffassung zu theilen und glaube vielmehr, dass erneuerte gründliche Untersuchungen uns den Entwicklungszyklus von *Anchinia* als einen wahren Generationswechsel erkennen lassen werden, bei welchem geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrungsweise alterniren. —

So hätten wir denn, wenn ich das Vorhergehende im Zusammenhange kurz wiederhole, bei Salpen, Dolioliden und *Anchinia* nur verschiedene Modifikationen eines echten Generationswechsels, der ihrer gemeinsamen Stammform bereits als Entwicklungszyklus eigenthümlich war. Diese Stammform war eine freischwimmende und entwickelte in ähnlicher Weise ventrale Knospen wie gegenwärtig die geschwänzte Doliolumlarve das rosettenförmige Organ. Anfänglich mag wohl die Solitärform ihre Fähigkeit, die Geschlechtsprodukte zur Ausbildung zu bringen, neben der Knospe weiter ausgeübt haben, scheint aber sehr bald das gesammte embryonale Material, das zur Bildung der Fortpflanzungszellen verwendet wurde, in die Knospen übergeführt zu haben. Diese phyletisch aufgetretenen Knospen dürften — nach dem Salpenstolo und dem rosettenförmigen Organe der Dolioliden zu schliessen — einen ziemlich

komplizirten Bau besessen und sich aus Fortsätzen fast aller Organe des freischwimmenden Mutterthieres zusammengesetzt haben.

Auf die Knospung derselben freischwimmenden Stammform ist auch der Entwicklungszyklus der Pyrosomen phyletisch zurückzuführen. Nur schob sich zwischen die geschlechtlich entstandene Solitärform und die erste ventrale Knospengeneration die Generation der Ascidiozooide ein.

Aus einer andern Wurzel entsprang der Entwicklungszyklus der kompositen Ascidien, der — wie oben dargethan wurde — aus einer Knospenbildung seinen Ursprung nahm, die nach der Festsetzung der freischwimmenden Stammform im Zusammenhange mit der Rückbildung und dem Degenerationsprozesse des Larvenschwanzes auftrat. Die mannigfachen Verschiedenheiten, die wir gegenwärtig antreffen, haben sich später erst allmählich herausgebildet.

Es ergibt sich nun aus diesen Erörterungen, was später noch von einer anderen Seite aus wahrscheinlicher gemacht werden wird, dass die pelagischen Tunikaten und Ascidien nur durch eine sehr alte, Larven ähnliche Stammform zusammenhängen, welche noch nicht mit der Fähigkeit der ungeschlechtlichen Vermehrung begabt war. Von den Appendicularien unterschied sich diese Stammform dadurch, dass die beiden Atrialgänge bereits zu einem dorsal durch eine unpaare Oeffnung ausmündenden Raume verschmolzen waren, ähnlich wie der Peribranchialraum der freischwimmenden Clavelinalarven (Taf. V, Fig. 48). Die Knospung wurde einerseits im Ascidienstamme nach der Festsetzung erreicht. Unter den freischwimmenden Formen aber erlangte nur ein Zweig die Fähigkeit der Sprossenbildung; ein anderer, die Appendicularien, entwickelte sie niemals.

II. Die Entwicklungsgeschichte der Ascidien und die Keimblättertheorie.

Die Entwicklung von Clavelina ist eine ausserordentlich verkürzte. Eine Morula und Blastula gelangen nicht zur Ausbildung, und es führt die Furchung direkt zu einer Gastrula. Von Anfang an liegen die einzelnen Furchungskugeln aneinander gepresst, und eine eigentliche Furchungshöhle tritt nicht auf. Erst in viel späteren Entwicklungsstadien weichen die beiden primären Keimblätter auseinander und lassen dann mächtige Spalträume

entstehen, welche, durch Mesenchymzellen eingeengt, die bleibende primäre Leibeshöhle (CLAUS Nr. 3 und 4) der Ascidien darstellen und in denen die Blutflüssigkeit meist frei cirkulirt. Es sind diese Verhältnisse im ersten Theile dieser Arbeit des Ausführlichen beschrieben worden, und es hat sich da gezeigt, dass BALFOUR's ¹⁾ Bedenken an der Richtigkeit von KOWALEVSKY's Mittheilungen unbegründet sind. Es scheint, dass BALFOUR das Vorhandensein einer primären Leibeshöhle mit seiner Ansicht über die Stellung der Tunikaten im System nicht recht in Einklang bringen konnte. Auch HAECKEL giebt in seiner Gasträatheorie (Nr. 17, Taf. I, Fig. 12) eine Abbildung eines Querschnittes durch eine Ascidienlarve, auf welcher irrthümlicher Weise eine sekundäre, von zwei Mesoblastschichten umschlossene Leibeshöhle zu sehen ist.

Der Mangel einer Furchungshöhle also ist es, welcher den Ausfall des Blastulastadiums bedingt, so dass der Furchungsprozess erst mit der Gastrulabildung zum Abschlusse kommt. Ich habe oben den mit „Gastrulation“ überschriebenen Abschnitt mit der Beschreibung des sechzehnzelligen Stadiums begonnen und stehe in der That nicht an, dieses als Gastrula aufzufassen. Denn das charakteristische Merkmal einer Gastrula liegt doch wohl nur darin, dass die Produkte des Furchungsprozesses sich in zwei übereinander lagernden Schichten angeordnet haben, von denen die eine vorwiegend zur Bildung des Darmtrakts verwendet wird, die andere zur äusseren Körperschicht wird, nachdem sich mehr oder minder zahlreiche Theile zur Bildung anderer Organe losgelöst haben. Dass die äussere Form, zu welcher die beiden primären Keimblätter angeordnet sind, von untergeordneter Bedeutung ist, bedarf bei einem Blicke auf die mannigfachen Gastrulagestalten, namentlich bei partiellem Furchungsvorgange, keiner weiteren Begründung. Man wird also in der Art und Weise der Bildung der beiden primären Keimblätter bei den Ascidien durchaus nichts finden können, was unseren entwicklungsgeschichtlichen Kenntnissen irgendwie zuwiderliefe.

Als ein interessantes Faktum aber wird man das frühzeitige Auftreten der Gastrula auf dem sechzehnzelligen Stadium beim Mangel einer Blastula anerkennen müssen. Es bleibt übrigens dem subjektiven Ermessen des Einzelnen anheimgestellt, eventuell schon das achtzellige Stadium als Gastrula aufzufassen, weil auf diesem

¹⁾ BALFOUR, „Vergleichende Embryologie“ Bd. II p. 19.

— wie im ersten Theile beschrieben worden ist — die Elemente, aus welchen sich weiterhin die beiden primären Keimblätter aufbauen, bereits zur Sonderung gelangt sind, wenngleich eine Verschiedenheit in den Zellen mit Sicherheit mir nicht erkennbar war. Bei *Lithonephria eugyranda* hat GIARD¹⁾ bereits auf dem achtzelligen Stadium vier hellere Furchungskugeln als Ektoderm und vier gefärbte als Entoderm erkannt und bezeichnet dieses Gebilde als eine Gastrula, wenn er sagt: „L'oeuf au Stade VIII, qui est physiologiquement une morula, représente morphologiquement une gastrula.“ Wie bei *Clavelina* treten auch bei *Lithonephria* die Anlagen der verschiedenen Organe ausserordentlich frühzeitig auf, so dass GIARD, das Ergebniss seiner Beobachtungen zusammenfassend, sagen konnte: „La condensation embryogénique pourrait donc être définie une avance de l'état morphologique sur l'état physiologique de l'embryon.“

In Bezug auf die Furchung von *Clavelina* wird die Thatsache der Erinnerung werth sein, dass die beiden ersten Zellen den beiden bilateralen Körperhälften entsprechen, ähnlich wie sich nach den Beobachtungen von KOWALEVSKY, FOL und CHUN aus jeder der vier ersten Furchungskugeln der *Ctenophoreneier* ein Quadrant des ausgebildeten Thieres aufgebaut hat. Freilich hat andererseits HAECKEL (Nr. 17) über die Furchung von Wurmeiern Mittheilungen gemacht, nach welchen die erste Furchungsebene das Ei in zwei Zellen zerlegt, die als animale und vegetative dem Ektoderm und Entoderm direkt den Ursprung geben und durchaus nicht mit dem späteren bilateralen Bau des Thieres in Beziehung gebracht werden können. Aehnliche Beobachtungen sind vielfach an Eiern mit inäqualer Furchung gemacht worden, und VAN BENEDEN hat ein Gleiches namentlich für Säugethiereier behauptet.

Zum zweiten erst lässt sich an dem jungen Keim ein Vorn und Hinten festhalten, und mit dem Auftreten der dritten Furche, die man als eine äquatoriale ansehen kann, ist eine Rücken- und Bauchseite zur Differenzirung gebracht. Man pflegt nun die durch die dritte Furche zur Sonderung gelangten Elemente — eine Ausnahme bilden bekanntlich auch die Spongien — als zum animalen und vegetativen Pole gehörende zu unterscheiden, und es müssten demnach die Zellen a_1 und a_2 in Fig. 6 als animale, α_1 und α_2 als vegetative bezeichnet werden. In der That bauen sich denn

¹⁾ A. GIARD, „Sur l'embryogénie des Ascidies du genre *Lithonephria*.“ *Compt. rend.* 6. juin 1881.

auch bei *Clavelina* die beiden primären Keimblätter aus diesen bestimmten Furchungskugeln auf; aus den ventralen das Ektoderm, aus den die spätere Rückenfläche des Embryo einnehmenden das Entoderm. Ich muss nun nochmals darauf aufmerksam machen, dass die Grössenverhältnisse der einzelnen Furchungszellen hier etwas seltsamer Art sind. Obwohl der junge Keim wie eine *Amphiblastula* aus Zellen von zweierlei Grössen sich zusammensetzt, gehören sie dennoch nicht zu durchaus verschiedenen Keimblättern, sondern zwei kleine Zellen bilden mit den beiden grossen das Ektoderm.

Die Art und Weise, wie die Krümmung der beiden primären Blätter von dem sechzehnzelligen Stadium an erfolgt, indem zugleich der Blastoporus verengt und die äussere, typische Gastrulaform erlangt wird, lassen darauf schliessen, dass wir es in diesem Falle mit sehr stark abgeänderten Entwicklungsvorgängen zu thun haben.

Als Beleg hierfür diene ein Hinweis auf die Nichtbetheiligung des Hinterrandes des Gastrulamundes beim Verschliessungsprocess des Blastoporus, sowie auf das gleichzeitige Auftreten der Nervenfurche in dieser Region. Die beiden Keimblätter bleiben dicht aneinander gepresst, nur hie und da erscheint eine feine Lücke, welche durch die verschiedenen Krümmungen der Zellwandungen bedingt ist. —

So leicht und ungezwungen sich nun auch die Beobachtungen über die Entstehung der beiden ersten Keimblätter bei den Ascidien mit den Befunden bei anderen Thierklassen vereinbaren lassen, stossen wir doch bei der Vergleichung des mittleren Keimblattes, des Mesoderms ¹⁾, auf einige Schwierigkeiten.

Die HERTWIG'sche Theorie stellt bekanntlich zwei Typen des mittleren Keimblattes auf: den Mesoblast und das Mesenchym. VAN BENEDEN hat letzteres in ein primäres und ein sekundäres unterschieden, indem er darauf hinwies, dass bei den Ascidien die Mesenchymzellen aus epithelialen Mesoblaststreifen hervorgehen. Das Mesenchym der Ascidien ist also eigentlich ein degenerirter

¹⁾ Mit Mesoderm bezeichne ich den zwischen beiden primären Keimblättern gelegenen Embryonaltheil, mag derselbe in epithelialen Zellflächen angeordnet erscheinen (HERTWIG's Mesoblast) oder in bindegewebsartigen, zerstreuten Zellen (Mesenchym) bestehen. Auch beim ausgebildeten Thiere nenne ich — wo es sich aus Bequemlichkeit gerade empfiehlt — die Summe aller aus diesem Embryonaltheile stammenden Organe und Zellkomplexe Mesoderm.

Mesoblast und demgemäss gehören nach VAN BENEDEN die Tunikaten zum HERTWIG'schen Typus der Enterocoelier.

Dass das Mesoderm der ausgebildeten Ascidie ein Mesenchym ist, lehrt schon eine oberflächliche Untersuchung, wenn man einmal den falschen Ausgangspunkt vermeidet, im Peribranchialraum das Homologon einer sekundären Leibeshöhle zu suchen. Wenn auch bei vielen Ascidien der Darmtraktus von der inneren Wand des Peribranchialraumes nach Art der inneren Leibeshöhlenwand bei den Coelomaten umzogen wird, wäre doch, um nur Eines anzuführen, die Ungeheuerlichkeit zu gross, den Darm in die Leibeshöhle und diese frei nach aussen münden zu lassen. HERTWIG (No. 23) hat nun allerdings bei *Ascidia canina* eine vom Peribranchialraum geschiedene, den Verdauungstraktus des Darmes umschliessende Leibeshöhle beschrieben, welche ein parietales und viscerales Blatt besitzt. Ich glaube aber, dass es sich dabei kaum um etwas anderes handelt, als um einen Spaltraum im Mesenchym, um welchen sich die Zellen zu epithelialen Lamellen angeordnet haben. — Weiter aber entsteht die Frage, entstammt das Mesenchym der Ascidien wirklich einem Mesoblast, das dem der echten Coelomaten komplet homolog ist?

Wie in der That die zwischen den beiden primären Keimblättern lagernden Zellenmassen der Ascidien aus zwei Zellstreifen hervorgehen, ist im ersten Theile dieser Arbeit beschrieben worden, und es muss nun untersucht werden, ob dieselben den paarigen Mesoblastfalten direkt zu vergleichen sind. VAN BENEDEN hat dies ohne Weiteres bejaht; ich glaube aber doch, dass die Frage noch diskutirbar ist.

Bei einer vergleichend-anatomischen Prüfung der verschiedenen Tunikatenformen lässt sich nicht viel gewinnen, selbst wenn man HERTWIG vollkommen beipflichtete, dass die histologische Beschaffenheit der Muskeln auf die Natur ihrer Entstehung direkt schliessen lasse. Den Salpen fehlt ein in epithelialen Flächen angeordnetes Mesoderm ebenso wie den Ascidien, und die Appendicularien weisen auf die geschwänzten Ascidienlarven hin, besitzen aber im Vorderleibe einen breiten Muskelstreifen, der an die Salpen erinnert. Durchwegs bleibt zwischen dem ektodermalen Hautepithel und dem Darmtraktus ein bedeutender Spaltraum als primäre Leibeshöhle bestehen. Dieselbe wird namentlich bei den Salpen durch das Auftreten des inneren Cellulosemantels, welcher sich sowohl vom Ektoderm als von den freien Mesodermzellen aus zu bilden scheint, stark eingeengt, niemals aber von solchen epithelialen Wandungen

begrenzt, die als Mesoblast gedeutet werden könnten; kurz, die bleibende Leibeshöhle der Tunikaten entspricht durchaus einem Schizocoel. Die Muskulatur der ausgebildeten Ascidien trägt durchaus den Charakter von Mesenchymmuskelzellen, die des Schwanzes der Larven und Appendicularien ist eine epitheliale, die aber ebenfalls in der primären Leibeshöhle liegt. Auch die Ringmuskelzüge der Salpen dürften, soviel ich übersehen kann, auf eine ganz eigenthümliche Anordnung von Mesenchymmuskelzellen zurückzuführen sein, und die Muskelstreifen der geschlechtlichen Form der Anchinia gleichen, wie es scheint, darin den Salpen. Doch kann durchaus nicht die Muskelanordnung bei Ascidien als ein in der phylogenetischen Entwicklung vorhergegangenes Stadium angesehen werden. Den Charakter von epithelialen quergestreiften Muskeln aber besitzen überall bei den Tunikaten die Wandungen des Herzens.

So werden wir denn auf die Entwicklungsgeschichte gewiesen, welche die Mesodermfrage entscheiden muss. Leider zeigen sich aber da die Angaben der Autoren in Bezug auf die Salpen sehr widersprechend. Sehr beachtenswerth aber scheint mir die Mittheilung von BROOKS¹⁾ zu sein, welche die Muskulatur aus paarigen Falten entstehen lässt, zwischen welchen fensterförmige Durchbrechungen auftreten, so dass die bandförmige Anordnung hervorgerufen wird. Diese Entwicklungsweise würde darauf hindeuten, dass bei den Salpen in der That ursprünglich ein Mesoblast vorhanden war, der jetzt allerdings vollkommen in die Bildung der Muskulatur aufgeht, während gleichzeitig die von ihm eingeschlossene Höhlung, die sekundäre, enterocoele Leibeshöhle, schwindet, um die primäre in vollem Umfange wieder auftreten zu lassen. Nur blieben dann die histologischen Verhältnisse der Salpenmuskel etwas eigenthümlich und würden den durch die HERTWIG'sche Theorie für die Mesoblastmuskel geforderten Bedingungen nur theilweise entsprechen. Die Muskelreifen der Salpen und die Muskelfaserzüge der ausgebildeten Ascidien wären dann ganz verschiedene Bildungen; es wiesen erstere mehr auf die quergestreiften Schwanzmuskelstreifen der Ascidienlarven und Appendicularien hin. Sind BROOKS Angaben über die Entstehung der Muskulatur der Salpen richtig, so hätten wir also hier im Verlaufe der Entwicklung wirklich ein Stadium, in welchem eine echte

¹⁾ W. K. BROOKS, „Ueber die Embryologie von Salpa“. Arch. f. Natg. Bd. 42. 1876. p. 349.

enterocoele Leibeshöhle besteht, deren Wandungen vollkommen zur Bildung der Muskulatur verwendet würden, während bei *Amphioxus* bekanntlich nur der der Chorda unmittelbar anliegende Theil der inneren Wand der Leibeshöhle zu Muskelzellen sich umwandelt. Doch bedürfen diese Angaben über die Entstehung der Muskulatur der Salpen einer eingehenden Revision.

Bei *Pyrosoma* scheint ebenso eine sekundäre Leibeshöhle und ein Mesoblast im Verlaufe der ganzen Entwicklung durchaus zu fehlen (KOWALEVSKY, No. 31), und bei *Doliolum*¹⁾ ist die Embryonalentwicklung noch nicht genügend bekannt, um darüber ein Urtheil gewinnen zu können. Von *Anchinia* ist die aus Geschlechtsprodukten entstandene Ammenform überhaupt nicht bekannt; aber wenn es erlaubt ist, aus den von KOROTNEFF veröffentlichten Beobachtungen über die Knospung und aus der Anatomie der geschlechtlichen Form zu schliessen, so dürfte auch hier eine enterocoele Leibeshöhle und ein dieselbe umschliessender Mesoblast fehlen.

Bei den Ascidien kommt es nun, wie wir bei *Clavelina* gesehen haben, nirgend zur Bildung einer enterocoelen Leibeshöhle, denn die bald verschwindenden Spalträume, die nach der Zellvermehrung im Vordertheile des Mesoderms entstanden sind, können nicht als solche gedeutet werden, weil sie niemals mit der Darmhöhle in Verbindung standen, vielmehr Theile der primären Leibeshöhle sind und überhaupt von keinem Zellepithel begrenzt werden. Die beiden seitlichen Mesodermstreifen sind bei ihrer Entstehung paarige, einschichtige Zelllagen, die vom Entoblastrohr sich lösen, wie ich das im ersten Theile dieser Arbeit eingehend beschrieben habe.

Es zeigen sich somit in der Entstehung und Entwicklung des Mesoderms bei den Tunikaten nicht unbeträchtliche Verschiedenheiten; und wenn bei den Salpen, wenn auch nur vorübergehend, wirklich eine enterocoele Leibeshöhle vorhanden wäre, so schiene in dieser Beziehung die sonst so ganz eigenartig modifizierte Ontogenie der Salpen auf ursprünglichere Verhältnisse zurückzuweisen. Doch leider haben SALENSKY's neue, ausführliche Publikationen vor der Hand jede Aussicht benommen, die Salpenentwicklung bei der Deutung und Erklärung der Ascidienontogenie irgendwie zu ver-

¹⁾ In ULIANIN's Mittheilung über die Entwicklung von *Doliolum* („Ueber die embryonale Entw. d. *Doliolum*“. Zool. Anz. Nr. 92) findet sich die interessante Bemerkung, dass die beiden seitlichen Mesodermplatten der Larve in eine Reihe von Metameren (?) zerfallen.

werthen. Ich ziehe es daher vor, mich an die gegebenen Beobachtungen über Ascidienentwicklung allein zu halten, um die Frage zu beantworten zu versuchen, aus welchem phylogenetischen Prozesse die eigenthümliche Mesodermbildung in der ontogenetischen Entwicklung abzuleiten sei.

Ich habe früher bereits darauf hindeuten müssen, dass die ungeschlechtliche Entwicklung der Ascidien, die Knospung, auf die Stammesentwicklung nicht zu schliessen erlaubt, weil, wenn irgendwo so hier, derart abgeänderte Verhältnisse anzutreffen sind, dass das Analogon für die wichtigste Stammform fehlt. Das Mesoderm der Knospe ist ein Theil des Mesenchyms der geschlechtlich erzeugten Form und tritt somit gleich in der Form auf, welche in der Embryonalentwicklung erst durch einen langen und komplizirten Prozess erlangt wurde.

Aber auch die Embryonalentwicklung mancher Ascidien zeigt in Bezug auf die Mesodermbildung die ursprünglichen Verhältnisse verwischt. Von vorn herein muss festgestellt werden, dass die Entwicklungsgeschichte von *Molgula* als eine cenogenetische, stark verkürzte anzusehen ist und aus einer den übrigen Ascidien ähnlichen, mit geschwänztem Larvenstadium abzuleiten ist. (Vgl. CLAUS No. 4 p. 122). Bekanntlich kommt es in der Entwicklungsgeschichte von *Molgula* beim Mangel des Larvenschwanzes nicht zur Bildung von seitlichen Mesodermstreifen, sondern es geht das Mesenchym aus freien Zellhaufen hervor, ohne je zu epithelialen Flächen angeordnet gewesen zu sein. Demgemäss finden sich auch niemals die Epithelmuskelzellen mit dem eigenthümlichen Fibrillenverlaufe, die bei den anderen Ascidien im Ruderschwanz anzutreffen sind und dort als Argument für die Deutung als Mesoblast angeführt werden können.

Bei *Clavelina* haben wir Variationen kennen gelernt, welche zu dem Entwicklungsmodus der *Molgula* hinüberführen, wenn nämlich bei mächtigem Follikel der Larvenschwanz rückgebildet wird, ohne als Lokomotionsorgan fungirt zu haben. In solchen Fällen erreicht der Larvenschwanz sehr oft überhaupt nur eine geringere Ausbildung, und es lässt sich sehr gut vorstellen, dass, wenn der Follikel durch eine Reihe von Generationen hindurch erst während der Rückbildung des Larvenschwanzes zum Platzen kommt, das Lokomotionsorgan, weil es nie funktioniren kann, allmählig auch nicht mehr zur Ausbildung gelangt. So ist es bei *Molgula* dahin gekommen, dass während der ganzen Entwicklungszeit kein Stadium vorhanden ist, welches selbständiges Lokomotionsvermögen besässe.

Als das Homologon des Larvenschwanzes erkennt KUPFFER (No. 41) eine mesodermale Zellmasse im Hintertheile des Körpers, die sehr stark an den Zellhaufen der eben festgesetzten Ascidie erinnert, der bei der Degeneration des Larvenschwanzes entstanden ist.

VAN BENEDEN hat nun, wie es scheint, bei verschiedenen Formen das Mesoderm aus wirklichen Ausstülpungen des Entoblastes hervorgehen sehen, welche also Fortsätze der Urdarmhöhle einschliessen und somit als Mesoblast im HERTWIG'schen Sinne zu deuten wären. Dann fände sich auch in der Ontogenie der Ascidien ein freilich nur vorübergehendes Stadium, welches die Anlage zu einer sekundären, enterocoelen Leibeshöhle aufzuweisen hätte, die sich vielleicht mit der durch KOWALEVSKY (No. 33) und HATSCHKE (No. 19) für *Amphioxus* bekannt gewordenen Bildungsweise der Leibeshöhle homologisiren liesse. Ich muss aber gestehen, dass ich in den bisherigen Mittheilungen VAN BENEDEN's noch nicht die vollständig überzeugenden Beweise finde. GIARD's Mittheilungen über *Lithonephria* lauten in Bezug auf die Mesodermbildung leider nur sehr kurz, aber das Eine scheint mir doch aus ihnen mit Sicherheit ersichtlich zu sein, dass die seitlichen Mesodermstreifen nur einschichtig sind und dass dieselben somit keine Darmdivertikel einschliessen, welche als Enterocoel irgendwie gedeutet werden könnten.

Die eben erwähnten Thatsachen aus der Ontogenie, die zur Aufstellung einer ziemlich kontinuierlichen Reihe in den Verschiedenheiten der Mesodermbildung bei Tunikaten berechtigten, könnten in zweierlei Weise verwerthet werden.

Einmal kann man die Verhältnisse wie sie bei Appendicularien und den meisten solitären Ascidien angetroffen werden, als die ursprünglicheren ansehen und das Fehlen von mesodermalen Zellstreifen während des Entwicklungslebens bei den anderen Tunikaten als den Ausfluss eines tiefgreifenden Degenerationsprozesses auffassen, der im ganzen Tunikatentypus zur Herrschaft gelangt ist. Andererseits aber könnte man auch die Ergebnisse der Beobachtungen in der umgekehrten Weise verwerthen, indem man den komplizirten anatomischen und histologischen Bau des Larvenschwanzes der Appendicularien als den gegenwärtigen Endpunkt eines langen phylogenetischen Entwicklungsprozesses auffasst, der erst spät im Tunikatenstamme selbst auftrat und nicht die ausgebildete, festgesetzte Ascidienform betraf, sondern sich in eine Periode des Larvenlebens in der ontogenetischen Entwicklung einschob. Die Konsequenz dieser Ansicht ist die Auffassung des gesamten

Ascidienchwanzes als ein provisorisches Larvenorgan, welches aus einem Plus von Bildungsmaterial des Embryo — das in der mesodermalen Zellmasse im Hinterleibe der Molgula und im Elaeoblast der Salpen wiederzuerkennen ist — sich herausgebildet hat, und somit durchaus nicht auf eine verwandtschaftliche Beziehung zu den Vertebraten zu schliessen erlaubt. Wenn für diese Auffassung nun die Entwicklungsgeschichte so ausserordentlich eigenthümliche und in Nichts auf die Phylogenie hinweisende Verhältnisse zeigt, wird man wohl oder übel den anatomischen Bau der Tunikaten vergleichend prüfen und bei der Beurtheilung der Verwandtschaft in den Vordergrund treten lassen müssen, ein Gesichtspunkt, der früher, freilich nach einer irrigen Orientirung des Tunikatenkörpers und unrichtigen Auffassung des Cellulosemantels, dazu geführt hat, die Mantelthiere dem Molluskentypus zuzuweisen.

Ich kann mich nun nicht zu dieser letzteren Auffassung bekennen, gegen welche die ganze Gruppe der Appendicularien zeugt, und glaube, dass die Entwicklung der geschwänzten Larve es gestattet, auf die phylogenetischen Verhältnisse zu schliessen und die Mesodermfrage mit einiger Wahrscheinlichkeit zur Entscheidung zu bringen. Wie ich oben bereits erwähnt habe, muss die Entwicklungsweise der Ascidien ohne geschwänzte Larve, bei der also ein freischwärmendes Stadium überhaupt fehlt, als eine von der phylogenetischen Reihe aus nahe liegenden Gründen am meisten abweichende aufgefasst werden. Die Aehnlichkeit mit der stark verkürzten Entwicklung der Knospen ist in diesen Fällen viel bedeutender. Die ganze Gruppe der Appendicularien und dann das Auftreten einer geschwänzten, pelagischen Larve in der Entwicklung von *Doliolum* scheinen mir wichtige Argumente dafür zu sein, dass jenes Stadium auf ein phylogenetisches zu beziehen sei. Denn man wird, wenn man nicht zu der etwas künstlichen Auffassung einer selbständigen Entstehung eines freien Larvenstadiums innerhalb der Gruppe der Dolioliden selbst seine Zuflucht nehmen will, die *Doliolum*larve als durch Vererbung überkommen ansehen und annehmen müssen, dass die Larvenform der Ascidien phylogenetisch entstanden sei, bevor noch der Tunikatenstamm sich in die einzelnen Zweige gespalten hatte, kurz, dass dieselbe ein phylogenetisches Stadium repräsentire, aus welchem alle Tunikaten hervorgegangen sind. Wie bereits im vorhergehenden Abschnitte durch die Vergleichung des Generationswechsels und der Knospenformen wahrscheinlich gemacht wurde, hängen Salpen, Pyrosomen und Ascidien durch eine Larven ähnliche Form zusammen,

von welcher aus die Stammesentwicklung in die verschiedenen Aeste auseinanderlief, so dass von einer Vererbung einer im Ascidienstamme allmählig entstandenen Larvenbildung auf die anderen Abtheilungen nicht gut die Rede sein könnte.

Die Erörterung des anatomischen Baues der letzten gemeinsamen Stammform der jetzt lebenden Tunikatengruppen, welche im Wesentlichen auf der Ausbildungsstufe der Appendicularien und Ascidienlarven gestanden haben muss, würde uns in der Mesodermfrage nicht weiter bringen, als eine vergleichend anatomische Betrachtung der geschwänzten Tunikaten: eine sekundäre, von epithelialen Mesodermblättern umschlossene Leibeshöhle fehlt; in der primären liegt jederseits ein einschichtiger Muskelstreifen, der als mesodermal gedeutet werden muss, und ausserdem befinden sich in der Leibeshöhle noch vielgestaltete Zellen, die ein Mesenchym repräsentiren. Es finden sich also hier — wie kaum anderswo im Thierreiche — eine primäre Leibeshöhle und ein epitheliales Mesoderm vereint, und man wird für diese eigenthümliche Erscheinung, die bereits die jüngste gemeinsame Tunikatenstammform aufwies, nur durch die vergleichende Betrachtung der ontogenetischen Entwicklung der Ascidienlarven ein Verständniss gewinnen können.

Es werden die früheren Entwicklungsstadien der Larve auf phyletisch noch ältere Stammformen zu beziehen sein, und es muss so versucht werden zu erkennen, aus welchem Bildungsprozess die Mesodermstreifen der Appendicularien und freischwimmenden Ascidienlarven phylogenetisch entstanden sind.

Die ontogenetische Entwicklung hat ergeben, dass im hinteren Theile des Entoderms der Gastrula vier Streifen zu unterscheiden sind, die weiterhin sich von einander lostrennen und zu verschiedenen funktionirenden Gebilden werden. Der dorsale Streifen, der sich aus zwei Zellreihen zusammensetzt, wird zur Chorda und hat die physiologische Bedeutung eines Stützapparates; die beiden seitlichen bestehen aus je drei Zellreihen und sind muskulös; der ventrale, der zwei Zellreihen breit ist, hat keine selbständige physiologische Bedeutung. Es muss aber wohl angenommen werden, dass diese Zellen ursprünglich die Fähigkeit besessen haben, welche jetzt den verdauenden Zellen im vorderen Abschnitte des Entodermsackes des jungen Embryo zukommt, weil ihr Verhalten gegen die Tinktionsmittel ein ganz ähnliches ist und dann auch ihre Zusammengehörigkeit zu jenen auf jüngeren Entwicklungsstadien (conf. Taf. III Fig. 29—35) sehr deutlich ist. Durch die

Umbildungen, die im hinteren Leibesabschnitte vor sich gingen, schwand die Darmhöhle und der ventrale Zellstreif konnte nicht weiter verdauend resp. resorbirend funktionieren.

Es wäre nun zu untersuchen, ob nicht vielleicht die Entstehung der seitlichen Muskelstreifen und des dorsalen Chordastranges aus einem ähnlichen phyletischen Bildungsvorgang herzuleiten sei, wie er sich gegenwärtig bei *Amphioxus* findet.

Dieser Gesichtspunkt ist es, welcher von den Forschern vertreten wird, welche in den Ascidien degenerirte Wirbelthiere erkennen wollen und annehmen, dass der Degenerationsprozess durch ein *Amphioxus* ähnliches Stadium hindurchgegangen sei. Wäre dem wirklich so, dann müsste man die beiden seitlichen Mesodermstreifen als die Rudimente der beiden entodermalen Ausstülpungen betrachten, welche beim *Amphioxus* die sekundäre, enterocoele Leibeshöhle einschliessen und an der die Chorda berührenden Stelle die Muskulatur erzeugen. Die enterocoele Leibeshöhle wäre dann vollständig geschwunden, das Blastocoel wieder aufgetreten und würde später bei den alten Formen durch die Bindegewebszellen, welche eine gallertartige, cellulosehaltige Intercellularsubstanz absondern, an den meisten Stellen eingeeengt worden sein, so dass sich die primäre Leibeshöhle auf Spalträume und Lücken reduziert, welche ein echtes Pseudocoel oder Schizocoel repräsentiren.

Prüft man vorurtheilsfrei die Gründe, welche zu dieser Auffassung führen, so wird man zugeben müssen, dass dieselben sich eigentlich nur aus dem Vorhandensein des axialen Chordastabes herleiten. Die gleichbenannten Gebilde wurden von vorn herein bei Tunikaten und *Amphioxus* als homolog angesehen. Und indem man nun von der weiteren Voraussetzung ausging, dass das Auftreten der Chorda phylogenetisch der Bildung einer enterocoele Leibeshöhle gefolgt sein muss oder höchstens gleichzeitig stattgefunden haben kann, wurde auch den Vorfahren der Tunikaten eine sekundäre Leibeshöhle zugeschrieben. Die Beziehungen der Tunikaten zu *Amphioxus* sollen später noch in einem besonderen Abschnitte besprochen werden. Was nun aber die phyletische Ableitung der seitlichen Mesodermstreifen der Appendicularien und Larven aus paarigen, den Coelomsäcken der Vertebraten zu homologisirenden Ausstülpungen anbelangt, so muss festgehalten werden, dass dafür in der ontogenetischen Entwicklungsgeschichte der Ascidien keine Beweise zu finden sind.

Wenn also auch in der Stammesentwicklung der Tunikaten kein Stadium mit einer enterocoele Leibeshöhle vorhanden war,

so bliebe denn die Frage zu beantworten: waren die Wandungen des hinteren Theiles des Entodermsackes bereits zu der Zeit in die verschiedenen funktionirenden Streifen differenzirt als die ganze Entodermschicht noch eine gemeinsame Urdarmhöhle umgab oder entstand diese Differenzirung auch in der phylogenetischen Entwicklung erst dann, nachdem durch die eigenthümlichen, im ersten Theile dieser Arbeit ausführlich beschriebenen Vorgänge in der ontogenetischen Entwicklung die Kontinuität des hinteren Darm-schlauches zerrissen worden war.

Ich halte nun diese letztere Ansicht für wahrscheinlicher und habe bereits früher darauf hingewiesen, dass ich Chorda und seitliche Mesodermstreifen im hinteren Leibesabschnitte der Tunikatenstammform durch besondere Verhältnisse entstanden glaube, welche dereinst in der ontogenetischen Entwicklung dieser Form auftraten. Es ist mir wahrscheinlicher, dass der dorsale und die beiden seitlichen Streifen im hinteren Darmabschnitte erst dann zu verdauen oder Nahrung zu resorbiren aufhörten, als sie nicht mehr mit derselben in direkte Berührung kamen. Es ist unschwer einzusehen, dass mit dieser Lageveränderung ein Wechsel in den Funktionen der betreffenden Zellstreifen leicht eintreten kann und eintreten muss, wenn dieselben für den Gesamtorganismus nicht bedeutungslos werden sollen. Das regulirende Prinzip dabei wird nach den von DARWIN gegebenen, ein für allemal gültigen Gesichtspunkten leicht gefunden werden können; und es liegt im thierischen Bauplane selbst, dass in diesem Falle nur in der Medianebene ein Stützorgan und seitlich Muskel zur Entwicklung gelangt sind.

Es ist bis jetzt im Allgemeinen die Bedeutung von Veränderungen in der ontogenetischen Entwicklung einer Form für ihre phyletische Weiterbildung wenig betont worden, und man dachte sich diese in erster Linie durch Umbildungen bestimmt, welche an der ausgebildeten Form durch äussere Einflüsse hervorgebracht und vererbt würden. Glücklicherweise wird man jetzt in diesem Punkte etwas skeptischer und glaubt nur dann an eine Vererbung solcher erworbener Eigenthümlichkeiten, wenn durch dieselben oder vielmehr durch die äusseren Einflüsse im nemlichen Sinne auf die Beschaffenheit der Keimzellen eine Einwirkung geschehen ist. Denn das ist ja ohne Weiteres klar, dass die von einem Organismus erworbenen Eigenschaften, wenn nicht zugleich das Keim-plasma eine Veränderung erfahren hat, bei den folgenden Gene-

rationen nur so lange immer wieder auftreten könnten, als die äussere Einwirkung, welche die Veränderung zu schaffen fähig war, thätig bleibt.

Im Allgemeinen wird — es braucht dies nicht erst durch Beispiele bewiesen zu werden — die bereits ausgebildete Form gegen äussere Veränderungen unempfindlicher sein als die in Entwicklung begriffene. Eine sehr geringe Einwirkung in embryonalen Stadien wird eine bemerkenswerthe Aenderung im Organismus der ausgebildeten Form zur Folge haben können¹⁾. Es ist unzweifelhaft, dass SCHMANKIEWITZ die Umformung der *Artemia* nicht hätte durch das Experiment beweisen können, wenn er nicht die Keimzellen selbst den veränderten Lebensbedingungen unterworfen und so auf ihre feinere Zusammensetzung verändernd eingewirkt hätte.

Wo die Geschlechtszellen auf einer sehr frühen Entwicklungsstufe des Mutterthieres ihre Reife erlangen und nur ihrer Verschmelzung harren, wird die neue Generation von den vom Mutterthiere erworbenen Eigenthümlichkeiten im Allgemeinen unabhängiger sein. Bei den Salpen z. B. entsteht das Ei schon dann in der Kettenform, wenn diese erst als unbedeutende Anlage am Stolo sichtbar wird und erlangt seine Reife bevor noch die Salpenmutter ihre definitive Ausbildung gewonnen hat. Der Embryo wird also hier in seiner Ausbildung von den auf das Kettenthier wirkenden Einflüssen nur in unbedeutender Weise betroffen werden können. Wenn wir uns nun daran erinnern, dass phyletisch die Geschlechtsprodukte aus der Solitärform stammen und erst nach dem Auftreten der Knospen, wie es gegenwärtig in ähnlicher Weise in der ontogenetischen Entwicklung der Fall ist, in dieselben übergangen, so ist es klar, dass die Eier ursprünglich schon die Tendenz hatten, sich zu einer solitären Form zu entwickeln. Durch das Auftreten der Knospen und das Hineinrücken der Geschlechtszellen in dieselben wird diese Tendenz gar nicht oder doch nur sehr unbedeutend modifizirt worden sein, denn das ist doch das ursprüngliche Wesen der Knospung, dass ein Theil des mütterlichen Körpers, in welchem alle Organe vertreten sind, zu einem diesem ähnlichen Organismus sich auszubilden bestrebt ist. Bei dieser ungleichmässigen Theilung handelt es sich nur um die

¹⁾ Man findet einiges Hierhergehörendes in: SEMPER, „Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere.“ Leipzig 1880. Bd. I. p. 189 u. fg. und an vielen andern Stellen.

Fähigkeit, die nöthige Nahrungsmenge, mag dieselbe in unserem Falle aus dem degenerirten Larvenschwanz oder anders woher stammen, neuerdings bei der Entwicklung in Verwendung bringen zu können. Wie es nun bei den Salpen der Fall ist, können die Knospenanlagen ihre Tendenz, zu einem dem mütterlichen Organismus vollkommen ähnlichen zu werden, nicht zur Durchführung bringen, weil sie sich am Stolo unter so ganz eigenartigen Verhältnissen auszubilden haben, denen sie sich nothwendigerweise anpassen müssen. Für den in denselben sich entwickelnden Embryo sind diese ohne Belang, und er wird seinen Entwicklungsweg, der ihn zu einer der solitären Stammform vollständig ähnlichen Endform führt, finden und die Eigenthümlichkeiten nicht zur Ausbildung bringen, die die Kettenform als solche auszeichnen. Dass aber einst auch die solitäre Salpenform durch die Entwicklung des Embryo im Innern der Knospe modifizirt wurde, liegt auf der Hand.

So wird also bei den Salpen der Dimorphismus der aufeinanderfolgenden Generationen leichter verständlich, wenn man ihn mit der frühzeitigen Reifung der Eizelle in Zusammenhang bringt, durch welche eine Aenderung des Keimplasmas durch die Kettenform sehr schwierig wird. In Bezug auf die Ascidien möchte ich speciell für die Spezies, bei welchen, wie bei *Clavelina*, die Geschlechtsorgane in den Knospen verhältnissmässig sehr spät sich ausbilden, noch das Eine hinzufügen. Der Dimorphismus der wechselnden Generationen kommt hier nicht zur Durchbildung oder beschränkt sich doch wenigstens auf das Vorhandensein oder Fehlen der Geschlechtsprodukte. Bei *Clavelina* glaubte ich lange Zeit, als es mir nicht gelang, die jüngeren Solitärformen mit zwei Kiemenspaltenreihen (Taf. VII, Fig. 70) weiter zu züchten, dass die geschlechtliche und ungeschlechtliche Generation durch einen auffallenden Dimorphismus sich unterschieden. Später konnte ich die Weiterentwicklung der solitären Form beobachten und musste mich da überzeugen, dass ein Dimorphismus nicht besteht. Wenn ich das mit der bekannten Entstehung der Eizellen aus den Mesodermzellen der beinahe ganz entwickelten Knospe in Verbindung bringen darf, so drängt sich mir folgende Erklärung auf. Durch die spät auftretende Bildung der Geschlechtszellen ist es möglich, dass die auf die Knospen einwirkenden, die Stockform bedingenden Einflüsse das Keimplasma in gleichem Sinne und stärker beeinflussen, als es möglich wäre, wenn die

Eizellen frühzeitig, völlig ausgebildet, in Brutkapseln isolirt wären. Es wird daher auch die den Eiern entstammende solitäre Generation Eigenthümlichkeiten aufweisen können und müssen, welche bei der aggregirten auftreten; kurz, es wird ein Dimorphismus hier kaum in auffallender Weise zur Entwicklung gelangen können. Dazu kommt, dass bei den socialen Ascidien die äusseren Bedingungen für beide Generationen viel weniger verschieden sind als bei den Salpen. —

Wenn ich nun zu der Bildung der Chorda und der seitlichen Mesodermstreifen zurückkehre, die dereinst bei der Stammform durch eigenthümliche Veränderungen, die ihre embryonale Entwicklung betrafen, stattfand, so werde ich zu untersuchen haben, wie diese Bildung vor sich ging. Ich glaube, dass wir in der ontogenetischen Entwicklung der Ascidienlarven auch gegenwärtig denselben Vorgang beobachten, und ich kann daher auf das früher bereits Gesagte (p. 63) verweisen. Dort führte ich aus, dass das erste Rumpfsegment der Stammform mit dem Kopfe verschmolz, während an dem phylogenetisch jüngeren zweiten Rumpfsegmente in der ontogenetischen Entwicklung sehr frühzeitig die Nervenrinne auftrat und dadurch den aus noch embryonalen Zellen zusammengesetzten hinteren Theil des Entodermsackes in die beschriebenen Zellstreifen zertheilte. Gerade dadurch, dass die Zellen noch embryonalen Charakter besaßen, wurde es möglich, dass die Zellstreifen zu verschiedenen funktionirenden Gebilden werden konnten. Es scheint mir, dass bei dieser Auffassung für das Verständniss der Umbildung des zweiten Rumpfsegmentes zu dem Larvenschwanz mehr gewonnen ist, als wenn man diesen durch Umbildungen entstanden glaubt, welche immer nur an der ausgebildeten Form auftraten.

Ist es nun richtig, dass die Chorda und die seitlichen Mesodermstreifen phylogenetisch in dieser Weise entstanden sind, dann werden wir uns auch in der Vorfahrenreihe der Tunikaten vergebens nach einer Stammform umsehen, die mit einer enterocoelen Leibeshöhle ausgestattet gewesen wäre. Damit wäre denn auch der Beweis erbracht, dass ein epitheliales Mesoderm aus dem inneren Keimblatte sich bilden kann, ohne dass gleichzeitig damit die Entstehung einer sekundären, enterocoelen Leibeshöhle verbunden sein muss. Die seitlichen Mesodermstreifen der Tunikaten entwickeln sich zur Muskulatur des Larvenschwanzes, während in der vorderen Partie durch rege Zellvermehrung die Mesenchymelemente

gebildet werden, welche die primäre Leibeshöhle durchwandern und verschiedene Formen annehmen. Die Muskelzellen besitzen, wie wir gesehen haben, vollständig die von HERTWIG für die Epithelmuskelzellen aufgestellten Kennzeichen und müssen daher als Mesoblastmuskelzellen angesehen werden. Später löst sich der Mesoblast der Larve auf und verwandelt sich in ein Mesenchym, wie dies bereits von KOWALEVSKY und VAN BENEDEN erwähnt wurde.

Die Brüder HERTWIG haben in ihrer bekannten Coelomtheorie die Tunikaten zu den Enterocoeliern gestellt und mit den Anneliden, Brachiopoden u. and. als Coelhelminthen vereinigt (No. 25 p. 134). Sie haben das wahrscheinlich in der Ueberzeugung gethan, dass die epitheliale Anordnung und histologische Beschaffenheit der Muskelzellen im Larvenschwanz auf ihre Entstehung aus entodermalen Ausstülpungen zu schliessen erlaubt und dass sie ursprünglich eine enterocoele Leibeshöhle begrenzt haben werden.

Wird es aber jetzt noch erlaubt sein, die seitlichen Mesodermstreifen als Mesoblast zu bezeichnen? Wenn man diesen mit einer enterocoele Leibeshöhle nothwendig verbunden glaubt: dann offenbar nicht; wenn man damit aber nur die bestimmte epitheliale Anordnung des embryonalen Materiales zwischen den beiden primären Keimblättern bezeichnen will, dann ja. Fasst man „Mesoblast“ in dieser weiteren Bedeutung auf, so darf man nicht vergessen, dass dasselbe verschiedenen genetischen Ursprungs ist. Die Appendicularien und Ascidienlarven besitzen dann zwar ein Mesoblast, können aber trotzdem nicht zu HERTWIG's Enterocoeliern gerechnet werden, weil ihnen eine sekundäre Leibeshöhle fehlt.

Engt man übrigens auch den Begriff „Mesoblast“ dahin ein, dass man ihn nur für die epitheliale Anordnung des Mesoderms gelten lässt, bei welcher dasselbe eine von der primären Leibeshöhle gesonderte, sekundäre umschliesst, so wird sich dann wieder die Nothwendigkeit zeigen, für die Anordnungsweise der Mesodermstreifen bei den Tunikaten einen neuen Namen einzuführen. Denn die Mesodermstreifen unter Mesenchym zu subsummiren, wird doch nicht recht angehen, weil sie in offenbarem genetischem und morphologischem Gegensatze zu den bisher mit Mesenchym bezeichneten Bildungen stehen; und auch dann bleibt es doch noch immer fraglich, ob nicht auch dieser Mesoblast auf zwei verschiedenen Wegen phylogenetisch entstanden ist. Er ist nemlich ent-

weder aus Urdarmausstülpungen hervorgegangen und schliesst dann eine enterocoele Leibeshöhle ein; oder er hat sich aus zwei Zellstreifen entwickelt, die zu paarigen Säcken werden und ebenfalls eine sekundäre Leibeshöhle einschliessen, die aber im Gegensatz zur echten enterocoelen niemals mit der Urdarmhöhle in Verbindung gestanden hat. HERTWIG fasst die Bildung des Mesoblasts aus Darmdivertikeln als die ursprünglichere auf, aus welcher — wenn an einer monophyletischen Abstammung aller von HERTWIG als Enterocoelier zusammengefassten Bilaterien festgehalten werden soll — der Modus der Mesoblastbildung bei den Anneliden entstanden sein muss. Eine rein physiologische Ueberlegung und der Hinweis auf die Aktinien rechtfertigen wohl die Ansicht, welche in der Entstehung des Mesoblasts durch Faltenbildung den phylogenetisch älteren Prozess erkennt. Freilich stehen dem zahlreiche ontogenetische Thatsachen gegenüber, welche diese Bildungsweise gerade bei den Formen vorfinden lassen, deren Entwicklung im Allgemeinen eine stark cenogenetische zu sein scheint, weil nemlich das Gastrulamaterial in eine ganze Anzahl homodynamer Theile zerfällt. Die Art und Weise des Wachstums und der Entwicklung der Embryonen und Larven mit annelidenartiger Bildung der Mesodermstreifen macht dagegen den Eindruck eines ursprünglicheren Modus.

Ich will mich hier auf eine weitere Erörterung dieser Frage nicht einlassen und möchte nur hervorgehoben haben, dass die enterocoele Leibeshöhle bei annelidenartiger Bildung des Mesoblast mit der Urdarmhöhle nie kommuniziert. Wenn eine direkte Kommunikation nun auch bei vielen Vertebraten nicht nachgewiesen werden konnte, so wird man bei diesen in der Bildungsweise des Mesoderms die cenogenetischen Einflüsse nicht verkennen können und sich zur Annahme der Auffassung hierfür entschliessen müssen, welche O. HERTWIG (No. 24) neuerdings wieder glänzend vertheidigt hat. Bei den Anneliden, bei welchen die paarige Mesodermanlage aus zwei grossen embryonalen Zellen sich herleitet, die manchmal sogar schon im Blastulastadium als differente Elemente sich erkennen lassen, liegen die Beziehungen zu der Bildungsweise der enterocoelen Leibeshöhle durch Urdarmdivertikel nicht so klar zu Tage.

Ebensowenig wie also der Mesoblast, im weiteren Sinne des Wortes aufgefasst, überall als eine durchaus homologe Bildung angesehen werden kann, sind auch die mannigfachen Formen, unter welchen das Mesenchym in den verschiedenen Thierstämmen auf-

tritt, aus Einer Wurzel herzuleiten. Das Mesenchym der Tunikaten, das sich in toto aus einem epithelialen Mesoderm bildet, ist bereits von VAN BENEDEN als sekundäres dem primären entgegengesetzt worden. Aber es wird vielleicht auch nicht gelingen, die verschiedenen Bildungsweisen des primären Mesenchyms auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen. In der That scheint denn auch das Mesenchym, das bei gewissen Echinodermen und Spongien aus wenigen embryonalen Zellen entsteht, die als Mesenchymmutterzellen erkennbar sind, bevor noch die primäre Keimblätterbildung zum Abschluss gekommen ist und lebhaft an die Mesoblaststammzellen der Anneliden erinnern, verschiedenen Ursprungs zu sein von dem Mesenchym, das erst in späteren Entwicklungsstadien durch Austreten von Zellen aus den primären Blättern sich bildet, wenn deren Elemente den embryonalen Charakter bereits verloren haben. Spätere Untersuchungen werden darüber zu entscheiden haben und werden bestimmt so Manches, was wir als gleich oder ähnlich auffassen, als verschieden uns erkennen lehren. In dem gewiss gerechtfertigten Bestreben, die mannigfachsten Erscheinungen im Entwicklungsleben auf einander zurückzuführen, hält man gern eine Theorie schon deshalb für die richtige, weil sie die einfachste ist und bedenkt nicht, dass vielleicht die Wege, welche die Natur bei der Bildung des formenreichen organischen Lebens eingehalten hat, sehr verwickelte und verschlungene waren.

Und wenn ich schliesslich noch einmal die mannigfachen Formen, unter welchen das Mesoderm auftritt, neben einander stelle, so bleibt in erster Linie der fundamentale Unterschied zwischen Mesenchym und Mesoblast bestehen, mit der Einschränkung jedoch, dass mit diesen Worten nur ein rein morphologisches Verhalten gekennzeichnet ist, das nicht sofort auf eine gleiche Genese zu schliessen erlaubt. — Der Mesoblast entsteht erstens aus Urdarmdivertikeln; zweitens aus paarigen Mesoblastmutterzellen, die in der Nähe des Blastoporus liegen und schliesslich die Mesoblastsäcke hervorgehen lassen, welche die sekundäre Leibeshöhle einschliessen; drittens bei den Tunikaten direkt aus den seitlichen Wandungen des Urdarmes, indem dieselben durch eigenthümliche ontogenetische Vorgänge aus dem Verbande losgelöst werden. — Auf das Mesenchym will ich hier nicht nochmals zu sprechen kommen.

Die Bildung der beiden ersten Mesoblastarten ist mit der Entstehung einer neuen, sekundären Leibeshöhle verknüpft. Sollte

es sich später herausstellen, dass die beiden Mesoblast genetisch verschieden sind, so wird sich vielleicht auch die Nothwendigkeit zeigen, die Leibeshöhle der Anneliden nicht mehr als eine enterocoel zu bezeichnen. Die Mesoblastbildung der Tunikaten bedingt nicht das Auftreten einer sekundären Leibeshöhle, vielmehr bleibt die primäre bestehen, wird aber nicht nur durch den Peribranchialraum, sondern auch durch mesenchymatöse Bindegewebszellen und durch einen inneren Cellulosemantel bei einigen Formen erheblich eingeengt und muss dann als ein wahres Pseudocoel (vgl. HERTWIG No. 25 p. 23) angesehen werden.

III. Die Verwandtschaftsbeziehungen im Tunikatenstamme.

I.

Wenn ich in diesem Kapitel den Versuch unternehme, die Verwandtschaftsverhältnisse der Ascidien zu den pelagischen Tunikaten zu erörtern und die mannigfachen Formen derselben auf eine gemeinsame Stammform zurückzuführen, so wird zunächst die Frage nach dem Zusammenhange dieser mit andern Thierstämmen unberücksichtigt bleiben. Ich meine, dass wir dadurch von vorn herein eine gewisse Objektivität uns wahren und weniger dem Irrthume ausgesetzt sein werden, durch die vorgefasste Ansicht, die Tunikaten auf Wirbelthiere, Würmer oder Mollusken zurückzuführen, die morphologischen Unterschiede innerhalb des Typus selbst anders zu beurtheilen, als es in der Natur der Sache gelegen ist. Wir beginnen mit der Vergleichung der Ascidien unter einander und mit der Beziehung ihrer Larvenform zu den Appendicularien. Hierauf wenden wir uns zur Besprechung der Pyrosomen, der Dolioliden und Salpen.

Man pflegt die Ascidien in zwei Gruppen zu bringen. Die eine umfasst die stets solitär bleibenden Formen, die andere diejenigen, welche durch das Auftreten der ungeschlechtlichen Vermehrung die Fähigkeit erlangen, Stöcke zu bilden. Von dieser zweiten Gruppe, den kompositen Ascidien, trennt man diejenigen Formen, deren einzelne Stockindividuen mehr isolirt bleiben und nicht durch den äusseren Cellulosemantel mit den benachbarten Individuen zu einer Masse verschmelzen. Ganz ungerechtfertigt aber ist es jedenfalls, wenn man die socialen Ascidien den einfachen beizählt.

Wenn bei dieser Klassifikation der Ascidien die Art der ungeschlechtlichen Vermehrung zum obersten Eintheilungsprinzip erhoben ist, so wird dadurch, wie ich meine, den phylogenetischen Verhältnissen Rechnung getragen. Die einfachen und zusammengesetzten Ascidien sind jedenfalls zwei divergente Zweige des Ascidienstammes, wie ich dies des Oefteren bereits betont habe, und ich kann demnach die Ansicht derjenigen nicht theilen, welche glauben, dass in einem natürlichen System der Ascidien die einfachen und zusammengesetzten Formen unmöglich getrennt werden dürfen. Die einfachen Ascidien stehen nicht nur durch den Mangel der ungeschlechtlichen Vermehrung den zusammengesetzten scharf gegenüber, sondern zeichnen sich auch durchwegs durch einen komplizirteren Bau bei bedeutenderer Körpergrösse aus. Es lag nahe, diese Eigenthümlichkeiten mit einander in einen inneren Zusammenhang zu bringen. Die Individuen der Synascidien bleiben morphologisch auf einer niederen Entwicklungsstufe stehen; aber nichts wäre verkehrter, als wenn man daraus schliessen wollte, dass die solitären Ascidien von kompositen abstammen, d. h. dass sie einst ebenfalls sich ungeschlechtlich vermehrt, diese Fähigkeit aber verloren hätten. Das aber muss zugegeben werden, dass die solitären Formen einst viel einfacher gebaut waren und mit den Synascidien von einer letzten gemeinsamen Stammform herzuleiten sein werden, welche auf der Organisationsstufe stand, von welcher sich die Individuen der zusammengesetzten Ascidien gegenwärtig nur wenig entfernt haben. Reiner noch wird diese letzte Stammform durch eine eben festgesetzte Larve repräsentirt, bei welcher der Larvenschwanz bereits zu einem Zellhaufen degenerirt ist. Der Darmtraktus schied sich in Kiemendarm und verdauenden Abschnitt. Ersterer war von dem Peribranchialraum beinahe vollständig unwachsen und von wenigstens zwei Kiemenspaltenreihen durchbrochen; kurz, es lässt sich leicht die Stammform der Ascidien konstruiren, wenn man die eben festgesetzte Larve einer Ascidie — ungefähr auf dem für *Clavelina* auf Taf. VI Fig. 57 abgebildeten Stadium — schematisirt und, wo es noch nöthig sein sollte, die allen Ascidien gemeinsamen Organe einträgt. Nichts aber beweist, dass bereits diese den beiden Ascidiengruppen gemeinsame Stammform Knospen entwickelt hätte. Vielmehr ist es wahrscheinlicher, dass die Verwendung des eingezogenen Schwanzmaterials nach zwei Richtungen hin erfolgte. Das dadurch in ganz ausserordentlicher Weise ermöglichte Wachs-

thum führte einerseits zur Knospenbildung, andererseits zu grösseren, komplizirter gebauten Einzelindividuen.

Schwieriger ist es freilich, die stockbildenden Ascidien in natürliche, der phylogenetischen Entwicklung entsprechende Abtheilungen zu bringen. Es wird sich sofort die Frage erheben, welche Stellung den socialen Ascidien zuzuweisen sei. GIARD hat dieselben mit den Botrylliden als Catenatae vereinigt, obwohl auch ihm die Art der Knospung für die Beurtheilung der systematischen Stellung durchaus massgebend ist (GIARD No. 14). Ich glaube aber, dass GIARD die Art der Knospenbildung bei den Botrylliden nicht richtig beurtheilt hat, und dass er selbst nunmehr dahin kommen würde, diese Verwandtschaft wieder zu lösen und seine beiden Familien der Clavelinidae und Perophoridae zu einer eigenen Gruppe zu vereinigen. DRASCHE¹⁾ misst der Art der Knospenbildung eine nur untergeordnete Bedeutung für die Systematik bei und berücksichtigt bei seiner Eintheilung mehr die Organisation der einzelnen Individuen u. z., wie er selbst zugibt, in erster Instanz die Lage der Geschlechtsorgane. So löst er denn die Gruppe der socialen Ascidien vollständig auf und bringt sie in drei Familien, welchen er zum Theil auch echte komposite Formen zurechnet.

Dass in dem Bau der einzelnen Individuen unter den socialen Ascidien sehr bedeutende Unterschiede bestehen, ist unleugbar; und es muss vielleicht zugegeben werden, dass die Organisationsverschiedenheit zwischen einer ausgebildeten Clavelina und Perophora bedeutender ist als zwischen dieser und manchen kompositen Ascidien mit gemeinsamem Cellulosemantel. Trotzdem glaube ich, dass die socialen Ascidien einen besonderen Seitenzweig in der phylogenetischen Entwicklung der Ascidien bilden. Denn ich bin überzeugt, dass die eigenthümliche Bildungsweise der Knospen an Stolonen, die im Gegensatze zu allen andern Synascidien zu isolirt bleibenden Stockindividuen führt, gemeinsamen Ursprunges ist und kann nicht annehmen, dass eine derjenigen Knospungs- und Stockbildungsarten der Synascidienspecies, mit welchen man die Repräsentanten unserer socialen Ascidien vereinigen will, aus der stolonialen entstanden sei.

Wie ich oben ausgeführt habe, ist als die Stammform aller stockbildenden Ascidien eine höchst einfach gebaute, festsitzende

¹⁾ R. DRASCHE, „Zur Classification der Synascidien.“ Zool. Anz. Nr. 128.

Form zu denken, welche — im Gegensatze zur Stammform der einfachen Ascidien — die Tendenz hat, das Plus von Wachstumsenergie in einer Art Theilung des Individuums d. i. in der Knospenentwicklung zu verwerthen. Die Entstehung der Knospen und deren Entwicklung zu neuen Thieren wird ebenfalls ein langwieriger phylogenetischer Prozess gewesen sein, in welchem die natürliche Auslese als regulirendes Prinzip wirksam war. Wie ich nun im ersten Kapitel auseinandergesetzt habe, scheinen mehrere Wege eingeschlagen worden zu sein, um durch die Knospenbildung das neue Individuum zu erzeugen, und ein solcher ziemlich isolirter Weg dürfte auch zur stolonialen Knospung geführt haben. Gleichzeitig damit ging aber, allerdings in etwas beschränkterem Masse, phylogenetisch die Weiterbildung in der Organisation der Einzelindividuen vor sich, die im Wesentlichen auf ein weiteres Vor- und Umwachsen des Peribranchialraumes, einen Wechsel in der Gestalt und Zahl der Kiemenspalten u. s. w. hinausläuft. Die phylogenetische Entwicklung der Knospe und der Organismus der Einzelindividuen stehen nothwendiger Weise mit einander in Correlation. Ist man nun der Ansicht, dass es leichter sei, diese Schwankungen in der Organisation der Individuen innerhalb einer phylogenetischen Reihe, die durch die Ausbildung einer bestimmten Knospungsart vorgezeichnet ist, zu erklären als umgekehrt anzunehmen, dass die Art der Knospung eine rascher wechselnde sei und demnach die Umbildung in der Organisation der Individuen den phylogenetischen Entwicklungsgang bestimme: so wird man der Gruppe der socialen Ascidien als einem phylogenetisch entstandenen Seitenzweig der zusammengesetzten Ascidien die systematische Bedeutung nicht absprechen können. Doch wird man sich hüten müssen, die Art der Knospenbildung bei der systematischen Einordnung als allein massgebend zu betrachten, denn es kann sehr gut der Fall sein, dass in der Knospung nachträglich Modifikationen bei solchen Spezies auftraten, die in der That nächste Verwandte sind. —

Lassen sich also die Ascidien von einer letzten gemeinsamen Stammform ableiten, deren Bau wir ungefähr in einer eben festgesetzten Larve in der ontogenetischen Entwicklung wiederfinden, so wird man die gemeinsame Vorfahrenreihe von da aus zu einem freischwimmenden, Larven ähnlichen Stadium zurückverfolgen können und auf die Stammform der Ascidien und Appendicularien stossen. Die Uebereinstimmung der geschwänzten Ascidienlarve mit Appendicularien ist niemals ernstlich in Zweifel gezogen wor-

den, und LEUCKART ¹⁾ hat vor dreissig Jahren diese für Entwicklungsstadien von Ascidien ansehen können, deren Festsetzung noch nicht beobachtet sei. Es wäre überflüssig, wenn ich hier den Vergleich nochmals durchführen wollte, und es wird genügen, wenn ich auf die am Schlusse dieses Abschnittes gegebene Tabelle verweise, aus welcher die Homologien der Organe sofort ersichtlich werden. Nur Eines muss ich hier noch erwähnen: die Uebereinstimmung des Peribranchialraumes der Ascidien mit den beiden Atrialgängen der Appendicularien. Bei den Ascidien entstehen bekanntlich zwei seitliche Ektodermeinstülpungen, welche den Kiemendarm umwachsen und zum Peribranchialraum werden, indem die beiden Einstülpungsöffnungen dorsalwärts vorrücken und zu einer unpaaren Egestionsöffnung verschmelzen. Bei den Appendicularien treffen wir somit die Verhältnisse dauernd, die bei den Ascidien nur vorübergehend in der Embryonalentwicklung durchlaufen werden. Die beiden Atrialgänge sind den beiden Peribranchialbläschen homolog, und die beiden Spalten des Kiemendarms, in welche sich die Gänge bei den Appendicularien öffnen, sind den beiden ersten Kiemenspalten der Ascidenembryonen, die sich oft durch bedeutendere Grösse auszeichnen, direkt zu vergleichen. —

Seit CUVIER ist die Zusammengehörigkeit der Ascidien und der freischwimmenden Tunikaten nicht mehr in Zweifel gezogen worden. Der äussere Cellulosemantel, die Verwendung des vorderen Darmabschnittes als Athemwerkzeug, der ventrale Endostyl, das dorsale Ganglion, das alles sind zu sehr in die Augen springende Aehnlichkeiten, als dass sie nicht sofort hätten erkannt werden müssen. Trotzdem stösst man aber, sobald man daran geht, den Vergleich zwischen den verschiedenen Formen durchzuführen, auf Schwierigkeiten. Die Mittheilungen über die Entwicklungsgeschichte der pelagischen Tunikaten sind sowohl in Bezug auf die Embryonalentwicklung als auch die Knospung so ausserordentlich widersprechende, wie kaum in einer andern Thiergruppe, so dass man nothwendiger Weise unter ihnen von einem theoretischen Gesichtspunkte aus eine Auslese treffen muss, wenn man die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse überhaupt zur Beurtheilung der Verwandtschaftsfrage herbeiziehen will. Die Hauptschwierigkeit liegt in der Beurtheilung des Kiemenspaltes der Salpen, dem Vergleiche desselben mit dem Respirationsorgane der Ascidien und der Zurückführung auf die Verhältnisse der Stammform.

¹⁾ R. LEUCKART, „Zoologische Untersuchungen. Salpen und Verwandte.“ 2. Heft p. 90. Giessen 1854.

Bei den Pyrosomen ist die Uebereinstimmung mit dem Respirationsapparat der Ascidien eine sehr bedeutende. Es vereinigen sich die dorsalen Abschnitte der beiden Kloakalbläschen aber nur auf einer unbedeutenden Strecke zur Bildung der unpaaren Egestionsöffnung, während die distalen dorsalen Enden getrennt bleiben und nicht wie bei den Ascidien zu einem einheitlichen Peribranchialraum verschmelzen.

Bei Anchinia und Doliolum wird man nicht zweifelhaft sein, die Kloakalhöhle als dem Peribranchialraum der Ascidien homolog zu betrachten. Während bei diesen letzteren durch die ausserordentliche Ausdehnung der Peribranchialbläschen beinahe der ganze vordere Darmabschnitt umwachsen und von Kiemenpalten durchbrochen wird, ist dies bei Anchinia und Doliolum nur im hinteren Theile der Athemhöhle der Fall, weil die ektodermale Kloakaleinstülpung mehr nach hinten gerückt ist. Die unpaare Kloakaleinstülpung der Anchinia ¹⁾ — für die Doliolumembryonen behauptet ULIANIN ²⁾ die Entstehung der Kiemenlamelle durch Verwachsung zweier ektodermaler Einstülpungen — ist aus einer Verschmelzung der beiden Peribranchialbläschen, die ja in der ontogenetischen Entwicklung der Ascidien stets stattfindet, entstanden zu denken.

Obwohl nun bei den Salpen das Kiemenband nach TODARO'S ³⁾ und SALENSKY'S (No. 51) Mittheilungen ganz aus entodermalen Falten sich bildet und als eine dieser Gruppe eigenthümliche Bildung angesehen werden müsste, lässt sich doch andererseits aus BROOKS' ⁴⁾ Beobachtungen eine andre Auffassung gewinnen, welche bereits vielfach angenommen wurde. Darnach entsteht die Kloakalhöhle aus ektodermalen Einstülpungen, deren Basis mit der dorsalen hinteren Wand der Athemhöhle verwächst. In der Medianebene liegt das Kiemenband als das Resultat dieser Verwachsung, während rechts und links davon die beiden Zelllagen atrophiren und so jederseits gewissermassen eine kolossale Kiemenpalte entstehen lassen, durch welche Athemhöhle und Kloake kommunizieren, welch' letztere dem Peribranchialraum und speziell dem dorsalen Theile desselben bei den Ascidien homolog ist. Der verschiedene histologische Charakter der dorsalen und der ven-

¹⁾ KOROTNEFF Nr. 28 p. 52.

²⁾ ULIANIN, „Ueber die embryonale Entwicklung der Dolioliden“ p. 476.

³⁾ TODARO, „Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe.“ Roma 1875. p. 748, 750.

⁴⁾ W. K. BROOKS, „The development of Salpa“ p. 322.

tralen Partie des ausgebildeten Kiemenbandes dürften dann auf die ektodermale oder entodermale Entstehung zurückzuführen sein. Das Kiemenband stellt also ein einfaches Rohr dar, das einen Theil der primären Leibeshöhle umschliesst, in welchem die Blutkörperchen cirkuliren.

Wenn somit in der Organisation der verschiedenen pelagischen Tunikatenformen und der Ascidien eine Uebereinstimmung herrscht, die zweifelsohne den nemlichen Bildungstypus beweist, wird es nun die Aufgabe sein, den wahrscheinlichen Gang der phylogenetischen Entwicklung der freischwimmenden, stockbildenden Formen zu verfolgen und das Verhältniss zu erörtern, in welchem diese zu dem Ascidienstamme stehen.

Im ersten Kapitel habe ich bereits erwähnt, dass GROBBEN (No. 15) die Phylogenie der Tunikaten erörtert hat und zu dem Resultate gekommen ist, dass die Dolioliden und Salpen von festgesetzten Synascidien abstammen. Den ersten Grund, der GROBBEN zu seiner Ansicht bestimmt hat und der in der Schwierigkeit der Vorstellung liegt, Knospen- und Stockbildung an freischwimmenden Formen auftreten zu lassen, habe ich oben bereits besprochen. Ein zweiter liegt für ihn in dem anatomischen Verhalten des Peribranchialraumes zum Kiemendarm, das sich von den Ascidien an bis zu den Salpen in eine ziemlich kontinuierliche Reihe bringen lässt, wenn man die Stadien der Reihenfolge nach einschiebt, die bei Pyrosomen, Anchinia, Doliolum Mülleri und *D. denticulatum* angetroffen werden. Die komplizirtesten Verhältnisse, die sich bei den grossen, solitären Ascidien finden und in einer theilweisen Abschnürung des dorsalen Theiles des Peribranchialraumes als Kloake von seinen seitlichen Theilen bestehen, wird wohl auch GROBBEN kaum als den Ausgangspunkt der ganzen Reihe, sondern als eine nach besonderer Richtung hin erfolgte Weiterbildung des einfacheren Verhaltens bei dem eben festgesetzten phylogenetischen Stadium betrachten.

Wenn mir nun der erste Grund nicht zwingend erscheint, so möchte ich, bevor ich den zweiten für überzeugend erachte, zuerst noch untersuchen, ob die Verschiedenheiten in dem Verhalten des Peribranchialraumes sich nicht auch durch Umbildungen von einer freischwimmenden Stammform aus erklären lassen.

In der That fällt es sehr leicht, sich vorzustellen, wie durch verschiedene Wachstumsmodifikationen der beiden ektodermalen Einstülpungen, welche, wie wir gesehen haben, der freischwimmen-

den Stammform der Ascidien und Appendicularien zukamen, die Kiemenbildungen der Pyrosoma, Anchinia, der Dolioliden und Salpen sich bilden konnten. Dass bereits bei der jüngeren Stammform aller acopen Tunikaten im Gegensatze zu den Appendicularien die beiden Atrialgänge zu einem einheitlichen Raume verschmolzen gewesen sein müssen, habe ich oben schon hervorgehoben, und Nichts lässt sich dagegen anführen, dass diese Stammform noch eine freischwimmende war, wie ja ein ähnliches Stadium thatsächlich in der Entwicklung von Clavelina existirt. Ich will nun hier nicht weiter ausführen, wie dieser einheitliche, dorsale Kloakalraum zum Peribranchialraum oder zur Kloake phylogenetisch sich weiter bildete, und nur darauf hinweisen, dass dieselben Prozesse in der ontogenetischen Entwicklung sich wiederfinden und dass es bei den solitären Ascidien schliesslich zu den komplizirtesten Endbildungen kommt. Die Ableitung der einfacheren Kiemenformen der Salpen und Dolioliden durch Rückbildung von denjenigen der Ascidien, findet in der Ontogenie keine Stütze. Wenn man die Thatsache, dass bei den Salpen die Egestionsöffnung in den ersten Entwicklungsstadien, ähnlich wie es bleibend bei den Ascidien der Fall ist, der Ingestionsöffnung näher liegt, in diesem Sinne verwerthet, so glaube ich, dass man aus ihr mehr folgert als sie in Wirklichkeit bedeutet.

Bei der Ableitung der pelagischen, stockbildenden Tunikaten aus festsitzenden Ascidien bleibt das Auftreten der Sinnesorgane bei den ersteren schwer verständlich, weil dieselben den letzteren durchaus fehlen. Es scheint mir auch für das Verständniss nicht viel gewonnen zu sein, wenn man behauptet, dass es dieselben Sinnesorgane seien, welche die Ascidienlarve besitze. Die Möglichkeit eines solchen Wiederauftretens zugegeben, so bleibt es dann doch wieder sehr seltsam, dass bei Pyrosomen das Auge ¹⁾, bei der Doliolidenart der Otolith, bei den Salpen wiederum das Auge ²⁾ auftritt, wenn diese Formen eine phylogenetische Reihe repräsentiren sollen.

¹⁾ Auf Taf. II. Fig. 8 E findet sich in Ussow's Arbeit (Nr. 55) für *Pyrosoma gigas* ausser dem Auge noch ein Otolith dem Ganglion anliegend gezeichnet.

²⁾ H. MÜLLER's (Zeit. f. w. Zool. Bd. IV p. 329) und Ussow's Deutung (No. 55 Fig. 6 u. 16 OB) des dem Ganglion anliegenden paarigen Gebildes als Gehörorgan scheint mir sehr problematisch und seine Homologie mit dem Otolith der Larven höchst unwahrscheinlich zu sein.

Freilich weichen in manchen Punkten, so namentlich der Muskulatur, die Dolioliden und Salpen vielmehr von den Ascidien ab als die Pyrosomen. Seltsam aber wäre dann auch das Wiederauftreten der freischwimmenden Larve bei den Dolioliden, die also das festsitzende Ascidienstadium, das sie phylogenetisch durchlaufen haben sollen, ganz überspringen. Gerade in der Entwicklungsgeschichte des Doliolum haben wir, wie ich fest überzeugt bin, den palingenetischen Vorgang der Umbildung einer freischwimmenden, Larven ähnlichen Stammform in die Doliolum- und somit auch Salpenform erhalten.

Gewiss ist es aber mit der Ansicht, welche die pelagischen Tunikaten von festgesetzten Synascidien herleitet, kaum in Uebereinstimmung zu bringen, dass wir weder bei Pyrosomen noch Dolioliden und Salpen auch nur ein einziges Gebilde finden, welches nur von festsitzenden Ascidien hätte erworben und auf die von ihnen abstammenden, freischwimmenden Formen vererbt werden können. Alle Organe, die bei den pelagischen Formen auftreten, sind entweder schon in der geschwänzten Larvenform vorhanden oder lassen sich leicht aus einer Weiterbildung erklären, ohne dass man dabei ein festsitzendes Stadium als Vorfahrenform annehmen müsste. Es wird dies aus der zum Schlusse gegebenen Tabelle ersichtlich sein. Weiter unten wird noch der eine Punkt erörtert werden, den man hier als Beweis heranzuziehen geneigt sein könnte, dass nemlich die Degeneration des Larvenschwanzes, die bei Doliolum noch jetzt in der ontogenetischen Entwicklung vor sich geht, nur so erklärt werden könne, dass man für alle diese Formen ein festsitzendes Vorfahrenstadium annimmt, durch welches die Rückbildung herbeigeführt wurde.

Von einem andern Gesichtspunkte aus habe ich es im ersten Abschnitte wahrscheinlich zu machen versucht, dass auch die Knospenentwicklung und der dadurch bedingte eigenthümliche Entwicklungszyklus der pelagischen Tunikaten gewiss nicht nothwendig von festgesetzten Ascidien her durch Vererbung überkommen angesehen werden müssen; es schien uns im Gegentheile wahrscheinlicher, dass dieselben bei Pyrosomen und Salpen selbstständig entstanden seien.

So scheinen mir denn die Thatsachen mit Sicherheit darauf hinzuweisen, dass all' die verschiedenen Formen im Tunikatenstamm direkt von einer freischwimmenden, Appendicularien oder Ascidienlarven ähnlichen Stammform sich herleiten und dass es

unnöthig ist, die stockbildenden, schwimmenden Mantelthiere von den Ascidien aus in einer phylogenetischen Reihe durch Pyrosoma-Anchinia-Doliolum zu den Salpen zu führen.

Und jetzt nur noch einige Worte über diesen Zweig des Tunicatenstammes. Wenige Zeit nachdem die Appendicularien, die sich in der Organisation nur wenig von der alten Stammform unterscheiden, sich abgespalten hatten, lief die phylogenetische Entwicklung in den Ascidien- und Salpenstamm auseinander. Von der Abtrennung der Appendicularien an begann die Rückbildung des Schwanzorganes, ein Prozess, der für die gesamte Weiterentwicklung von eminentester Bedeutung war. Im Ascidienstamm ist damit die Festsetzung verbunden; im Salpenstamm bleibt trotz der auftretenden Degeneration des Ruderorganes die freischwimmende Lebensweise möglich, weil gleichzeitig im vorderen Leibesabschnitte wesentliche Umbildungen aufzutreten begannen, welche die lokomotorische Funktion des hinteren Körperabschnittes übernehmen konnten. Es gehört hierher in erster Linie das Auftreten mächtiger Muskelreifen, durch deren kräftige Kontraktionen das Wasser aus der Kiemenhöhle in die Kloake und nach aussen getrieben und auf diese Weise der Körper vorwärts gestossen wird. Man wird sich hier erinnern müssen, dass bei den Ascidien die Muskulatur aus den Mesenchymzellen sich bildet und dass diese vorzüglich durch die aufgelösten Elemente des Larvenschwanzes bereichert werden. Im Salpenstamm tritt in der ontogenetischen Entwicklung nur bei Doliolum die geschwänzte Larvenform auf, aber der Degenerationsprocess ist hier zu wenig eingehend verfolgt worden, um zu bestimmen, ob die breiten Muskelbänder theilweise sich auch aus Material aufbauen, das dem Larvenschwanz entstammt. Beiläufig finde auch hier die Bemerkung Platz, die sich eigentlich aus der oben vertretenen Auffassung von selbst ergibt, dass die mächtigen Ringmuskelbänder der Dolioliden und Salpen Neubildungen sind und bei den Ascidien kein Homologon haben. Ob der breite Ringmuskel, der bei einigen Appendicularien anzutreffen ist, schon der Stammform zukam, dann im Ascidienstamme bei der Festsetzung gänzlich rückgebildet wurde, im Salpenstamme dagegen gerade durch mächtigere Entwicklung die freischwimmende Lebensweise trotz Degeneration des Ruderschwanzes ermöglichte, ist zwar nicht ganz sicher, aber doch sehr wahrscheinlich.

Im Salpenstamme machte sich, trotzdem die freischwimmende Lebensweise beibehalten werden konnte, sehr bald die Tendenz zur Knospenbildung bemerkbar, während dieselbe im

Ascidienstamme erst nach der Festsetzung auftrat. Ich glaube, dass man den Kraftaufwand bei einer freischwimmenden Bewegung im Wasser nicht allzu hoch anschlagen darf; er ist bei Thieren von nahezu dem spezifischen Gewichte des Wassers nicht sehr bedeutend. So ist es denn immer noch möglich gewesen, dass durch die Degeneration des Schwanzes genug Material — ernährendes und, wie es scheint, auch formatives — geschaffen wurde, um nicht nur die Umbildung des vorderen Körperabschnittes zu einem bewegungsfähigen Organismus, sondern auch das Auftreten von Knospen zu ermöglichen. Wenn es nach dieser Erörterung dann vielleicht seltsam erscheint, dass bei den festsitzenden Ascidien nur die solitären Formen zu grossen, die kompositen dagegen nur zu kleinen Individuen sich auszubilden im Stande sind, bei den pelagischen Tunikaten aber trotz des durch die freie Bewegung geforderten Kraftaufwandes selbst Kettenindividuen eine sehr bedeutende Grösse erlangen: so darf nicht übersehen werden, dass die Ernährungsbedingungen für ein freischwimmendes Thier unter allen Umständen ungleich günstiger sind.

Es trennten sich frühzeitig, wie ich glaube, vom Salpenstamme die Pyrosomen ab, welche noch nicht die ausgebildete Ringmuskulatur der Dolioliden und Salpen, einen unvollständig verschmolzenen Peribranchialraum und eine ganz eigenthümliche Knospengeneration zur Ausbildung bringen. Die geschwänzte Larvenform dürfte erst später in der ontogenetischen Entwicklung verloren gegangen sein, als die Bildung der Ascidiozooide am Cyathozoid ihrer jetzigen Form immer mehr sich näherte.

Später lief die phylogenetische Entwicklung in den Salpen- und Doliolidenzweig auseinander; Anchinia steht der Wurzel des letzteren näher als die andern Doliolumspecies. Den Salpen fehlt in der ontogenetischen Entwicklung das geschwänzte Larvenstadium; es kann dies unschwer mit der Entwicklung der Embryonen im Mutterleibe in Zusammenhang gebracht werden. Und vielleicht ist es gerade diese Art der Entwicklung, welche das freigewordene Thier befähigte, zu einer bedeutenderen Grösse heranzuwachsen und so die Kraftausgabe, welche durch den Mangel freischwimmender Jugendstadien erspart wurde, später zu einem mächtigen Wachstume zu verwenden.

So ist also die phylogenetische Entwicklung im ganzen Tunikatenstamme von den Appendicularien aufwärts, sowohl im Salpen- als Ascidienstamme bestimmt durch den unaufhaltsamen Degenerationsprozess des hinteren Leibesabschnittes. Ich glaube nicht,

dass man ein Verständniss dafür gewinnt, wenn man die Rückbildung des Larvenschwanzes der Ascidie als eine Folge ihrer Festsetzung ansieht; vielmehr hiesse dies Wirkung und Ursache verwechseln. Zuerst begann das Ruderorgan allmählig zu degeneriren, und die phylogenetische Entwicklung konnte nur nach zwei Richtungen hin erfolgen. Die eine führte zu den festgesetzten Ascidien, die andere zu den Dolioliden und Salpen, welche freischwimmend blieben.

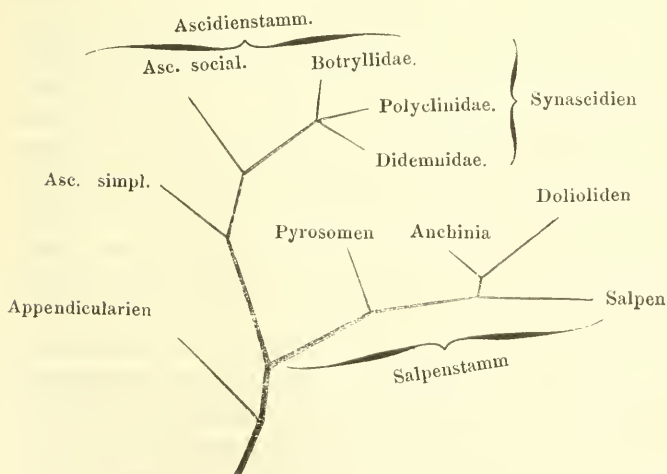
Mit Recht wird man nun aber nach dem Grunde fragen, der die Degeneration des hinteren Leibesabschnittes bei den Appendicularien ähnlichen Stammformen bedingte, um so eine bedeutende Weiterbildung des vorderen Abschnittes zu ermöglichen. Ich kann nicht glauben, dass diese Rückbildung durch irgend welche zufällige, äussere Einwirkungen hervorgerufen wurde, sondern es scheint mir dieselbe durch die gesammte Organisation jener Stammformen bedingt und nothwendig gewesen zu sein. Wenn es richtig ist, was ich im beschreibenden Theile dieser Arbeit bereits angedeutet habe und worauf ich später noch zurückkomme, dass der Larvenschwanz phylogenetisch aus dem zweiten Rumpfsegmente sich herausgebildet hat, so muss man bekennen, dass hier die natürliche Auslese aus einfachen Anfängen zu sehr komplizirten Endformen geführt hat. Und nun scheint es, dass die Natur in diesen letzten Stadien ihre umbildende Kraft erschöpft hat und dass dieselben in der That keiner weiteren Entwicklung mehr fähig gewesen sind. Nicht so der vordere Leibesabschnitt, der, wie ich glaube, aus der Verschmelzung des Kopf- und ersten Rumpfsegmentes hervorgegangen ist. Es lässt sich nun sehr gut einsehen, dass die Weiterentwicklung des vorderen Abschnittes die Rückbildung des hinteren bedingt haben konnte und um so rascher und intensiver erfolgte, je mehr der Degenerationsprozess fortschritt. Für das kausale Verständniss einer derartigen Entwicklung eines Körpertheiles auf Kosten des andern werden die Gesichtspunkte von eminenter Bedeutung sein, welche Roux ¹⁾ neuerdings aufgestellt hat und welche in der That zum Verständniss mannigfacher Umbildungen in der phylogenetischen Entwicklung wesentlich beitragen. Und wenn man nun fragen wollte, warum gerade von jenem phylogenetischen Stadium an, bis zu welchem

¹⁾ Roux „Der Kampf der Theile im Organismus. Ein Beitrag zur Vervollständigung der mechanischen Zweckmässigkeitslehre“. Leipzig 1881.

der hintere Leibesabschnitt in aufsteigender Entwicklung begriffen war, die Weiterbildung des vorderen in so bedeutendem Masse zu prävaliren beginnt, dass sie die Rückbildung des anderen hervorruft: so wird man vielleicht sagen müssen, dass bereits durch die eigenthümliche Weise wie die Bildung des Larvenschwanzes phylogenetisch zu Stande kam, seine Entwicklung nur bis zu einer gewissen Grenze möglich war.

Es ist hier derselbe Vorgang, welchen man als Korrelation der Organe zu bezeichnen pflegt, der in nur wenigen Fällen von uns in seinem kausalen Zusammenhange vollkommen verstanden wird und der eben darin besteht, dass das Auftreten oder Verschwinden von gewissen Eigenthümlichkeiten in dem einen Körpertheile nothwendig verbunden ist mit Veränderungen in einem andern, mögen dieselben nun rein morphologische sein oder gleichzeitig in einem Wechsel der Funktion bestehen. —

Ich gebe zum Schlusse dieses Abschnittes den Stammbaum der Tunikaten, wie er sich nach den Erörterungen in diesem und den vorhergehenden Kapiteln darstellt und füge eine Tabelle bei, aus welcher die Homologien der wichtigsten Organe bei den verschiedenen Formen ersichtlich sein werden.



Homologien der wichtigsten Organe der Tunikaten.

Appendicularien	Ascidienlarven	Ascidien	Pyrosomen	Dolioliden	Salpen
Kiemendarmhöhle Verdauungstraktus Flimmerbogen Flimmergrube (entod.)			Athemhöhle Verdauungstraktus Flimmerbogen Flimmergrube (ektod.)		
—	—	Hypophysisdrüse	—	—	—
Gehirn	Sinnesblase	Ganglion (?)	Ganglion		Ganglion
—	Auge	—	Auge	—	Auge
Otolith	Otolith	—	Otolith	Otolith	—
Schwanzmuskel	} Nährmat n. fr. Mesodz }		Elaeoblast		Elaeoblast
Nervenstrang			Kloake		Kloake
Chorda					
2 Atrialgänge	Kloakalbläsch.	Peribranch. u. Kloake	Peribranch.	Kloake	Kloake
2 Spiracula	Egestionsöffnung.	Egestionsöffg.	Egestionsöffg.	Egestionsöffnung	Egestionsöffnung
—	Längsmusk.	Muskelfaserzellen	Mesenchym-muskel	einzelne Mesenchym-muskelzellen	einzelne Mesenchym-muskelzellen
Ringmuskel	—	—	(?)	Ringmuskelbänder	Ringmuskelbänder

II.

Wenn es nunmehr als sicher angesehen werden kann, dass alle Tunikaten, wie ich im vorhergehenden Abschnitte zu zeigen versucht habe, von einer freischwimmenden, Appendicularien ähnlichen Stammform abzuleiten sind, so wird sich jetzt die Frage nach dem Ursprunge derselben aufdrängen, um auf diesem Wege den phylogenetischen Zusammenhang der Mantelthiere mit andern Thierstämmen zu erkennen. Es wird bei dieser Erörterung nur von den embryologischen Thatfachen ausgegangen werden können, denn nur in der Ontogenie der Tunikaten dürfen wir hoffen, jene Vorfahrenreihe, sei es nun mehr oder minder cenogenetisch, wiederzufinden.

An verschiedenen Stellen in der vorliegenden Untersuchung habe ich von der These ausgehend operirt, dass die Ascidienlarve aus einem Kopf- und zwei darauf folgenden Rumpfsegmenten zusammengesetzt sei. Kopf und erstes Rumpfsegment seien zum Vorderleib der Larve verschmolzen, das zweite Rumpfsegment sei der Larvenschwanz.

Lassen nun die von LANGERHANS und FOL an Appendicularien und von KUPFFER bei *Ascidia mentula* im Schwanze beobachteten eigenthümlichen Muskelverhältnisse und gangliösen Anschwellungen des Nervenstranges und dessen Seitenäste auf wirk-

liche Segmente schliessen und sind sie nicht etwa als pseudosegmentale Anordnung zu deuten, so wird man sich wohl genöthigt sehen, den Larvenschwanz der übrigen Ascidien, der zweifelsohne dem der Appendicularien in toto homolog zu setzen ist, aus dem zweiten und einer Anzahl nachfolgender Rumpfsegmente hervorgegangen aufzufassen. Die Zahl der verschmolzenen Segmente wird sich aber dann nicht mehr feststellen lassen; es müsste denn sein, man vertraute der Anzahl der zu einer Längsreihe angeordneten Muskelzellen der Mesodermstreifen bei der Annahme, dass — ähnlich wie bei *Amphioxus* — die Länge einer Muskelzelle einem Segmente entspricht. Die Variabilität der Zahl der Zellen im Larvenschwanz ein und derselben Spezies wird diesen Anhaltspunkt als etwas gar zu unsicher erscheinen lassen müssen. Nicht viel zuverlässiger ist die Zahl der gangliösen Anschwellungen des Nervenstranges.

Wie dem auch sei, so kann ich doch keinesfalls in Abrede stellen, dass sich die Auffassung, die in dem Ascidien Schwanz mehrere verschmolzene Rumpfsegmente erkennt, vertheidigen lässt. So kann man auch in Bezug auf die horizontale Gliederung innerhalb des Tunikatentypus dann eine ziemlich vollständige Reihe aufstellen, die mit jenen Appendicularien beginnt, die auf die Verhältnisse beim *Amphioxus* in gewisser Weise hindeuten, durch ähnliche Befunde wie bei *Ascidia mentula* zu den übrigen Ascidien führt, an die sich die eigenthümliche Entwicklungsweise der *Molgula* anreicht, in welcher nur noch Kopf und erstes Rumpfsegment zur Ausbildung kommen, während die folgenden Segmente vollständig degenerirt in einem mesodermalen Zellhaufen wiederzufinden sind. Daran schliessen unmittelbar die Verhältnisse bei den Salpen an, bei denen der Elacoplast im Hintertheile des Körpers des Embryo die degenerirten Segmente andeutet¹⁾.

Ich halte die Auffassung, dass der Larvenschwanz der Ascidien nur Einem Segmente gleichzusetzen oder aus einem solchen hervorgegangen sei, für wahrscheinlicher. Denn in der Entwicklungsgeschichte lassen sich keine bestimmten Andeutungen für das Gegentheil finden. Der hintere Leibesabschnitt, aus welchem sich der Ruderschwanz entwickelt und den wir in Fig. 31 auf Taf. III deutlich erkennen können, erscheint durchaus als ein einheitliches

¹⁾ Dass der Elacoplast der Salpen dem rückgebildeten Larvenschwanz der Ascidien zu vergleichen sei, hat bereits SALENSKY (Nr. 48) betont.

Stück, in welchem auch nicht die Spur einer Gliederung wahrzunehmen ist. Selbst dann, wenn die Muskelzellen in vertikalen Reihen angeordnet wären, wie es nach REICHERT's Beobachtungen bei *Botryllus violaceus* der Fall sein soll, könnte dies kaum mit gutem Grunde als eine Segmentation angesehen werden. Denn zu dieser gehört mehr als die blosse Wiederholung einer vertikalen Zellreihe in der Richtung der horizontalen Körperaxe. Wenn auch zugegeben werden muss, dass es unter gewissen Verhältnissen möglich ist, dass ein Segment nur die Länge einer Zelle haben kann — wie ja bei *Amphioxus* in der That eine Muskelzelle sich durch ein ganzes Segment hindurchzieht — so ist es doch niemals die Wiederholung dieser Zellen allein, welche als Segmentation gedeutet wird. Bei *Amphioxus* wird diese Muskelzellenanordnung durch einen ziemlich komplizirten Entwicklungsvorgang erreicht, bei den Ascidien aber wäre die vermeintliche Segmentation schliesslich nichts anderes als eine reihenweise Anordnung der seitlichen Entoblastzellen des jungen Embryo und man könnte es füglich nur als konsequent bezeichnen, wenn man eine einfache Gastrula, die sich aus regelmässig gelagerten Zellkränzen zusammensetzt, als gegliedert ansehen wollte. Die wahre Segmentation hat damit nichts zu schaffen.

Auf die Entstehungsweise des Larvenschwanzes aus dem zweiten Rumpfsegmente werde ich nach den früheren Erörterungen nicht nochmals zurückzukommen haben, und ich will hier nur daran erinnern, dass das zweite Rumpfsegment sich gegenwärtig als der hintere Abschnitt einer Gastrula darstellt, die auf der dorsalen, durch die Lage des Blastoporus bestimmten Seite in der ganzen Medianlinie einen nervösen Zellstreifen zur Differenzirung bringt. So wie gegenwärtig in der ontogenetischen Entwicklung dürfte auch in der phylogenetischen dieses Gastrula ähnliche Stadium das letzte gewesen sein, bei welchem der vordere und der hintere Abschnitt des Thieres wesentlich homomorph waren, denn von da ab schlug der hintere die eigenthümliche Entwicklung zum Larvenschwanz ein.

Man wird nun aber fragen, was denn zur Ansicht berechtige, dass der vordere Abschnitt der Ascidien aus einem Kopf- und Rumpfsegmente zusammengesetzt sei. Es kann nicht geleugnet werden, dass der Vorderleib der Ascidien in seiner ersten Anlage genau ebenso ein einheitliches Stück repräsentirt wie der Hinterleib, den wir einem Segmente gleichsetzten. Wenn wir ihn aber trotzdem durch Verschmelzung zweier Theile entstanden auffassen,

so geschieht dies deshalb, weil die ganze festgesetzte Ascidie und ebenso der Salpenkörper in toto nur dem vorderen Abschnitte der Larven und Appendicularien zu homologisiren sind, während der hintere rückgebildet wurde. Wenn es nun richtig ist, dass alle Bilaterien eine Stammform besitzen, welche aus Kopf- und Rumpfsegment sich zusammensetzt, und dass diese beiden Abschnitte für die Existenz des Thieres unbedingt nothwendig sind: dann werden dieselben auch im Tunikatenkörper und auch in der frühesten embryonalen Anlage desselben vorhanden sein müssen. Denn wie im beschreibenden Theile ausführlich erörtert worden ist, bildet sich der vordere Abschnitt zur Tunikatenform durch ein einfaches Grössenwachsthum, das mit mannigfachen Faltungen der beiden Blätter verbunden ist, niemals aber durch eine Art von Knospenentwicklung, die als Segmentirung irgendwie gedeutet werden könnte.

Uebrigens hat man mehr als einmal versucht, in dem Tunikatenkörper eine ganze Reihe von Segmenten nachzuweisen, wie dies denn auch eine nothwendige Konsequenz der Dohrn'schen Degenerationstheorie ist, welche bekanntlich die Mantelthiere von gegliederten Vertebraten ableitet. Bei den Salpen und Dolioliden sind es die mesodermalen Muskelreifen, bei den Ascidien die Kiemenspaltenreihen des Entoderms, welche auf eine Segmentirung hindeuten. Schon dieser Unterschied wird, da der Salpenkörper dem Ascidienleib gleichzusetzen ist, genügen, um die Ueberzeugung zu erwecken, dass wir es nur mit pseudosegmentalen Bildungen zu thun haben. Zwei vollkommen gleichwerthige Abschnitte des Vorderleibes im ganzen Tunikatenstamme sind der respiratorische und der verdauende Theil des Darmtrakts; und ich würde kein Bedenken tragen, dieselben mit den beiden verschmolzenen Segmenten in Zusammenhang zu bringen, wenn nicht der verdauende Theil des Darmes ontogenetisch aus jenem ersteren sekundär hervorgewüchse. Bei der ausserordentlich einfachen Organisation der ursprünglichen, Gastrula ähnlichen Stammform, auf welche Kopf- und Rumpfsegment in ihrem ersten Auftreten zurückzuführen sein werden, kann die Gliederung sich nur im Darm- und Nervenrohr¹⁾ bei gleichzeitigem Auftreten einer äusseren Einschnürung geäußert haben. Daher wird jene ursprüngliche Segmentation

¹⁾ Vielleicht dürfte das von KOWALEVSKY bei *Didemnum styliiferum* entdeckte Eingeweideganglion von diesem Gesichtspunkte aus zu verstehen sein.

sich leicht verwischt haben können, so dass die beiden Theile im vorderen Körpertheile der Tunikaten sich jetzt nicht mehr mit Sicherheit unterscheiden lassen. Das hintere Rumpfsegment ist nur deshalb noch deutlich, weil es frühzeitig einen besonderen Entwicklungsgang eingeschlagen hat.

In Bezug auf den Ursprung des Kopf- und der Rumpfsegmente möchte ich hier noch Einiges hinzufügen. Alle Thierformen der Metazoen werden, wenn die Gasträatheorie, woran kaum zu zweifeln, richtig ist, von einer ungegliederten Stammform abzuleiten sein. Die Differenzirung in Kopf und Rumpf kann nun auf zwei Weisen phylogenetisch entstanden gedacht werden. Erstlich dadurch, dass durch die bestimmte Bewegungsweise nach einer Richtung hin die beiden Abschnitte an dem ursprünglich einheitlichen Organismus sich zu differenziren begannen, so dass also der vordere, als Kopf bezeichnete, und der hintere, der Rumpf, als zwei heteromorphe Theile eines ursprünglich einheitlichen Segmentes anzusehen sind. Zweitens lässt es sich vorstellen, dass der aus nur einem Segmente bestehende Thierkörper durch eine Art unvollständige Knospung ¹⁾ ein zweites, vollkommen homodynames erzeugte, welche später zu den beiden dimorphen als Kopf und Rumpf bezeichneten sich umbildeten, welche allen Bilaterien zukommen scheinen.

Für die segmentirten Thiere scheint mir diese zweite Ansicht wahrscheinlicher zu sein, weil die Segmentation bei ihnen im Wesentlichen in einer Wiederholung des ersten Rumpfsegmentes besteht und sich diese besser begreifen lässt, wenn demselben eine selbständigere Individualität zukommt. Der segmentirte Organismus lässt sich dann seiner ursprünglichen Genese nach als eine Knospenkette auffassen, deren einzelne Glieder vollkommen homodynam sind und gleichzeitig bis auf eines homomorph. Ich glaube, dass diese Auffassung für die Thiere von echtem segmentalem Bau z. B. Anneliden zutreffend sein dürfte und möchte davon die Pseudosegmentation unterscheiden, welche darin besteht, dass ein seiner phylogenetischen Entstehung nach einheitliches Stück in Abschnitte

¹⁾ Ich will hier nicht erörtern, dass diese Auffassung eigentlich mit HAECKELS ursprünglicher, in der generellen Morphologie vertretener Ansicht über das segmentirte Thier besser übereinstimmt als mit der späteren in der Monographie der Kalkschwämme, in welcher die segmentirten Thiere als stauraxiale, gegliederte Personen die dritte Abtheilung in der 3. Kategorie (Person) der morphologischen Individuen bilden.

zerfällt. Diese Pseudosegmentation kann sich unter Umständen nur auf einzelne Theile erstrecken und auch innerhalb eines wirklichen Segmentes auftreten, wie z. B. die pseudosegmentale Muskelanordnung im Larvenschwanz der Ascidien und wahrscheinlich auch der Appendicularien.

Es fällt nicht schwer, einzusehen, dass die Pseudosegmentation durch vielfache Uebergänge mit der Theilung und Strobilabildung verbunden sein wird, die sich von der ersteren dadurch unterscheiden, dass hier die Abschnitte selbständige physiologische Bedeutung erlangen und zu neuen Individuen werden. So kann man denn auch die Pseudosegmentation als unvollständige Theilung definiren. Sie wird ebenfalls auch mit der Knospenbildung unsegmentirter Thiere Aehnlichkeit haben müssen, weil eben Theilung und Knospung nicht durchaus scharf von einander zu scheiden sind. Der Genese nach ist die echte Segmentation, wie wir gesehen haben, wahrscheinlich auf die Knospenbildung einer unsegmentirten Stammform zurückzuführen, bei welcher aber die Knospe keine physiologische Selbständigkeit erlangte, sondern im Gegentheil sich zu einem Theile des Ganzen differenzirte und als erstes Rumpfsegment von dem zum Kopf gewordenen vorderen sich unterschied. So wird man die wahre Segmentation als eine unvollständige Knospung definiren können, bei welcher die beiden Stücke heteromorph werden. Man pflegt aber nur die Thiere segmentirt zu nennen, bei welchen ausser Kopf und Rumpf noch eine Anzahl homomorpher Abschnitte vorhanden sind, bei welchen also das erste Rumpfsegment noch eine Anzahl neuer knospt. Von dieser Knospung eines einzigen Segmentes, welche der wahren Segmentation den Ursprung gab, ist aber wohl die echte Knospung von solchen Thieren zu unterscheiden, die sich, wie z. B. der Ascidien- und Salpenkörper, aus zwei Segmenten, dem Kopf und Rumpf, zusammensetzen. Diese beiden Segmente sind aber schon sehr frühzeitig bei einer alten Stammform zur Bildung des vorderen Leibesabschnittes der Larven ähnlichen Form verschmolzen.

IV. Die Stellung der Tunikaten im System.

I.

Niemand von den älteren Beobachtern der Tunikaten zweifelte an der Richtigkeit der CUVIER'SCHEN Auffassung über die Beziehungen der Tunikaten zu den Mollusken, und GEGENBAUR stellte sie noch 1859 in der ersten Auflage seiner vergl. Anatomie (Nr. 11) zu denselben. Es beruhte, wie ja zur Genüge bekannt, die Zurückführung der Tunikaten auf den Molluskentypus auf einer falschen Orientirung des Tunikatenkörpers, an welchem Bauch und Rückenseite, Vorn und Hinten verwechselt wurden.

HANCOCK (Nr. 18) hatte 1850 bereits auf die Aehnlichkeit der Tunikaten mit den Süßwasserbryozoen hingewiesen, und noch in demselben Jahre vereinigte MILNE-EDWARDS diese beiden Klassen unter dem Namen „Molluscoidea“, den CLAUS in der zweiten Auflage seines Lehrbuches festhielt, während GEGENBAUR die Tunikaten sammt den Bryozoen zu den Würmern stellte, eine Auffassung, welcher HAECKEL in seinen um die Mitte der siebziger Jahre erschienenen Schriften beipflichtete. HUXLEY fügte 1853 den Molluskoiden als dritte Gruppe die Brachiopoden hinzu, gestützt auf Aehnlichkeiten, welche OWEN (Nr. 46) schon 1835 zwischen diesen und Tunikaten erkannt zu haben geglaubt hatte. Alle diese Betrachtungen gehen von der Annahme einer vollständigen Homologie der Kiemenhöhle und der Lippenzapfen der Tunikaten mit dem Schalenraum und den Armen der Brachiopoden und der Tentakelscheide und den Tentakeln der Bryozoen aus.

Die Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Ascidien, die wir den bedeutsamen Untersuchungen KOWALEVSKY'S und KUPFFER'S verdanken, hat in der Auffassung der Verwandtschaftsbeziehungen der Tunikaten mit einem Schlage einen gewaltigen Umschwung eintreten lassen, so dass selbst die vorsichtigsten Forscher sich genöthigt sahen, dieselben sowohl von Würmern, als auch von Mollusken zu trennen und wenigstens zu einem neuen Typus zu erheben (GEGENBAUR Nr. 12).

Auch K. E. BAER (Nr. 1, 1873) vermochte in seiner Gegen-schrift die bedeutungsvollen entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen nicht zu entkräften, und er stellt sich ausschliesslich auf den vergleichend-anatomischen und physiologischen Standpunkt, um die von CUVIER verflochtenen Beziehungen zwischen Tunikaten und Mollusken neu zu begründen. BAER'S Versuch muss aber bei der

irrigen Voraussetzung einer Homologie zwischen den Siphonen der Mollusken und der Egestions- und Ingestionsöffnung der Ascidien, bei einer willkürlichen Definition von Rücken- und Bauchseite als verfehlt betrachtet werden und wurde denn auch in der That von vielen Seiten, unter anderen auch von SALENSKY, zurückgewiesen.

Der REICHERT'SCHEN Schule blieb es vorbehalten, die Richtigkeit der Beobachtungen KOWALEVSKY'S und KUPFFER'S anzuzweifeln und die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen Tunikaten und Vertebraten vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte als unbegründet zurückzuweisen. Bereits von anderer Seite ist man der zum Theil recht anspruchsvollen Polemik entgegengetreten, und es wäre überflüssig, wenn ich hier auf DÖNITZ' (Nr. 6) Mittheilungen weiter eingehen wollte. Nicht unerwähnt darf bleiben, dass früher bereits GIARD sich gegen die Vertebratenverwandtschaft der Tunikaten erklärt hatte.

Dass durch die Untersuchungen KOWALEVSKY'S zwischen dem Entwicklungsmodus der Ascidien und des Amphioxus unzweifelhaft bedeutende Aehnlichkeiten aufgedeckt worden waren, konnte Niemand bezweifeln. Nur wurden den ähnlichen Vorgängen eine sehr verschiedene Bedeutung beigelegt. REICHERT betrachtet die Chorda und das Nervenrohr im Ascidienlarvenschwanz nur als analog den entsprechenden Gebilden der Vertebraten, und er fasst das Ergebniss seiner Untersuchung mit folgenden Worten zusammen: „Und dennoch hat man es nur mit einer physiologischen Analogie zu thun! Legt man den Massstab der Homologie an, so treten die morphologischen Unterschiede der in gewissen Leistungen übereinstimmenden Gebilde sofort hervor, und die vergleichende Anatomie hat am Schwanze der Ascidienlarven vielmehr ein kostbares Beispiel, um dem Anfänger den Unterschied zwischen analog und homolog verwandten Formen zu demonstrieren. — Dem Schwanze der Ascidienlarven homologe Organe scheinen nur in den Ruderschwänzen anderer Tunikaten, bei den Larven der Dolioliden und bleibend bei Appendicularien vorhanden zu sein.“

Weitaus die grösste Mehrzahl der Zoologen aber fasste die Organe im Larvenschwanz als homolog denjenigen der Vertebraten auf und erkannte somit in den Tunikaten nahe Verwandte der Wirbelthiere. Ja, man glaubte in den Ascidien endlich die langvermissten Bindeglieder gefunden zu haben, durch welche die Avertebraten phylogenetisch zu Wirbelthieren aufgestiegen seien. Mit Recht wendete aber dagegen K. E. BAER ein, dass gerade die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen diese Auffassung nicht

bekräftigen, indem er sagt: „Die Hypothese ist doch biegsam. Nach dem gewöhnlichen Raisonement ist das, was sich sehr früh in der Entwicklung zeigt, das Erbtheil von den frühesten Ahnen. Darnach müssten die Ascidien von den Wirbelthieren abstammen und nicht umgekehrt.“ (Nr. 1, p. 7.)

Dies scheint für DOHRN der Ausgangspunkt in seiner bekannten Abhandlung: „Die Abstammung der Vertebraten und das Prinzip des Funktionswechsels“ gewesen zu sein, in welcher die Tunikaten und der Amphioxus als degenerirte Wirbelthiere betrachtet werden. Nothwendigerweise musste man sich dann nach anderen Vorfahren für die Wirbelthiere umsehen und fand solche in den Anneliden. KOWALEVSKY hatte bereits in seinen ausgedehnten embryologischen Untersuchungen auf die Aehnlichkeiten zwischen diesen beiden Thiertypen hingewiesen, und SEMPER gebührt in erster Linie das Verdienst, ein umfassendes Beweismaterial für diese Verwandtschaftsbeziehung vorgebracht zu haben. Auf der andern Seite anerkennt SEMPER nicht die Uebereinstimmung zwischen Amphioxus, Tunikatenlarven und Vertebraten und leugnet jede nähere Verwandtschaft der letzteren mit den Tunikaten, die er in die Nähe der Mollusken zurückversetzt.

Die Brüder HERTWIG haben neuerdings in ihrer Coelomtheorie die Tunikaten als sechste Gruppe der Coelhelminthen zu den Enteroceeliern gestellt. Obwohl sie sich darüber nicht aussprechen, scheint doch schon aus ihrer Tabelle (p. 134) hervorzugehen, dass sie die verwandtschaftlichen Beziehungen der Ascidien zu den Vertebraten nicht für so ganz nahe halten und sich DOHRN's Auffassung nicht unbedingt anschliessen.

Es wird sich nun zunächst empfehlen, die Aehnlichkeit der Entwicklung von Amphioxus und Ascidien zu prüfen und zu untersuchen, inwieweit dieselbe die Annahme einer inneren Verwandtschaft der Tunikaten und acephalen Vertebraten berechtigt. Denn auf die Aehnlichkeit der Embryonalentwicklung gründet sich die von DOHRN vertretene Degenerationshypothese. Dass der Amphioxus zu den Wirbelthieren zu stellen sei, scheint mir durch die neuesten entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse endgültig erledigt zu sein. Aber es gehört diese Frage ebensowenig in den Bereich dieser Untersuchung wie die nach dem Zusammenhange der Vertebraten mit gegliederten Würmern, und es soll hier nur der Versuch unternommen werden, für die Tunikaten, deren älteste Stammform wir im vorigen Kapitel als dreigliedrige, aus Kopf und zwei Rumpfsegmenten zusammengesetzte kennen gelernt haben,

zu irgend einem andern Thiertypus eine Verwandtschaftsbeziehung zu finden. Wie wir gesehen haben, war diese Stammform ausserordentlich einfach organisirt und über die Gasträaform noch nicht viel hinausgekommen. Das, was die einzelnen Segmente jener von dem Bautypus dieser unterschied, war vielleicht nur die Differenzirung eines Nervenrohres in der dorsalen Medianlinie. Möglicherweise besass diese Stammform wie HATSCHEK's Trochosphära ein Exkretionsorgan und einzelne Mesenchymzellen, die aber dann verschwunden sein würden.

Wenn es nach den vorhergegangenen Auseinandersetzungen schon ganz sicher wäre, dass die Tunikaten wirklich direkt aus einer solchen Stammform abzuleiten sind, so wäre es eigentlich dadurch schon bewiesen, dass sie unmöglich von Amphioxus und den niedersten Wirbelthieren durch Rückbildung entstanden sein können. Es soll aber hier noch die Grundlage dieser Degenerationshypothese selbst geprüft werden, damit es sich erweise, dass die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen nicht so klar und deutlich für eine Vertebratenabstammung sprechen, wie man von gewisser Seite gern anzunehmen geneigt ist.

II.

Durch die ausgezeichnete Untersuchung HATSCHEK's über die Entwicklung des Amphioxus (No. 19), welche KOWALEVSKY's Mittheilungen (No. 32 u. 33) ergänzt und an wesentlichen Punkten bereichert, ist eine sichere Basis geschaffen worden, die eine eingehende Vergleichung des Entwicklungsganges der Ascidien und der niedersten Wirbelthiere ermöglicht und uns bestimmtere Ansichten über die Verwandtschaft dieser beiden Thiergruppen gewinnen lässt.

In beiden Fällen ist die Furchung eine totale, keineswegs aber so reguläre, wie man dies früher allgemein annahm. Bei *Clavelina* zerlegt schon die zweite Furche den Embryo in ungleiche Theilstücke, bei *Amphioxus* tritt die Grössenverschiedenheit der Zellen erst später auf. Während aber bei *Amphioxus* die grossen Zellen, in der Achtzahl regelmässig den vegetativen Pol umlagernd, der späteren Rückenseite angehören und zum Entoderm werden, bedingen die beiden grossen Zellen bei *Clavelina* auf dem achtzelligen Stadium die bilaterale Symmetrie und bilden einen Theil des Ektoblastes. Dies beweist zur Genüge, dass die ungleichmässigen Furchungserscheinungen in beiden Fällen ganz verschiedenen Ursprunges sind.

Im Allgemeinen sind die ersten Entwicklungsvorgänge bei den Ascidien bedeutend abgekürzter als bei *Amphioxus*, der in dieser Beziehung noch viel mehr auf die primären, durch die Theorie geforderten Verhältnisse hinweist. So sehen wir denn bei *Amphioxus* als das Resultat der Furchung eine aus zahlreichen, freilich nicht durchaus gleichartigen Zellen zusammengesetzte Blastula, die durch einen Invaginationsprozess zur Gastrula wird. Erst an dieser konnte HATSCHKE den bilateral symmetrischen Bau nachweisen. — Bei unserer Ascidie liegen vom Beginne der Furchung an die Zellen ziemlich dicht aneinandergedrückt, so dass man von einer Furchungshöhle kaum reden kann, und demgemäss auch eine deutliche Blastula nicht zur Ausbildung gelangt. Die Bilateralität der Larve konnte schon vom achtzelligen Furchungsstadium an verfolgt werden, und die sechzehn Zellen liegen in zwei Schichten zu je acht gruppiert, die beiden primären Keimblätter darstellend, übereinander.

In beiden Fällen erfolgt der Verschluss des Gastrulamundes, der ursprünglich den ganzen Rücken einnimmt, von vorn nach hinten zu; die Bildung des Nervenrohres beginnt hinten und schreitet nach vorn vor; die dorsalen, unter dem Nervenrohr liegenden Entodermzellen lösen sich aus dem Verbande der den Darmtraktus bildenden Elemente und entwickeln sich zu dem als Chorda bezeichneten Stützorgane. Zu beiden Seiten desselben entwickelt sich eine einzellige Schicht von Muskeln.

Damit ist die Aufzählung der Uebereinstimmungen erschöpft, und es wird nun zu prüfen sein, in wie weit dieselben zur Annahme einer inneren Verwandtschaft von Tunikaten und Vertebraten berechtigen.

Ich will nun gleich im Voraus bemerken, dass die Uebereinstimmung sich nur auf sehr frühe Entwicklungsstadien bezieht, wenn die junge *Amphioxus*larve noch nicht den typischen Vertebratenbau, der Ascidienembryo noch nicht den Typus eines Tunikaten zeigt. Das letzte, in allen wesentlichen Punkten übereinstimmende Stadium dürfte in Fig. 27 oder höchstens Fig. 28 wiedergegeben sein. Von da ab geht der Entwicklungsmodus in beiden Gruppen nach zwei differenten Richtungen auseinander.

Die Chorda entsteht bei *Amphioxus* aus einer dorsalen Darmausstülpung, deren Wände fest aneinander gedrückt sind. Durch Verschiebung der Zellen erscheint die Chorda auf dem Querschnitt später aus vier sich durch die ganze Breite des Organes erstreckenden Zellen, endlich nur aus drei zusammengesetzt. Bei

Clavelina tritt die Anlage der Chorda viel früher, noch vor Vollendung des Gastrulastadiums auf. Sie setzt sich aus den beiden dorsalen Entodermzellstreifen zusammen, die mit dem Schwunde des Blastoporus aneinander gerückt sind. Der Querschnitt zeigt also zwei bilateral gelegene, nur die halbe Breite aber die ganze Höhe des Organes einnehmende Zellen, die sich weiterhin verschieben, so dass sich die Chorda als eine Zellreihe darstellt. Niemals erreicht die Ascidienchorda den komplizirten Bau wie die des Amphioxus.

Beim *Amphioxus* tritt die das Vertebrat charakterisirende horizontale Gliederung in einzelne Körpersegmente auf, während der Ascidienleib, wie bereits erwähnt, in einen vorderen Abschnitt und in einen Schwanztheil sich gliedert. Im ersteren Falle beruht die Segmentirung auf gewissen Faltungen der paarigen Mesoblastausstülpungen des Entoderms, während bei den Ascidien das Mesoderm zwar auch entodermalen Ursprungs ist, sich aber als zwei durchaus ungegliederte, einschichtige Zellstränge darstellt. Auf den verschiedenen phylogenetischen Ursprung beider Bildungen habe ich früher bereits hingewiesen. — Bei *Amphioxus* schliessen die Mesodermwandungen eine sekundäre, enterocoele Leibeshöhle ein, durch welche die primäre verdrängt wird; bei den Ascidien bleibt diese letztere stets bestehen, weil das dem Entoblast entstammende Mesoderm in seiner Anlage und auch weiterhin nur eine Zellschicht repräsentirt. Während bei den Anneliden durch Theilung der beiden grossen Mesodermmutterzellen ebenfalls zwei Zellstreifen entstehen, welche aber weiterhin zu epithelialen Zellsäcken sich umbilden und die primäre Leibeshöhle, in welcher sie ursprünglich gelegen waren, verdrängen, bleiben bei den Ascidien die seitlichen Mesodermstreifen einfach, und die im vorderen Abschnitte eintretende Zellvermehrung führt nur zur Bildung von freien Mesodermzellen.

Die der Chorda unmittelbar anliegenden Zellen des Mesoderms liefern bei *Amphioxus* und Ascidien die Muskulatur, aber die histologische Differenzirung ist äusserst verschieden. Bei *Amphioxus* scheidet jede Muskelzelle an der der Chorda zugekehrten Seite nur eine mächtige quergestreifte Fibrille aus, die sich so innig an die der vorhergehenden und nachfolgenden Muskelzelle anfügt, dass eine segmentale Unterbrechung nicht nachzuweisen ist und man eigentlich sagen kann, „dass eine Zellreihe eine gemeinschaftliche Fibrille ausscheide, die sich durch die Länge des Körpers kontinuierlich verfolgen lässt“ (HATSCHKE l. c. p. 65).

Den ganz differenten Bau der Schwanzmuskelzellen habe ich oben ausführlicher beschreiben müssen: eine jede Zelle scheidet sowohl an der äusseren als inneren Seite zahlreiche Fibrillen ab, von denen die oberen und unteren zu einander in einem spitzen Winkel verlaufen.

Diese eben angeführten Differenzpunkte in der Entwicklungsweise bei *Amphioxus* und *Ascidien* scheinen mir sehr wesentlich zu sein und dürfen bei der Beurtheilung der Verwandtschaftsbeziehungen nicht unberücksichtigt gelassen werden.

Homolog ist in beiden Fällen offenbar das Nervensystem, das in der That auch eine sehr bedeutende Aehnlichkeit der Entwicklungsweise zeigt. HATSCHKE hat ausser dem Auge ein wenig hinter demselben, im fünften Metamer einen zweiten Pigmentfleck im Nervenrohr des embryonalen *Amphioxus* entdeckt, und es ist vielleicht möglich, dass diese beiden Gebilde dem Auge und Otolith des *Ascidienembryo* homolog sind. Von den gleich benannten Sinnesorganen der Vertebraten sind aber diese durchaus verschieden.

Die Mesodermstreifen und die Chorda der *Ascidien* aber dürften mit dem Mesoblast und der Chorda des *Amphioxus* keinen gemeinsamen Ursprung haben und demnach auch nicht homolog sein. Es ist denn auch ebenso leicht zu begreifen, wie diese Gebilde bei den *Ascidien* phylogenetisch in ähnlicher Weise entstanden sein konnten wie sie gegenwärtig ontogenetisch sich bilden, als dieselben durch Rückbildung aus den gleich benannten, aber sehr verschieden gebauten Organen der Fische und des *Amphioxus* hervorgehen zu lassen. Im Gegentheile muss man sich, wenn man DÖRRN's Ansicht für die richtige hält, über den ganz auffallenden Mangel jeglichen Bindegliedes zwischen *Amphioxus* und *Appendicularien* wundern und wird vergeblich versuchen, diese Degenerationsreihe irgendwie in der Ontogenie wiederzufinden, welche gerade einen ganz andern Entwicklungsgang andeutet. Zudem glaube ich, dass eine derartige Degeneration einen schwer vorstellbaren physiologischen Prozess darstellt. Es soll nemlich der Darmtraktus in einer grossen Anzahl von Rumpfsegmenten bis auf einen Zellstrang schwinden, dagegen die Chorda, das Nerven- und Muskelsystem, Organe also, die gerade nur vom Darm aus ernährt werden können, persistiren. Diese so bedeutend rückgebildeten Segmente sollen den Larvenschwanz bilden, der physiologisch nichts weiter mehr als ein Lokomotionswerkzeug repräsentirt.

So kehren wir denn zu unserer dreigliedrigen Stammform

zurück, bei welcher noch nicht Kopf und erstes Rumpfsegment zu dem einheitlichen Abschnitte verschmolzen waren, aus welchem sich der eigentliche Tunikatenleib ausbildet. Wenn die vorhin erörterte Auffassung von der Entstehung der Segmente durch eine Art unvollständige Knospenbildung richtig ist, so wird auch *Amphioxus* schliesslich auf eine dreigliedrige Stammform zurückzuführen sein. In den beiden Rumpfsegmenten derselben wird aber bereits der Mesoblast zur Anlage gekommen sein, denn sonst wäre sein vollständig gleichmässiges Auftreten in den folgenden durch Knospung aus den vorhergehenden entstandenen Segmenten schwer verständlich, zumal da gegenwärtig die Segmentirung sich nur in dem Mesoblast äussert. Wir werden also, um auf die gemeinsame Stammform des *Amphioxus* und der Tunikaten zu stossen, noch weiter zurückgehen müssen und zu einer zweigliedrigen Urform gelangen, deren einzelne Segmente ganz ähnlich gebaut waren und ausser den beiden primären Keimblättern vielleicht nur in der dorsalen Medianlinie eine nervöse Differenzirung des Ektoblastes und möglicherweise einzelne Mesenchymmuskel besessen haben werden.

Dass die Tunikaten eine solche Stammform besessen haben, habe ich bereits wahrscheinlich zu machen versucht, aber auch *Amphioxus* dürfte in seiner uralten, zweigliedrigen phylogenetischen Form so gebaut gewesen sein. Es scheint nemlich, dass der Mesoblast erst nach der Differenzirung in Kopf und Rumpfsegment in diesem letzteren allein aufgetreten sei, und auch HATSCHKE (Nr. 19 p. 56) gibt an, dass anfänglich im Kopfe kein Mesoderm sich bildet, sondern dass der Mesoblast des ersten Rumpfsegmentes jederseits einen langen Fortsatz in denselben hineinwachsen lasse. So ist also die zweigliedrige, aus Kopf und Rumpf zusammengesetzte Urform die letzte Stammform der Tunikaten und des *Amphioxus*, auf welche die entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen zu schliessen erlauben. Von dieser aus hat der Tunikatenstamm einen eigenen Weg genommen, indem das Auftreten des dritten Segmentes sehr bald mit einer Verschmelzung der beiden vorderen verbunden war.

Demnach wäre also der Vorderleib der Tunikaten auf zwei Segmente zurückzuführen, aus welchen von der gemeinsamen Stammform aus nach einer andern Richtung der phylogenetischen Entwicklung der Kopf — wofern dieser in der That nur Einem Segmente entspricht — und das erste Ursegment des *Amphioxus* entstanden sind. Der Larvenschwanz ist dem zweiten Ursegmente

desselben zu vergleichen und die weiteren Leibesabschnitte des Amphioxus finden im Tunikatenstamme kein Homologon.

Vertebraten und Tunikaten sind als zwei gesonderte Stämme einer gemeinsamen Wurzelform entsprosst. Ob der Amphioxus wirklich, wie DOHRN meint, ein degenerirter Fisch ist, der mit den echten Fischen durch Cyclostomen ähnliche Zwischenformen zu verbinden sei, oder ob er als Ausläufer einer phylogenetischen Entwicklungsreihe anzusehen ist, die frühzeitig von den aus der oben erwähnten Stammform zu Vertebraten führenden Formen sich abzweigte, lasse ich dahingestellt, wenngleich ich mich gerne für diese letztere Ansicht entscheiden möchte. Unmöglich aber kann ich im Amphioxus das Bindeglied sehen, das von den Vertebraten zu den Tunikaten geführt hat.

Jene zweigliedrige Stammform scheint aber auch die Ausgangsform für die gegliederten Würmer gewesen zu sein, und es ist sehr gut denkbar, dass die Vorfahrenreihe dieser und der Vertebraten noch eine ganze Strecke gemeinsam weiterlief. Das Nervenrohr der Tunikatenlarven würde dann in dem Bauchstrang der Würmer sein Homologon finden. Es stimmen damit sehr gut die Beobachtungen HATSCHEK's und KOWALEVSKY's (Nr. 34), welche darthun, dass das Bauchmark sich zwischen Mund- und Afteröffnung der Larve in der Region bildet, in welcher der weite Gastrulamund von hinten nach vorn zu zur Bildung einer oralen Gastrula sich geschlossen hat. Wie durch KOWALEVSKY entdeckt wurde, bildet sich in der entsprechenden Region bei den Ascidien das Nervenrohr; der weite Gastrulamund schliesst sich aber von vorn nach hinten zu, so dass der letzte Rest desselben an den hinteren Körperpol zu liegen kommt. Diese Gastrula ist aber mit der ursprünglichen, allen Metazoen als Stammform gemeinsamen nicht mehr vollständig homolog, denn sie vereinigt bereits das Material von drei Segmenten, welche durch zweimalige Knospung aus jener ursprünglichen entstanden waren. So sind die weitgehenden Veränderungen, welche den hinteren Abschnitt der Tunikatengastrula betrafen, möglich geworden.
