

Die Knospung der Salpen.

Von

Oswald Seeliger.

(Hierzu Tafel X—XIX.)

I. Geschichtlicher Überblick.

Schon den ältesten Beobachtern der Salpen ist der Stolo prolifer, der in seiner ausgebildeten Form als ein mächtiges Gebilde selbst dem unbewaffneten Auge erkennbar ist, bemerkt worden. Freilich bedurfte es einer langen Zeit, bis die wahre Bedeutung dieses Organes für die ungeschlechtliche Fortpflanzung erkannt wurde, und gleichwohl namhafte Forscher den Keimstock untersucht haben, sind wir doch immer noch über die wichtigsten Vorgänge, welche sich bei der Knospbildung abspielen, im Unklaren.

FORSKAL¹⁾, der das Genus der Salpen aufstellte, ohne davon Kenntniss zu nehmen, dass vor ihm schon BROWN mehrere Salpen als „Thalia“ beschrieben hatte, sah bereits bei einigen Formen den Stolo prolifer. Die leider sehr ungenügenden Abbildungen von *Salpa democratica* (Taf. 36 Fig. G 2) und *Salpa fasciata* (Fig. B 4), einer, wie es scheint, bis jetzt nicht wiedergefundenen Art, lassen Gebilde erkennen, die wohl nur als Keimstöcke gedeutet werden können. Bei ersterer beschreibt er den Stolo, den er nur in einigen Exemplaren fand, als „*Circulus multi-radiatus, pallide caeruleus*“ (p. 113), und für *Salpa fasciata* gibt er an „*Supra illum (nucleum) quasi Intestinum parvum, filiforme, transverse-striatum; primo curvatum, dein apice incurvum magis, longitudine unguis*“ (p. 115).

CUVIER²⁾ war der erste, der, gestützt auf die Mittheilungen PERON's, die Bedeutung des Stolo für die Fortpflanzung erkannt hat. Er hielt aber das Organ der ungeschlechtlichen Vermehrung

¹⁾ FORSKAL, „Descriptiones animalium, quae in itinere orientali observavit.“ Hauniae 1775.

²⁾ CUVIER, „Mémoire sur les Thalides (*Thalia* Brown) et sur les Biphores (*Salpa* Forskal).“ Ann. d. Mus. nat. d'hist. natur. T. IV. 1804.

für einen Eierstrang und erwähnte es als eine Eigenthümlichkeit, dass die aus ihm hervorgehenden jungen Thiere auch nach ihrer Geburt noch längere Zeit mit einander zu Ketten vereinigt bleiben. Auch bei den Kettensalpen, die fast ausnahmslos nur Ein Ei besitzen, glaubte CUVIER an das Vorhandensein eines Eierstranges und beschreibt denn auch als einen solchen bei *Salpa pinnata* eine Anhäufung von Mesodermzellen an den seitlichen Wänden der Athemböhle. Carl VOGT hat später das nämliche Gebilde als Seitenorgan (*organ latéral*) bezeichnet.

Einen weiteren Schritt zu einem richtigen Verständniss des Salpenstolo that CHAMISSO¹⁾. Er wies nach, dass aus dem vermeintlichen Eierstocke der solitären Form eine Kettengeneration hervorgeht, welche der Muttergeneration unähnlich ist. Freilich glaubte CHAMISSO, indem er sich auf CUVIER's Autorität stützte, dass die Kettenformen aus Eiern sich bilden, und so blieb er bei dem Dimorphismus der Generationen stehen, ohne das wesentliche Moment des Generationswechsels erkannt zu haben, das in einem Wechsel der Fortpflanzungsweise besteht. Seine Auffassung des Entwicklungscyklus der Salpen gibt am besten folgende Stelle wieder, die ich wörtlich anführen will: „*Animalia multa ex eadem classe ova pariunt concatenata et animal prorsus simile parenti, singulum ex quoque ovo, prodit. Salparum autem proles solitaria, vice ovorum, animantia concatenata parit, et Salpa solitaria primae similis parenti, ex illis tandem, ut ex ovo ex singulo singula excluditur. Ita ut quodammodo dicere possis, prolem solitariam esse animal et prolem gregatam ova solummodo congregata et viva.*“ (p. 2—3). So versuchte er für diese so eigenthümlichen Verhältnisse ein Verständniss zu gewinnen, indem er auf die Metamorphose der Insekten und Amphibien hinwies, in welchen er ähnliche Erscheinungen zu erkennen glaubte.

Es bleibt das unbestreitbare Verdienst ESCHRICHT's²⁾, zuerst den Salpenstolo mikroskopisch eingehender untersucht und sehr wichtige Verhältnisse aufgedeckt zu haben. In der Anatomie des Stolo war dieser Forscher, trotzdem ihm nur wenige in Alkohol konservirte Exemplare zur Verfügung standen, weiter gekommen als manche seiner Nachfolger. Ihm war es bereits bekannt, was

¹⁾ CHAMISSO, „*De animalibus quibusdam e classe vermium Linneana in circumnavigatione terrae observatis*“. Berolini 1819.

²⁾ ESCHRICHT, „*Anatomisk-physiologiske Undersøgelser over Salperne*.“ *Schr. d. königl. dän. Ges. d. Wiss. nat. u. math. Abh. VIII.* 1841. Deutscher Auszug in *Isis* von Oken. 1842 p. 467.

diese später noch übersahen, dass die innere Höhle des Stolo mit den Athemhöhlen der jungen Knospenthiere kommunizirt. Hätte SALENSKY diese Öffnungen an seinen Präparaten auffinden können, so wäre er vielleicht nicht in den Irrthum verfallen, die Athemhöhle und den Darmtraktus der Knospen aus dem ursprünglichen Eierstrange des Stolo abzuleiten.

Es ist höchst bemerkenswerth, dass ESCHRICHT, der durch seine ausgezeichnete Untersuchung eigentlich erst die ungeschlechtliche Fortpflanzung bei den Salpen bewiesen und dadurch der Theorie vom Generationswechsel die Basis geschaffen hat, dennoch zu dieser sich in schroffen Gegensatz stellt. Ausdrücklich sagt er: „die Bedeutung dieser Kette ist weder die einer Kette von Eiernkapseln, noch die eines Eierstockes, einer Gebärmutter, eines Keimsackes oder eines Keimstockes. Sie ist eine eigene Form, die wohl am zweckmässigsten Keimröhre genannt werden kann.“ War er nun hierin, in der rein morphologischen Untersuchung des Stolo prolifer, weiter gekommen als CHAMISSO, so gelang es ihm andererseits nicht, sich davon zu überzeugen, dass diese beiden verschiedenen Fortpflanzungsarten auf verschiedene Individuen streng vertheilt seien, weil ihm kein lebendes Material zur Verfügung stand, an welchem diese Beobachtungen leicht zu machen sind. So meint er, „dass überhaupt alle jungen Salpen einfache, die alten Salpen zusammengesetzte Brut gebären“, dass also geschlechtliche und ungeschlechtliche Vermehrung in verschiedenen Lebenszeiten ein und desselben Individuums auftreten. Er glaubt aber, dass die Kettenthiere nicht ihr ganzes Leben hindurch verbunden bleiben, sondern dass sie sich später loslösen und nach unbedeutenden Veränderungen, die er nicht einmal als Metamorphose gelten lassen will, zu den Solitärformen sich umbilden, welche Keimstöcke produziren.

Eine ganze Reihe von Widernatürlichkeiten, zu welchen eine derartige Auffassungsweise des Entwicklungszyklus der Salpen führt, hat bald darauf STEENSTRUP ¹⁾ zu einer scharfen Kritik von ESCHRICHT'S Ansichten Veranlassung gegeben, in welcher er nachweist, dass die von ESCHRICHT selbst geschaffene empirische Grundlage zu der alten, von CHAMISSO bereits aufgestellten Theorie eines Wechsels der Generationen bei den Salpen zurückführe. Die grundlegenden Ansichten, welche STEENSTRUP in seinem Werke über den Entwicklungszyklus darlegt, sind zu bekannt, als dass

¹⁾ STEENSTRUP, „Über den Generationswechsel.“ Kopenhagen 1842.

ich hier weiter ihrer erwähnen müsste. ESCHRICHT'S Beobachtungen an Salpen über die von der geschlechtlichen Vermehrungsart vollständig verschiedene durch die „Keimröhre“ hat STEENSTRUP mit CHAMISSO'S Entdeckung zu verbinden gewusst. Und indem er die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch den Stolo als ein „Aufammen“ bezeichnet und zur Entwicklung durch Eier in Gegensatz bringt, legt er zugleich einen Nachdruck auf das Wie der Entstehung der Generationen.

KROHN¹⁾ hat STEENSTRUP'S Hypothese durch die Beobachtung bestätigt und nachgewiesen, dass sowohl CHAMISSO'S Mittheilungen von der Aufeinanderfolge dimorpher Generationen als auch ESCHRICHT'S Angabe von einer von der Eibildung vollständig verschiedenen Vermehrungsart zutreffend sind. Es gelang ihm festzustellen, dass die dimorphen Generationen abwechselnd durch geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung entstehen, und er hat somit zuerst einen wahren Generationswechsel bei den Salpen nachgewiesen. Was seine Mittheilungen über den morphologischen Vorgang der Knospenbildung und die Entwicklung der Organe in den Kettensalpen anlangt, so sind dieselben nur dürftig. In Bezug auf die Bildung des Keimstockes selbst und die Entstehung der jungen Thiere an demselben beruft er sich auf ESCHRICHT, dessen Angaben für unsere heutigen Ansprüche lange nicht mehr genügen. KROHN fand die junge Stoloanlage bereits beim Embryo auf und erkannte in dem Auftreten der Quersfurchen am Stolo den Beginn zur Bildung der Individuen. Die Anordnung derselben und die allmähliche Lageveränderung im weiteren Verlaufe der Ausbildung bei den verschiedenen Spezies hat er eingehend beschrieben.

Im Beginne der 50er Jahre wendete sich das allgemeine Interesse der Zoologen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Salpen zu, und es liegt aus dieser Zeit eine verhältnissmässig bedeutende Literatur vor. Die ausführlichsten, sich allerdings vielfach widersprechenden Mittheilungen über die Knospenbildung machten HUXLEY²⁾, LEUCKART³⁾ und VOGT⁴⁾.

¹⁾ KROHN, „Observations sur la génération et le developpement des Biplores (Salpa)“. Ann. sc. nat. III. Sér. Zool. T. VI. 1846.

²⁾ HUXLEY, „Observations upon the Anatomy and Physiology of Salpa and Pyrosoma“. Phil. Trans. 1851. „On the Anatom. and Development of Pyrosoma“. Trans. Linn. Soc. 1860. XXIII.

³⁾ LEUCKART, „Zoologische Untersuchungen 2. Heft. Salpa und Verwandte.“ Gicsson 1854.

HUXLEY beschrieb den jungen Stolo als ein zweischichtiges Gebilde. Die äussere Schicht ist eine Fortsetzung des ektodermalen Hautepithels des Embryo, die innere eine Ausstülpung des Perikardiums. Am Stolo entstehen, wie bereits ESCHRICHT erwähnt hatte, vier Reihen buckelförmiger Erhebungen, zwei auf jeder Seite; die beiden oberen Reihen stellen die Anlagen der Ganglien der einzelnen Individuen dar, die unteren Erhebungen zeigen die Lage des Nucleus an.

Die Gestaltsveränderungen und das Vorwachsen dieser Hervorragungen sind sehr schön von LEUCKART beschrieben worden, nur hat er ihnen, wie ich glaube, eine zu selbstständige Individualität zugeschrieben, wenn er sie als „Knospen“ bezeichnet. Das frühe Auftreten des Ganglions und der Kieme sowie des Eies hat LEUCKART ebenfalls bereits bemerkt.

Die umfangreichste Publikation rührt von VOGT her; leider aber ist dieser Forscher in Bezug auf die Organogenie der Kettenthier nicht weiter gekommen als seine Vorgänger. Die Mitte der jungen Knospe, wahrscheinlich also die Athemhöhle, lässt er mit dem Hohlraum des Stolo in Verbindung stehen, leugnet aber eine solche zwischen der Leibeshöhle der jungen Thiere und den Höhlen des Stolo (p. 43).

Einen wesentlichen Fortschritt in der Kenntniss der Knospentwicklung der Salpen verdanken wir KOWALEVSKY¹⁾, der zuerst, indem er Querschnitte anfertigte, den einzig möglichen Weg einschlug, auf dem dieser höchst verwickelte Prozess ergründet werden kann. KOWALEVSKY hat aber nur eine sehr kurze Mittheilung gegeben, die nicht einmal von erläuternden Figuren begleitet ist. Sobald sich der Embryo in die Placenta und in den eigentlichen Embryo getheilt hat, erscheint hinter dem Endostyl eine dem embryonalen Eierstocke dicht anliegende Ausstülpung, welche aus Ektoderm, dem Entodermrohre und einem Fortsatze des Eierstockes besteht, der sich sehr bald aushöhlt. Frühzeitig treten zwei Ausstülpungen der Kloake des Embryo hinzu, die er Kloakalröhren nennt und die jederseits zwischen Ektoderm und Entodermrohr des Stolo verlaufen. Dazu kommt ein Fortsatz des Mesoderms, der zum Nervenrohre des Stolo wird und dem Eierstockrohr gegenüber zwischen den beiden Kloakalröhren liegt. (p. 412).

¹⁾ Ch. VOGT, „Recherches sur les anim. infer. de la Méditerranée. II. Mém. Tuniciers nageantes de la Mer de Nice.“ Genf 1854.

¹⁾ A. KOWALEVSKY, „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Tunicaten.“ Nachrichten der königl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen 1868 Nr. 19. p. 401.

Es fällt nicht schwer, aus dieser Beschreibung zu entnehmen, dass KOWALEVSKY Querschnitte durch Stolonen vor Augen gehabt hat, die den von mir auf Tafel XIII abgebildeten ungefähr gleichen. Seine beiden Kloakalröhren sind offenbar mit den in meinen Abbildungen mit *b* bezeichneten Seitensträngen identisch; sein Eierstockrohr wird in dem mit *c* bezeichneten Zellstrange unschwer erkannt werden können. KOWALEVSKY's Angaben beschränken sich auf die Bildung des Stolo, und über die Entwicklung der Kettenindividuen an und aus demselben ist gar nichts erwähnt.

Kurz nacheinander erschienen um die Mitte des vorigen Jahrzehntes mehrere sehr wichtige Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte der Salpen, die ich hier nur insoweit berücksichtigen kann, als sie die ungeschlechtliche Entwicklung durch Knospung betreffen.

TODARO¹⁾ hat die allerersten Bildungsstadien des Stolo prolifer bei *Salpa pinnata* verfolgt und seine Beschreibungen durch sehr schön ausgeführte Zeichnungen erläutert. Während KOWALEVSKY den Stolo aus sechs verschiedenen Fortsätzen des Embryosich bilden lässt, kennt TODARO nur drei Gebilde: einen Fortsatz des Ektoderms, eine Ausstülpung der dicht hinter dem Endostyl gelegenen Athemhöhlenwand und zwischen diesen beiden eine sehr grosse Mesodermzelle, die sich rasch zu einem Zellhaufen (*cumulo primitivo*) theilt.

Dieser umwächst das innere Entodermrohr des Stolo und gliedert sich in vier Zellstränge, welche ebensoviele Reihen knospenförmiger Erhebungen hervorgehen lassen. Die buckelförmigen Knospen der oberen und unteren Reihe (*bottoni blastodermici*) verwandeln sich in je ein Kettenthier, während die seitlichen obliteriren, das Nährmaterial für diese und ausserdem die Stoloblasten liefern sollen. Die beiden Zellhaufen, aus welchen sich TODARO's *bottoni blastodermici* bilden, sind mit KOWALEVSKY's Kloakalröhren identisch, die beiden andern mit dem Eierstockstrang und Nervenrohr, und zwar dürfte das Gebilde, aus welchem sich nach TODARO der Stoloblast und die Blutzellen entwickeln, unser Nervenrohr darstellen.

Ich werde weiter unten noch Gelegenheit haben, auf TODARO's Angaben zurückzukommen und dieselben mit meinen Befunden zu vergleichen. Die Entstehung der Knospen am Stolo und die

¹⁾ F. TODARO, „Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe“. Roma 1875.

Entwicklung der einzelnen Organe aus den Gebilden des letzteren ist von ihm nur unvollständig beobachtet worden, und namentlich ist in seinen Abbildungen, wie schon SALENSKY mit Recht bemerkt hat, für die ersten Stadien die Lücke recht fühlbar, was aber darin seine genügende Erklärung findet, dass TODARO der erste war, der Querschnitte durch den Salpenstolo abbildete. So ist es denn auch erklärlich, dass TODARO, indem er sich, wie mir scheint, bei der Deutung seiner Präparate von seinen theoretischen Anschauungen allzusehr leiten liess, in einen Irrthum hineingerieth, der ihn das Wesen der Knospenbildung bei den Salpen verkennen liess. Wie bekannt, soll sich weder das Ektoderm noch das Entoderm des Stolo an der Bildung der Ketten-thiere betheiligen, sondern es sollen diese nur aus dem mesodermalen Zellstrang hervorgehen, der aus der eingewanderten grossen Mesodermzelle des Embryo sich gebildet hat. Wird nun diese als Eizelle angesehen, so kann man natürlich behaupten, dass aus den einzelnen Furchungszellen dieser neue Individuen (die Kettenformen) geworden sind und wird so dazu gelangen, die Knospung bei den Salpen überhaupt zu eliminiren, wie denn TODARO die Kettensalpen als jüngere Geschwister der solitären ansieht. Wenn man sich dabei erinnert, dass in der letzten grossen entwicklungsgeschichtlichen Arbeit über Salpen SALENSKY das Vorhandensein einer eigentlichen Embryonalentwicklung leugnet und diese als „follikuläre Knospung“ erkannt zu haben glaubt, so wären wir jetzt glücklich dahin gelangt, die beiden Phasen im Entwicklungszyklus der Salpen genau umgekehrt aufzufassen als bisher.

Sehr kurze Zeit nach TODARO veröffentlichte BROOKS¹⁾ seine Untersuchungen über Salpenentwicklung. BROOKS hat sich, indem er auf die Anwendung der Schnittmethode verzichtete, von vornherein die Möglichkeit benommen, in den so äusserst komplizirten Entwicklungsvorgang bei der Knospung eine richtige Einsicht zu gewinnen. In den wichtigsten Punkten, namentlich der Ableitung der inneren Stoloröhre, schliesst er sich an HUXLEY an. So hat er die beiden von KOWALEVSKY als Kloakalröhren bezeichneten Gebilde im Stolo vollständig übersehen, das Nervenrohr als Eierstrang auffassen können²⁾. Bei dieser falschen Voraussetzung

¹⁾ Brooks, „The development of Salpa“. Bul. of the Museum of comp. Zool. at Harvard College.

„Über die Embryologie von Salpa“. Arch. f. Naturg. B. 42, 1876.

²⁾ Nur so lässt sich Brooks Angabe von einer paarigen Eier-

lässt er dann die Individuen an einer unrichtigen Region am Stolo entstehen, und seine beiden Individuenreihen stehen genau um 90° von der wirklichen Lage entfernt.

Die wichtigste Arbeit über die Knospung der Salpen verdanken wir SALENSKY¹⁾. Leider hat er den Beginn der Bildung des Stolo prolifer nicht beobachten können und beschreibt als jüngstes Stadium das bereits entwickelte Gebilde, in welchem fünf innere Zellröhren zu erkennen sind, die vom Ektoderm umschlossen werden. Seine Abbildungen von Querschnitten stimmen sehr gut mit meinen Beobachtungen. Da nun SALENSKY jenes Stadium für das jüngste hielt und, vielleicht im Anschlusse an KOWALEVSKY, aus theoretischen Gründen an eine Entwicklung der verschiedenen Gebilde des Stolo erst in diesem selbst nicht glaubte, versuchte er die Theile des Stolo aus bestimmten Organen des Mutterkörpers direkt abzuleiten. Für das Nervenrohr ist ihm dieser Nachweis nicht gelungen, und in Bezug auf den Entodermstrang (Eierstocksrohr nach KOWALEVSKY) schliesst er sich TODARO an, der die Entstehung aus dem Eläoblast beobachtet hatte. Das Mittelrohr des Stolo leitet er wie vor ihm KOWALEVSKY und TODARO im Gegensatze zu BROOKS aus dem Entoderm der Athemhöhle ab. Die beiden übrigen, paarigen Zellstränge (KOWALEVSKY's Kloakalröhren, TODARO's cumuli primitivi) sind nach seinen Beobachtungen Ausstülpungen des Perikardiums.

Über die Ableitung der Organe der Kettenthiere aus diesen sechs Zellröhren des Stolo lauten SALENSKY's Mittheilungen zum Theil etwas eigenthümlich. Im Gegensatze zu allen anderen Beobachtern lässt er das Mittelrohr, die Ausstülpung der entodermalen Athemhöhlenwand, sich rückbilden und für die Bildung der Knospen

stocksanlage verstehen. Die beiden Zellstränge sollen nach ihm als isolirte Gebilde an entgegengesetzten Stellen den Stolo durchziehen. Nun wird diese Lage der Eierstöcke in der That zwar in bereits hoch entwickelten Knospen erreicht, wie dies in den Figuren 11 auf Taf. XV und 5 auf Taf. XVI von mir gezeichnet worden ist. Ich kann aber nicht glauben, dass BROOKS, trotzdem er ausschliesslich Totalpräparate untersucht hat, solche Stadien für die jüngsten in der Bildung des Stolo gehalten habe. BROOKS hat übrigens selbst in einer späteren Arbeit (On the origin of the eggs of Salpa) seinen Irrthum korrigirt und auf Schnitten ähnliche Bilder wie SALENSKY erhalten. Eine neue Darstellung der Knospenentwicklung aber hat er bisher nicht gegeben.

¹⁾ SALENSKY, „Über die Knospung der Salpen“. Morpholog. Jahrb. Bd. III, 1877.

ohne jede Bedeutung sein. Dagegen leitet er das ganze Entoderm, Athemhöhle mit Kiemenband und Darmtraktus des Kettenthieres von dem dem Nervenrohre gegenüberliegenden Gebilde ab, das gleichzeitig auch die Eier hervorgehen lässt. Das Nervenrohr des Stolo bildet die Ganglien der Kettensalpen, und die beiden seitlichen Stränge, die Perikardialröhren, bilden das Mesoderm derselben, die Muskulatur und das Herz.

Wenn ich nun kurz rekapitulire, so zeigt es sich, dass alle neueren Beobachter am Salpenstolo ein Stadium erkannt haben, in welchem derselbe aus sechs Gebilden zusammengesetzt ist, die sich auf dem Querschnitte ungefähr so darstellen, wie es in den Abbildungen Fig. 1—8 Taf. XIII von mir gezeichnet worden ist. KOWALEVSKY und SALENSKY leiten diese Theile des Stolo von verschiedenen Organen des Embryo direkt ab. Das mittlere Rohr, das nach SALENSKY an der Bildung der Knospen sich nicht theiligt, ist eine Ausstülpung der Athemhöhlenwand; das untere entstammt einem Theile des embryonalen Mesoderms, welchen KOWALEVSKY: Eierstock, SALENSKY: Eläoblast nennen und der weiterhin nach diesem letzteren Forscher Entoderm und Eierstock liefert. Der Zusammenhang des Nervenrohres mit dem Embryo ist nicht erkannt worden. Die beiden seitlichen Röhren bezeichnet KOWALEVSKY als Kloakalröhren und leitet sie von der Kloake des Embryo ab, nach SALENSKY sind sie Ausstülpungen des Perikardiums, bestimmt zur Bildung des Mesoderms der Knospe. — BROOKS fasst nicht nur den hämalen, sondern irrthümlicher Weise auch den neuralen Strang als Eierstrang auf. Diese beiden Gebilde stellen nach ihm die Mitten der späteren Knospenthiere dar, während sie in Wirklichkeit in der Ebene liegen, welche den Stolo später in zwei symmetrisch gleiche Hälften zerlegt. Das Ganglion und der Darmtraktus der einzelnen Thiere sind nach ihm später auftretende Ausstülpungen des mittleren Rohres, welches er, ebenfalls irrthümlicher Weise, als Fortsetzung des Perikardiums ansieht. — Nach TODARO endlich differenziren sich die vier inneren, peripheren Stränge aus dem embryonalen Mesoderm, der zentrale aus einer Fortsetzung der Athemhöhlenwand. Die beiden seitlichen Stränge (nach ihm oberer und unterer, *b* in meinen Abbildungen auf Tafel XIII) bilden allein die späteren Kettenthiere.

Die vorliegende Untersuchung beschäftigt sich ausschliesslich mit der Knospung von *Salpa democratica*, denn ich hielt es für angezeigt, die spärlichen Beobachtungen, die ich am Stolo von

Salpa maxima und runcinata machen konnte und die mir auf einen sehr ähnlichen Entwicklungsgang zu deuten scheinen, vollständig zu übergehen. Leider stand mir kein einziger Stolo der Salpa pinnata zur Verfügung, der, nach den Mittheilungen von TODARO, VOGT und KROHN zu schliessen, das geeignetste Beobachtungsmaterial darbieten dürfte.

Wie ich bereits oben erwähnte, kann man am lebenden Objekte kaum über den grössten Verlauf der Knospung nur einigermaßen einen Einblick gewinnen. Für ein genaueres Verfolgen der einzelnen Entwicklungsphasen ist die Anfertigung von Querschnitten unerlässlich. Ich habe beinahe ausschliesslich an mit Osmiumsäure behandeltem Materiale gearbeitet, ohne allerdings diese Konservierungsmethode für ganz besonders geeignet halten zu können, weil sich der Stolo stark kontrahirt und leicht übermässig schwärzt. Die epitheliale Anordnung des Zellmaterials bleibt aber sehr gut zu erkennen, nur müssen die Querschnitte sehr fein sein. Mit den vortrefflichen JUNG'schen Mikrotomen macht aber die Herstellung von 1_{200} mm dicken Schnittserien keine Schwierigkeit.

Nach den TODARO'schen Abbildungen scheint es, dass sich für den Salpenstolo $\frac{1}{2}\%$ Chromsäure noch besser als Konservierungsflüssigkeit eignet als Osmiumsäure. Leider war mir TODARO's Methode noch nicht bekannt, als ich mein Material sammelte. Für die älteren Theile des Stolo und die jungen Kettenthiere, wie sie die Querschnitte auf Tafel XVIII darstellen, bewährt sich die Osmiumsäure sehr gut.

Eine Hauptschwierigkeit der ganzen Untersuchung liegt in dem Einhalten einer genauen Schnittrichtung. Bei ganz jungen Stolonon, bei denen es sich nur um Schnitte senkrecht zur Längsrichtung handelt, gelingt unter dem Mikroskop die Orientirung ganz leicht, wenn man auf dem Objektträger einbettet. Wo es sich aber um Querschnitte durch ganz junge Kettenindividuen handelt, ist der Vorgang komplizirter und zeitraubender. Da ein Freipräpariren der einzelnen Knospen in den jüngeren Stadien nicht möglich ist, bekommt man die Querschnitte derselben nur auf Längsschnitten durch den ganzen Stolo. Die Feststellung der Schnittrichtung wird dadurch erschwert, dass nicht nur die beiden Individuenreihen am Stolo — wie weiter unten beschrieben werden soll — von Anfang an nicht zu einander parallel stehen, sondern auch die einzelnen Knospen an derselben Seite in Folge der spiralförmigen Drehung des Stolo mit einander spitze Winkel

bilden. Um das zu schneidende Material in die bestimmte Lage zu bringen, wurde dasselbe im flüssigen Paraffin in einem sehr flachen Uhrschälchen unter das Mikroskop gebracht und durch Heben und Senken des Schälchens das Präparat, welches am Boden des Gefässes liegt, orientirt, bis es durch die erstarrende Flüssigkeit selbst festgehalten wird. Nach einiger Zeit wird das Paraffin von dem Uhrschälchen abgehoben, und man findet an der Oberfläche das eingeschmolzene Objekt in der bestimmten Ebene. Nachdem unter dem Mikroskop die Schnittrichtung festgestellt wurde, wird die freie Seite mit Paraffin übergossen, und es kann dann nach der bekannten Methode geschnitten werden.

Da das Paraffin nicht zu heiss sein darf, erkaltet es oft, bevor noch die Orientirung im Uhrschälchen unter dem Mikroskop gelungen ist; oft leidet auch das eingeschmolzene Stück beim Abheben von der Glasfläche, sodass dieses Verfahren einen geduldigen Arbeiter fordert. —

Ich will, wie es auch SALENSKY und TODARO gethan haben, die Beschreibung der ungeschlechtlichen Entwicklungsweise der Salpen in zwei Abschnitte theilen, in deren erstem die Bildung des Stolo, in deren zweitem die Entwicklung der Individuen an und aus demselben abgehandelt werden soll. Doch muss hier schon darauf aufmerksam gemacht werden, dass der ganze Entwicklungsverlauf ein kontinuierlicher Prozess ist und dass der embryonale Stolo selbst schon einen Theil der Organe der späteren Kettenformen trägt. Die Knospen dürfen nicht etwa — wie dies nach TODARO's Mittheilungen geschehen könnte — als eine Neubildung am Stolo aufgefasst werden, vielmehr muss schon der junge Stolo als ein Gebilde betrachtet werden, welches die folgende Generation in nuce enthält. Der Stolo verhält sich zur Salpenkette genau so wie eine junge Embryonalanlage, in welcher bereits die drei Keimblätter zur Ausbildung gelangt sind, zum fertigen Thiere.

Im ersten Abschnitte soll also die Entwicklung des Stolo beschrieben werden und zwar bis zu dem Stadium, welches sich aus fünf Röhren zusammensetzt, die vom Ektoderm umschlossen werden. Es wird sich zeigen, dass die Anlage des Stolo, wie bereits TODARO richtig beobachtet hat, einfacher ist als man bisher allgemein anzunehmen geneigt war. Während aber TODARO nur die Zellen des mittleren Blattes für die Bildung der Salpenkette nöthig hält, hoffe ich in dieser Abhandlung den definitiven Beweis zu erbringen, dass in der That Theile aller drei Keim-

blätter des Embryo am Aufbau eines jeden einzelnen Individuums der Salpenkette partizipieren und dass somit bei den Salpen wirklich eine von der geschlechtlichen Vermehrung total verschiedene Fortpflanzungsart existirt. Damit ist denn den neueren Spekulationen über den Entwicklungszyklus dieser Thierklasse, welche darauf hinauslaufen, den Generationswechsel in einen geschlechtlichen Dimorphismus aufzulösen, der Boden entzogen. Und wenn es sich bei einer erneuerten Prüfung der Embryonalentwicklung, wie ich bestimmt glaube, zeigen sollte, dass auch diese mit den an allen anderen Thiergruppen gewonnenen Resultaten in Einklang sich bringen lässt, so werden wir zu der nur in gewisser Weise modifizirten Auffassung des Entwicklungszyklus der Salpen als Generationswechsel zurückkehren müssen. Ich werde mich an dieser Stelle auf eine Erörterung der Frage, wie wohl das frühzeitige Auftreten der Geschlechtszellen im Stolo prolifer, das von KOWALEVSKY entdeckt, von SALENSKY mit Sicherheit nachgewiesen und von BROOKS ¹⁾ später in einer besonderen Arbeit abgehandelt wurde, mit den Ansichten über den Generationswechsel in Übereinstimmung zu bringen sei, nicht einlassen. Nur auf diese Thatsache möchte ich hier schon hinweisen, dass das Salpenei keineswegs schon in der ersten Stoloanlage oder bereits gar im Embryo definitiv ausgebildet erscheint, sondern vielmehr bis unmittelbar vor der Befruchtung in kontinuierlicher Umbildung begriffen ist wie die Hodenzellen und alle somatischen Zellen während der ganzen Dauer der Knospung. Und wie man z. B. den Hoden oder auch die Athemhöhle der Kettensalpe als dieser angehörende Organe ansieht, obwohl sie Folgegenerationen embryonaler Zellen sind oder aus einem bestimmten Theile der Athemhöhle des Embryo sich bildeten, muss auch der Eierstock, dessen Umbildung aus dem embryonalen Zellstrang nur quantitativ verschieden ist von den Veränderungen, welche der männliche Geschlechtsapparat oder die Athemhöhle erfährt, als ein Organ der Kettenform angesehen werden, wenn nicht der Begriff einer Generationsfolge überhaupt hinfällig werden soll.

¹⁾ BROOKS, „The origin of the eggs of Salpa“. Studies from the biol. Labor. John Hopkins University. Baltimore. Vol. II. 1882.

II. Die Bildung des Stolo prolifer.

KROHN hat den Stolo prolifer schon bei den Embryonen als ein hakenförmig gekrümmtes Gebilde beobachtet. Die erste Anlage desselben aber ist ihm wie allen andern Forschern, die sich mit der Salpenknospung beschäftigt haben, bis auf TODARO entgangen. Dieser hat vollkommen richtig erkannt, dass Fortsätze von nur drei embryonalen Gebilden den Stolo bilden und dass die das Entodermrohr umgebenden, als Nervenrohr, Eierstocksrohr und paarige Kloakal- oder Perikardialröhren bezeichneten Zellstränge sich sämtlich aus einem mesodermalen Zellhaufen im Stolo selbst erst differenzieren. Er war im Stande, das gesammte zwischen die beiden Blätter des Stolo aus dem Embryo einwuchernde Zellmaterial bei *Salpa pinnata* aus einer Mesodermzelle herzuleiten, und ich sehe darin keinen prinzipiellen Unterschied von den Vorgängen, die ich bei der Bildung des Stolo der *Salpa democratica* habe beobachten können. TODARO hat aber dadurch, dass er den Antheil, den die Fortsätze der beiden andern Keimblätter des Embryo am Aufbau der Knospen nehmen, übersah und die Mutterzelle des Mesoderms direkt als Eizelle betrachtete, zu seiner eigenthümlichen Auffassung der Salpenknospung verleitet werden können, auf die ich oben bereits hingewiesen habe.

Das Ektoderm und Entoderm.

Die erste Anlage des Stolo am Embryo bemerkt man als eine kleine, buckelförmige Erhebung, die dicht hinter dem Endostylende an der linken Seite auftritt (st Fig. 1 Taf. X). Schon in den jüngsten Stadien, die ich beobachten konnte, setzte sich das Gebilde aus drei Theilen zusammen, die als gesonderte Fortsätze des mütterlichen, embryonalen Thieres unschwer zu erkennen waren. In Fig. 2 ist der junge Stolo bei etwas stärkerer Vergrößerung gezeichnet worden. Er besteht aus zwei einander umschliessenden Zellröhren, deren Zwischenraum von einer Zellmasse erfüllt ist, und liegt in der äusseren Celluloseschicht des Embryo eingebettet. Die äussere Zellschicht des Stolo (*a*) lässt sich leicht als eine Ausstülpung des ektodermalen Hautepithels des Embryo erkennen, während der Zusammenhang des inneren Zellrohrs (*d*) mit den Geweben des Embryo schon auf diesem Stadium an Totalpräparaten nicht mehr recht deutlich zu sehen

ist. So hat BROOKS, der letzte Bearbeiter der Salpenknospung, der die Schnittmethode nicht anwandte, dieses Rohr vom Perikardium ableiten können. Der Hohlraum zwischen den beiden Zellschichten des Stolo zeigt sich als eine Fortsetzung der primären Leibeshöhle des Embryo, und die ihn erfüllenden Zellen lassen sich auf die Mesenchym- oder freien Mesodermzellen des Nucleus des Embryo zurückführen und müssen als Mesoderm des Stolo bezeichnet werden.

In die Genese des inneren Rohres und die Bildung des Mesoderms des Stolo lässt sich aber nur auf Schnitten eine befriedigende Einsicht gewinnen. Am übersichtlichsten scheinen mir die Verhältnisse an solchen Schnitten zu liegen, welche in einer zur Medianebene parallelen Richtung durch den Embryo geführt worden sind und welche die entodermale Entstehung des inneren Rohres des Keimstockes ausser allen Zweifel setzen.

In Fig. 1 auf Taf. XII ist der hintere Theil eines Längsschnittes durch einen Embryo abgebildet worden. Der Schnitt ist zur Medianebene nicht genau parallel ausgefallen, und daher der Nucleus bereits so weit links getroffen, dass der Darmtraktus nicht mehr zu sehen ist. Auf diesem und den benachbarten Schnitten ist der Übergang des inneren Rohres des Stolo (*d*) in die entodermale Wand der Athemhöhle (*kd*) deutlich zu sehen. Die Ausstülpung des Entoderms ist dicht hinter dem Endostyl (*es*) erfolgt und erstreckt sich nach links und hinten zu. Im vorderen Theile erfährt sie ventralwärts eine sackartige Erweiterung, die sich an das Dach der embryonalen Placenta (*dpl*) anlegt, an der Bildung des Entodermrohres im Stolo selbst aber sich nicht theiligt. Nach rechts hin dehnt sich diese Erweiterung der entodermalen Ausstülpung bis zum Perikardium hin aus, mit welchem sie verwächst, so dass HUXLEY's irrthümliche Ableitung des Stolo-entoderms vom Perikardium des Embryo eine Erklärung findet.

Der hinterste Theil der Ausstülpung schnürt sich von diesem vorderen ab (Fig. 2) und wird zum Entodermrohr des Stolo. In Fig. 3, die einen weiter nach links gelegenen Schnitt darstellt, erscheint das Entodermrohr bereits vollständig geschlossen, und es ist von der Kommunikation desselben mit der Athemhöhle des Embryo, die mehr gegen die Medianebene zu liegt, nichts mehr zu sehen. Auf Schnitten, die noch weiter nach links zu geführt sind, nähert man sich dem distalen Ende der Stoloanlage und bemerkt da eine starke Verjüngung des Lumens des Entodermrohres (Fig. 3 und 4), weil der ganze Stolo sich etwas zuspitzt.

Das Entodermrohr erscheint auf dem Querschnitte nahezu dreikantig; die Basis, die das Rohr nach hinten zu abschliesst, springt nach vorn gegen das Lumen zu ein wenig konvex vor und besteht aus einem flachen Epithel, während die Zellen der anderen Wände sich kubischen Formen mehr oder minder nähern.

Auf den der Medianebene nahe gelegenen Schnitten (Fig. 1 und 2) erscheint der junge Stolo noch nicht als ein vollständig gesondertes Gebilde, und nur die ventrale, der Placenta zugekehrte Wand des Ektoderms lässt sich als dem Stolo eigenthümlich erkennen. Weiter nach aussen zu (Fig. 3) sieht man sowohl vom Rücken als vom Bauche her zwei tiefe Furchen des Ektoderms die inneren Schichten des Keimstockes umschliessen, so dass der Stolo am distalen Ende (Fig. 5) auch auf dem Längsschnitte durch den Embryo seine eigene Ektodermschicht (*a*) besitzt, die aus nahezu kubischen, mit grossen Kernen versehenen Zellen besteht und die von dem mehr oder minder einem Plattenepithel gleichenden Ektoderm des Nucleus und der Placenta sich deutlich unterscheidet.

Das Mesoderm.

Das Mesoderm des Stolo, die zwischen den beiden Zellröhren gelegene Zellmasse, entstammt dem Mesenchym des Embryo. Ich habe nun niemals bei *Salpa democratica* beobachten können, was TODARO für *Salpa pinnata* beschreibt, dass nur eine Mesodermzelle des Embryo aus dem Nucleus zwischen die beiden Schichten des Keimstockes eingewandert wäre, und dass aus dieser allein das gesammte Mesoderm im Stolo sich bildet. Übrigens scheint mir auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass TODARO nur das Einwandern der ersten Mesenchymzelle gesehen habe, und dass ihm das spätere Einwuchern des Mesoderms entgangen sei, obwohl sich, wenn auch seine Angaben sich bestätigen sollten, diese Bildungsweise des Mesoderms des Stolo mit der von mir beobachteten leicht und ungezwungen in Übereinstimmung bringen lässt. Mit den Beobachtungen der anderen Forscher ist dies nun nicht recht möglich, und ich habe schon im Eingange auf die Differenzen hingewiesen, die sich dahin zusammenfassen lassen, dass sich mir die Knospenanlage aus Elementen der drei Keimblätter und zwar aus noch embryonalen Zellen des Mesoderms darstellte, während nach den früheren Mittheilungen noch bestimmte Organe des Embryo Fortsätze in den Stolo hineinschicken, die sich aber

in diesem theilweise zu andern Organen der Knospen umbilden sollen.

Ich muss die Darstellung der Mesodermbildung im Stolo durch eine kurze Beschreibung der anatomischen und histologischen Verhältnisse einleiten, die im Nucleus des Embryo angetroffen werden, wenn die Bildung des Stolo beginnt.

Die primäre Leibeshöhle im hintersten Abschnitte des Embryo, die in diesem jungen Stadium nur unbedeutend durch einen inneren Cellulosemantel eingeengt ist, wird vom Mesoderm erfüllt, welches zweierlei Charakter zeigt. Eine Gruppe von Zellen, die in Gestalt und Grösse vielfache Verschiedenheiten zeigen, nimmt das hinterste Ende des Nucleus ein und erstreckt sich vorzüglich ventral mehr oder minder weit nach vorn zu bis in die Region des Herzens. Die einzelnen Zellen sind grossblasig, enthalten einen runden Kern und führen Öl- und Fettsubstanzen, die als Reservematerial beim Aufbau des embryonalen Leibes weiterhin in Verwendung gelangen. Diese Zellen sind es, welche mit dem Vorschreiten der Ausbildung des Embryo immer mehr schwinden, bis endlich das ganze Gebilde beim Ausgang der Embryonalzeit oder in der ersten freischwimmenden Periode aufgebraucht ist. Ich glaube, dass der Name Eläoblast, den KROHN¹⁾ für diesen Zellhaufen eingeführt hat, in der That nur auf diese Portion von Mesodermzellen beschränkt werden muss (*eb* Fig. 1 und 4, Taf. X), wie dies auch LEUCKART²⁾ gethan hat, zumal wir im Stolothiere für genau dieses Gebilde das Homologon in einer wohlabgegrenzten Zellgruppe finden, welche mit VOGT's Stoloblast identisch sein dürfte. Durch die Behandlung der Objekte mit Reagentien und namentlich mit Alkohol werden die Fettsubstanzen den Zellen entzogen, und auf den Schnitten erscheinen die Eläoblastzellen meist geschrumpft (*eb* Fig. 1 und 6, Taf. XII). So wird auch bei der Überführung der konservirten Embryonen aus Alkohol in Nelkenöl oder Chloroform dem vehement eindringenden Öle kein genügender Widerstand entgegengesetzt, und das Plattenepithel des hintersten Ektoderms stülpt sich dann sehr oft in den Eläoblast ein, wie es Fig. 1 zeigt. Diese Eläoblastzellen stossen nur im hintersten Theile und in einem ventralen Streif an das Ektoderm des Nucleus, an den anderen Seiten werden sie, wie das

¹⁾ KROHN, „Observations s. l. génération et le develop. des Biphores“. p. 123.

²⁾ LEUCKART, „Zoologische Untersuchungen“ 2. Heft. p. 57.

aus den Abbildungen zu ersehen ist, von Mesenchymzellen umlagert, zwischen welchen die Blutflüssigkeit zirkulirt. Die Zellen erscheinen meist in den vorderen, seitlichen Partien gelblich gefärbt, in der dorsalen silberglänzend, ohne dass damit eine wesentliche Verschiedenheit gekennzeichnet wäre. Auf dem in Fig. 6, Taf. XII abgebildeten lateralen Längsschnitt durch ein Osmiumpräparat sind die Mesenchymzellen des Nucleus als runde Gebilde von sehr wechselnder Grösse zu sehen, die einen deutlichen Kern besitzen. Das gesammte Mesenchym des Embryo hat, vom Eläoblast abgesehen, auf diesem jugendlichen Stadium noch einen ziemlich gleichartigen Charakter, nur schien es mir, dass die vorderen, ventralen Zellen in der Nucleushöhle, die in den Stolo hineinwandern, besonders zu amöboiden Bewegungen neigten.

An der Basis und der ventralen Wand der entodermalen Ausstülpung des Pharyngealsackes, welche zum Entoderm der Knospen werden soll, erscheinen die Mesenchymzellen dicht angehäuft (Fig. 1), um weiter nach links hin in die Stolohöhle hineinzuwuchern. Dabei findet eine Umwachsung des Entodermrohres durch die Mesenchymzellen statt, sodass am distalen Ende (Fig. 5) das Entoderm vom Mesenchym vollständig umgeben ist. So wahrscheinlich es auch ist, dass der vordere und obere, der Athemböhle zugekehrte Mesenchymstreif (*b*) von dem mächtigen hinteren (*c*) aus gebildet wird, habe ich das dennoch nicht auf den Schnitten durch die jüngsten Stadien (Fig. 2—5) feststellen können und muss zur Begründung dieser Ansicht auf das etwas ältere Stadium in Fig. 7 verweisen. Was den anderen, im Embryo ventral gelegenen und der Placenta zugekehrten Mesenchymstreifen (*b*) anlangt, so ist dieser, wenigstens unmittelbar an der Wurzel des Stolo (Fig. 2), direkt aus den Mesenchymzellen des Nucleus hervorgegangen, und es hat den Anschein, als wenn die entodermale Ausstülpung der Athemböhle das sie umgebende Mesenchym im Nucleus zu dem umfangreichen hinteren (*c*) und flachen ventralen (*b*) Streifen anordnete.

Ich will nun hier gleich erwähnen, dass die in der allerersten Stoloanlage des Embryo hinter ¹⁾ dem Entoderm liegende Mesenchymmasse (*c*) zum Eierstockstrang wird, die obere und untere (*b*) sich zu den Seitensträngen entwickeln und endlich aus dem die vordere Verbindung dieser beiden vermittelnden Streifen das Nervenrohr (*nr*) hervorgeht.

¹⁾ Die Orientirung der Theile des Stolo ist hier auf die Hauptaxen des ganzen Embryo bezogen.

SALENSKY lässt bekanntlich das Entoderm der Knospen aus dem Zellstrang hervorgehen, welcher dem von mir als Eierstockstrang bezeichneten identisch ist, und lässt diesen dem Eläoblast-residium des Embryo entstammen.

Ich glaube im Vorhergehenden nachgewiesen zu haben, dass eine derartige Ausdehnung der Bezeichnung Eläoblast auf das gesamte Mesenchym des Nucleus nicht zweckmässig sei und möchte darum nochmals hervorgehoben haben, dass auch der Eierstockstrang aus dem freien Mesenchym des Embryo und nicht dem Eläoblast entsteht.

Die Umbildung der ringförmig das Entoderm umschliessenden Mesenchymschichten zu den vier gesonderten Zellsträngen beginnt im jungen Stolo am distalen Ende und schreitet gegen die Wurzel zu vor. In Fig. 9 ist ein Schnitt durch das distale Stoloende abgebildet, und man erkennt da, wie sich das Nervenrohr von dem einen Seitenstränge bereits abgelöst hat, mit dem andern aber noch durch einen feinen Strang in Verbindung steht. Auf einem näher der Wurzel zu geführten Schnitte (Fig. 8) ist dieser Zusammenhang noch ein innigerer, und noch weiter nach dem Anfange hin (Fig. 7) zeigt sich die Verbindung der beiden Seitenstränge mit dem Eierstockstrang und des Nervenrohres mit einem der Seitenstränge noch als eine vollständig kontinuierliche.

Es scheint mir, dass die Bildung der einzelnen Stränge nicht allein durch die Aktivität des Mesoderms erfolgt, sondern dass gleichzeitig dem Entodermrohre dabei eine wichtige Rolle zufällt, indem es sich faltet, an bestimmten Stellen weiter gegen den Ektodermschlauch vorschiebt und an diesen Orten den Zerfall des kontinuierlichen Mesenchyms in die einzelnen Portionen mit herbeiführt, wie dies in Fig. 14 auf Taf. XII und in Fig. 1—3 auf Taf. XIII dargestellt ist.

Dabei erfolgt die Umwandlung des kleineren, zwischen den beiden Seitensträngen liegenden Zellstranges (*nr*) zu einem Rohre von sehr feinem Lumen, dessen Wandung aus kegelförmigen Zellen sich zusammensetzt (Fig. 12 und 14). In den jungen Stolonen scheint das Nervenrohr weiter als die andern Mesodermstränge in das vorderste Ende hineinzuragen, und auf dem in Fig. 13 abgebildeten Schnitte durch den äussersten, distalen Abschnitt eines 0.16 mm langen Stolo ist es noch zu sehen, während von den andern Zellsträngen nur das Entoderm bis in diese Region reicht.

Die beiden Seitenstränge bilden sich zu zwei paarig verlaufenden, dem Darm dicht anliegenden Zellstreifen aus, die zuerst meist

zweischichtig sind, später an bestimmten Stellen, wie ich das weiter unten ausführlicher werde zu beschreiben haben, mehrschichtig werden. Ich habe auf meinen Schnitten ein Lumen in den Seitensträngen nicht gesehen, vielmehr erschienen mir die Zellen dicht aneinandergedrückt. SALENSKY hat bereits, wie es scheint, auf den entsprechenden Stadien eine Höhlung bemerken können, was mir aber nur auf individuelle Variationen hinzudeuten scheint.

Während in jedem dieser drei Gebilde die einzelnen Zellen einen ganz gleichmässigen Charakter bewahren, erfolgt in dem vierten mesodermalen Strange, dem Eierstockstrang (*e* Fig. 7), sehr frühzeitig bereits eine Differenzirung der denselben zusammensetzenden Elemente. Die Zellen der mittleren Partie werden bedeutend grösser; der Nucleus der Zellen wächst ebenfalls, indem dabei seine Substanz sich weniger intensiv färbt, kurz, es leiten sich die Veränderungen ein, welche die Entwicklung zur Eizelle bedingen und welche weiter unten ausführlich werden besprochen werden. Die Zellen der Randzone erleiden für's Erste keine wichtigeren Veränderungen.

Mit der Ausbildung der vier Zellstränge zwischen dem äusseren und inneren Keimrohre hat der sie umschliessende Hohlraum des Stolo, den SALENSKY als Knospungshöhle bezeichnet, eine bestimmte Gestalt angenommen. Anfänglich war die Stolohöhle, die — wie erwähnt — eine Fortsetzung der primären Leibeshöhle des Embryo ist (Fig. 1), von den Mesenchymzellen zumal an der Basis vollständig erfüllt (Fig. 7). Später treten dann um das Nervenrohr und den Eierstockstrang die Spalträume (*bb*) auf, in welchen das Blut zirkulirt. Es scheint, dass anfänglich stets vier Spalträume gesondert entstehen, von welchen die beiden oberen zu einem das Nervenrohr umgebenden Blutsinus verschmelzen (Fig. 12), indem Nervenrohr und Entodermschlauch sich von einander entfernen. Die beiden Blutbahnen zu den Seiten des Eierstockstranges verbinden sich, wie ich glaube, nur im mittleren und distalen Stoloabschnitte zu einem Sinus und bleiben im proximalen getrennt, weil dort der mächtige Mesenchymstrang bis an das Entoderm dicht heranreicht.

An der äussersten Spitze des Stolo, in welche die inneren Zellstränge nicht mehr hineinreichen (Fig. 2 und 3, Taf. X), bleibt ein verhältnissmässig weiter Raum der primären Höhle bestehen, durch welchen die beiden Blutsinus mit einander verbunden werden. In den Fig. 10 und 11 auf Taf. XII ist dieser Blutraum auf Längsschnitten durch den Stolo getroffen worden.

Wie der Blutstrom an der einen Seite aufsteigt, an der andern in die Leibeshöhle des Embryo zurückkehrt, und wie die Richtung der Strömung mit dem Wechsel des Herzschlages sich umkehrt, das brauche ich hier nicht weiter zu beschreiben. Es sind diese Erscheinungen seit KROHN's und LEUCKART's Mittheilungen unzählige Male bestätigt worden.

So wie zur Zeit der ersten Stoloanlage im Embryo das Blut noch keineswegs überall in einem besonderen Lakunensystem sich bewegt, sondern vielfach das ektodermale Hautepithel und den Darmtraktus direkt bespült, fehlen auch im Stolo anfänglich besondere Blutgefässe (Fig. 9 und 14). Dieselben entstehen nun nicht etwa ausschliesslich durch Einwuchern vom Embryo aus, sondern bilden sich frei, gleichzeitig an verschiedenen Stellen in der Stolohöhlung und zwar, wie ich glauben muss, aus Mesenchymzellen (*bz*), die durch den Flüssigkeitsstrom in den Stolo eingeführt worden sind, und aus solchen, die sich von den Seitensträngen des Stolo losgelöst haben und dann zu einem äusserst feinen Plattenepithel zusammentreten (Fig. 11 — 13). Man hat dieses Epithel Gefässhülle genannt. Es liegt nun den Zellsträngen des Stolo nicht unmittelbar an, sondern ist von denselben durch eine homogene, zarte Substanzlage (*cs*) getrennt, die ich, ohne allerdings die genügenden chemischen Reaktionen ausgeführt zu haben, nicht anstehe als Cellulose anzusehen. Ihre Ausscheidung dürfte wohl von denselben Zellen erfolgt sein, welche später als Plattenzellen die Gefässe begrenzen und welche durch die Ausscheidung dieser Substanz auf ihrer Bahn durch die Stolohöhle gleichsam festgehalten wurden.

Wachsthum und Drehung des Stolo.

Die Beschreibung der folgenden Entwicklungsvorgänge lässt es als zweckmässig erscheinen, für die verschiedenen Regionen des Stolo bestimmte Bezeichnungen einzuführen, weil man mit der Beziehung der sich entwickelnden Knospen auf die Axen des Embryo nicht mehr ausreicht. Ich adoptire SALENSKY's Benennung, der die Seite des Nervenrohres als „neurale“, und die des Eierstockstranges als „hämale“ bezeichnet, werde aber auch gelegentlich dafür, indem ich mich auf meine überall gleich orientirten Abbildungen beziehe, oben und unten sagen; nur muss ausdrücklich hinzugefügt werden, dass die Neuralseite des Stolo durchaus nicht mit der Neuralregion der späteren Individuen zusammenfällt, sondern ungefähr dort liegt, wo sich deren Ingestionsöffnungen be-

finden. Die Insertion des Stolo am Embryo, die Wurzel des Stolo, bestimmt den vorderen oder proximalen Abschnitt; das freie Ende gilt als das hintere oder distale. Als die rechte Seite des Stolo ist diejenige zu bezeichnen, welche man zu seiner Rechten hat, wenn man sich mit dem Kopfe gegen den Stoloanfang mit dem Rücken gegen die Neuralseite des Stolo gekehrt denkt. Die an dieser Seite sich entwickelnde Individuenreihe ist die rechtsseitige.

In der allerersten Stoloanlage (Fig. 1—5, Taf. XII), in welcher die Zellstreifen des Mesoderms eben zur Sonderung gelangen, ist — wie ich oben bereits angedeutet habe — die Hämalseite gegen das Hinterende des Embryo, der linke Seitenstreifen ventralwärts, gegen die Placenta gerichtet. Die junge Anlage wächst zu einem zapfenförmigen Gebilde aus, indem sich das distale Ende nach der linken und ventralen Seite des Embryo hinkehrt. Auf bestimmten orientirten Querschnitten durch den Embryo trifft man demnach den Stolozapfen in lateralen Längsschnitten, und ich habe zwei derselben in Fig. 10 und 11 abgebildet. Der erstere ist nahezu durch die Mitte des Keimstockes geführt und zeigt zu beiden Seiten des Entoderms die Seitenstreifen, an der Spitze die Blutbahn. Der Schnitt in Fig. 11, der aus der weiter nach hinten zu gelegenen Region des Embryo stammt, zeigt nur den Eierstockstrang und die äussersten Zellen des linksseitigen Seitenstranges (b). Es ist aus den Abbildungen leicht ersichtlich, dass, indem bei dem Grössenwachsthum des Stolozapfens das Distalende ventralwärts zu sich neigt, der rechte Seitenstrang des Stolo, der in der Nähe der Medianebene im Embryo dorsal gerichtet ist, nach aussen zu liegen kommt, während der andere, der linksseitige, mehr der linken Leibeswand des Embryo zugekehrt ist.

Wenn nun der Stolo an Grösse zunimmt (Fig. 3, Taf. X), wächst er, in die Celluloseschicht des äusseren Mantels eingebettet, an der linken Seite des embryonalen Nucleus weiter, krümmt sich aber hakenförmig gegen den Rücken des Embryo hin (Fig. 4). Er umwächst den Hinterleib vollständig, und sein distales Ende erscheint, wenn die erste Spiralumdrehung vollendet ist, ventral vom Nucleus, um diesen noch mit einer halben Umdrehung zu umschlingen. In Fig. 5 habe ich den ältesten Stolo prolifer der *Salpa democratica* gezeichnet, der mir zur Beobachtung kam, der $1\frac{1}{2}$ Spiralwindungen ausgeführt hatte und im Endabschnitte 61 wohlentwickelte Individuen zeigte. Wahrscheinlich war aber ein Theil der Kette bereits früher abgestossen worden.

Während dieses Umwachsungsprozesses bleibt die linke Seite des Stolo immer der Ektodermwand des Embryo und der solitären Form zugekehrt, und es erscheint demnach die linke Individuenreihe mehr nach innen, die rechte mehr nach aussen zu gekehrt. Die Stellung der Individuen am Stolo und die damit zusammenhängenden Verhältnisse werden weiter unten besprochen werden.

Der Stolo steckt während seiner ganzen Bildungszeit im Cellulosemantel des solitären Thieres, in welchem er bei seinem Längenwachsthum eine Höhlung vor sich hertreibt, die LEUCKART ¹⁾ gewiss mit Recht einer Generations- oder Bruthöhle vergleicht. Ob diese Höhlung mechanisch durch Auseinanderweichen der Cellulosesubstanz oder durch Auflösung der betreffenden Partien entstanden sei, weiss ich nicht zu sagen. Oft umschliesst, wie LEUCKART bereits beobachtete, der Cellulosemantel so dicht den Stolo, dass dessen Knospen in jenem abgedrückt erscheinen. Nahe der Medianebene, dorsal vom Nucleus, bricht diese Höhlung nach aussen durch, und durch diese Öffnung erfolgt die Geburt der Kettenglieder.

Gleichzeitig mit der mächtigen Entwicklung des Stolo prolifer und seiner Knospen findet ein bedeutendes Grössenwachsthum des solitären Thieres statt. Es kommt hierbei nicht nur die von aussen aufgenommene Nahrung in Betracht, sondern auch die Rückbildung zweier embryonaler Organe, welche in den frühesten Stadien der Embryonalentwicklung mehr als die Hälfte der Körpersubstanz ausmachten: der Placenta und des Eläoblasts. Die Beschaffenheit des Eläoblasts macht es mir mehr als unwahrscheinlich, dass Elemente desselben direkt zu Blutzellen würden, die in den Stolo übergingen, während mir eine derartige Umbildung von Placentazellen durchaus nicht ausgeschlossen zu sein scheint. Jedenfalls aber wird die Bedeutung, die das Material, welches durch die Rückbildung dieser beiden Organe disponibel wird, sowohl für die Solitärform als für die Entwicklung der Knospenbrut besitzt, nicht hoch genug angeschlagen werden können.

Die Form der ersten Knospenanlage ist von BROOKS als becherförmig, von LEUCKART und SALENSKY als buckelförmig, später haken- oder hornförmig beschrieben worden. In der That sind alle diese Bezeichnungen für gewisse individuelle Variationen zutreffend, mit deren Beschreibung ich diesen Abschnitt beschliessen will. Die ektodermale Ausstülpung, welche sich in den Knospen-

¹⁾ LEUCKART, „Zoologische Untersuchungen“. 2. Heft p. 67.

zapfen umwandelt, ist bald enger bald weiter. Im letzteren Falle wuchert eine sehr bedeutende Menge von Mesenchymzellen in die Stolohöhle ein, und der junge Keimstock erscheint als kurzes Gebilde, das einen verhältnissmässig grossen Querschnitt aufweist (Fig. 7—9 auf Taf. XII). Es hat mir geschienen, dass in diesen Fällen auch weiterhin der Stolo nicht nur rascher sich entwickelte, sondern dass auch die einzelnen Knospen durch eine bedeutendere Grösse sich auszeichneten. Oft aber und, wie ich glaube, besonders dann, wenn die Bildung des Knospenstocks erst im späteren Embryonalleben beginnt, zeigt sich die Stoloanlage von Anfang an als ein feiner Zapfen von geringem Umfange (Fig. 12 und 13).

III. Die Umbildung des Stolo prolifer zur Salpenkette.

Schon sehr frühzeitig, sobald nur der Stolo ein hornförmiges Aussehen gewonnen und ungefähr die Länge von 0,15 mm erreicht hat, treten an seinen beiden Seiten, in der Zone der Seitenstränge und zwar zuerst am distalen Ende, wulstförmige Verdickungen auf (Fig. 3, Taf. X), die sich bei hämaler oder neuraler Ansicht des Stolo als höckerförmige, seitliche Erhebungen darstellen und die erste Anlage der späteren Knospen repräsentiren. Diese wulstförmigen Streifen sind durch Furchen getrennt, die nach dem proximalen Stoloende zu immer flacher werden, so dass auch die einzelnen Segmente immer undeutlicher erscheinen, indem sie gleichzeitig an Breite abnehmen und dichter aneinanderliegen. An der Wurzel ist dann der Stolo ganz glatt. Ein ganz ähnliches Verhältniss, wie das eben an einem jungen Stolo geschilderte, findet sich in den ausgebildeten und ältesten Keimstöcken wieder, wenn man deren proximalen Theil betrachtet, in welchem die Neubildung der Kettenthier vor sich geht, während am distalen die ausgebildeten Formen sich ablösen. Doch bedürfen diese Erscheinungen hier keiner weiteren Beschreibung, nachdem sie bereits von den älteren Beobachtern, von KROHN, LEUCKART und VOGT, ausführlich dargestellt worden sind.

Nur beim allerersten Auftreten liegen die Wülste genau oder doch nahezu senkrecht zur Längsrichtung des Stolo; je mehr ihre Umbildung zu den Knospenthieren vorschreitet, desto mehr neigen sich die der neuralen Stoloseite zugekehrten Enden nach dem distalen Abschnitte des Keimstockes, so dass schliesslich die be-

kannte Schiefstellung der Individuen resultirt, welche schon KROHN beschreibt. Doch ist die Neigung der Knospen auf den beiden Seiten des Stolo nicht die gleiche, und zwar schien es mir, dass stets die Individuen der rechten Reihe der ursprünglich Senkrechten genäherter bleiben. Bedenkt man, dass ausserdem die hinteren Leibesenden der gegenüberliegenden Individuen näher aneinander liegen als die Vorderenden, so dass der Querschnitt durch den Stolo in gewissen Stadien einem gleichschenkeligen Dreiecke ähnelt, dessen Spitze durch die Nucleusenden der Knospen bestimmt wird, und dass dazu noch die spiraloge Aufrollung des ganzen Keimstockes hinzukommt: so wird man begreifen, dass im ganzen Stolo auch nicht zwei Individuen genau die gleiche Orientirung im Raume haben.

Schon bei ihrem ersten Auftreten liegen die Furchen an den beiden Seiten des Stolo nicht vollständig genau einander gegenüber, aber erst später wird die Stellung der Individuen eine genau alternirende. Indem nun die Wülste, welche zuerst nur in der Mitte der beiden Seiten des Stolo auftraten, in hämaler und neuraler Richtung sich ausdehnen, kommt es — in Folge ihrer verschiedenen Schiefstellung am Stolo — zu einem Übergreifen der linksseitigen Erhebungen nach der rechten Stolosseite und umgekehrt. Ich werde weiter unten nachweisen, wie damit der Übergang der ganzen Stolobreite im hämalen Theile abwechselnd in das hintere Leibesende der rechten oder linken Individuen im Zusammenhange steht. An der neuralen Seite des Stolo, wo die mediane Partie bei der Bildung der Ganglienketten scheinbar einsinkt und zwei seitliche Höckerreihen sich bilden (Vgl. Fig. 9 auf Taf. XV), verlieren sich diese von der entgegengesetzten Seite hinübergewachsenen Furchen, nachdem sie den Zerfall des Nervenrohres in die einzelnen Ganglienpartien herbeigeführt haben. An der hämalen aber sind diese Zwischenstücke leicht nachweisbar (vgl. Fig. 1 und 8 Taf. XVII) und dürften an ihren äussersten neuralen Enden mit ESCHSCHICHT'S rudimentär gewordenen Knospen identisch sein, durch deren abwechselnde Rückbildung auf beiden Seiten, wie er meinte, die biserial-alternirende Stellung der Individuen hervorgegangen sei.

Alle Fragen aber in Bezug auf die Genese der verschiedenen Organe der Knospen und deren Zurückführung auf die Röhren und Stränge des Stolo lassen sich nur an Schnittserien lösen, zu deren Beschreibung ich nunmehr übergehe. Ich will nur hier gleich darauf hinweisen, dass das Auftreten der buckelförmigen,

seitlichen Erhebungen, das, wie ich erwähnt habe, die jungen Knospen andeutet, sich auch bei Vergleichung der aufeinanderfolgenden Schnitte erkennen lässt, wenn man sich dieselben übereinander gelagert denkt. So zeigt sich z. B. sofort bei Vergleichung von Fig. 1 und 2 auf Taf. XIII, dass bei *b* buckelförmige Erhebungen am Stolo sichtbar sein müssen und dass auch die hämale und neurale Seite bereits gefurcht erscheinen. Es ist mir aber nicht gelungen, aus den Schnitten ein Modell zu konstruieren. Ich glaube, dass dies für den Stolo der *Salpa pinnata* leichter durchführbar sein wird, weil dieser in einer geraden Richtung nach vorn zu verläuft und der Endostyl des Embryo eine feste Axe repräsentirt, auf welche hin der Stolo orientirt werden kann.

Der ganze Entwicklungsprozess der Knospung ist so kompliziert und langwierig, dass es mir am angezeigtesten erscheint, seine Beschreibung in zwei Abschnitte zu theilen, welche zwei Entwicklungsperioden entsprechen, die allerdings kontinuierlich ineinander übergehen, vielleicht aber doch nicht ganz willkürlich gewählt erscheinen dürften.

Erster Abschnitt.

Die Bildung der Knospen am Stolo.

In diesem Abschnitte sollen die Umbildungen und Lageveränderungen beschrieben werden, welche die Röhren und Zellstränge des Stolo erfahren müssen, um zu den jungen Knospen zu werden, welche an den beiden Seiten auftreten. Im Wesentlichen ist dieser Vorgang ein Zerfall der für die gesammte Kette gemeinsamen Anlagen in ebensoviele segmental angeordnete Portionen als später Individuen vorhanden sind. Gleichzeitig damit treten Verschiebungen der einzelnen, sich immer mehr von den gleichwerthigen Nachbarstücken lösenden Theilprodukte auf, bis die Lagebeziehungen gewonnen sind, in welchen der Bau junger, mit den Anlagen zu allen Organen bereits ausgestatteter Kettensalpen sich unschwer erkennen lässt. Die Darstellung dieser Vorgänge dürfte am leichtesten verständlich werden, wenn die verschiedenen Organe des Keimstockes in ihrer Entwicklung gesondert verfolgt werden. Ich beginne mit dem Entodermrohre und werde in diesem Kapitel gleich die Darstellung des Zerfalls des Stolo in die einzelnen Knospenthiere einfügen.

Das Entoderm.

Wir haben das Entoderm des Stolo bis jetzt nur in seiner allerersten Anlage kennen gelernt, in der es auf dem Querschnitte (Fig. 1—5 auf Taf. XII) nahezu die Gestalt eines Dreiecks aufweist und gegen den Eierstockstrang hin aus Spindelzellen besteht, während die seitlichen Wandungen aus kubischen oder Zylinderzellen sich zusammensetzen. Ich weiss nun nicht mit Bestimmtheit zu sagen, ob die beiden seitlichen Theile des Entodermrohres, welche durch die konvexe Einkrümmung der hämalen Wand sich unterscheiden lassen (Fig. 7),⁸ direkt in die beiden später am Stolo bilateral gelegenen Entodermhälften (Fig. 6 auf Taf. XIII) übergehen oder ob überall zuvor noch das Entodermrohr eine vierkantige, meist in der neuro-hämalen Richtung mehr oder minder zusammengedrückte Form annehmen muss. Diese fand ich nämlich auf Querschnitten durch Stolonen, welche etwas älter waren als diejenigen denen die Schnitte 7—9 auf Taf. XII entnommen sind. Zwei solche Schnitte sind in Fig. 12 und 13 wiedergegeben; der Stolo mass in seiner Länge 0.16 mm und war im Verhältniss zur Grösse der Solitärform, an welcher er sass, von auffallend geringer Länge. Der in Fig. 13 abgebildete Schnitt ist durch das distale Ende geführt, in das weder die Seitenstränge noch der Eierstockstrang sich erstrecken, und es zeigt da das Entoderm kein deutliches Lumen mehr.

Die vierkantige Form des Entodermrohres findet man beinahe stets auf Querschnitten durch den proximalen Abschnitt von älteren Stolonen (Fig. 7—10 auf Taf. XIII), in welchem die Knospen immer wieder neu angelegt werden, und der somit die Verhältnisse zeigt, die im distalen Ende jüngerer Stolonen zu sehen sind. Doch werde ich mich bei der Beschreibung der Entwicklungsvorgänge nach Möglichkeit an die Schnitte halten, welche durch verschiedene Stolonen angefertigt worden sind, die sich in eine ziemlich kontinuierliche Altersreihe bringen lassen, und werde nur für solche Stadien der Knospenbildung, welche ich an jungen Stolonen nicht auffinden konnte, Querschnitte durch den proximalen Abschnitt alter Keimstöcke zu Hilfe nehmen. Es hat mir nämlich geschienen, dass die Umbildungen im proximalen Theile und besonders in der nächsten Nähe der Stolorwurzel viel mehr individuelle Variationen, durch welche wichtige Vorgänge verwischt werden, aufweisen als die jungen Stolonen, obwohl auch bei diesen solche in reichlichem Maasse nicht fehlen.

Als eine individuelle Variation dürfte wahrscheinlich auch die flache Ausbreitung des Entoderms und die mächtige Ausdehnung der Blutbahnen anzusehen sein, welche ich oben bei einem jungen Stolo beschrieben habe, und ich glaube, dass ein ähnliches Stadium zu solchen Formen der Knospenbildung führt, wie sie in Fig. 5—11 auf Taf. XIV abgebildet sind. Wie die Form des Lumens, so variiert auch die Gestalt der Zellen im Entoderm, und ich verweise als Beleg hierfür auf Fig. 14, Taf. XII, welche bereits auf einem sehr jungen Stadium die hämale Wand aus ziemlich grossen Zellen zusammengesetzt zeigt, welche nahezu Zylinderform besitzen.

Alle diese verschiedenen Formen des jungen Entodermrohres erleiden, wenn eine Weiterentwicklung überhaupt stattfinden soll, im Wesentlichen eine gleiche Veränderung, welche zum folgenden Stadium hinüberführt. Diese besteht in einer rasch vorschreitenden Einschnürung des Rohres, indem neural, dicht unter dem Nervenrohr und gegenüber an der hämalen Wand je eine Furche auftritt. Die Bildung derselben beginnt am distalen Ende und schreitet allmählich gegen das proximale vor. (Vgl. Fig. 1—4, Taf. XIII). Die hämale Rinne ist viel tiefer; die dadurch bedingte Flächenvergrösserung dieser Entodermwand äussert sich denn auch darin, dass dieselbe sich aus auffallend dünneren und kleineren Zellen zusammensetzt, was allerdings oft schon in den jüngsten Stadien zu bemerken war. Schliesslich sind die Furchen so weit vorge wachsen (Fig. 5 und 6), dass die hämale und neurale Wand in der Mittellinie aneinanderstossen, so dass das Entodermrohr in zwei Säcke zerfallen ist, welche durch einen schmalen medianen Spalt, der sich durch die ganze Länge des Stolo hindurch erstreckt, mit einander kommunizieren.

Das rasche Vorwachsen der hämalen Furche bringt es mit sich, dass die Entodermsäcke sich anfänglich nach dieser Richtung hin ausdehnen, während der Verbindungsspalt mehr neural liegt. Bald aber dehnen sich die Falten auch nach oben hin, gegen das Nervenrohr zu aus, so dass sie die neurale Blutbahn seitlich umfassen (Fig. 11 und 12 auf Taf. XIII und Fig. 1 auf Taf. XIV). Die beiden gegenüberliegenden Wände des Entodermrohres berühren einander anfänglich nur an einer ganz schmalen Stelle in der Medianebene. In der Folge erweitert sich diese Stelle zu einer breiten Zone, so dass die beiden Entodermsäcke mehr nach den Seiten des Stolo hinrücken. Auf dem Querschnitt erscheinen sie dann durch einen Kanal verbunden (Fig. 2—4 auf Taf. XIV), dessen

Wandungen in diesem Falle dicht aneinander liegen, so dass das Entoderm eine H-förmige Gestalt angenommen hat. Die Zellen, die dasselbe zusammensetzen, sind in diesem Stadium ziemlich gleichartig. Die ursprünglich grossen Zylinderzellen der seitlichen Entodermwände sind bei der bedeutenden Flächenvergrösserung in kleinere kubische übergegangen.

Der horizontale Ast hat für den Aufbau des Entoderms der Knospen keine direkte Bedeutung. Oft bleiben seine Wandungen von einem sehr frühen Stadium an aneinandergedrückt und ziehen sich zu einem feinen Plattenepithel aus, in welchem sich die beiden Lagen mit Sicherheit kaum mehr unterscheiden lassen (Fig. 5 und folg. auf Taf. XIV). Ich fand solche Bilder in einem Falle sogar schon auf Schnitten durch die Wurzel eines noch ziemlich jungen Stolo (Fig. 5). Während alle anderen Theile noch auf einer niederen Ausbildung stehen geblieben waren, zeigte sich das Entoderm bereits in zwei seitliche Partien zerfallen, deren Verbindung nur durch einen Zellstrang hergestellt war. Ähnliche Verhältnisse hat SALENSKY vorwiegend auf seinen Schnitten gefunden, und es ist begreiflich, dass ihm dann der ursprüngliche Zusammenhang mit den beiden vertikalen Entodermstämmen und die gemeinsame Herkunft aus dem einfachen Entodermrohre des jungen Stolo hat entgehen können. Übrigens habe ich auf bedeutend älteren Entwicklungsstadien die beiden Lamellen des horizontalen entodermalen Verbindungsastes sehen können. Dieselben umschlossen oft einen ziemlich ansehnlichen Hohlraum (Fig. 3—10 auf Taf. XV), der sich aber an der Einmündung in die vertikalen Entodermröhren verjüngte. Es ist nun leicht möglich, dass das Auseinanderweichen der beiden Zellschichten durch die Reagentien künstlich hervorgerufen wurde und zwar bis zu dem Maasse, dass die neurale Blutbahn stellenweise beinahe ganz verdrängt wurde; jedenfalls ist aber dadurch die Kontinuität der gesammten Anlage erwiesen.

Verwickelter sind die Vorgänge in den vertikalen Entodermästen, die sich weiterhin in das gesammte Entoderm der Ketten-salpen verwandeln.

Der neurale Theil der Falten, der natürlich ohne deutliche Grenze in den hämalen übergeht und nur der übersichtlicheren Darstellung wegen von diesem unterschieden und gesondert abgehandelt wird, bleibt nur anfangs und nur in der in den hämalen Abschnitt übergehenden Region durch die ganze Länge des Stolo ein einheitlicher Raum. Gegen das Nervenrohr zu gliedert er

sich jederseits in ebensoviele Abschnitte als Knospen auftreten. Diese Gliederung ist das Resultat zweier in demselben Sinne wirkender Prozesse. Einmal schnüren die Furchen, welche an der Außenseite des Stolo auftreten und die einzelnen Knospen von einander abgrenzen, bei ihrem in die Tiefe Wachsen die Entodermfalten ein, dann aber wachsen auch diese in einzelnen, allerdings durch die Furchung bedingten sackförmigen Fortsätzen gegen das Nervenrohr zu. So zeigen also die aufeinanderfolgenden Querschnitte das Entoderm von wechselnder Ausdehnung, bald dem Nervenrohr genähert (Fig. 4 Taf. XIV), bald entfernter von diesem endigend (Fig. 2 u. 3). Wenn wir uns nun daran erinnern, daß die Knospenreihen an den beiden Seiten des Stolo einander nicht vollkommen genau gegenüberstehen, sondern mit zunehmendem Alter eine genau abwechselnde Stellung einnehmen, weil nach und nach der hämale Abschnitt der entgegengesetzten Stoloseite in die Individuen der anderen übergeht, so werden auch die Verhältnisse klar werden, welche man an den nahezu senkrecht zur Längsrichtung des Stolo geführten Schnitten zu sehen bekommt. In Fig. 12 auf Taf. XIII ist der neurale Entodermstasack auf der rechten Seite in seiner ganzen Ausdehnung durchschnitten, auf der linken dagegen ist er nur sehr klein, und das umgekehrte Verhältniß zeigt sich in Fig. 1 auf Taf. XIV, wo der linke Entodermstasack sich bis dicht zum Nervenrohre erstreckt. Ich will nicht unterlassen, hier darauf aufmerksam zu machen, daß der Stolo, dem die eben beschriebenen Schnitte entnommen sind, in Bezug auf diese durch das Auftreten der Querfurchung direkt hervorgerufenen Entwicklungsvorgänge sich weiter ausgebildet zeigt als ein anderer Keimstock, dessen Querschnitte in Fig. 2—4 gezeichnet sind. Dieser repräsentirt dagegen in Bezug auf die Theilung des Entoderms in eine rechte und linke Hälfte, welche durch einen nur schmalen Spalt verbunden sind, ein vorgeschritteneres Stadium.

Die beiden hämalen Entodermfalten haben wir schon in den allerersten Stadien der Stolobildung (Fig. 1—6 Taf. XIII) auftreten und durch die ganze Länge des Stolo kontinuierlich sich erstrecken sehen. Ganz ebenso wie in der neuralen Region des Stolo mit dem Auftreten der knospenbildenden Querfurchen ein Zerfall in einzelne Entodermstasäcke verbunden ist, findet dies auch im hämalen Abschnitte statt. Ich habe oben bereits darauf hingewiesen, daß an der hämalen Seite die Furchen der einen Seite auf die andere hinübergreifen, so daß in dieser Region jederseits die doppelte Zahl wulstförmiger Streifen vorhanden ist und zwar breitere und

schmälere in abwechselnder Stellung. Je ein breiter und ein schmaler Streifen der gegenüberliegenden Seiten gehen in die Bildung eines Thieres über. Demgemäß werden dann auch, wenn die Furchen sich vertiefen und zur Abschnürung der einzelnen Knospen führen, in der hämalen Region des Stolo jederseits doppelt so viele Entodermstücker entstehen müssen als in der neuralen, und zwar werden in Übereinstimmung mit der wechselnden Breite der Streifen grössere und kleinere Entodermstücker auf den beiden Seiten des Stolo in alternirender Stellung einander folgen. An ihren oberen Enden gehen alle diese Entodermfalten mit den neuralen gemeinsam in den horizontalen Verbindungsstrang des Entoderms über, an welchem sie wie seitliche Fransen herabhängen (vgl. die Fig. 3—10 auf Taf. XV).

Es beruht also das Auftreten einer doppelten Anzahl von Entodermfalten in der hämalen Region darauf, dass hier der Stolo in seiner ganzen Breite in die hinteren Leibesabschnitte der einzelnen Knospenthiere übergeht, während in der neuralen mit Ausnahme des Nervenrohres immer nur die linke oder rechte Hälfte zum oberen Theile der Knospe resp. zum vorderen Körperabschnitte des Kettenthieres sich umbildet. Um diesen Prozess der vollständigen Theilung der hämalen Stoloregion in aufeinander-

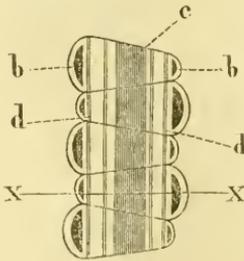


Fig. A.

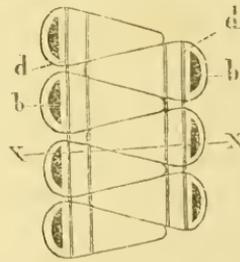


Fig. B.

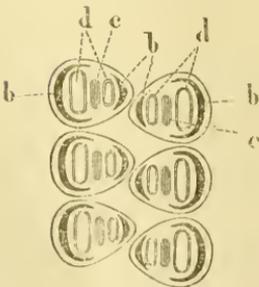


Fig. C.

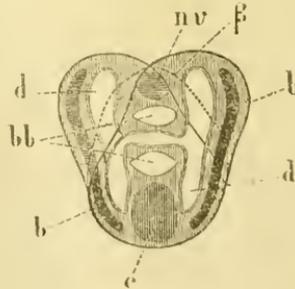


Fig. D.

folgende Abschnitte und den Gegensatz zu den Entwicklungsvorgängen im oberen Theile ganz klar zu machen, will ich einige schematische Abbildungen einschalten, die mit den Zeichnungen auf Taf. XVII eine richtige Vorstellung werden geben können.

In *A* ist ein Längsschnitt durch den hämalen Theil des Stolo abgebildet; in der Mitte verläuft der Eierstockstrang (*e*), zu beiden Seiten die Entodermfalten (*d*), die hier als kontinuierliche Hohlräume gezeichnet sind, und jederseits zu äusserst die Seitenstränge (*b*). Die den Stolo quer durchsetzenden, abwechselnd parallelen Linien zeigen die Richtungen an, welche die Furchen weiterhin nehmen, um die einzelnen Individuen zur Sonderung zu bringen. Dabei muss festgehalten werden, dass die Abgrenzung der einzelnen Knospen weniger durch ein Tieferwerden der seitlichen Furchen als vielmehr in erster Linie dadurch zu Stande kommt, dass die Furchen vom äussersten Ende, wo der Eierstockstrang verläuft, in der Richtung der angegebenen Linien genau gegen die neurale Region zu tief sich einsenken, um so eine Spaltung des Stolo zu erzeugen. Weiter neuralwärts aber am Stolo schreitet die Ausbildung der seitlichen Querwülste zu den Knospen vor, indem die Furchen immer tiefer werden (Schema *B*, das man unschwer mit Fig. 1 und 4 auf Taf. XVII in Übereinstimmung bringen kann), und es haben sich da bereits die Knospen vom Stolo grösstentheils abgeschnürt, bevor noch die von der hämalen Seite vordringenden Furchen bis dahin gelangt sind. Die wulstförmigen Erhebungen, die von der rechten Seite auf die linke und von dieser auf die rechte hinübergewachsen waren, ziehen sich zwischen den eigentlichen Knospen noch eine Strecke weit — es kommen zahlreiche individuelle Variationen vor — neuralwärts hin und erzeugen die Zwischenstücke, die auf dem Schnitte zu sehen sind, der in Fig. 8 Taf. XVII abgebildet ist. Diese Zwischenstücke sind also die neuralen Fortsätze der Wülste, welche im hämalen Abschnitte später in das hintere Leibesende des jungen Knospenthieres, das der entgegengesetzten Seite des Stolo angehört, mit hineinbezogen werden.

Sobald die hintersten Körperabschnitte der Knospenthier am hämalen Stolotheil durch die eben beschriebenen Furchen zur Sonderung gelangt sind (*A*), beginnen die Theile mehr auseinanderzurücken, indem gleichzeitig die etwas langgezogene Form auf dem Querschnitte in eine der Kreisform sich nähernde übergeht (Schema *C*). Eine jede Knospe enthält also in ihrem hinteren Abschnitte zwei getrennte Entodermstücker von verschiedener Grösse,

das eine der rechten, das andere der linken Entodermfalte des Stolo entstammend, dazwischen ein Theilstück des Eierstockstranges und jederseits ein Derivat der beiden Seitenstränge des Stolo.

Noch besser vielleicht wird der schematische Querschnitt (*D*) durch einen Stolo diese Verhältnisse klarmachen. Man muß sich den Schnitt in der Ebene ausgeführt denken, welche durch die Linien *x-x* im Schema *A* und *B* angedeutet werden. Neural ist das Nervenrohr (*nv*), welches allerdings in diesem Stadium in Wirklichkeit nicht mehr diese Lagebeziehung hat, hämal der Eierstockstrang (*c*) getroffen. Die beiden Blutbahnen (*bb*) sind eingezeichnet, das Entodermrohr (*d*) erscheint *H*förmig, zu den Seiten liegen die Seitenstränge (*b*). Man erkennt auf der Abbildung durch die verschieden starke Schattirung den Antheil, welcher einem rechtsseitigen oder linksseitigen Individuum zukommt, und sieht, daß ein jedes zwei hämale und einen neuralen Entodermstreck besitzt und daß ebenfalls Theilstücke beider Seitenstränge im hinteren Leibesabschnitte der jungen Knospen sich vorfinden. Durch den unterbrochenen Kontur (β) soll — soweit sich dies feststellen läßt — der Umfang des ursprünglichen Stolo angedeutet werden. So wird das Hervorknospen der beiden neuralen Reihen von buckelförmigen Erhebungen an demselben, durch welche die einzelnen Knospen eine merkliche Längsstreckung erfahren, verständlich werden. Doch können diese Verhältnisse theilweise erst weiter unten zur Besprechung kommen.

Es wird nun nicht schwer fallen können, die eben auseinandergesetzten Entwicklungsvorgänge an Querschnitten durch verschiedene Stolonen zu prüfen.

Die beiden hämalen Falten sind bei ihrem ersten Auftreten in verschiedenen Stolonen von sehr wechselnder Ausdehnung. Oft bildet die hämale Längsfurche sofort lange Säcke, oft erscheinen diese selbst noch in späteren Entwicklungsstadien kurz (Fig. 11 und 12 Taf. XIII Fig. 1 Taf. XIV), um erst durch weiteres Längenwachsthum die Blutbahn zu umschlingen und sich in einzelne Zipfel auszuziehen. Stets aber dehnt sich das Entoderm bis an den hämalen Boden des Stolo aus und reicht dicht bis zum Eierstockstrang (Fig. 6—8 und 10 Taf. XIV). Bei Vergleichung dieser Abbildungen ergibt sich leicht, daß das Entoderm bereits in einzelne Säcke zerfallen ist, welche rechts und links am Stolo in einer zu diesem nicht genau senkrechten Richtung verstreichen. Diese Schiefstellung wird natürlich an den Querschnitten daran zu erkennen sein, daß das Lumen der Entodermstrecke auf einer

Schnittfläche hämal und neural eine verschiedene Ausdehnung besitzt. Die alternirende Stellung an den beiden Seiten des Stolo zeigt sich deutlich in Fig. 7 und 11 auf Taf. XIV.

Bei ihrem ersten Auftreten waren die Falten so gerichtet, daß sie neuralwärts konvergirten (Fig. 1—6 Taf. XIII). Später nähern sie sich bei ihrem weiteren Wachsthum hämal umso mehr als der Eierstockstrang sich in dem länger werdenden Stolo immer mehr ausdehnt und im Querschnitte dünner wird (Fig. 11 und vorherg. Taf. XIV). Wenn nun weiterhin im neuralen Theile das Auseinanderweichen der Knospen vorschreitet, während die Hintertheile derselben noch ineinandergeschoben erscheinen (Fig. 5 u. folg. Taf. XV), ist der Verlauf der Entodermsäcke in den gegenüberliegenden Knospenreihen zu einem hämalwärts konvergirenden geworden. In den Abbildungen 7, 8 und 10 auf Taf. XV ist zu sehen, wie der kleine, hämale Entodermsack der linken Seite bei dem Auseinanderweichen der hämalen Stolostücke zu den beiden Knospenreihen in das rechts gelegene Thier übergeht. Seine vollständige Abschnürung von dem horizontalen Aste des Entoderms, der gleichsam die Axe repräsentirt, in deren Umkreise zuerst neural, dann hämal die Sonderung in die Individuen vor sich geht, erfolgt nicht überall vollständig gleichzeitig. Der Zusammenhang ist in Fig. 10 noch sehr deutlich zu sehen; aber auch viel später noch, wenn die hinteren Leibesenden der Knospenthiere sich isolirt haben und auseinandergerückt sind, wie es in dem Schema *C* deutlich gemacht ist, kann man die Öffnungen in den horizontalen Entodermkanal manchmal noch sehen (Fig. 1, Taf. XVI).

Wenn man sich die Art und Weise des Auseinanderweichens der hinteren Leibesenden der Knospen, wie sie die schematische Figur *C* versinnlicht, vorstellt und bedenkt, daß dieselben in ihrem Umfange gleichzeitig zunehmen, so werden die Verhältnisse wohl klar werden, welche an den Querschnitten durch diese Stadien des Stolo angetroffen werden. In Fig. 11 auf Taf. XV und in Fig. 1—4 auf Taf. XVI sind die hämalen Enden der Knospen bereits so weit auseinandergerückt, daß auf gewissen Schnitten alle vier Entodermsäcke, je zwei einem Individuum angehörend, sichtbar werden. Neural ist die Sonderung der einzelnen Knospen noch mehr vorgeschritten, und die Furchen beginnen bereits abwechselnd rechts (Fig. 1—3 Taf. XVI) und links die zentrale, gemeinsame Region der Blutbahnen des Stolo zu umgreifen.

Hiermit schliesse ich die Beschreibung der Entodermentwicklung in der Knospe. Ich will nur nochmals wiederholen, dass wir also in jeder jungen Knospe zwei Entodermsäcke finden; einen grossen äusseren, der von allem Anfange an auf derselben Seite des Stolo entstand, auf welcher die betreffende Knospe liegt, der sich durch die ganze Länge des jungen Kettenthieres hindurchzieht und in seiner mittleren Region in den horizontalen Entodermast mündet, so dass ein neuraler und hämaler Theil unterschieden werden konnte. Der zweite Entodermsack ist der kleinere und innere und entstammt einer Ausstülpung oder Falte des Stoloentoderms, welche auf der entgegengesetzten Seite der grossen auftrat. Bei der vorschreitenden Isolirung der einzelnen Kettenthiere verliert er lange vor dem äusseren Entodermtheile jede Kommunikation mit dem Horizontalaste und liegt als allseitig geschlossenes Gebilde in der jungen Kettensalpe (vgl. Fig. 5 und 6 Taf. XVI).

Der Eierstockstrang.

Obwohl es mir in der vorliegenden Untersuchung in erster Linie darauf ankam, die Genese der Organe der Kettensalpen aus den Gebilden des Stolo festzustellen und diese auf die Gewebe des Embryo zurückzuführen, habe ich doch auch den histologischen Vorgängen bei der Bildung der Eizelle selbst einige Aufmerksamkeit geschenkt und will in diesem Kapitel meine Beobachtungen darüber vorbringen. Ich bin mir zwar sehr wohl bewusst, dass dieselben über die feinsten Details der Kernumbildung nicht ausreichend sind und in Bezug auf die Ausführlichkeit namentlich in der Anwendung der verschiedenen Konservirungs- und Färbungsmethoden mit den neuesten Arbeiten, welche die Bildung der Eizelle monographisch behandeln, nicht konkurriren können. Nichtsdestoweniger glaube ich, in den wesentlichsten Punkten mit einiger Sicherheit meinen Präparaten vertrauen zu dürfen, so namentlich in der Frage nach der Herkunft der Follikelzellen.

Die älteste Angabe rührt von H. MÜLLER¹⁾ her, welcher beschreibt, dass der Follikel des Eies aus einer Ausstülpung der Kiemenhöhlenwandung hervorgehe. Es scheint aber diese an und für sich unwahrscheinliche Mittheilung zu keiner allgemeinen Geltung gelangt zu sein, und schon im folgenden Jahre hat

¹⁾ H. MÜLLER, „Bericht über einige im Herbst 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen“. Zeit. f. w. Zool. Bd. IV. 1853. p. 331.

LEUCKART¹⁾ Follikel, Eileiter und Ei aus einer gemeinsamen Anlage, die er als Zellhaufen sah, hervorgehen lassen, wie es ja in der That auch der Fall ist. TODARO hat später (l. c. p. 781 und 782) die Entstehung aus einem mesodermalen Zellhaufen bestätigt und glaubt ebenfalls, dass eine der zentral gelegenen Zellen zum Ei, die anderen zum Follikel würden. Doch sah TODARO, gleichwohl er die Knospung an Querschnitten durch Stolonen studirt hat, das erste Auftreten der Eierstocksanlage erst in ziemlich vorgeschrittenen Knospen. Eingehender hat bald darauf SALENSKY²⁾ die Umbildung des Eierstockstranges verfolgt. Er lässt denselben in zwei Partien zerfallen: in eine neurale solide, in welcher die Eier durch theilweise Verschmelzung von Zellen und deren Kernen entstehen und in die einzelnen Knospen rechts und links hin übertreten; und eine hämale, welche auf dem Querschnitt als ein Zellring erscheint und sich weiterhin zum gesammten Entoderm der Knospen umbildet. Obwohl SALENSKY keine genaueren Mittheilungen gemacht hat, so scheint doch aus seinen Abbildungen hervorzugehen, dass Follikel und Eileiter aus den Zellen der neuralen Partie direkt entstehen. Es liessen sich somit diese Beobachtungen mit H. MÜLLER's Angaben von der Entstehung des Follikels aus der Athemhöhlenwandung in Uebereinstimmung bringen. — BROOKS hat bereits in seiner ersten³⁾ Arbeit die Entstehung der weiblichen Geschlechtsprodukte aus Zellen der Eierstockstränge im Stolo selbst behauptet, ohne allerdings dafür genügende Beweise gegeben zu haben. Ueber die Umbildung der Zellstränge zu den Ovarien der Kettensalpen, über die Bildung des Follikels und Eileiters fehlt jede nähere Angabe. In einer späteren Untersuchung⁴⁾ hat er dann die inzwischen von SALENSKY veröffentlichten Beobachtungen und die alten Angaben KOWALEVSKY's über die frühe Bildung der Eizellen im Stolo selbst und die Wanderung in die Knospen bestätigen können.

Wir haben den Eierstockstrang als ein mächtiges Gebilde kennen gelernt, welches den Stolo hämal in der Medianebene durchzieht. Bei dem ausserordentlich bedeutenden Längenwachsthum des ganzen Stolo zieht er sich, nachdem er frühzeitig die

1) R. LEUCKART, „Zoologische Untersuchungen“. 2. Heft p. 75.

2) SALENSKY, „Ueber die Knospung der Salpen“. Morph. Jahrb. III.

3) BROOKS, „The Development of Salpa“. Bull. of the Museum of comp. Zool. at Harvard College Cambridge Mass.

4) Derselbe, „The origin of the eggs of Salpa“. 1882.

direkte Verbindung mit dem Mesoderm des Embryo verloren hat, zu einem viel dünneren Zellstrange aus, indem dadurch gleichzeitig die hämale Blutbahn an Ausdehnung gewinnen kann. Die verschiedene Differenzirung der mittleren und peripheren Partie habe ich bereits erwähnen müssen, und ich will nur hinzufügen, dass es mir nicht möglich war, nachzuweisen, dass — was mir überhaupt unwahrscheinlich dünkt — die zu Eiern werdenden Zellen nur von bestimmten, schon im Embryo gekennzeichneten Zellen ihren Ursprung nehmen. Das Mesenchym des Nucleus, welches in die Stolonhöhle hineinwuchert, besteht zwar nicht aus durchaus gleichartigen Zellen. Weil ich aber nicht gesehen habe, dass die Zellen bei ihrer Einwanderung sich nach ihrer verschiedenen Grösse und Form im Stolo erst gruppirt hätten, muss ich wohl auch annehmen, dass nur durch die Lagebeziehungen im Eierstockstrange selbst die zentralen Partien allein zur Entwicklung befähigt werden. Unter diesen selbst findet nun weiterhin eine natürliche Auslese statt, denn es lässt sich leicht feststellen, dass eine die spätere Eizahl um ein Mehrfaches übertreffende Anzahl von Zellen die ersten Umbildungen erfährt, welche zur Entstehung des Eies führen. Der grössere Theil der Zellen des Eierstockstranges wird aber entweder wieder rückgebildet und fliesst als Nährmaterial den sich entwickelnden Eizellen zu oder er bildet den Follikel und Eileiter. Ich muss wohl glauben, dass der Prozess der Rückbildung und Desorganisation der Zellen im Eierstockstrange bei andern Salpenspezies, so z. B. bei *Salpa pinnata*, noch mehr in den Vordergrund tritt als hier. Denn nur dann lassen sich die Angaben TODARO'S verstehen, welchen zu Folge der ganze Strang zu Nährmaterial aufgelöst werden soll.

Die zentrale Partie des Eierstockstranges, deren Elemente theilweise zu Eiern werden, erscheint für's Erste von der peripheren keineswegs scharf abgegrenzt. Die Zellen sind grösser, ebenso die Nuclei, die aber an chromatischer Substanz relativ ärmer werden (Fig. 7 Taf. XII). Auf Querschnitten durch die Wurzel des Stolo findet man selbst in älteren Keimstöcken noch eine ganze Anzahl von Zellen getroffen, welche zu Eiern sich umzubilden scheinen (Fig. 9 Taf. XIII), während im distalen Abschnitte weit jüngerer Stolonen nur sehr wenige oder meistens nur eine Eizelle auf einem Schnitte zu sehen sind. Die Abbildungen auf der Taf. XIII zeigen eine Reihe solcher individueller Verschiedenheiten. Die die Eizellen umgebenden peripheren Zellen sind kleiner und besitzen einen in Pikrokarmen intensiv färbbaren runden Kern; die Zellgrenzen sind nur unbestimmt und stellen-

weise gar nicht nachweisbar. Die periphere Partie ist anfänglich stets mehrschichtig, später ordnet sie sich meist sehr bald im Umkreise des Eies zu einer einfachen Zellschicht an, die zum Follikel wird. Der Rest der ursprünglich peripheren Partie bildet den Eileiter und — was ich nicht mit Bestimmtheit zu behaupten wage — wahrscheinlich den Hoden. Alle Zellen der zentralen Partie, die zwar anfangs den Weg zur Eientwicklung genommen haben, aber zu einem Ei sich nicht ausbilden konnten, fliessen als Nährmaterial den anderen begünstigteren zu, indem sie rückgebildet werden und ihre Substanz desorganisirt. Eine Rückbildung solcher junger Eizellen zur Ausgangsform oder eine Umbildung zu einer anderen, weiterhin noch lebensfähigen Zelle scheint mir ausgeschlossen (vgl. Fig. 9 Taf. XIII). Dass unter normalen Verhältnissen auch die peripher gelagerten Zellen mit kleinerem, leicht tingirbarem Nucleus theilweise rückgebildet würden, glaube ich nicht, vielmehr scheinen mir die um ein Bedeutendes kleineren Zellen des Eileiters mit Sicherheit darauf hinzuweisen, dass diesen Zellen ein reges Theilungsvermögen zukommt. Die zentral gelegenen aber verlieren diese Fähigkeit der Vermehrung durch Theilung, sobald sie einmal die ersten Umbildungen erfahren haben, welche zur Eientwicklung führen.

Rechts oben in Fig. 14 auf Taf. XIV sind drei Zellen aus dem Eierstockstrang gezeichnet, welche noch indifferenten Charakter zeigen. Ob diese Zellen durch frühere Theilung aus einer Mutterzelle hervorgegangen sind oder sich aneinandergelagert haben, kann ich nicht angeben. In dem folgenden, dicht darunter gezeichneten Stadium erscheinen zwei Kerne (n) in einer gemeinsamen Plasmamasse eingeschlossen. Dieselbe ist bedeutend grösser als die einer noch indifferenten Zelle. Die Kerne liegen dicht aneinander, sind bedeutend grösser geworden, zugleich aber relativ ärmer an chromatischer Substanz. Jeder Kern besitzt einen mässig grossen, sehr stark färbbaren Nucleolus (n').

Dies eben beschriebene und ähnliche Stadien, in welchen einander berührende Kerne mit oder ohne Nucleolus in einer gemeinsamen Plasmamasse eingeschlossen sind, scheinen mir darauf hinzudeuten, dass auf dem ersten Stadium Verschmelzungen von Zellen vorkommen können, indem die gleichwerthigen Theile ineinanderfliessen. Dieser Vorgang ist von der Aufnahme rückgebildeter, desorganisirter Zellsubstanz als Nährmaterial in die werdenden Eier wohl zu unterscheiden. Als Theilungsvorgänge von Zellen kann ich diese Bilder nicht deuten.

Ein weiteres Stadium der Umbildung zeigt die unterste rechte Zelle derselben Figur. Der Nucleus hat bedeutend an Volumen gewonnen, erscheint aber noch schwächer gefärbt. In seinem Inneren trägt er eine grössere Anzahl von stark gefärbten Körperchen, die eine sehr wechselnde Grösse besitzen, mir aber von einander qualitativ nicht verschieden zu sein schienen. In den beiden grösseren linken Zellen dieser Figur sind die Eizellen als solche bereits deutlich zu erkennen. Der Nucleus ist ein grosses, helles, bläschenartiges Gebilde, das keine eigene Membran besitzt. Neben grösseren, meist wandständigen Körperchen finden sich zahlreiche feine und feinste Körnchen im ganzen Nucleus zerstreut. Das Eiplasma ist um den Nucleus herum zu einer ringförmigen Zone verdichtet. Jedoch sah ich eine scharfe Sonderung der Eisubstanz in eine hellere periphere und dichtere zentrale nur einige Male an Präparaten, die einer besonders intensiven Osmiumbehandlung unterworfen worden waren (vgl. Fig. 13 Taf. XIV).

Die geschilderten Veränderungen im Nucleus der sich entwickelnden Eizelle scheinen mir als die natürlichste Deutung nur folgende zuzulassen. In den jungen noch undifferenzierten Zellen des Eierstockstranges besteht der Nucleus aus stark verdichteter chromatischer Substanz. Das Grösserwerden des Kernes kann vielleicht am besten mit einem Aufquellen verglichen werden, das durch Aufnahme flüssiger Substanzen aus dem umgebenden Plasma erfolgt, welche weiterhin zum Kernsaft werden. Während dieses Vorganges löst sich die Chromatine des ursprünglichen Nucleus in einzelne Körner auf, deren grössere als Nucleoli bezeichnet werden. Eine Kern- und Eimembran sind nicht zur Ausbildung gelangt. Ueber die Grössenzunahme der Zellen und Kerne kann man sich ohne Weiteres an der Fig. 14 orientiren.

Es stammt, wie erwähnt, diese Zeichnung aus einem Querschnitte durch die Stolorwurzel. Im distalen Ende liegen dagegen bereits sehr frühzeitig die Eier einzeln hintereinander, sodass auf dem Querschnitte nur ein oder zwei Eizellen zu treffen sind. Der in Fig. 16 Taf. XIV abgebildete Längsschnitt zeigt die perlchnurartige Anordnung der Eizellen. Für's Erste ist auch dann noch die Zahl der Eizellen grösser als die der seitlichen Knospen, bis durch weitere Rückbildung der ersteren die Übereinstimmung herbeigeführt wird. Aus der eben angezogenen Fig. 16 ergibt sich auch, dass die Eizellen nach vorn und hinten zu im Stolo aneinanderstossen und nur im Umkreise von der peripheren, röhrenförmigen Zelllage umschlossen werden (Fig. 15). Weiterhin erst

schnürt sich diese vor und hinter jedem Ei oder jeder zu Einem Ei verschmelzenden zentralen Zellgruppe ein, sodass das Ei von einer Zellkapsel umschlossen ist, die aus den ursprünglich peripheren Zellen sich zusammensetzt und den Eifollikel darstellt.

Doch muss ich, um diesen Vorgang und den Beginn der Bildung des Eileiters deutlicher zu machen, zur Beschreibung der Querschnitte zurückkehren.

Nur ein Theil der peripheren Partie des Eierstockstranges bildet sich zum Follikel um. Sehr bald nämlich lassen sich an dem Eierstockstrange zwei Theile unterscheiden: ein hämaler und ein neuraler, deren Grenze durch zwei seitliche Längsfurchen gekennzeichnet ist. In dem Zentrum der hämalen Partie liegen die jungen Eizellen, die neurale ist zum grössten Theil aus den peripherischen Zellen zusammengesetzt, zwischen welche aber Eizellen mit eingewandert sein können (Vgl. Fig. 12 und 13 auf Taf. XIV), die aber stets eine Rückbildung weiterhin erleiden müssen. Die neurale Partie bleibt mit der peripheren Schicht der hämalen stets im Zusammenhange (Fig. 6 und fg., Taf. XIV). Wenn der hämale Strang, wie oben bereits erwähnt, in einzelne Kapseln zerfällt, deren Mitte von der Eizelle eingenommen wird, betrifft die nämliche Gliederung auch den neuralen Theil, so dass der gesamte Eierstockstrang in eine Reihe gleicher Theilstücke zerfallen erscheint, deren jedes aus dem hämalen Ei mit Follikel und einem neuralen Zellhaufen besteht. Die Ursache für diesen segmentalen Zerfall ist in dem Vorschreiten der hämalen und seitlichen Querschnitte des Stolo zu suchen, durch welche die einzelnen Individuen von einander abgegrenzt werden.

Die Zellen des Follikels werden, wie dies die Abbildungen auf Taf. XIV zeigen, zu einem Plattenepithel, das die Eizelle dicht umschliesst; die der neuralen Partie, die ja ursprünglich den peripheren des hämalen Abschnittes vollständig gleichen, vermehren sich durch Theilung, bleiben aber nahezu kubisch und bilden weiterhin die Wandungen des Eileiters.

Ich muss hier auch der Eigenthümlichkeit gedenken, dass die Umbildung der Follikelzellen zu einem Plattenepithel oft sehr spät erfolgen kann, und ich verweise auf die Fig. 2 Taf. XV, die das Ei hämalwärts von einem Zylinderfollikel umschlossen zeigt. Der Übergang zu Plattenzellen dürfte mit einer Substanzabgabe an das Ei verbunden sein.

Das ganze Gebilde liegt ursprünglich in der Medianebene des Stolo zwischen den beiden Entodermfalten desselben, neural-

wärts bis an die hämale Blutbahn sich erstreckend, und nimmt also, in der Hauptaxe der späteren Kettenindividuen gelegen, den hintersten Leibesabschnitt derselben ein (Fig. 2 und 3, Taf. XV). Wenn dann die Entodermfalten in der im vorhergehenden Abschnitte beschriebenen Weise gebildet sind, liegt die Eikapsel mit der Eileiteranlage zwischen dem grossen und kleinen Entoderm-sacke, die ein und demselben Kettenindividuum angehören (Fig. 10 und 12 auf Taf. XV). Bei dem Auseinanderweichen der gesammten Individuen am Stolo entfernen sich natürlich auch die Ovarien nach rechts und links immer mehr von der Mittellinie (Fig. 11, Taf. XV, Fig. 1 und folg., Taf. XVI). Ausser dieser Lageveränderung gegen die Hauptaxe des Stolo, welche mit allen Organen der Kettenthiere in gleicher Weise erfolgt, erfährt der weibliche Geschlechtsapparat noch eine besondere im Verhältniss zu den anderen Organen der Salpe, deren Beschreibung weiter unten geschehen soll, wenn die Umbildung der Knospen zu Salpenthieren beschrieben wird.

SALENSKY hat von der Entwicklung des Eierstockstranges eine andere Darstellung gegeben. Er zerfällt nach ihm in eine obere und untere Partie; die obere wird zum Ovarium, die hämale theilt sich später in eine rechte und linke, welche zur Athemhöhle und zum Darmtraktus jederseits sich ausbilden. Seine obere Partie entspricht jedenfalls dem ganzen von mir beschriebenen Gebilde, dem Ei also mit Follikel und der neural gelegenen, soliden Eileiteranlage. Den von SALENSKY als unteren Abschnitt beschriebenen Theil des Eierstockstranges, der eine den Stolo durchsetzende Röhre sein soll, habe ich in dieser Form nicht auffinden können. Dagegen sah ich auf gewissen Querschnitten durch noch ziemlich junge Stolonen hämal in der Medianebene ein Gebilde getroffen, welches höchst wahrscheinlich mit dem von SALENSKY als die Anlage der Entodermschicht der jungen Knospen gedeuteten identisch sein dürfte. In den Figuren 3 und 4 auf Taf. XIV erscheint die hämale Zone der peripheren Partie des Eierstockstranges beträchtlich verdickt. In Fig. 11 Taf. XIII liegt an der nämlichen Stelle bereits ein Zellhaufen, der sich vom neural gelegenen Eierstockstrang, von dem er sich abgetrennt hat, schon wohl unterscheiden lässt. Ich habe mich nicht überzeugen können, dass dieser und die folgenden segmental im Stolo angeordneten Zellhaufen Theile eines den Stolo kontinuierlich durchsetzenden Stranges seien und glaube daher, dass sie überall selbständig sich abspalteten und zwar in der Zahl der am Stolo auftretenden Knospen.

In weiteren Entwicklungsstadien der Knospen, wenn der übrige Theil des Eierstockstranges sich in einzelne Kapseln bereits gesondert hat, fand ich jene hämalen Stücke des Stranges auf den Schnitten wieder, welche zwischen die Eikapseln fielen (Fig. 10, Taf. XIV). In der Folge aber konnte ich diese Gebilde nicht mehr in ihrer kontinuierlichen Entwicklung beobachten und stelle es daher nur als sehr wahrscheinlich hin, dass die mit *h* bezeichneten Organanlagen in den Figuren 3 und 4 auf Taf. XVI aus den hämalen Zwischenstücken des Eierstockstranges hervorgegangen seien. Aus jenen aber entwickelt sich der Hoden der Kettensalpe.

In Bezug auf die Entstehung der Eizelle selbst stimme ich vollkommen mit SALENSKY überein, der dieselbe aus einer Zelle des Eierstockstranges hervorgehen lässt, die auf Kosten der Nachbarzellen sich entwickelt. Ich bin aber mehr geneigt, eine Verschmelzung der Zellen nur in beschränkterem Maasse anzunehmen und die in die Eizelle überfließenden Substanzen der Nachbarzellen bereits für desorganisirt anzusehen. Dagegen muss ich eine Theilung oder Knospung solcher Zellen des Eierstockstranges, welche bereits als junge Eizellen erkennbar sind, in Abrede stellen und daher auch die Entstehung des Follikels aus der Eizelle für ganz ausgeschlossen halten. Diese ist vielmehr stets von Zellen der peripheren Partie des Eierstockstranges umgeben, welche sich durch ähnliche Stadien, wie sie in Fig. 12 und 13, Taf. XIV abgebildet sind, in den bleibenden Follikel umwandeln. Wäre dieser eine Neubildung, die aus dem Ei hervorgeht, so müsste man später entweder zwischen dem ursprünglichen Follikel und dem Ei eine zweite Zellschicht oder ein Stadium auffinden können, in welchem ein Follikel überhaupt fehlt, weil der alte rückgebildet, der neue aber noch nicht entstanden ist; oder man müsste zu der etwas künstlichen Annahme seine Zuflucht nehmen, dass der neue Follikel genau an den Stellen und immer in gleichem Maasse sich neubildet als der alte schwindet.

Es steht die eben geschilderte Entwicklungsweise der Eier und ihrer Follikel in scharfem Gegensatze zu den in neuester Zeit an Ascidien und anderen Tunikaten von FOL¹⁾, ULIA-

1) H. FOL, „Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidies et chez d'autres animaux“. Comp. rend. 28. Mai 1883.

Derselbe, „Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers“. Rec. zool. suiss. Tom. I 1883.

NIN¹⁾, ROULE²⁾, SABATIER³⁾ und anderen Forschern angestellten Beobachtungen, welche bekanntlich nicht nur die Testazellen, sondern auch den Follikel vom Ei ableiten. Ähnliche Beobachtungen über den Ursprung der Follikelzellen liegen auch über Insektencier vor⁴⁾, so dass es gegenwärtig recht schwer erscheint, über die Natur und morphologische Bedeutung der Eier in den verschiedenen Thierklassen eine einheitliche Auffassung gewinnen zu können.

Wengleich auch diese Beobachtungen noch sehr unvollständig sind, so dass sich theoretische Betrachtungen von nur unsicherem Werthe daran knüpfen lassen, scheinen mir dennoch einige derselben eine Deutung zuzulassen, die mit den alten Anschauungen über den Vorgang der Eibildung sich ganz gut in Übereinstimmung bringen lassen dürfte. Ich glaube, dass man die jungen Zellen des Eierstockes, welche durch Theilung oder Knospung andere Zellen hervorgehen lassen, welche zum Follikel sich umbilden, eben noch nicht als Eier bezeichnen und mit dem ältesten phylogenetischen, einzelligen Stadium homologisiren darf, auf welches das gesammte Thierreich zurückzuführen ist. Die Bildung des Follikels ist dann nicht als der Anfang der ontogenetischen Entwicklung, sondern vielmehr als die letzte Veränderung anzusehen, welche im Körper des beinahe vollständig ausgebildeten Metazoon vor sich geht, bevor dieses die definitiven Eizellen zur Sonderung bringt, in welchen die Art zu der uralten

H. FOL, „Remarques supplémentaires à mon mémoire sur l'origine de l'ovule chez les Tuniciers“. *ibid.* 1884.

1) ULIANIN, „Über die embryonale Entwicklung des Doliolum“. *Zool. Anz.* Nr. 92 p. 473.

2) ROULE, „La structure de l'ovaire et la formation des oeufs chez les Phallusiadées“. *Comp. rend.* 9. Apr. 1883.

3) SABATIER, „De l'ovogénèse chez les Ascidies.“ *Comp. rend.* 19. März 1883.

Derselbe, „Sur les cellules du follicule de l'oeuf et sur la nature de la sexualité“. *Comp. rend.* 18. Juni 1883.

Derselbe, „Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers.“ *Rec. zool. suiss.* T. I 1884.

4) LUDWIG WILL, „Über die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insekten“. *Zool. Anz.* 1884 Nr. 167, 168.

Derselbe, „Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von *Nepa cinerea* und *Notonecta glauca*“. *Zeit. f. wiss. Zool.* Bd. 41, 1885.

BALBIANI, „Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'oeuf chez les Géophiles.“ *Zool. Anz.* 1883.

Stammform zurückkehrt. Ich sehe somit in dieser Follikelbildung nur eine Modifizierung und Fortsetzung der Zelltheilungsvorgänge, durch welche der vielzellige Eierstock überhaupt aus einer oder mehreren Furchungskugeln ontogenetisch entstanden ist. Es scheint mir darin keine Schwierigkeit gefunden werden zu können, dass die Zelltheilung auch dann noch weiterhin stattfindet, nachdem die betreffenden Zellen von den ausschliesslich somatischen sich gesondert haben und zur Bildung des Geschlechtsorganes bereits zusammengetreten sind. In den oben angeführten Beispielen ist es dann eben nur als ein eigenthümliches und besonders interessantes Verhältniss anzusehen, dass die ursprünglich gleichwerthigen Theilprodukte Einer Zelle des weiblichen Geschlechtsorganes stets sozusagen gruppenweise bei einander bleiben und zu Ei und Follikel sich differenziren, während man in den anderen Fällen der Eibildung Ei und Follikel nicht auf dieselbe Zelle des embryonalen Eierstockes zurückführen konnte. — Erst nach jenen letzten Theilungen ist die der phylogenetischen, einzelligen Stammform gleichwerthige Eizelle zur Sonderung gekommen, und es kann nur als ein cenogenetischer Vorgang gedeutet werden, wenn mit diesem Prozesse ein folgender verschmilzt, so dass Ei und Follikelzellen alsbald resultiren.

Es mag nun sein, dass spätere Beobachtungen die eben erwähnte Ansicht als unzulässig erscheinen lassen und die Mittheilungen der oben erwähnten Forscher vollauf bestätigen werden, dass nämlich wirklich Propagationszellen, die dem einzelligen phylogenetischen Stadium homolog sind, vor der Befruchtung andere Zellen aus sich hervorgehen lassen, welche hauptsächlich zum Follikel sich umbilden. Es wird sich dann sofort die Frage erheben, wie sich diese Zellen zu den Richtungskörperchen verhalten, und es scheint mir, dass sie wohl miteinander würden homologisirt werden müssen, wengleich die feineren Details beim Zelltheilungsvorgang sich von einander unterscheiden. Sollten sich aber diese Unterschiede als wesentliche erweisen, so bleibt, wie mir scheint, als die natürlichste Lösung die, die von BÜTSCHLI¹⁾ gegebene morphologische Deutung der Richtungskörperchen nur auf jene Follikelzellen anzuwenden und für die Richtungskörperchen eine selbständige Entstehung anzunehmen, indem man ihnen, wie

¹⁾ BÜTSCHLI, „Gedanken über die Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen“. Biol. Centr. Bd. IV, Nr. 1.

es STRASBURGER ¹⁾, VAN BENEDEN ²⁾ und Andere thun, eine vorwiegend physiologische Bedeutung beimisst.

Es ist einleuchtend, dass unter diesen Voraussetzungen die aufeinanderfolgenden Stadien in der Eibildung und Reifung auf höchst wichtige phylogenetische zu beziehen sind, und es wird sich vielleicht als zweckmässig erweisen, dafür verschiedene Bezeichnungen einzuführen, wie dies ja für den Kern bereits geschehen ist. Es kommt aber doch nur darauf an, dass man sich der Verschiedenheiten bewusst bleibe und umso besser, wenn dies möglich ist, ohne die überaus reiche Terminologie noch mehr zu belasten.

Sobald man einmal BÜTSCHLI'S Deduktionen anerkennt, mag man sie nun auf Richtungskörperchen oder Follikelzellen oder auch auf beide beziehen, so findet man in der Ontogenie der Metazoen jene ersten phylogenetischen Prozesse wieder, die vor dem Auftreten einer geschlechtlichen Vermehrung sich einstmals abgespielt haben. Darnach gewinnt eine alte Ansicht, welche die Entwicklung der Metazoen als einen Generationswechsel auffasst, eine neue Grundlage. Freilich erscheint dann der Generationswechsel in einer ganz anderen Form: die geschlechtliche Entwicklung führt zur Ausbildung des Metazoonkörpers und der Propagationszellen, welche aber erst der phylogenetischen Urform gleichwerthig sind, die sich noch ungeschlechtlich durch Theilung vermehrte. Das Resultat der ungeschlechtlichen Vermehrung im ontogenetischen Entwicklungscyklus sind die Geschlechtszellen, welche den einzelligen, aber bereits geschlechtlich differenzirten phylogenetischen Stammformen zu homologisiren sind, und ausserdem noch die Follikel- oder Polzellen.

Diese Auffassung von der Entstehung der Geschlechtszellen weicht von jener älteren, welche dieselben am Metazoonkörper hervorknospen lässt, erheblich ab. Dieses sogenannte Hervorknospen von Eiern und Spermatozoen war, wie mir scheinen will, eine sehr willkürliche Annahme. Denn es ist dann nur konsequent, wenn man alle vorhergehenden Zelltheilungen und füglich die Furchung selbst als ungeschlechtliche Zellvermehrungen auffasst und gerade die Entwicklung, welche man allgemein als eine ge-

¹⁾ STRASBURGER, „Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung“. Jena 1884 p. 91 u. fg.

²⁾ VAN BENEDEN, „Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire“. Arch. de Biol. 1883—1884.

schlechtliche bezeichnet, in eine unendliche Anzahl ungeschlechtlich auseinander hervorgegangener Generationen auflöst, die symbiotisch mit einander zu einem Thierstaat verbunden sind. Es ist dann auch ohne Weiteres klar, dass es eine geschlechtliche Vermehrung überhaupt nicht gibt, und dass die Bezeichnung geschlechtliche Entwicklung auf die eine Phase in der Ontogenie beschränkt bleibt, in welcher die Kopulation der geschlechtlich differenzirten Elemente erfolgt, was natürlich eine Verminderung der Geschlechtszellen zur Folge hat.

Ich breche hier diesen Gedankengang ab, weil mir eine ausführlichere Auseinandersetzung und Begründung hier nicht am Platze zu sein scheint und es überdies angezeigt sein dürfte, weitere Ergebnisse über die Bildung der Follikelzellen erst abzuwarten.

Das Nervenrohr.

Das neural den Stolo durchziehende Gebilde, das von KOWALEVSKY als Nervenrohr bezeichnet wurde, wandelt sich während dieser Entwicklungsperiode zu den nervösen Partien der einzelnen Knospen um. Auf dem Querschnitte erscheint es in den jungen Stadien nahezu kreisförmig. Die Wandung ist eine einfache Zellschicht, deren Elemente mehr oder minder abgestutzten Pyramiden gleichen. Das Lumen liegt nicht genau zentral, sondern ein wenig hämalwärts verschoben, weil die neurale Wand aus höheren Zellen besteht. Sehr bald geht der kreisförmige Querschnitt in einen elliptischen über, dessen Längsaxe auf der Medianebene des Stolo senkrecht steht (Fig. 5 und folg., Taf. XIII).

Es treten nun an dem Rohre an den durch die äusseren Querfurchen des Stolo bestimmten Stellen Einschnürungen auf, so dass es nunmehr aus eben so vielen gangliösen Anschwellungen besteht, als Knospen sich am Stolo ausbilden. Die Verbindung ist für's Erste noch nirgend unterbrochen, sehr bald aber schreitet die Sonderung so weit vor, dass die Höhlungen, welche in den gangliösen Erweiterungen liegen, nicht mehr miteinander kommunizieren, und dass die einzelnen segmental angeordneten Portionen nur durch einen Zellstrang mit einander verbunden erscheinen. Die Wandungen bleiben jetzt nicht mehr durchwegs einschichtig.

In den Figuren 11 und 12 auf Taf. XIII und 1 auf Taf. XIV und ebenso bei Vergleichung der Schnitte 2 bis 4 auf Taf. XIV lässt sich die Umbildung des Nervenrohres in eine Ganglienkette

erkennen. In beiden Fällen scheinen die Ganglienhöhlen bereits vollständig isolirt zu sein.

Gleichzeitig mit diesen Veränderungen tritt eine Verschiebung der einzelnen gangliösen Partien in der Weise auf, dass die aufeinanderfolgenden Stücke abwechselnd nach links und rechts hin aus der Medianebene auseinanderweichen, um in die alternirenden Knospenreihen einbezogen zu werden.

In Fig. 9 auf Taf. XIV habe ich zwei Schnitte, welche durch die Mitten zweier aufeinanderfolgenden gangliösen Anschwellungen geführt worden sind, zu einem Bilde kombiniert, damit die Lageverschiebung der Ganglien aus der Medianaxe ersichtlicher werde. Durch Vergleichung der in gleichem Sinne orientirten Figuren 6, 7, 10 und 11 auf Taf. XIV wird eine ähnliche Vorstellung gewonnen werden können.

Leider ist es mir nicht möglich gewesen, das weitere Auseinanderweichen der gangliösen Partien kontinuierlich zu verfolgen. SALENSKY hat eine Anzahl von Abbildungen gegeben, welche die Entwicklung zu den Ganglien der beiden seitlichen Individuenreihen versinnlichen. Meine Beobachtungen weichen aber von den seinen insofern ab, als er die ursprünglich einfache Nervenröhre durch eine Art Längsspaltung in der Medianebene in zwei Theile zerfallen lässt, während ich eine segmentale Gliederung des Rohres in aufeinanderfolgende Stücke annehme. So lassen sich denn auch seine Abbildungen nur dann mit meinen Befunden in Übereinstimmung bringen, wenn man annimmt, dass SALENSKY's Schnitte die Median- und Lateralebene des Stolo nicht genau senkrecht durchsetzen und vielleicht auch nicht genügend fein ausgefallen sind. Wenn übrigens, was ich für sehr wahrscheinlich halte, wovon ich mich aber nicht habe mit Bestimmtheit überzeugen können, die einzelnen Abschnitte des Nervenrohres eine ähnliche keilförmige Form besitzen wie die noch ineinandersteckenden hinteren Körperabschnitte der Knospenthiere, so müssen auch genau senkrechte Schnitte durch die Grenzregion zweier Ganglienpartien ähnliche Bilder geben, wie sie von SALENSKY beschrieben worden sind. Da aber meine Beobachtungen in diesem Punkte nicht ausreichend sind, so möge das Gesagte nur als eine Muthmassung gelten.

Die Figuren 3 und folg. auf Taf. XV zeigen die Ganglien bereits auf die einzelnen Knospen vertheilt, und man kann sich leicht von der alternirenden Stellung jener überzeugen. In Fig. 1 ist ein Schnitt abgebildet, der nicht vollständig senkrecht aus-

gefallen ist. Er zeigt rechts und links das vorderste und hinterste Ende der abwechselnden Ganglien getroffen, welche noch nicht vollkommen isolirt sind, wie der verbindende Mittelstrang beweist.

Anfänglich nimmt das Ganglion den obersten neuralen Abschnitt ein, d. i. das spätere Vorderende der Kettensalpen, an welchem die Ingestionsöffnung durchbricht. Wenn die Knospen an Grösse zunehmen, rückt scheinbar das Ganglion hämalwärts herab, indem ein Entodermfortsatz an ihm vorbeiwächst und die Knospe neuralwärts sich ausdehnt (vgl. Fig. 7 und 8 Taf. XV). So kommt das Ganglion an die gegen das proximale Ende des Stolo gerichtete Wand der jungen Knospe zu liegen, während nach dem distalen Ende hin in jeder Knospe der neurale Theil der Entodermstasche liegt, welcher zur Athemhöhle wird. Die beiden Längsschnitte Fig. 1 (besonders die mit *B* und *C* bezeichneten Individuen) und Fig. 6 auf Taf. XVII werden diese weiter unten noch näher zu erörternden Verhältnisse verdeutlichen helfen.

Ich muss am Schlusse dieses Abschnittes auf die ausserordentliche Verschiedenheit der Entwicklungsvorgänge in der hämalen und neuralen Region des Stolo abermals hinweisen. Wir sahen, dass in jener alle Theile des Stolo abwechselnd zum hinteren Leibesende eines rechten oder linken Kettenindividuums werden, in der neuralen dagegen ist der Vorgang ein anderer. Das Nervenrohr wird zwar, indem es in aufeinanderfolgende Stücke sich gliedert, in seiner ganzen Breite zur rechten und linken Ganglienreihe, aber von den neuralen Abschnitten des Entodermstasches und der Seitenstränge tritt kein Theil von der einen Seite in die Knospen der entgegengesetzten hinüber (vgl. Fig. 5 Taf. XV und die schematische Figur *D* auf pag. 30). Die gangliösen Abschnitte weichen aus der Mittelebene nach den Seiten hin, während gleichzeitig in dieser eine immer tiefer werdende Rinne auftritt (Fig. 1, 5 und 9 Taf. XV). Die Figuren 1—4 auf Taf. XVI geben ebenfalls für den Sonderungsprozess im vorderen Leibesabschnitte der Kettenthier eine gute Vorstellung, so dass eine weitere Beschreibung überflüssig sein dürfte. Die beiden Blutbahnen und der horizontale Entodermast bilden noch immer das allen Knospen gemeinsame Mittelstück. Die neuralen Abschnitte der Entodermstaschen wachsen jederseits weiter vor, so dass in dieser Region am Stolo zwei Reihen buckelförmiger Erhebungen zu sehen sind, welche die Vorderenden der einzelnen Kettensalpen darstellen und mit den ursprünglichen seitlichen Querwülsten des Stolo nicht identisch sind. Ist dann im hämalen Theil die Sonderung weiter vor-

geschritten, so sind wir zu dem viel diskutirten Stadium gelangt, in welchem am Stolo vier Höckerreihen zu erkennen sind, die die Leibesenden der einzelnen Kettenindividuen bezeichnen.

Die Seitenstränge.

Die beiden Seitenstränge, die ich bereits als paarige, zweischichtige Zellstreifen beschrieben habe, welche den Stolo in seiner ganzen Länge durchziehen, erfahren in dieser Entwicklungsperiode vielfache Umbildungen. Dieselben beginnen damit, dass an den Stellen der seitlichen Querwülste Verdickungen der Seitenstränge sich bilden, weil diese mehrschichtig werden. Gleichzeitig aber dehnen sich die anfänglich nur schmalen Streifen (vgl. Fig. 1 und folg. auf Taf. XIII) um ein Beträchtliches neural- und hämalwärts aus, so dass sie als breite seitliche Bänder vom Nervenrohr bis zum Eierstockstrang sich erstrecken (Fig. 11 und 12 Taf. XIII). Auf gewissen Querschnitten erhält man dann von den Seitensträngen Bilder, welche den allerersten Entwicklungsstadien des Mesoderms im Stolo ähnlich sind.

Die Ausbreitung der Streifen ist aber nicht überall eine durchaus gleichmässige, sondern sie ist durch die Ausdehnung der Entodermfalten und die seitlichen Querfurchen bestimmt. So zeigen die beiden letzten Figuren auf Taf. XIII und die erste auf Taf. XIV, wie neuralwärts Entoderm und Seitenstränge innerhalb einer Knospe abwechselnd sich ausbreiten. Ganz ähnliche Verhältnisse findet man bei Vergleichung der Fig. 6 und der folgenden auf Taf. XIV.

Wenn die seitlichen Querwülste am Stolo immer mehr sich hervorwölben und zu den Knospen werden, theilen sich auch die Seitenstränge in einzelne, segmental angeordnete Abschnitte, von denen jeder eine gekrümmte, mehrschichtige Zellplatte darstellt, welche zwischen Ektoderm- und Entodermsack an der äusseren Seite der Knospen liegt und deren Mesoderm bildet. Wie aber aus der früheren Darstellung schon hervorgeht, ist die Zahl der aufeinanderfolgenden Abschnitte der Seitenstreifen im hämalen Theile doppelt so gross als im neuralen; und so wie es mit den Entodermsäcken der Fall war, tritt in den hinteren Leibesabschnitten einer jeden Knospe ein Theil vom gegenüberliegenden Seitenstreifen über (vgl. die Figuren 7 und folg. auf Taf. XV). Die vollständige Trennung der einzelnen Theile erfolgt sehr allmählich mit dem Vorschreiten der Isolirung und des Auseinanderweichens der ganzen Knospen.

Die jetzt unmittelbar folgenden Veränderungen habe ich bis in die feinsten Details nicht verfolgen können und bin daher auch nicht in der Lage, mit Sicherheit angeben zu können, ob der von der entgegengesetzten Seite des Stolo hinüberwachsende Abschnitt des Seitenstranges sich direkt in ein Organ der Kettensalpe umwandelt. Es scheint mir, dass zuerst zwischen den beiden gesondert angelegten Theilen des Knospenmesoderms — die ja ursprünglich aus der nämlichen Anlage vom Embryo aus sich differenzirt haben — Verschmelzungen eintreten, bevor die Sonderung der Organe vor sich geht. Das aber ist gewiss, dass aus dem vom entgegengesetzten Seitenstrange stammenden Mesoderm wenigstens zum allergrössten Theile der Eläoblast und das Herz sich bilden.

In den Abbildungen 2 bis 5 auf Taf. XVII wird man sich leicht über die beiden verschiedenen Theile des Mesoderms der einzelnen Knospen orientiren können, obwohl die Schnitte aus bereits höher entwickelten Stadien stammen als die bisher besprochenen. Die bei der Beschreibung der Entwicklung des Entoderms gegebenen schematischen Figuren können hier ebenfalls zum Verständniss beitragen. Der Längsschnitt, der in Fig. 16 Taf. XIV abgebildet ist, ist bereits so weit hämal am Stolo geführt worden, dass nur die untersten Zipfel der Seitenstränge getroffen sind, welche in jeder Knospe gegen das distale Ende des Stolo gekehrt erscheinen.

Im neuralen Theile ist die Ausdehnung und das Wachstum der in die Knospen übergetretenen Abschnitte der Seitenstreifen in erster Linie durch die Lageveränderung bestimmt, welche das Ganglion erfährt. Indem dieses an die äussere, dem proximalen Stoloende zugekehrte Seite, welche dem Rücken der späteren Individuen entspricht, zu liegen kommt, kann in dieser Region das Vorwachsen des Mesoderms nur in zwei seitlichen und gesonderten Streifen erfolgen, wie dies am besten die beiden Figuren 6 und 7 auf Taf. XVII zeigen. —

Damit bin ich am Schlusse dieses Abschnittes angelangt, welcher die Bildung der Knospen am Stolo behandeln sollte. Es hat sich gezeigt, dass diese nicht etwa durch besondere Ausstülpungen entstehen, sondern vielmehr Umbildungen des gesammten Stolo sind. Der Ektodermschlauch einer jeden jungen Knospe umschliesst sechs gesonderte Gebilde. Neural das Ganglion, zwei Entodermsäcke, zwei Mesodermschichten und zwischen den aus den gegenüberliegenden Seiten des Stolo stammenden Gebilden hämal den Eierstock mit Eileiteranlage. Durch die ganze Länge

des Keimstockes ziehen zwei allen Knospen gemeinsame Blutbahnen, die, von einem Plattenepithel und einer Celluloseschicht umschlossen, direkt in das Lakunensystem des Embryo führen. Die beiden Blutbahnen sind zudem durch zwei horizontale Zellschichten geschieden, welche aus dem Entodermrohre des Stolo herzuleiten sind. Durch die Endothelwandung der Blutbahnen wird ein direkter Uebertritt des embryonalen Blutes in die jungen Knospen selbst unmöglich gemacht, obwohl die Körperhöhlung derselben, wie die Entwicklungsgeschichte gelehrt hat, morphologisch mit jenen gleichwerthig ist.

Zweiter Abschnitt.

Die Ausbildung der Knospen zu Kettensalpen.

Während dieser letzten Entwicklungsperiode geht die ursprüngliche Verbindung zwischen den einzelnen Individuen verloren und wird nur durch die neu auftretenden Haftfortsätze vermittelt. Die Sonderung der Individuen wird vollständig, so dass es schliesslich kein Gebilde mehr gibt, welches allen oder auch nur mehreren Kettenthieren gemeinsam wäre. Die jungen Thiere schnüren sich von der Region der beiden Blutbahnen immer mehr ab, so dass diese, von einem Ektodermrohre umschlossen, das abwechselnd rechts und links mit ziemlich weiter Oeffnung in das Hautepithel der einzelnen Knospenthiere übergeht, ganz ausserhalb des Salpenkörpers zu liegen kommen. Dieses Rohr, in welchem noch immer das Blut des solitären Thieres kreist, pflegt man als den Rest des Stolo zu bezeichnen und zu den seitlich daran haftenden Individuen in Gegensatz zu bringen. Bei dem weiteren Wachs- thum der Individuen rückt der sogenannte rudimentäre Stolo aus der mittleren Region gegen den vorderen Leibesabschnitt, indem er gleichzeitig immer mehr an Grösse abnimmt. Immer noch kann man in ihm die beiden vom Endothel bekleideten Blutbahnen und die sie scheidende, ursprünglich doppelschichtige Entoderm- lamelle unterscheiden, welche letztere mit der vorderen ventralen Wand der Athemhöhle kommuniziert. Ich habe darauf verzichtet, diese Verhältnisse hier abzubilden, weil SALENSKY in seiner Arbeit über die Knospung der Salpen eine ganze Reihe von Schnitten gezeichnet hat, welche nach dem eben Gesagten ohne Weiteres werden verstanden werden können.

Wenn endlich die Haftfortsätze an den Salpen hervorgewachsen

sind und auf diese Weise ihre Verkettung ermöglicht worden ist, zerfällt das noch einheitliche Gebilde in eine den Individuen entsprechende Anzahl von Theilstücken. Diese werden in eine jede junge Salpe einbezogen, und die Oeffnung im Ektoderm und in der ventralen vorderen Athemhöhlenwandung, durch welche die Knospe mit dem Stolorudimente in Verbindung stand, schliesst sich. Oft erfolgt dieser Verschluss sehr spät, und ich habe junge Kettenthiere gefunden, welche das in Fig. 8 auf Taf. X abgebildete Stadium überschritten hatten und die nabelartigen Oeffnungen noch besaßen.

Der Uebergang der unfertigen Form der jungen Knospen in die definitive Salpengestalt wird im Allgemeinen aus den Abbildungen erkannt werden können, welche auf Taf. X zusammengestellt worden sind. Schon LEUCKART hat darauf hingewiesen, dass sich in den Körperformen der jungen Kettenthiere mannigfache Verschiedenheiten zeigen. Es scheint mir aber, dass dieselben später nach der Geburt der einzelnen Kettenstücke meist wieder nahezu vollkommen ausgeglichen werden. Es wäre dies eine gewiss eigenthümliche Erscheinung, die wohl kaum irgendwo in der Embryonalentwicklung auftritt, in welcher stets die individuellen Variationen mit dem Eintreten in ein höheres Entwicklungsstadium an Bedeutung gewinnen.

Ueber die Anordnung und die Stellung der Individuen in den Ketten habe ich den älteren Angaben von KROHN, LEUCKART und anderen nichts hinzuzufügen und will nur noch auf den in Fig. 12 Taf. XVII abgebildeten Längsschnitt durch eine junge Kette hinweisen, welcher die gegenseitige Anordnung der einzelnen Salpen deutlich machen wird.

In Bezug auf die Orientirung und Bezeichnung der verschiedenen Körperregionen der einzelnen Individuen folge ich der jetzt wohl allgemein angenommenen Auffassung, welche einst schon CHAMISSO gegenüber CUVIER vertheidigt hatte. Die Ingestionsöffnung bezeichnet das Vorderende, der Nucleus liegt im hinteren Leibesabschnitte; der Endostyl bestimmt die Bauchseite, das Ganglion den Rücken, und damit ist auch rechts und links defnirt. Ich werde es im Folgenden vermeiden, statt Bauch und Rücken oder ventral und dorsal die sonst in gleichem Sinne verwendeten Ausdrücke hämal und neural zu gebrauchen, weil ich diese Bezeichnung bei den Kettensalpen wenigstens nur auf den Stolo beschränkt wissen möchte, da sonst leicht ein Missverständniss über die Orientirung der Organe entstehen könnte.

Das Hautepithel.

Die Umbildungen, welche das Ektoderm zu erfahren hat, sind vorwiegend histologischer Natur. Es liegt aber durchaus nicht im Bereiche dieser Untersuchung, eine zusammenhängende histologische Darstellung zu geben, die besser einer speziellen Abhandlung vorbehalten bleibt, und ich werde daher hier nur wenig zu sagen haben, was sich auf die Entstehung der Haftfortsätze und des Cellulosemantels bezieht.

Die Haftfortsätze (*hf* Fig. 8 Taf. X) sind röhrenförmige Ausstülpungen der äusseren Leibeswandung. Sie umschliessen einen Fortsatz der primären Leibeshöhle des Kettenindividuums, und man kann denn auch in ihnen den Blutkreislauf sehen. Anfangs sind sie nur buckelförmige Erhebungen (Fig. 18 Taf. XVIII); je länger sie aber werden, desto feiner werden auch die Wandungen, die schliesslich ein Plattenepithel darstellen. Nur an dem äussersten, blind geschlossenen Ende trifft man allerdings nur sehr kleine Zylinderzellen an. Natürlich sind die Haftfortsätze äusserlich von einer dünnen Celluloseschicht umschlossen, die an der Berührungsstelle je zweier Haftorgane von zwei verschiedenen Individuen verschmilzt und auf diese Weise die Verbindung zu einer Kette ermöglicht. Ein Uebergang des Blutstromes von einem Individuum in das andere kann also nicht stattfinden. Die Art der Verkettung durch die an jeder Knospe in der Achtzahl auftretenden Haftfortsätze und die damit zusammenhängende Schiefstellung der Individuen ist von LEUCKART ganz richtig geschildert worden, so dass es überflüssig wäre, wenn ich hier noch darauf zurückkommen wollte. Isolirte Kettenthiere konnte ich längere Zeit in meinen Gläsern lebend erhalten und machte da die Wahrnehmung, dass die Haftfortsätze während dieser Zeit fast vollständig rückgebildet wurden.

Was die Bildung des äusseren Cellulosemantels der Knospen anlangt, so geschieht sie wie bei allen Tunikaten durch Auswanderung von Ektodermzellen unter Sezernirung der Cellulosesubstanz. Den ersten Beginn sah ich bei noch sehr jungen Knospen, wie z. B. bei den in Fig. 10 Taf. XV abgebildeten. Doch muss ich bekennen, dass ich andererseits auf viel weiter vorgeschrittenen Stadien keinen äusseren Mantel finden konnte. Stets aber ist er bei den Kettenstücken deutlich zu sehen, die bereits befähigt sind, das Mutterthier zu verlassen und eine freischwimmende Lebensweise zu führen. Es scheint mir sehr gut möglich zu sein, dass

die sogenannte Bruthöhle im äusseren Cellulosemantel der solitären Salpe, in welcher der Stolo liegt, theilweise durch Auflösung der Substanz entstanden sei und dass diese dann bei der Bildung der Mantelschicht der Kettensalpen in Verwendung komme.

Inwieweit sich das Ektoderm der Knospe an der Bildung des inneren Cellulosemantels betheiltigt, weiss ich nicht anzugeben. Ich habe auch das Austreten von Ektodermzellen in die Leibeshöhle nicht direkt beobachten können, obwohl ich Bilder sah, welche auf ein solches hinzuweisen scheinen (vgl. Fig. 13 Taf. XVI).

Auf Querschnitten durch junge Embryonen fand ich die Verhältnisse schon deutlicher auf eine partielle Entstehung des inneren Cellulosemantels aus dem Ektoderm hindeutend. Doch gehört die Besprechung dieser Befunde nicht in den Bereich dieser Untersuchung. Ich halte es nunmehr auch für überflüssig, hier die Auffassung, dass der äussere Cellulosemantel ebenso ein Bindegewebe darstellt wie der innere, weiter zu erörtern. Schon vor Jahren hat F. E. SCHULZE¹⁾ die einzig richtige Lösung gethan, indem er den Mantel dem Bindegewebe zuzählte und somit die Entstehung der Gewebe aus diesem oder jenem Keimblatte erst in zweiter Linie bei der Klassifikation derselben von Bedeutung sein liess. Später ist unter anderen O. HERTWIG²⁾ dieser Ansicht gefolgt, und sie dürfte gegenwärtig trotz aller Polemik von SEMPER³⁾ ziemlich allgemeine Anerkennung gefunden haben.

Das Ektoderm der Knospen bildet keine weiteren Organe. Der Mantel erfährt zwar weiterhin noch eine ganz enorme Vergrösserung und Verdickung, das Epithel selbst aber nimmt kaum an Volumen zu. Bei der mächtigen Grössenzunahme der Individuen wird es beinahe überall äusserst fein, meist ein Plattenepithel. Man bemerkt dies besonders an den Stellen, an welchen eine rasche Ausdehnung stattfinden muss, um einem dahin sich ausbreitenden inneren Organe Raum zu schaffen. Man wird auf den Querschnitten der Taf. XVIII alle möglichen Übergänge der Zellformen finden, ohne dass ein besonderer Hinweis nöthig wäre. Am

¹⁾ F. E. SCHULZE, „Über die Structur des Tunicatenmantels und sein Verhalten im polarisirten Lichte“. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. XII, 1863.

²⁾ O. HERTWIG, „Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten“. Jeu. Zeitschr. f. Natw. VII. 1873.

³⁾ C. SEMPER, „Über die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien“. Arb. a. d. Zool. Inst. Würzb. Vol. II. 1875.

frühesten scheint sich das Hautepithel in der Region des Eies und im hintersten Leibesabschnitte zu verdünnen (Vgl. Fig. 14, Taf. XVI).

An den beiden äusseren Öffnungen des Körpers, der Ingestions- und Egestionsöffnung, geht das Ektoderm in das Entoderm, beziehungsweise Mesoderm des Thieres über, indem es sich nach innen zu einschlägt. Der Übergang ist ein kontinuierlicher, so dass sich die Grenze zwischen den einzelnen Blättern nicht feststellen lässt.

Die Athemhöhle und der Verdauungstraktus.

Bei dem Auseinanderweichen der hinteren Leibestheile der jungen Thiere rückt der kleine, ventral gelegene Entodermsack weiter gegen das hintere Knospenende vor als der grosse, dorsale. (Vgl. namentlich die Fig. 12, Taf. XV, Fig. 7, Taf. XVI; ebenso Fig. 5 und 6). Auf den Längsschnitten durch den Stolo zeigen also die Querschnitte durch das hinterste Knospenende zunächst ventral vom Eierstock ein Entodermrohr getroffen (Fig. 5, Taf. XVII). Erst weiter nach vorn zu tritt der dorsale Entodermsack auf.

Bevor nun im Entoderm der Knospe eine Differenzirung sich bemerklich macht, welche sich auf die späteren Abschnitte des Darmkanales mit Sicherheit beziehen liesse, tritt eine Verschmelzung der beiden gesondert angelegten Entodermsäcke ein. Das hinterste Ende des dorsalen Sackes treibt eine zipfelförmige Ausstülpung, die das Ovarium auf der nach dem distalen Stoloende zugekehrten Seite umwächst und schliesslich sich mit dem Ende des ventralen vereinigt (Fig. 8, Taf. XVI). Ich weiss aber nicht anzugeben, ob dieser weiterhin immer nur einen ganz bestimmten Theil des Verdauungstraktus bildet, weil sofort nach der Verwachsung die beiden Abschnitte sich nicht mehr scharf von einander unterscheiden lassen.

Der dorsale Entodermsack bildet die gesammte Auskleidung der Athemhöhle und sein hinterster Zipfel zum mindesten den Ösophagus, wahrscheinlich aber noch einen weiteren Theil des Verdauungstraktus. Dabei dehnt er sich allseitig mächtig aus, bis die prismatische Form der Athemhöhle erreicht ist, wie sie die Figuren 8 und 11 auf Taf. X darstellen. Für eine übersichtlichere Besprechung der komplizirten und langwierigen Umbildungen wird es angezeigt sein, die Veränderungen, welche an den verschiedenen Wandungen gleichzeitig auftreten, nach einander abzuhandeln.

An der *ventralen* Wand, welche in die horizontale Entodermröhre des rudimentär gewordenen Stolo sich öffnet, entsteht in der Medianebene des Individuums der Endostyl. Derselbe durchzieht die Athemböhle nicht in ihrer vollen Länge, sondern findet sich nur im vorderen Theile, bald mehr, bald minder weit nach hinten reichend. Der Endostyl der solitären Form zeichnet sich durch eine ansehnlichere Länge aus.

In jugendlichen Stadien fehlt auch im vordersten Abschnitt der Athemböhle die Endostylverdickung (Fig. 7, Taf. X), und man findet demgemäss in den dieser Region entstammenden Querschnitten die ventrale Athemwand ungefurcht (Fig. 7, Taf. XVIII). Später rückt der Endostyl bis in das vorderste Ende vor, sei es dadurch, dass sich wirklich noch der vordere, mediane Streif umbildet und in dieses Organ übergeht, sei es — und dies scheint mir wahrscheinlicher zu sein — dadurch, dass die ganze vordere Partie des Entoderms bei der Entstehung der Ingestionsöffnung in deren unmittelbaren Umkreis hineinbezogen wird. (Fig. 11 und 12, Taf. X).

Bevor die Endostylbildung anhebt und die Abschnürung der einzelnen Knospen noch beendet ist, zeigt der Querschnitt den vorderen Theil der Athemböhle ziemlich stark seitlich komprimirt (Fig. 6, 7 und 8, Taf. XVII). Der ventrale Streif geht später in den Endostyl über, während die Athemböhlung auf den Querschnitten in den aufeinanderfolgenden Stadien in den verschiedensten Formen erscheint. Im Allgemeinen verläuft die Entwicklung des Endostyls in ganz ähnlicher Weise wie bei den Ascidien. Die Variationen bei Individuen verschiedener Stolonen, deren ich bereits weiter oben gedacht habe, beziehen sich auch auf die feineren Strukturverhältnisse, und diese wieder dürften in keinem anderen Organe so variabel sein, als gerade im Endostyl.

Durch zwei parallel verlaufende Längsfurchen, die beiden Bauchfurchen, wird der zum Endostyl werdende Entodermstreifen bestimmt. In Fig. 12 auf Taf. XVII sind einige Querschnitte durch die ersten Stadien der Endostylbildung gezeichnet worden. Eine histologische Differenzirung ist an den Wänden der Athemböhle noch nicht aufgetreten. In dem am meisten nach rechts zu gelegenen Individuum weichen die Zellen an der Basis der Endostylfalte von den anderen in Form und Grösse ab. Es ist das eine Stelle, die sich erst später geschlossen hat, weil an derselben die Kommunikation mit dem entodermalen Horizontalspalt des Stolo und durch diesen mit den Athemböhlen der anderen Indi-

viduen erfolgte. Weiter nach vorn zu besteht noch die Öffnung, und in weit älteren Stadien kann man sie noch unverschlossen finden. (Fig. 19, Taf. XIX). Auf dieser eben angezogenen Abbildung erscheint der Ektoderm Schlauch bereits geschlossen, aber auf weiteren Schnitten ist eine Öffnung noch zu sehen. Es zeigt sich also, dass der Spalt im Entoderm grösser ist als der äussere des Ektoderms, durch welchen nabelstrangartig das Entoderm hindurchzieht.

In manchen Fällen sah ich die beiden Bauchfurchen sich ausserordentlich vertiefen, ohne dass in der von ihnen eingeschlossenen Endostylfalte andere Veränderungen vor sich gingen als eine unbedeutende Annäherung der einzelnen Zellen zur Zylinderform (Fig. 10 Taf. XVIII). Auch in Fig. 17 Taf. XIX ist ein diesem gleichwerthiges Stadium gezeichnet, in welchem aber die Bauchfurchen weniger tief vorgerückt sind. Durch zwei neue, den ersteren parallel verlaufende Furchen beginnen die seitlichen Wände der Endostylfalte sich jederseits in zwei Portionen, eine dorsale und eine ventrale, zu sondern (Fig. 18 und 19 Taf. XIX). Die Zellen an der Basis der Bauchfurchen nehmen bedeutend an Grösse zu, gehen aber seitlich in die Wandungen der Athemböhle kontinuierlich über, deren Elemente immer kleiner und schliesslich zu Plattenzellen werden.

Die dorsale Partie der seitlichen Endostylwand krümmt sich sehr stark rinnenförmig gegen das Endostyllumen, und ihre Zellen werden hierbei zu langen Prismen, die sich gegen die Athemböhle zu verjüngen, während der grosse Kern in dem der Leibeshöhle zugekehrten Ende liegt (Fig. 20 *B*). Ganz ähnlich verhält sich die ventrale Partie, während die Zellen, die ursprünglich die Basis der Bauchfurchen gebildet haben, nunmehr auf dem Querschnitt trapezförmig erscheinen, reich gekörntes Plasma und einen grossen runden Kern besitzen, welcher der der Leibeshöhle zugekehrten Zellwand genähert liegt (Fig. 20 *A*). Auf der entgegengesetzten Wand zeigen diese Zellen Pigmentkörperchen von wechselnder Grösse eingebettet, welche dem Endostyl die blaue Farbe verleihen, wie ich dies bereits früher erwähnt habe. Die Zellen dieser beiden Streifen nehmen gegen die Athemböhlenwand zu sehr rasch an Grösse ab (Fig. 21), das Pigment verliert sich, und die Zellen gehen jederseits in das Plattenepithel der Athemböhle über. Unsymmetrisch, wie schon H. MÜLLER beobachtet hat, wandelt sich dieses auf einer Seite nochmals in einen schmalen Streifen von Zylinderzellen um, welche Flimmern tragen.

Zwischen der dorsalen und ventralen Partie der ursprünglichen Wandung der Endostylfalte tritt jederseits noch ein Zwischenstück auf, welches vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich, von der dorsalen Region sich abgetrennt haben dürfte. Die ventrale Basis des Endostyls, welche zum Theil erst durch das Einbeziehen der Entodermreste vom Stolo in die Kettenindividuen sich hat bilden können, wird schliesslich zu einem einreihigen Strange von Zylinderzellen, welche mächtige Geisseln tragen. Ventral von diesem und ausserdem jederseits seitlich von den Zwischenstreifen erscheint eine homogene Substanzlage, die sich in Pikrokarmin gleichmässig gefärbt hat (Fig. 21 *cs*) und die wohl als ein Ausscheidungsprodukt der Endostylzellen angesehen werden darf. Etwas ganz ähnliches werden wir weiter unten noch bei der Flimmergrube zu erwähnen haben, deren Wandung ebenfalls an gewissen Stellen in die Leibeshöhle eine Substanz ausscheidet (Fig. 15 und 16). Ich muss hinzufügen, dass die beiden Hälften des Endostyls keineswegs überall so dicht aneinander liegen, wie dies in der Fig. 21 dargestellt ist. Oft erscheinen die beiden Schenkel beinahe ganz flach ausgebreitet, und ein ähnliches Verhalten lässt sich auch schon in ganz jungen Stadien beobachten. Ebenso variiert die Breite der einzelnen Streifen bei verschiedenen Individuen.

Nach hinten zu verschwindet zunächst die Differenzirung des Endostyls in die verschiedenen Längsstreifen. Man trifft da nur eine hufeisenförmige Verdickung des Medianstreifens der ventralen Athemhöhlenwandung, die füglich in den ventralen Theil des Oesophagus übergeht (Fig. 8, 9 und 11, Taf. X).

Ich begnüge mich hier mit dieser rein morphologischen Darstellung von der Entwicklung und vom Bau des Endostyls der Kettenform und verweise bezüglich der physiologischen Deutung der einzelnen Theile sowohl wie des ganzen Organs auf FOL's ¹⁾ Arbeit.

Die *seitlichen* Wände der Athemhöhle werden nicht überall zu einem Plattenepithel, sondern man bemerkt schon in jungen Thieren jederseits einen vom vorderen Endostylende dorsal nach hinten bis zum Ganglion verstreichenden Streifen, der diese Differenzirung nicht mitmacht. Er bildet sich weiterhin zum Flimmerbogen um und umzieht die vordere Athemhöhle wie es

¹⁾ H. FOL, „Über die Schleimdrüse und den Endostyl der Tunicaten“. Morph. Jahrb. I. 1876.

die Abbildungen auf der ersten Tafel wiedergeben. Auf einem Querschnitte (Fig. 18, Taf. XVIII) erkennt man, dass die Anlage des Flimmerbogens einen wulstförmigen, gegen die Athemhöhle vorspringenden Streifen darstellt, dessen Zellen zylindrisch sind, dorsal und ventral aber kontinuierlich in die kleinen mehr kubischen des Entoderms übergehen. In Fig. 13 auf Taf. XIX ist ein ähnliches Stadium bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet worden. Schliesslich wird der Unterschied der Zellformen immer auffallender, und der Übergang vom flachen Epithel zu den grösseren Zellen des Flimmerbogens ist kein allmählicher mehr. Dieser erhält gegen die Athemhöhle hin eine feine Bewimperung und springt stärker leistenförmig in den Atherraum vor (Fig. 14). Nach vorn zu gehen die Flimmerbogen in die beiden Bauchfurchen des Endostyls über, dorsal schliessen sie sich unterhalb des Ganglions zu einem einheitlichen Reifen aneinander. Unmittelbar dahinter beginnt das Kiemenband.

Die *vordere* Wand der Athemhöhle kommt bei der Bildung der Ingestionsöffnung und der inneren Schicht der sie umschliessenden lippenartigen Deckelgebilde in Verwendung, durch deren Bewegung das Wasser in die Athemhöhle getrieben wird.

Die *hintere* Wand führt, trichterartig sich verjüngend, in den Oesophagus oder bildet vielmehr selbst den vorderen Theil desselben.

Die *dorsale* Wand endlich steigt von vorn dorsal nach hinten ventral schräg herab und bildet durch einen Prozess, der im folgenden Abschnitte näher beschrieben werden soll, schliesslich die ventrale Wand des Kiemenbandes (Fig. 11 Taf. XVI). Ziemlich weit vorn, bei der Einmündungsstelle der Flimmergrube, geht aus ihr der Rückenzapfen durch eine median gelegene Ausstülpung hervor. Da aber dieser Vorgang eng mit der Bildung der Flimmergrube selbst zusammenhängt, soll er erst weiter unten mit dieser gemeinsam besprochen werden.

An die Athemhöhle schliesst sich der Theil des Entoderms, welcher aus der Verwachsung des hinteren Abschnittes des dorsalen und ventralen Sackes der Knospe hervorgegangen ist und der sich zum *Verdauungstraktus* ausbildet. Man unterscheidet an diesem Oesophagus, Magen, Mittel- und Enddarm. Die einzelnen Abschnitte lassen sich an jungen Individuen sehr gut erkennen (Fig. 10 Taf. X). Wenn aber später im Nucleus die enorme Zunahme der Mesodermzellen erfolgt und der Hoden sich zu bilden beginnt, wird nach und nach der Darmkanal so vollständig

umschlossen (Fig. 1 Taf. XIX), dass in ganz alten Kettenthieren beinahe nichts mehr an Totalpräparaten von ihm zu erkennen ist.

Im Wesentlichen stellt der Darmkanal eine Schlinge dar (Vergl. Fig. 9 Taf. X), in deren dorsalen Ast ein breiter Blindsack einmündet. Dieser letztere wird als Magen bezeichnet, aber — wie schon H. MÜLLER hervorhob — mit Unrecht, weil in ihn niemals die Nahrung gelangt, vielmehr seine Wandungen ein verdauendes Sekret liefern. Wenn aber auch die physiologische Bedeutung des Blindsackes gegenwärtig sicher die einer Drüse ist, scheint mir damit noch keineswegs die Annahme widerlegt, dass derselbe das morphologische Homologon des Magens der andern Tunikaten sei. Ich muss demgegenüber nun darauf aufmerksam machen, dass KOROTNEFF¹⁾ im Magen von *Salpa africana* Verhältnisse angetroffen hat, die darauf schliessen lassen, dass in denselben thatsächlich Nahrung hineingelangt und daselbst verdaut oder resorbirt wird. Ich habe leider KOROTNEFF's Angaben über die „freien Magenellen“ und die „parenchymatöse Ernährung“ der Tunikaten nicht an verschiedenen Objekten nachstudiren können, bei *Salpa democratica* aber fand ich sie nicht zutreffend. Auch von anderer Seite²⁾ hat man KOROTNEFF's Auffassung nicht zustimmen können, und es wäre in der That eine nochmalige Nachprüfung von dessen Mittheilungen wünschenswerth, bevor man das eigenthümliche Verhalten der Tunikaten beim physiologischen Prozesse der Ernährung zu der Schlussfolgerung — der ich aber aus anderen Gründen vollkommen beipflichte — verwendet „deswegen haben wir in unserem Falle Ursache, noch an der hohen genetischen Stellung zu zweifeln, die den Tunikaten zugeschrieben ist.“

Der dorsale Ast der Darmschlinge stellt den Oesophagus dar, der ventrale, aufsteigende den Enddarm. Das Verbindungsstück zwischen beiden, welches den Uebergang der im ausgebildeten Zustande sehr differenten Zellformen im aufsteigenden und absteigenden Verdauungsrohr vermittelt, bildet den Mitteldarm. Besser noch als die Abbildungen der Totalpräparate auf Taf. X werden diese Verhältnisse auf einem dorso-ventralen Längsschnitte

¹⁾ A. KOROTNEFF, „Die Knospung der *Anchinia*“. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. 40 1884 p. 54.

²⁾ DOLLEY, „Some observations opposed to the presence of a parenchymatous or intra-cellular digestion in *Salpa*.“ Zool. Anz. No. 184. 1884.

durch den Nucleus klar. In Fig. 11 und 12 auf Taf. XVIII sind zwei derartige Längsschnitte abgebildet.

Der gesammte Verdauungstraktus ist von allem Anfange an einschichtig und bleibt es auch bis zur vollständigen Ausbildung. Natürlich bezieht sich diese Einschichtigkeit nur auf den entodermalen Antheil, denn um diesen bildet sich, wie bekannt, aus Mesenchymzellen eine feine Epithelschicht, welche den Darm dicht umschliesst und die man *Membrana propria* genannt hat. Die Entodermzellen sind anfangs noch ziemlich gleichartig und auch von denen der hinteren Athemhöhlenwand nur wenig verschieden. Meist sind es Zylinderzellen; im Enddarme, der die grösste Längsstreckung leisten muss, bis er sich links von der Medianebene in die Kloake öffnet, etwas kleinere, mehr kubisch geformte Zellen.

Der Magen reicht nach vorn hin nicht so weit wie Oesophagus und Enddarm, und da er hinten dicht unter dem Oesophagus in den dorsalen Ast des Mitteldarmes mündet, findet man auf Querschnitten den Verdauungsapparat in seinem vordersten und hintersten Abschnitt aus zwei (Fig. 1, 2 und 5), in seinem mittleren aus drei Röhren bestehend (Fig. 3 und 4 Taf. XVIII, Fig. 1 Taf. XIX). Schon in jungen Stadien trifft man auf den Schnitten dicht hinter der Athemhöhle den Enddarm aus der Medianebene nach links zu hinausgerückt (Fig. 5 und 6 Taf. XVIII), während weiter nach hinten zu die Lagerung der Eingeweide ziemlich streng bilateral symmetrisch ist.

Ich will die histologischen Veränderungen und Differenzirungen nicht bis in's Detail verfolgen und nur kurz die Verhältnisse beschreiben, wie sie sich bei alten Kettensalpen finden, wenn die verschiedenen Abschnitte die bestimmten Funktionen auszuüben im Stande sind.

Der Oesophagus erhält eine längliche, in dorso-ventraler Richtung stark komprimirte Form (Fig. 1 Taf. XIX). Sein Lumen zeigt ventral und dorsal je eine rinnenförmige Ausbuchtung. Die Wandungen bestehen aus langen, zylindrischen Flimmerzellen (Fig. 2), an denen man drei Theile unterscheiden kann. Nach aussen zu einen breiten, aus verdichtetem Plasma bestehenden Streif, in dessen innerem Ende der stark tingirbare, längliche Kern liegt, dann eine helle Mittelzone und endlich einen inneren, schmalen, verdichteten Randsaum. Dieser ist in den Zellen, welche die beiden Rinnen bilden, äusserst fein.

Der Magen gewinnt bald eine den Oesophagus um ein Mehrfaches übertreffende Breite und erscheint ebenfalls in dorso-ventraler Richtung komprimirt. Seine Zellen, die in jüngeren Stadien (Fig. 5 und 6) gleichartige Zylinderzellen waren, differenzieren sich in mehrfacher Weise. An der dorsalen Wand, die dem Oesophagus zugekehrt ist, zeigt sich ein dreizipfliger Streif von Flimmerzellen, die den oben beschriebenen gleichen. Die Flimmerung geht nach hinten zu in die des Oesophagus über, nach vorn zu verliert sie sich, bevor sie das blinde Magenende erreicht. Die an die Flimmerzellen grenzenden und die diesen benachbarten Zellen des Magens und Mitteldarmes sind sehr ähnlich gestaltet. Die zwei verdichteten Rand- und die helle Mittelzone der einzelnen Zellen verlieren nach und nach an Deutlichkeit, und das Zellplasma erscheint dann ganz gleichartig. Die Flimmern aber werden durch mehr oder minder feine, unbewegliche Plasmafortsätze vertreten, die gegen das Darmlumen zu untereinander durch feine, netzförmige Querbrücken verbunden sind (Fig. 3 Taf. XIX). Zwischen diesen Zellen zerstreut und besonders dicht an den beiden Seiten des Magenschlauches treten grosse Drüsenzellen auf, welche in ihrem Inneren, neben dem Kerne im lebenden Objekte gelblich gefärbte Tropfen enthalten (vgl. Fig. 4). Ganz besonders zahlreich treten diese Zellen, die wohl bei der Verdauung die wichtigste Rolle spielen dürften, im proximalen Theile des Mitteldarmes auf. In diesem findet man stets Speisereste, und es scheint, dass er physiologisch die Bedeutung eines Magens hat. Die Zellgrenzen sind sehr undeutlich, stellenweise gar nicht zu sehen, und man muss sich dann an die zu färbenden Kerne halten, um die einzelnen Elemente aufzufinden (Fig. 4 Taf. XIX).

Der distale, aufsteigende Ast des Mitteldarmes geht ohne deutliche Grenze allmählich in den Enddarm über. In ganz jungen Thieren besteht dieser hinten aus ziemlich grossen Zylinderzellen, die nach vorn zu im intensiver wachsenden Theile von bedeutend kleineren, kubischen Zellen vertreten werden. Das spaltförmige, seitlich ausgezogene Enddarmlumen geht nach vorn zu in ein mehr kreisförmiges über (Fig. 5 und 6). In ganz alten Thieren ist der Enddarm dann immer wieder in dorso-ventraler Richtung stark zusammengedrückt, und die Zellen sind zu ausserordentlich kleinen kubischen geworden. Es ist selbstverständlich, dass beim Passiren der Speisereste das Lumen eine bedeutende Grösse gewinnen kann (Fig. 1 *e d*). An der Mündungsstelle des Enddarmes

ist das Epithel der Kloake zu einer gegen die Höhlung buckelförmig vorspringenden Papille ausgebuchtet. Der ganze Darmtraktus ist von einer Endothelschicht umschlossen, welche aus sehr feinen Zellen besteht, die aus Mesenchymzellen erst sekundär zur Bildung von Zellflächen zusammengetreten sind.

Vom inneren Blatte der Knospenanlage bildet sich ausser dem Darmkanale und der Athemböhle der Kettenthiere nur noch ein Organ, welches aber nur als ein Appendix des Darmes angesehen werden kann: die darmumspinnende Drüse (*dr* Fig. 10 Taf. X). Dieselbe entsteht aus einer linksseitigen Ausstülpung an der Stelle, an welcher die ventrale Wand des Magensackes in den Mitteldarm übergeht (Fig. 1 Taf. XVIII), bald mehr nach vorn zu im Bereiche des Magens, bald mehr dem Mitteldarme angehörend. Die Ausstülpung hat die Form einer Röhre von feinem Lumen und ist gegen den Enddarm gekehrt. In Figur 4 zeigt sich das Rohr zwischen Magen und Enddarm erstreckend, und in Fig. 3, einem Querschnitt, der weiter nach hinten zu geführt wurde, ist die Einmündungsstelle in die ventrale Magenwand getroffen. Deutlicher sieht man diese Verhältnisse an lateralen Längsschnitten. In den Figuren 13, 14 und 15 sind drei solcher Schnitte aus einer vom Bauch gegen den Rücken zu vorschreitenden Schnittserie abgebildet. Bei der Vergleichung der beiden aufeinanderfolgenden Schnitte 14 und 15 wird über die Deutung dieser Drüsenanlage als Ausstülpung vom Darmrohre aus kein Zweifel obwalten können. Unter dendritischen Verzweigungen umwächst dies Zellrohr den Enddarm; dabei werden die Zellen namentlich an den frei vorwachsenden Enden rasch sehr klein und kubisch (Fig. 6 Taf. XIX). Schliesslich werden die Zellen feine Plattenzellen, indem aber gleichzeitig das Lumen der einzelnen verästelten Röhren bedeutend grösser wird (Fig. 7). Alle Röhren vereinigen sich zu dem unpaaren Ausführungsgang, der zwischen Magen und Mitteldarm einmündet. Die physiologische Bedeutung dieser sogen. darmumspinnenden Drüse ist problematisch; morphologisch mag ihre Deutung als das Homologon einer Leberdrüse vielleicht am richtigsten sein. Eine grosse Bedeutung als sekretorisches Organ dürfte mit der Natur der sie zusammensetzenden Zellen nicht gut vereinbar sein, denn nur im Endabschnitte, nahe der Mündungsstelle sind die Zellen von einiger Grösse und von solcher Beschaffenheit, dass ihnen eine energischere Thätigkeit zugeschrieben werden kann (Fig. 3).

Die Kloake und das Kiemenband.

Die Wandung der Kloake bildet sich aus den Seitensträngen. Schon KOWALEVSKY dürfte das beobachtet haben, und weil er die Seitenstreifen aus Ausstülpungen der Kloake des Embryo hervorgehen lässt, erscheint die Bezeichnung „Kloakalröhren“ ganz gerechtfertigt. Da ich aber diese Gebilde in ganz anderer Weise entstehen sah und doch nur eine verhältnissmässig kleine Partie derselben zur Bildung der Kloaken der Kettensalpen in Verwendung kommt, schien es mir angezeigt zu sein, einen Namen zu wählen, der die Lagebeziehung im Stolo andeutet.

Ich weiss nicht anzugeben, ob der Kloakenraum wirklich nur eine Umwandlung des Spaltraumes ist, welcher oft in ganz jungen Stolonen in den Seitensträngen anzutreffen ist (Fig. 5 Taf. XIII). In älteren Stadien habe ich ihn nicht auffinden können; erst viel später sah ich wieder einen Theil der ursprünglichen Seitenstränge zu zwei Zellblättern differenzirt (Fig. 12 Taf. XV), welche eine Höhlung einschlossen, deren Umbildung zum Kloakenraum ich kontinuierlich verfolgen konnte. Diese Höhlung liegt unterhalb des Ganglions, also an der äusseren und gegen das proximale Stoloende zugekehrten Seite einer jeden Knospe (Fig. 1 Taf. XVI und *kl* in den Individuen *A* und *B* Fig. 3 und 4 Taf. XVII). Am besten sieht man die Lage dieser Kloakalbläschen auf medianen Längsschnitten durch die jungen Kettenthiere (Fig. 9 und 10 Taf. XVI). Die Bläschen sind vollkommen geschlossen, liegen dem Ektodermschlauche an und berühren vorn und an der Bauchseite das Ganglion und die dorsale Wand der Athemhöhle. Beim Wachstum des jungen Thieres breitet sich der Kloakalsack sehr rasch aus, seine Wandungen werden dünner und bestehen aus flacheren Zellen, die auf der ventralen Seite von den grossen Zellen der Athemhöhle auffallend kontrastiren (Fig. 13). Dorsal verschmilzt in der Mittelebene ein Theil der Kloakalwand mit dem ektodermalen Hautepithel, um später an dieser Stelle den Durchbruch der Egestionsöffnung zu ermöglichen (Fig. 11).

Am wichtigsten sind die Veränderungen, welche die ventrale Wand betreffen. Diese legt sich an die dorsale der Athemhöhle an (Fig. 9 Taf. XVII). In zwei seitlichen Streifen verschmelzen die beiden Zellschichten miteinander, während in der Medianebene zwischen ihnen ein Lumen von wechselnden Dimensionen bestehen bleibt, das nothwendigerweise ein Theil der primären Leibeshöhle ist (Fig. 11). Die seitlichen Verschmelzungstreifen werden dann

resorbirt, und es entstehen somit zwei breite Spalten (*ks* Fig. 10), durch welche eine Verbindung zwischen Athemhöhle und Kloakenraum geschaffen ist. Der mediane Streif stellt das Kiemenband dar. Dieses ist anfänglich bandartig, in dorso-ventraler Richtung zusammengedrückt; später (Fig. 12 Taf. XVII) gewinnt es ein mehr elliptisches Lumen, namentlich im vorderen Theile, während es im hinteren stets spaltförmig bleibt. Die histologische Verschiedenheit der dorsalen und ventralen Wand des Kiemenbandes ist gerade auf diesen Querschnitten nicht so deutlich wie auf den oben beschriebenen Längsschnitten; im weiteren Verlaufe der Entwicklung aber tritt sie dann immer schärfer hervor. An der ventralen Seite treten Flimmerzellen auf, welche zu zwei Reihen schräg verlaufender Streifchen angeordnet sind und dem Kiemenbande die bekannte Zeichnung verleihen. Durch Ablagerung von Pigmentkörnchen erhält die Kieme eine blaue Farbe.

Das Lumen des Kiemenbalkens wird durch Absonderung einer homogenen Substanz verengt (Fig. 19 Taf. XIX), von der ich allerdings nicht bestimmt weiss, ob sie Cellulose ist und ob nicht die zirkulirenden Mesenchym- und Blutzellen sich an ihrer Bildung betheiligen. In ganz alten Individuen wird diese Substanz so mächtig, dass nur zwei bis drei Gänge frei bleiben, in welchen die Blutflüssigkeit sich bewegen kann. Nach vorn und hinten zu gehen diese Blutbahnen in die Leibeshöhle der Salpe über. Vor dem vorderen Ende des Kiemenbalkens erscheint die dorsale Wand der Athemhöhle stark faltenförmig nach innen gekrümmt (Fig. 16 Taf. XVIII) und umschliesst die direkte Fortsetzung der Höhlung des Kiemenbandes. Noch weiter nach vorn zu wird diese Falte immer flacher (Fig. 17) und ist dicht überlagert von dem mächtig ausgebildeten Ganglion.

Ich kann diesen Abschnitt nicht beschliessen, ohne auf die ganz eigenthümliche Entstehung der Kloake speziell noch hinzuweisen, die mich meine Beobachtungen kennen gelehrt haben. Durch dieselben werden die ohnehin schon so widersprechenden und wie es scheint theoretisch unvereinbaren Angaben über die Entstehung des Kloakal- oder Peribranchialraumes bei Embryonen und Knospen der Ascidien, Salpen und Dolioliden noch mehr verwirrt.

Aus dem Mesenchym des Embryo entstehen die Seitenstränge, aus einem Theile derselben, in welchem die Zellen zu Epithellamellen sich angeordnet haben, bildet sich die Kloake, mit welcher der Darmtraktus auf zwei Weisen, vorn durch die Kiemenspalten

und hinten durch den Anus, in Verbindung steht. Nach der herkömmlichen Auffassung müsste bei dieser Genese die Kloakalhöhle der Kettensalpen als ein Theil der primären Leibeshöhle, des Blastocoels, angesehen werden.

Die vergleichend-anatomische Betrachtung der Tunikaten führt unabweisbar zur Homologisirung der Kloake der Salpen mit dem Peribranchialraum der Ascidien, der bei Knospen entodermalen, bei Embryonen ektodermalen Ursprungs ist. Die Versuche, die verschiedenen Entwicklungsweisen einheitlich zu deuten, sind bis jetzt nicht geglückt. Wenn auch neulich VAN BENEDEN¹⁾ eine Umdeutung der Angaben über die embryonale Entwicklung des Peribranchialraumes in der nämlichen Weise versucht, wie ich dies bereits früher gethan hatte²⁾, später allerdings beim Studium der Embryologie der Ascidien durch die Beobachtung nicht bestätigen konnte, so hat auch er bis jetzt für seine Ansicht noch keine tatsächlichen Beobachtungen zur allgemeinen Prüfung vorgelegt.

Am wichtigsten scheint es mir für's Erste zu sein, festzustellen, wie die Kloake und das Kiemenband bei den Embryonen der pelagischen Tunikaten entstehen. SALENSKY fasst die Kieme als eine Neubildung auf, die bei den Ascidien kein Homologon besäße. Nach TODARO'S Angaben ist sie ebenfalls rein entodermalen Ursprungs, und auch die Kloakalhöhle muss dann vom Entoderm ausgekleidet sein. Bei Dolioliden und Pyrosoma entsteht die Kloake ektodermal. Diese Widersprüche in den Angaben über die Embryonalentwicklung müssen meiner Meinung nach zunächst auf ihre wahre Bedeutung geprüft werden. Sollte aber in der That die Entwicklung in verschiedener Weise vor sich gehen, so bleibt die Homologie der betreffenden Gebilde trotzdem bestehen, und man wird den vergleichend-anatomischen Befunden gegenüber nicht anstehen dürfen, sehr weitgehende cenogenetische Vorgänge in der ontogenetischen Entwicklung anzunehmen.

Die Aussicht, durch Umdeutung der vorliegenden Mittheilungen zwischen der Perithorakalbildung der Embryonen und Knospen für alle Tunikaten einen gemeinsamen Bildungsvorgang zu konstruieren, scheint mir nach den Erfahrungen, die ich bei den Salpenknospen

1) VAN BENEDEN et CH. JULIN „Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves Urodèles.“ Bull. Acad. R. Scienc. Belg. (3) T. VIII. No. 7. 1884.

2) „Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien“. Sitzb. d. k. Acad. d. Wiss. Bd. 85 I. Abth. Mai-Heft. Wien, 1882. p. 46.

gemacht habe, vorläufig wenigstens sehr geschwunden zu sein. Ich kann mich auch durchaus nicht von der theoretischen Nothwendigkeit überzeugen, dass bei Knospen und Embryonen die Entwicklung des Peribranchialraumes überall die gleiche sein müsse, und es erscheint mir das Erforderniss einer gleichen Genese in der Embryonalentwicklung der verschiedenen Tunikatenspezies viel naturgemässer zu sein.

Das Ganglion, das Auge und die Flimmergrube.

Wir haben die Anlage für diese drei Organe in einer Zellblase kennen gelernt, welche aus einem Segmente des ursprünglichen Nervenrohres des Stolo hervorgegangen und unter steter Grössenzunahme an die dorsale Seite der späteren Kettenthiere gerückt ist (Fig. 5 und 6 auf Taf. XVI). In solchen jungen Thieren macht das Ganglion einen bedeutenden Theil der gesammten Körpermasse aus (Fig. 6 Taf. X). Von da an aber bleibt es im Verhältniss zur Grössenzunahme des ganzen Thieres im Wachstum stark zurück (Fig. 7 und folg.), so dass es in ganz alten Thieren von so verschwindenden Dimensionen erscheint und von den ältesten Beobachtern hat übersehen werden können.

Während dieses sehr geringen Wachsthum gehen aber an der Ganglionblase sehr wichtige Differenzirungen vor sich, durch welche von dieser aus zwei neue Organe, das Auge und die Flimmergrube, gebildet werden. Mir ist es nicht gelungen, diesen Vorgang bei den Knospen so deutlich zu beobachten, wie dies sehr leicht an lebenden Embryonen möglich ist, weil man diese bequem von allen Seiten betrachten und längere Zeit am Leben erhalten kann. Ich werde daher zunächst die Entwicklung des Ganglions und der Flimmergrube in den Embryonen beschreiben und dann auf die, wie ich aus ähnlichen Stadien wohl schliessen muss, gleichen Vorgänge in der Knospenbildung zu sprechen kommen.

In bedeutend jüngeren Embryonen als der in Fig. 1, Taf. X abgebildete zeigt sich die Ganglionblase als ein allseitig geschlossener, dickwandiger Sack, der in der Medianebene vor dem Kiemenbalken liegt. Ich glaube, ohne allerdings noch darüber Sicherheit erlangt zu haben, dass diese Zellblase ektodermalen Ursprungs ist. Das vordere Ende derselben bricht in die Athemböhle durch, und durch eine ringförmige Furche beginnt sich die einfache Blase in einen vorderen und hinteren Abschnitt zu sondern (Fig. 2, Taf. XI). Mit dem Vorschreiten der Furche schwindet bald die Kommunikation zwischen dem hinteren und dem vorderen Lumen (Fig. 1). Im

hinteren Abschnitt, der eine zarte gelbliche Färbung annimmt, werden die Wandungen sehr rasch mehrschichtig und verdrängen den Hohlraum beinahe vollständig. Der vordere bleibt einschichtig und gegen die Athemhöhle weit offen; seine Zellen werden zu zylindrischen Flimmerzellen. Man wird in diesem Theile leicht die spätere Flimmergrube erkennen können (Fig. 3, Taf. XI). Dort, wo die ventrale Wand der Flimmergrube in das Epithel der Athemhöhle übergeht (*rz*), bildet sich ein knopfförmiger Vorsprung, der in die Athemhöhle hineinragt und wahrscheinlich ganz entodermalen Ursprungs ist.

Die beiden Partien weichen nun immer mehr auseinander. Das hintere Ende der vorderen Blase erscheint zipfelförmig ausgezogen und stellt eine nur noch lose Verbindung mit dem Ganglion her. Dieses selbst hat seine Gestalt sehr verändert, indem es aus der horizontal gestreckten Form in eine vertikal langgezogene übergegangen ist. Durch eine horizontale Querfurche beginnt es sich in zwei Partien zu sondern: in eine dorsale, welche die Anlage des Auges darstellt und eine ventrale, welche zum bleibenden Ganglion wird. Schon auf diesem Stadium beginnen einzelne Nervenäste auszuwachsen. Auf der Höhe der Augenanlage bemerkt man bereits eine hufeisenförmige Erhebung, welche meist gelb gefärbt ist. Die ganze dorsale Partie dieses Gebildes springt hornförmig in die Dicke des äusseren Cellulosemantels vor, von diesem durch das ektodermale Hautepithel geschieden, das den Sinneskörper kapselförmig umschliesst. Der buckelförmige Vorsprung an der Mündung der Flimmergrube hat sich ebenfalls gestreckt und lässt sich als der Rückenzapfen erkennen (*rz* Fig. 4, Taf. XI). Die Flimmergrube und das Ende des Rückenzapfens erhalten eine zarte blaue Färbung.

In dem folgenden Stadium (Fig. 5) hat sich die Flimmergrube vom Ganglion vollständig abgetrennt und die Form eines Fingerhutes angenommen. Ein verbindender Nervenstamm fehlt. Rückenzapfen und Flimmergrube haben reichlichere Mengen von Pigmentkörperchen abgesondert und erscheinen jetzt tiefblaufärbt. In dem hinteren Gebilde wird die Differenzirung in definitives Ganglion und Auge deutlicher. Das Augenpigment ist meist gelb, oft braun oder auch schon schwarz.

Das bleibende Stadium wird nun sehr bald erreicht (Fig. 6). Vom Ganglion gehen jederseits eine ganze Anzahl Nervenäste aus; aber weder in den beiden Körperhälften eines Thieres noch auch bei verschiedenen Individuen ist die Zahl derselben konstant, wie schon VOGT richtig hervorgehoben hat. Die Bildung der Nerven-

äste geht ausserordentlich rasch vor sich, und ich glaube bestimmt, dass sie nicht nur durch Wachsthum vom Ganglion aus erfolgt, sondern dass auch Mesenchymzellen zu Nervenzellen sich umwandeln.

Auf Querschnitten durch viel jüngere Stadien zeigt sich bereits die Masse des Ganglions in zwei Partien gesondert. Die zentrale besteht aus sogenannter Punktsubstanz, die peripherische aus grosskernigen Zellen, welche sich in die Ganglionzellen umwandeln (Fig. 12 und 14). Wo ein Nerv austritt, erscheint die periphere Substanz von der zentralen durchbrochen (Fig. 15). So wenigstens liegen die Verhältnisse bei Embryonen; das Endstadium habe ich histologisch nicht geprüft. Ussow ¹⁾ scheint den feineren Bau der Sinnesorgane bei den Tunikaten sehr eingehend untersucht zu haben, und es ist nur zu bedauern, dass seine Arbeit nicht allgemein zugänglich ist.

Der dem Ganglion dorsal aufsitzende Abschnitt, das Auge, wächst nach vorn zu mit seinen beiden hufeisenförmigen Schenkeln selbständig vor. Das Ektoderm, welches Ganglion und Augenanlage dicht umgibt, stülpt sich somit faltenförmig zwischen diese beiden Abschnitte hinein, so dass man auf Querschnitten durch den vordersten Theil der beiden hufeisenförmigen Schenkel das in Fig. 12 gezeichnete Verhalten findet. Weiter nach hinten zu (Fig. 14) stehen Auge und Ganglion in vollkommenem Zusammenhange.

Das das Auge umschliessende Ektoderm besteht aus hellen Pflasterzellen mit mässig grossem Kern. Das Pigment, welches durchwegs zu einem schwarzen geworden ist, liegt in den äusseren Enden von Zylinder- oder Kegelzellen eingebettet. Der Inhalt derselben ist homogenes Plasma und in der Nähe des breiteren Zellendes ein grosser, sich sehr intensiv färbender Kern (Fig. 13).

Die Entstehung der Flimmergrube und des Ganglions aus einer gemeinsamen Anlage habe ich bei der Knospenentwicklung nicht mit Sicherheit beobachten können. In den jüngeren Stadien (Fig. 5 und 6, Taf. X) war das Ganglion, wie ich bereits beschrieben habe, eine eiförmige Zellblase. Auf den Längsschnitten (Fig. 9 und 10, Taf. XVI) zeigt es sich, dass die Wandungen bereits mehrschichtig zu werden beginnen. Die Verdickung der Wandungen schreitet rasch vor, und die Höhlung wird bald zu einem schmalen

¹⁾ Ussow, „Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Tunikaten“. Moskau, 1876. (Diese Arbeit ist russisch).

Spalt verengt, welcher senkrecht zur Medianebene des Thieres verläuft (Fig. 9, Taf. XVIII). Ganz ähnliche Querschnitte erhält man auch durch die entsprechenden Stadien in jungen Embryonen.

Auf dem folgenden Stadium, das ich sah, waren Ganglion und Flimmergrube bereits differenzirt (Fig. 7, Taf. XI). Die letztere war glockenförmig gegen die Athemhöhle geöffnet und ging nach hinten zu ohne deutliche Grenze in die Wandungen des Ganglions über. Hinter der Einmündungsstelle der Flimmergrube war bereits die Anlage zum Rückenzapfen zu erkennen. Ein Schnitt durch das Hintereude der Flimmergrube und den Vordertheil des Ganglions (Fig. 8 auf Taf. XVIII) zeigt den Zusammenhang der beiden Gebilde in einer Weise, dass man leicht versucht sein könnte, für dieselben einen gemeinsamen Ursprung in Abrede zu stellen. Andererseits ähnelt dieses Stadium so ungemein dem in Fig. 3, Taf. XI für den Embryo gegebenen, bei welchem ich im lebenden Objekte die Abschnürung der Flimmergrube vom Ganglion deutlich verfolgen konnte, dass ich über den Bildungsvorgang in den Knospen ganz zweifelhaft bin.

Bald sind Ganglion und Flimmergrube auseinandergerückt (Fig. 8 u. folg., Taf. X), ohne irgend eine weitere Verbindung zu haben. Die Flimmergrube wird wie bei der Solitärform glockenförmig. Die Wandungen bleiben überall einschichtig (Fig. 15, Taf. XVIII) und umschliessen einen dorso-ventral gerichteten Spalt. Die ziemlich grossen Zylinderzellen erhalten Bewimperung; der Kern ist mässig gross und liegt den äusseren Zellenden genähert (Fig. 15, Taf. XIX). Unmittelbar am Eingange der Flimmergrube fand ich auf Querschnitten an den inneren Zellenden statt der zahlreichen Flimmerhaare breitere, pseudopodienartige Fortsätze (Fig. 16). Der homogenen Substanzschicht (*cs*), welche im Umkreise der Flimmergrube ausgeschieden wird, habe ich oben bereits Erwähnung gethan.

Der Rückenzapfen ist bedeutend in die Länge gewachsen; seine Wandung besteht aus einem Plattenepithel (Fig. 15) und umschliesst eine Fortsetzung der primären Leibeshöhle. Daher zirkulirt auch im Rückenzapfen ein Blutstrom.

Das Ganglion differenzirt sich so wie in der Embryonalentwicklung in das Auge und in das bleibende Ganglion. Ursprünglich liegt die Partie, welche zum Sinnesorgan wird, dorsal. Nach und nach erfolgt aber eine Drehung, durch welche dieselbe mehr nach vorn zu liegen kommt (vgl. Fig. 8 und 11, Taf. X), und schliesslich liegt in alten Thieren, wenn ich dem Querschnitt Fig. 10 auf Taf. XI vertrauen darf, das Auge ventral, das Ganglion dorsal gekehrt.

Bevor noch die Sonderung in das Auge und in das bleibende Ganglion erfolgt, ist die Höhlung in der einheitlichen Anlage ganz geschwunden. Dieselbe stellt jetzt einen rundlichen, gegen den Rücken zu etwas verlängerten soliden Körper dar, der sich aus gleichartigen, grosskernigen Zellen zusammensetzt (Fig. 17, Taf. XVIII). Im dorsalen Theile beginnt ein Pigment sich abzulagern (Fig. 18), wodurch die Entwicklung zum Sinnesorgan eingeleitet wird.

Im Gegensatze zum Embryo, bei welchem die dorsale Augenanlage hufeisenförmig ist, treten bei den Knospen am Ganglion dorsal drei buckelförmige Erhebungen auf, in welchen das Pigment sich bildet. Dieselben werden von dem ektodermalen Hautepithel des Thieres dicht umschlossen, so dass um jeden der drei Pigmentbuckel eine Art Cornea gebildet erscheint (Fig. 8 und 9 auf Taf. XI). Über feinere histologische Details kann ich keine weiteren Angaben machen, weil ich das vollständig ausgebildete Sinnesorgan nicht untersucht habe.

Das bleibende Ganglion, der ursprünglich ventral gelegene Abschnitt, zeigt ebenso wie das des Embryo die Differenzirung in eine peripherische und eine zentrale Partie. Die Zellen der ersteren bilden sich direkt aus den gleichgelagerten, grosskernigen Elementen, welche wir in den jüngeren Stadien (Fig. 17 und 18, Taf. XVIII) bereits kennen gelernt haben. In Fig. 10, Taf. XI lassen sich dieselben wiedererkennen; die äusserste periphere Zellenlage aber (Fig. 11) ist bereits in der Umbildung zu Ganglienzellen weiter vorgeschritten.

Der Verlauf und die Zahl der ausstrahlenden Nerven ist in den jungen Kettenthieren ebenso ungleichmässig, wie in den Solitärformen, die Anzahl aber bei diesen stets grösser als bei jenen. Das vorderste Nervenpaar sah ich dorsalwärts von der Flimmergrube hinziehen und konnte mich bei jüngeren Thieren nicht von der Existenz von abgezwigten Nervenästchen überzeugen, die in die Flimmergrube übergetreten wären.

Die Entstehung des Ganglions und der Flimmergrube bei Embryonen der Salpen aus einer gemeinsamen Anlage hat zuerst SALENSKY scharf betont. Bei den Knospen ist es mir nicht gelungen, darüber Sicherheit zu erlangen, wenngleich ich glauben muss, dass hier die Verhältnisse ähnlich liegen dürften. Noch unsicherer und widersprechender sind die Angaben über die Entwicklung der gleichen Organe bei den anderen Tunicaten. In der Embryonalentwicklung der Ascidien behauptete neuerdings VAN

BENEDEN¹⁾ die Entstehung der Flimmergrube vom Ganglion aus. Ich glaube aber, dass man bei vorurtheilsfreier Prüfung der ausserordentlich zahlreichen Abbildungen, von welchen die Beschreibung begleitet ist, den Beweis noch nicht als erbracht ansehen kann. Für die Ascidienknospen wird meistens eine selbständige Entstehung der Flimmergrube aus einer Entodermastülpung angegeben. Am wichtigsten scheint es mir zu sein, auch hierfür zunächst die embryonalen Entwicklungsvorgänge in den verschiedenen Tunikatengruppen auf einen gemeinschaftlichen Prozess zurückzuführen und erst in zweiter Linie die Knospentwicklung in Betracht zu ziehen.

Wenn sich Van BENEDEN's Mittheilungen über die Entstehung der Flimmergrube bei den Ascidienembryonen bewahrheiten sollten, dann herrscht allerdings zwischen Salpen und Ascidien vollkommene Uebereinstimmung, und es muss unter der Voraussetzung, dass die Entstehung der Flimmergrube vom Ganglion aus einen palingenetischen Vorgang darstellt, für jenes Organ nach einem Homologen in anderen Thierstämmen gesucht werden. Entsteht aber bei den Ascidien die Flimmergrube, wie ich glaube, entodermal, so wird jedenfalls zuvor noch die Frage einer Diskussion werth erscheinen müssen, ob die Entwicklungsweise, die wir bei den Salpenembryonen kennen gelernt haben, nicht vielleicht eine cenogenetische sei. Dann gelangen auch die Angaben über die entodermale Entstehung der Flimmergrube in Ascidienknospen zur Bedeutung.

Die Entstehung des Ganglions bei den Knospen der Ascidien aus dem Entoderm lässt sich nach den Beobachtungen KOWALEVSKY's²⁾ nicht so gut verstehen, wie die Herkunft aus dem Mesoderm, welche ich habe beobachten können, und die eine Kontinuität der nervös differenzirten Substanz festzuhalten erlaubt. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Salpen. Das Nervenrohr des Stolo entstammt, wie wir gesehen haben, dem Mesoderm des Embryo. Dieser ist einer Ascidienlarve gleichwerthig,

¹⁾ VAN BENEDEN et CH. JULIN „Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des lavres Urodèles.“ Bull. Acad. R. Sc. Belg. (3) T. VIII.

²⁾ A. KOWALEVSKY, „Sur le bourgeonnement du Perophora Listeri.“ (Trad. par A. Giard) Rev. Scienc. nat. sépt. 1874.

— „Über die Knospung der Ascidien.“ Arch. für mikr. Anat. Bd. X. 1874.

bei welcher der Larvenschwanz zu einem mesodermalen Zellhaufen bereits degenerirt ist. Es ist mir wahrscheinlicher, dass das Homologon des Ascidienschwanzes im Salpenembryo nicht nur in dem eigentlichen Eläoblast, sondern zugleich auch in einer bestimmten Partie von Mesenchymzellen gesucht werden müsse, welche beim Aufbau des Stolo sich betheiligen. Nur eine sehr gründliche Untersuchung der Salpenembryologie wird darüber Aufschluss geben können. Sollte es sich dann vielleicht herausstellen, dass ein Theil der nervösen Anlage in frühesten Embryonalperioden zu Mesenchymzellen zerfällt, die in den Stolo übertreten und dem Nervenrohren im Ascidienschwanz zu vergleichen sind, so wären die strengsten Anforderungen für eine Kontinuität der nervösen Substanz durch beide Generationen hindurch befriedigt. Eine theoretische Nothwendigkeit aber für einen derartigen Entwicklungsmodus kann ich nicht annehmen.

Die Geschlechtsorgane.

a. Der Eierstock.

Ich habe der bereits oben gegebenen Beschreibung der Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates nicht mehr viel hinzuzufügen, denn die Veränderungen, welche im jungen Ketthiere weiterhin noch vor sich gehen, sind nur unbedeutender Art. Wir fanden zwischen den beiden Entodermsäcken im hinteren Abschnitte einer jeden Knospe das Ei gelegen, umgeben vom Follikel-epithel, und dieses gegen das vordere Ende zu in einen Zellstrang ausgezogen, welcher zum Eileiter wird (Fig. 1—8, Taf. XVI). Wenn dann beim Auseinanderweichen der hinteren Leibesenden der Knospen der kleine Entodermsack von der entgegengesetzten Seite herübergezogen wird, indem die längliche Form des Querschnittes in eine kreisförmige übergeht, wird der Eierstock nach auswärts gedrängt (Fig. 5, Taf. XVII) und zwar entlang der gegen das proximale Stoloende zugekehrten Seite der Knospenwand. Schliesslich gelangt das Ei ziemlich genau in die Medianebene des jungen Ketthieres dicht hinter die Kloake (Fig. 11, Taf. XVI).

Der Follikel ist während dieser Zeit zu einem sehr feinen Plattenepithel geworden und geht unmittelbar in den Eileiter über (Fig. 4 und 5, Taf. XVIII). Dieser ist in jüngeren Stadien als ein hakenförmig gekrümmter Strang sichtbar, der stets an der rechten Seite des Thieres sich nach vorn zu erstreckt (Fig. 7, Taf. X). All-

mäßig nimmt er an Länge zu, bildet eine **S**-förmig gekrümmte Schleife (Fig. 8 und 9), umwächst schliesslich die rechte Seite des Nucleus und inserirt sich am hinteren Ende der Athemhöhle, die an dieser Stelle tellerförmig eingestülpt ist. Die Zellen der Athemwand sind im unmittelbaren Umkreise der Insertionsstelle kubisch, aber ziemlich klein und gehen nach aussen zu rasch in ein Plattenepithel über. Das Lumen des Eileiters ist stets ausserordentlich fein (*el* Fig. 15, Taf. XVIII), und oft sind die Zellen so dicht aneinandergelagert, dass es ganz schwindet (Fig. 12). Ein Durchtritt des Eies durch den Eileiter findet niemals statt.

Die Eizelle hat schon in sehr frühen Entwicklungsstadien der Knospen ihre volle Grösse nahezu erreicht. Eine Vergleichung der Querschnitte, welche beinahe stets mit derselben Vergrösserung gezeichnet worden sind, besonders aber der Abbildungen auf Taf. XV und der Figuren 4 und 5 auf Taf. XVIII lehren dies ohne Weiteres. Da aber während dieser Zeit die Grösse der ganzen Knospen um ein Mehrfaches zugenommen hat, so ergibt sich nothwendig die Eigenthümlichkeit, auf welche bereits C. Voer hinwies, dass in jüngeren Knospungsstadien die Eizelle eine relativ bedeutende Masse der gesammten Körpersubstanz repräsentirt (vergl. Fig. 6, Taf. X), dann aber gegenüber dem Gesamtkörper immer kleiner erscheint und schliesslich unmittelbar vor der Befruchtung (Fig. 11) einen verschwindend kleinen Bruchtheil ausmacht. Dann kehrt sich allerdings wieder das Wachsthumverhältniss um. Der Embryo nimmt bald einen ansehnlichen Theil des Raumes im mütterlichen Körper für sich in Anspruch, und ich habe alte Embryonen gefunden, welche reichlich $\frac{2}{5}$ der mütterlichen Länge massen.

b. Der Hoden.

Der Hoden ist das letzte Organ, welches sich in der Kettensalpe bildet. Die Spermatozoen erlangen erst dann die Reife, wenn das Ei desselben Thieres zu einem ziemlich grossen Embryo geworden ist. Eine Selbstbefruchtung ist, wie schon längst bekannt, bei den Salpen ausgeschlossen. Bei den meisten Ascidien liegen die Reifungsverhältnisse für die Geschlechtsprodukte ähnlich. KROHN¹⁾ hat zuerst bei den Botrylliden darauf hingewiesen, dass hier die Reifung des Eies im Tochterindividuum mit der

¹⁾ KROHN, „Über die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Botrylliden“. Arch. f. Natg. Bd. 35. 1869. p. 195.

Spermareife des Mutterthieres zeitlich zusammenfällt und dass wahrscheinlich auch in dieser Weise die Befruchtung stattfindet. Bei *Perophora* reift nach KOWALEVSKY's¹⁾ Untersuchung umgekehrt zuerst der Hoden, und dasselbe gibt er für die Kolonien der Pyrosomen²⁾ an.

Bei der Beschreibung der Entwicklung des Eierstockrohres habe ich oben bereits erwähnt, dass dieses wahrscheinlich einzelne, zwischen den Eikapseln und hämalwärts zu gelegene Portionen abgibt, welche die Anlage des Hodens repräsentiren (*h* Fig. 3 und 4 auf Taf. XVI). Während aber der Eierstock in der vorhin beschriebenen Weise dorsalwärts wandert, bleibt die Hodenanlage am hintersten Ende der Knospe liegen (Fig. 11—13, Taf. XVIII) und wird zu einer tellerförmig gekrümmten Platte.

Schon bei mittelstarken Vergrößerungen kann man in Totalpräparaten die Zusammensetzung der Hodenanlage aus grosskernigen, dicht aneinander gepressten Zellen erkennen (Fig. 8 und 9, Taf. X). Im hintersten und dorsalen Theil ist die Hodenplatte einschichtig, besteht aber da aus auffallend grossen Zellen, die dem Mitteldarme dicht anliegen. Ventral und nach vorn zu wird dieselbe mehrschichtig, die Zellen sind etwas kleiner und ohne deutliche Grenzen. Eine Auflösung der Kernsubstanz in feinste, das ganze Zellplasma durchsetzende Körnchen habe ich nicht finden können und glaube daher, dass derartige Angaben auf eine ungenügende Konservirung der betreffenden Objekte zurückzuführen sein dürften. Auch auf feinen Querschnitten habe ich die Grenzen zwischen den einzelnen Hodenmutterzellen nur stellenweise sehen können.

Ich glaube, dass von dieser hinteren Hodenplatte alle Zellen ihren Ursprung nehmen, welche beim Aufbau des männlichen Geschlechtsapparates sich betheiligen, obwohl die gleich zu schildernde Entwicklungsweise eine Theilnahme von Mesenchymzellen, die den Seitensträngen entstammen, keineswegs ausschliesst.

Die unmittelbare Lage der Hodenplatte am Darm und Eläoblast begünstigt von dem Zeitpunkte des Freiwerdens der Kettenstücke an, wenn die selbständige Ernährungsfähigkeit der Individuen bei gleichzeitiger Rückbildung des Stoloblast möglich

¹⁾ A. KOWALEVSKY „Sur le bourgeonnement du *Perophora* Listeri“. p. 18.

²⁾ Derselbe „Ueber die Entwicklungsgeschichte der *Pyrosoma*“. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875.

wird, ein ganz enormes Wachsthum. Die neu entstandenen Zellen bleiben nicht sämmtlich mit einander in Verbindung, sondern zerstreuen sich im Nucleus, um später zu den Hodenschläuchen zusammenzutreten. Die Hauptmasse wächst zwischen der Darmschlinge besonders am Enddarme weiter nach vorn, und man trifft diesen in nur wenig älteren Stadien (vgl. die Querschnitte Fig. 1—5, Taf. XVIII) von einer Zellmasse dicht umgeben, welche weiterhin zu Hodenschläuchen wird. Auch von diesen den Darm umspinnenden Schichten lösen sich einzelne Zellen los (Fig. 5, Taf. XIX), um neue Hodenschläuche zu bilden. Alle diese Zellen haben einen grossen, gut färbbaren Kern.

Man kann sich bei der Betrachtung von Totalpräparaten und lebenden Thieren leicht davon überzeugen, dass die Hodenschläuche an mehreren Stellen im Nucleus gleichzeitig und selbständig gebildet werden (Fig. 10, Taf. X), erst nachträglich vereinigen sie sich zum unpaarigen Samenleiter, welcher zwischen Enddarm und Magen auf einer papillenförmigen Erhebung in die Kloake sich öffnet. Der Hoden liegt dem Darne allseitig dicht an und scheint in der That bei flüchtiger Betrachtung als ein wesentlicher Bestandtheil diesem zuzugehören, so dass er von den älteren Beobachtern, von CUVIER und CHAMISSO, als Leber gedeutet werden konnte.

In geschlechtsreifen, alten Kettenthieren macht die Samenmasse weitaus den grössten Theil des Nucleus aus und erfüllt beinahe die gesammte hintere Leibeshöhle; in das äusserste Ende derselben reicht sie allein hinein. Es mag im ganzen Thierreiche keinen zweiten Fall geben, in welchem die Zahl der männlichen Geschlechtszellen die weiblichen auch nur annähernd in gleichem Verhältnisse überwiegt wie bei den Salpen. Man wird aber auch nicht leicht für das Vordringen des Spermatozoons bis zum Ei irgendwo grössere Schwierigkeiten finden können, und trotzdem kann ich mich nicht entsinnen, in älteren Thieren noch unbefruchtete Eier gefunden zu haben.

Die Bildung der Hodenschläuche und Spermatozoen lässt sich auf eine Reihe von Zelltheilungen zurückführen, deren Resultat zweierlei Zellformen sind: die männlichen Geschlechtszellen und die Zellen der äusseren Hodenwandung. Die Entstehung eines Hodenschlauches kann von einer oder nur sehr wenigen Zellen ausgehen. In Fig. 8 auf Taf. XIX sind bei *C* einige Zellen gezeichnet, welche höchst wahrscheinlich auf die Hodenplatte zurückzuführen sein dürften, möglicherweise aber auch von den Seitensträngen ab-

stammen könnten. Solche Zellen vergrössern sich bedeutend und theilen sich dann sehr rasch zu einer Zellgruppe, deren jedes Element einen wohlkonturirten Kern von chromatischer Substanz aufweist. Es ist nicht immer mit Sicherheit zu sagen, inwieweit eine Zellgruppe durch Theilung aus einer oder durch Aneinanderlagerung mehrerer fremder Zellen entstanden ist. Kleinere Haufen, wie die in Fig. 8 *A* und *B* abgebildeten, in welchen das Zellplasma ohne scharfe Grenzen ist, werden wohl auf eine Mutterzelle zurückzuführen sein, grössere aber (Fig. 2) auf mehrere Stammzellen.

Die Differenzirung zu den Wandzellen des Hodens tritt zu sehr verschiedenen Zeiten ein. Man findet oft sehr grosse Haufen von Hodenmutterzellen, die noch ganz gleichartig und kompakt sind, meist aber gruppieren sich schon weniger zahlreiche Zellen peripher, einen zentralen Hohlraum umschliessend (*D* Fig. 8), indem gleichzeitig einige grössere oder kleinere Zellen an der äussersten Peripherie sich spindelförmig ausziehen (Fig. 7), um die äussere Wandung zu bilden. Ein Hinzutreten von neuen Mesenchymzellen ist auch hierfür keineswegs ausgeschlossen. So kommt es zur Bildung eines mehr oder minder langgestreckten Schlauches, der auf dem Querschnitt aus kleinen Spindelzellen zusammengesetzt erscheint und der grosse Zellen in sich einschliesst, welche in lebhafter Vermehrung begriffen sind. Diese Zellen erfüllen oft den ganzen Schlauch, ohne ein zentrales Lumen freizulassen (Fig. 10, Taf. X). Wo aber in jüngeren Hodenschläuchen ein solches sich findet, trifft man in diesem sehr oft neben den Stammzellen der männlichen Geschlechtselemente gelbliche Konkreme, die aus einer homogenen Substanz bestehen (Fig. 7, Taf. XIX) und den als Harnexkrementen gedcuteten Gebilden gleichen, welche bei Ascidien in besonderen Bläschen des Hinterleibes von MÜLLER¹⁾ entdeckt wurden. Ob MÜLLER's Deutung auf die ähnlichen Körperchen bei den Salpen anzuwenden sei, weiss ich nicht, weil ich keine chemischen Reaktionen versucht habe. Jedenfalls ist ein wichtiger Unterschied der, dass sie dort in besonderen Organen liegen, hier aber nur im Jugendstadium in den Hodenschläuchen zu finden waren.

Die grossen Zellen, welche den Hodenschlauch ausfüllen, zerfallen in kleinere, die wieder heranwachsen und neuerdings sich

¹⁾ H. MÜLLER, „Bericht über einige vergleich.-anatom. Untersuchungen“. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. IV. 1853.

theilen, bis endlich die Umwandlung zu Spermatozoen erfolgen kann. Auf Querschnitten durch den Nucleus von alten, geschlechtsreifen Thieren (Fig. 1, Taf. XIX) findet man in den alten Hodenschläuchen die Reifung der Geschlechtszellen von dem Inneren nach der Peripherie vorschreitend. Es lassen sich eine periphere Schicht und eine zentrale ziemlich scharf abgegrenzt unterscheiden; die erstere besteht aus Spermamutterzellen, die letztere aus kleineren Zellen, welche sich — mit wenigen Ausnahmen — in Spermatozoen direkt umbilden oder bereits zu solchen differenzirt haben. Auf ein und demselben Querschnitt findet man in beiden Schichten die Elemente auf verschiedenen Ausbildungsstufen stehend. An den Stellen, an welchen die alten Hodenschläuche die Darmwandungen berühren (Fig. 1 und 4, Taf. XIX), reicht die eigentlich zentrale Partie bis an die äussere Hodenwand heran. Es lässt sich das wohl nur so erklären, dass die Samenmutterzellen in unmittelbarer Nähe des Darmes reicher ernährt wurden und in der Umbildung zu Spermatozoen den andern voranschritten. Das Auftreten der Spermatozoen aber beginnt stets im Centrum des Hodenschlauches, und nach der Peripherie zu wird eine Spermoblastenschicht nach der andern aufgelöst.

Was die feineren Details bei der Entstehung der Spermatozoen anlangt, so kann ich mich jetzt nur mit einiger Vorsicht äussern, weil ich noch nicht Gelegenheit hatte, die Beobachtungen zu Ende zu führen. Es fällt hier schwer, den Ausdruck Spermamutterzelle oder Spermoblast scharf anzuwenden, wenn man darunter nur die Zelle verstehen will, deren sämtliche Theilstücke sich direkt zu Spermatozoen umbilden. Die letzten Theile verhalten sich nämlich nicht durchaus gleichartig; die einen werden in der That direkt zu Spermatozoen, einige andere aber (vgl. eine der Abbildungen in Fig. 9 auf Taf. XIX) erfahren zuvor noch eine abermalige Vermehrung durch Zweitheilung. Ein Residuum bei diesen Theilungsvorgängen, welches sich nicht zu Geschlechtszellen entwickeln kann, einen sogenannten Spermblastophor habe ich bisher nicht beobachten können, und ich werde daher die von mehreren Seiten anerkannte Homologie dieses Gebildes mit den Richtungskörperchen hier nicht weiter zu erörtern haben.

Da ich, wie gesagt, den Theilungsvorgang der Spermamutterzellen in die jungen Spermatozoen bis jetzt nicht habe genau feststellen können, wende ich mich gleich dazu, die Formveränderungen zu beschreiben, welche die aus dem letzten Vermehrungsakt hervorgegangenen Zellen zu durchlaufen haben. Am lebenden

Objekte bietet die Beobachtung gar keine Schwierigkeiten. Die junge Geschlechtszelle ist rundlich und besitzt einen sehr grossen, ebenfalls runden Kern (vgl. die verschiedenen Abbildungen in Fig. 9, Taf. XIX). Bald zieht sich das Plasma an einer Seite zipfelförmig aus, und auch der Kern dehnt sich in der nämlichen Richtung in die Länge; die Zelle hat jetzt eine birnförmige Gestalt angenommen. Es kann nun noch Zelltheilung auftreten, durch welche wiederum zwei kegelförmige Zellen gebildet werden, oder die Ausdehnung der Zellen in der angegebenen Richtung schreitet weiter vor und führt zur bekannten Form des Spermatozoon, welche in Fig. 9 abgebildet ist. Der Samenkopf ist beinahe ganz vom Kern ausgefüllt und nur von einer ganz dünnen Plasmaschicht umgeben, die sich in den Schwanzanhang fortsetzt, den man in lebhafter Bewegung findet. Derselbe übertrifft gewöhnlich den Kopf um das $2\frac{1}{2}$ bis 3 fache an Länge; in einigen Fällen ist die Grössendifferenz noch bedeutender. Die Gesamtlänge des ausgebildeten, befruchtungsfähigen Samenfadens unterliegt selbstverständlich zahlreichen individuellen Schwankungen. Als mittlere Grösse mag ungefähr 0.055 Millimeter gelten, wovon auf den Kopf 0.015 entfallen.

Die reifen Spermatozoen bewegen sich in der Mitte der einzelnen Hodenschläuche gegen deren Ausführungsgang und durch diesen in den gemeinsamen Samenleiter, aus welchem sie zu grossen, länglichen Ballen verklebt, in die Kloake ejakulirt werden. Bei diesen Wanderungen sind die Spermatozoen zum allergrössten Theil in gleicher Weise gerichtet, mit dem Kopfe nach der Richtung des Weges weisend. Wo im Hodenschlauch die peripherischen Spermatozoen dem Centrum zuwandern, kann man auf dem Querschnitte eine schöne radiäre Anordnung der jungen Spermatozoen beobachten.

Das Herz.

Das Herz entsteht in den Knospen verhältnissmässig spät, und zwar, wie schon VOGT und LEUCKART betont haben, später in den Knospen als in den solitären Embryonen, ein Verhältniss, das LEUCKART, wie mir scheint mit vollem Recht, aus den eigenthümlichen Beziehungen zwischen Knospen und Knospenstock abzuleiten versucht¹⁾. VOGT²⁾ glaubt die entodermale Entstehung

¹⁾ LEUCKART, „Zoologische Untersuchungen.“ II. Heft, p. 73.

²⁾ CH. VOGT, „Recherches sur les animaux infer. de la Méditerranée“. II. Mém. p. 45.

des Herzens bei den Salpenknospen beobachtet zu haben, und Brooks ¹⁾ hat sich ihm angeschlossen. Mir ist es indessen nicht möglich gewesen, mich von der Richtigkeit dieser Angaben zu überzeugen; vielmehr habe ich die Entstehung des Herzens aus dem Mesoderm und zwar wahrscheinlich aus dem von der entgegengesetzten Seite des Stolo hinüberwachsenden Seitenstrange verfolgen können.

Der erste Vorgang bei der Bildung der Perikardialblase ähnelt der Entstehung der Kloakalblase im dorsalen Abschnitte der Knospe. Das ventral gelegene Mesoderm im hinteren Leibesabschnitt wird in einem bestimmten Umkreise zu zwei übereinander gelagerten Zellschichten, die sich von einander ein wenig abheben und somit einen Hohlraum einschliessen. Bald trennt sich dieser Mesodermtheil als eine Blase, die Perikardialblase, vom übrigen Mesoderm ab (Fig. 10 und 14, Taf. XVI) und ist als ein selbständiges Gebilde zwischen Darm und ventraler Leibeshöhle in der primären Leibeshöhle liegend erkennbar. In Fig. 9 auf Taf. XVII ist die Bildung der beiden epithelialen Schichten aus dem Mesoderm zu erkennen. Die eingeschlossene Höhlung hat die Form eines schmalen, zu der Darmwand parallel verlaufenden Spalt-raumes.

Die weiteren Umbildungen dieser flachgedrückten Blase zum Perikardium und Herzen sind die nämlichen wie in der Ascidientwicklung. Es erfolgt eine konkave Krümmung gegen den Rücken zu (Fig. 6, Taf. XVIII). Die dorsale Wand stülpt sich immer tiefer ein (Fig. 5), bis schliesslich die beiden freien Ränder dorsal mit einander verwachsen; nur an einer Stelle vorn und hinten unterbleibt die Verschmelzung. Somit ist ein doppelwandiges Rohrgelbildet worden. Das innere Lumen stellt die Herzhöhle dar und öffnet sich durch die zwei Spalten in die Leibeshöhle. Das Lumen, das zwischen den beiden Wandungen liegt, ist vollkommen geschlossen und repräsentirt die Perikardialhöhle. Die äussere Wand ist das Perikardium, die innere der Herzschauch.

Indem ein Theil der Leibeshöhle zur Herzhöhle abgeschnürt wurde, gelangen die Mesenchymzellen in dieselbe und werden zu Blutkörperchen, die durch die beiden Spaltöffnungen in die Leibeshöhle abwechselnd vorn und hinten ausströmen, wenn nach Ausbildung der Muskelfibrillen der Herzschauch rhythmische Pulsa-

¹⁾ Brooks, „The development of Salpa“. p. 334.

tionen auszuüben vermag. Dies tritt lange vor dem Freiwerden der Kettenglieder ein, und man kann sich da leicht überzeugen, dass der Blutkreislauf der Stolothiere mit dem der solitären Form nicht zusammenhängt. Die Blutkörperchen der letzteren überragen die Blutzellen der Knospenthiere um ein Bedeutendes an Grösse.

Die histologische Umbildung der anfangs ganz gleichartigen, ungefähr kubischen Zellen erfolgt ziemlich rasch. Bei der Grössenzunahme des ganzen Organes gehen die Zellen des äusseren Sackes in Plattenzellen über, die, solange der dorsale Herzspalt noch ganz offen ist, an den Übergangsstellen in den inneren Schlauch mehr kubisch bleiben (Fig. 5, Taf. XVIII). Die Zellen des letzteren bringen, wie bekannt, schliesslich Fibrillen zur Sonderung, an welchen eine Querstreifung deutlich zu erkennen ist. Die Muskelzellen des Herzens tragen, obwohl sie mesenchymatösen Ursprungs sind, doch den Charakter von Epithelmuskelzellen, der sonst im Allgemeinen auf den Mesoblast und die beiden primären Blätter beschränkt zu sein scheint. Schon GIARD ¹⁾ hat bei den Ascidien auf dieses eigenthümliche Verhalten aufmerksam gemacht.

Das Herz liegt in der Kettenform nicht genau in der Medianebene des Körpers, sondern ein wenig asymmetrisch nach rechts verschoben (vgl. Fig. 8 und 9 auf Taf. X). Dorsal verschmelzen Herz- und Perikardialwand und legen sich dicht an die Athemhöhlenwandung an. Ventral und seitlich grenzt das Perikardium an den inneren Cellulosemantel, während die entsprechenden Herzwandungen frei liegen und die Zirkulation des Blutes besorgen. Besondere vom Herz ausgehende Blutgefässe fehlen.

Der Elaeoblast.

Von KARL VOGT wurde zuerst in den „Bilder aus dem Thierleben“ an der Kettenform ein embryonales Organ beschrieben, das er Stoloblast nannte und mit der Placenta der Embryonen homologisirte. Später hat er dieses Gebilde bei *Salpa pinnata* nochmals beschrieben und abgebildet (Rech. s. l. animaux inf. d. l. Méditerranée. II. Mém. p. 46 u. fg.) und seine Ansicht über die Bedeutung desselben nicht geändert. LEUCKART gelang es nicht, dieses Organ bei anderen Salpenarten aufzufinden, und in der That gibt es bei *Salpa mucronata* kein Knospenorgan, welches der Pla-

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

centa des Embryo homolog wäre¹⁾. Ich folge daher ohne Bedenken einer von anderer Seite bereits ausgesprochenen Ansicht, dass VOGT's Stoloblast der *Salpa pinnata* dem Eläoblast der Kettenthiere von anderen Spezies und weiterhin auch dem Eläoblast der Embryonen gleichzusetzen sei. Allerdings muss der Ausdruck Eläoblast auch für diese letzteren in einer etwas eingeschränkteren Bedeutung gebraucht und nur auf den wirklich embryonalen Zellhaufen angewendet werden, wie ich das bereits im Eingange der Untersuchung auseinandergesetzt habe.

Der Eläoblast entsteht in der Knospe aus dem ventralen, ziemlich in der Medianebene gelegenen Mesoderm des hinteren Leibesabschnittes. Ich glaube, dass Eläoblast und Herz aus einer ursprünglich gemeinsamen Anlage hervorgehen. Anfänglich ist die Anlage des Eläoblastes als ein Zellhaufen zu erkennen, dessen Zellen untereinander ganz gleichartig und denjenigen des übrigen Mesoderms vollständig ähnlich sind. Die einzelnen Stadien ihrer Umbildung habe ich nicht beobachten können und glaube, dass dieselbe sehr rasch erfolgt. Denn bald sieht man in noch ganz jungen Knospenthiere den Eläoblast als ein wohlabgegrenztes Gebilde, das sich aus grossen bläschenförmigen Zellen zusammensetzt, die denen im Eläoblast des Embryo sehr ähneln.

Auf den Schnitten (Fig. 1—6 auf Taf. XVIII) lassen sich die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen nicht feststellen. Man findet ein Netzwerk von Plasma, welches an den verschiedenen Stellen von sehr verschiedener Dichte ist und eine Anzahl bei der Färbung mit Pikrokarmine nicht besonders scharf hervortretender Kerne eingebettet enthält. Das Netzwerk umschliesst rundliche Vakuolen, die im lebenden Thiere wohl mit Öl- oder Fetttropfen erfüllt waren und durch die Alkoholbehandlung ausgezogen wurden. Aus dem in Fig. 11 abgebildeten Längsschnitte erhält man am besten eine Vorstellung über die Form des Eläoblasthaufens, der sich nach hinten zu bis an den Hoden erstreckt und demselben später als

¹⁾ Ich finde daher den Vorwurf, welchen VOGT (Anmerkung auf p. 47) gegen LEUCKART erhebt, ganz ungerechtfertigt. Es ist durchaus kein Widerspruch, wenn LEUCKART p. 57 ein dem Eläoblast der Embryonen homologes Gebilde bei Kettensalpen annimmt und p. 74 VOGT's Stoloblast, ein „der Placenta vollkommen gleichwerthiges Organ“, bei *Salpa mucronata* fehlen lässt. VOGT's Angriff beweist nur, dass er selbst bei der Vergleichung des Stoloblast der Kettenform die Placenta und den Eläoblast des Embryo als verschiedene Gebilde nicht auseinandergelassen hat.

desorganisirtes Nährmaterial zu Gute kommt. Diese Rückbildung erfolgt um die Zeit des Freiwerdens der Ketten, bald früher, bald später.

Zur Zeit seiner grössten Ausdehnung füllt der Eläoblast einen beträchtlichen Theil des Nucleus im jungen Kettenthier aus (Fig. 9, Taf. X). Er liegt links vom Herzen, und seine Hauptmasse hinter demselben; ventral stösst er dicht an das Hautepithel, dorsal an den Enddarm und die diesen umgebenden Hodenschläuche.

Wenn der Eläoblast des Kettenthieres dem gleichbenannten Organe des Embryo vollständig homolog ist, dann müsste ihm wie diesem die morphologische Bedeutung eines rudimentär gewordenen Ruderschwanzes zugesprochen werden. Die physiologische Bedeutung ist für Stoloblast und Eläoblast die nämliche und von LEUCKART für die Embryonalentwicklung gewiss mit vollem Rechte dahin charakterisirt worden, „dass der Ölkuchen nur ein vorläufiges Depot von Nahrungsstoffen bildet, die während der späteren Entwicklung allmählich verbraucht werden“ (l. c. p. 57). Es bleibt freilich noch abzuwarten, ob spätere Untersuchungen über die Embryologie der Salpen die Homologie des Eläoblasts und Ruderschwanzes bestätigen werden, bevor man mit Bestimmtheit behaupten darf, dass in dem Knospungsprozess der Salpen die freischwimmende Stammform allerdings stark cenogenetisch auftritt. Es ist das meiner Ansicht nach ein nicht zu unterschätzender Unterschied von der Knospung der Ascidien. Früher bereits ¹⁾ habe ich darauf hingewiesen, dass in dieser das Homologon der freischwimmenden, geschwänzten Stammform fehlt und diesen Umstand unter anderen mit als Stütze für die Ansicht angeführt, dass die Knospung bei den Ascidien phylogenetisch erst nach deren Festsetzung aufgetreten sei. Es ist einleuchtend, dass durch jene Verhältnisse für die Ableitung des Salpenstammes aus festsitzenden, knospenden Ascidien eine neue Schwierigkeit erwächst, die bei der Annahme des von mir entwickelten Stammbaumes der Tunikaten ²⁾ vollständig ungezwungen sich löst.

Das Mesenchym und die Muskelbänder.

Unter Mesenchym fasse ich in diesem Abschnitte die Bindegewebs-Blut- und Muskelfaserzellen zusammen, Gebilde also, welche aus einem Theile der beiden Seitenstränge entstanden sind. Obwohl ja Hoden, Eläoblast und Muskelbänder ganz ähnlichen Ursprungs

¹⁾ „Eibildung und Knospung von *Clavelina lepadiformis*“ p. 48.

²⁾ „Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien“ p. 116.

sind, ist doch ein wichtiger Unterschied darin gelegen, dass jene Zellen sich nicht zur Bildung einheitlicher höherer Organe zusammenschließen, sondern höchstens sich zu Zellgruppen oder Zellfäden vereinigen, welche im Allgemeinen nur untergeordnete Funktionen auszuüben im Stande sind. Schliesslich sind ja alle Organe der Kettensalpe, welche zwischen Hautepithel und Darmschlauch in der primären Leibeshöhle liegen und zum Theil aus wohldifferenzirten epithelialen Zellschichten sich zusammensetzen, aus einer Anzahl Mesenchymzellen des Embryo entstanden, die aber für diesen selbst nur dieselbe morphologische Bedeutung haben, welche den hier als Mesenchym bezeichneten Zellen im Stolothiere zukommt.

Es ist bereits erwähnt worden, dass die Seitenstränge in jeder Knospe zu einer gekrümmten Zellschicht geworden sind, aus welcher auf die beschriebene Weise Kloake, Herz und Eläoblast sich entwickelt haben. Es ist aber damit das Material der Seitenstränge noch lange nicht aufgebraucht, sondern es bleibt eine beträchtliche, mehrschichtige Zellplatte zurück, welche noch weitere Umbildungen zu erfahren hat.

Während noch die Entwicklung der eben erwähnten Organe aus den Seitensträngen erfolgt, löst sich von denselben nach und nach eine grosse Anzahl von Zellen los, um die Leibeshöhle zu durchwandern und zum Mesenchym zu werden. Die meisten dieser Zellen bleiben einzeln oder verbinden sich, wie die Muskelfaserzellen, zu Zellreihen. Nur ein verhältnissmässig kleiner Theil vereinigt sich zur Bildung von Zellblättern, die stets endothelartig ein feines Plattenepithel darstellen. Derartige Plattenepithele entstehen gleichzeitig an mehreren Stellen und verbinden sich späterhin theilweise zu grösseren einheitlichen Zellflächen, weil ihrer Ausdehnung ganz bestimmte Bahnen vorgeschrieben sind, die das Aufeinanderstossen und Verschmelzen herbeiführen müssen. Eine solche Bildung erfolgt einmal um den Darmtraktus und theilweise um den Hodengang, dann an gewissen Stellen als innere Begrenzung des inneren Cellulosemantels, als Auskleidung von Blutbahnen und einzelnen Sinus der Leibeshöhle.

Die Bildung des darmumschlingenden Endothels ist in Fig. 5 auf Taf. XIX zu sehen. Die von den Seitensträngen losgelösten Zellen nehmen die verschiedensten Formen an. Die unmittelbar an die Magenwandung gelagerten gehen im Querschnitt aus der runden in eine spindelförmige über und bilden schliesslich (Fig. 1 und 3) eine vollständige Zellplatte.

Die Bildung des Endothels der Blutbahnen erfolgt in ganz ähnlicher Weise, nur scheinen mir die Zellen, wo sie überhaupt vorhanden sind, noch feiner zu sein. Am besten lässt sich die Entstehung auf Querschnitten durch das Kiemenband erkennen (Fig. 19, Taf. XIX). Solche Bilder scheinen mir dann auch darauf hinzuweisen, dass die homogene Substanzschicht, welche zwischen dem Endothel und der äusseren Wand des Kiemenbandes gelegen ist, von den Endothelzellen ausgeschieden wurde, während dieselben sich aus rundlichen und sternförmigen Bindegewebszellen zu Elementen eines feinen Plattenepithels umwandelten. Ähnliche Verhältnisse wie im Kiemenbande findet man auch an anderen Stellen der Blutbahnen in der Leibeshöhle (vgl. die beiden Blutbahnen zu den Seiten des Endostyls in der nämlichen Figur), während wiederum an vielen Orten eine Endothelbegrenzung durchaus nicht nachweisbar ist und die Cellulosesubstanz die Wandungen der Blutbahnen bildet (Fig. 13 und 15, Taf. XVIII). Doch wird man dieser Verschiedenheit keine wesentlichere Bedeutung beimessen dürfen.

Ein anderer Theil der von den Seitensträngen losgelösten Mesenchymzellen behält die runde Form bei (*mz* Fig. 7, Taf. XIX), oder geht in eine sternförmige über (Fig. 5 und 10 *B*), diese in einigen Fällen in eine prismatische mit theilweise gabelförmig gespaltenen Enden (Fig. 10 *C*), kurz es kommen die mannigfachsten Formen und Formübergänge vor. Ich glaube, dass alle diese Zellen wahrscheinlich in ihrem ersten Entwicklungsstadium kurz nach der Los-trennung vom Seitenstrang sich an der Bildung der inneren homogenen Substanzmasse betheiligen. Im Gegensatze zu den oben beschriebenen Plattenepithel- oder Endothelzellen kommen sie aber weiterhin nicht an die Oberfläche zu liegen, sondern bleiben in der Interzellulärschicht nach Art echter Bindegewebszellen vertheilt. Wie gesagt, weiss ich es nicht durch Beobachtungen zu bestätigen, dass die homogene Substanz Cellulose sei.

Dieses Bindegewebe, welches die primäre Leibeshöhle bis auf die Blutbahnen ausfüllt, hat wohl vorzüglich die Bedeutung, dem ganzen Körper eine festere Beschaffenheit zu verleihen und gleichzeitig die inneren wichtigeren Organe in bestimmter Lage festzuhalten. Diese letztere Aufgabe lässt sich für die in Fig. 10 *C* abgebildeten Zellen oder auch Zellreihen direkt nachweisen, denn man sieht, wie dieselben sich einerseits am Darm und besonders an den Hodenschläuchen inseriren und die Leibeshöhle wie Trabekel

durchsetzend auf der anderen Seite an der äusseren Leibesschicht befestigen.

Ich habe oben bereits darauf hingewiesen, dass ein Theil des inneren Cellulosemantels wahrscheinlich vom Ektoderm aus gebildet werde. Es stehen dieser Annahme, für welche ich allerdings nicht genügende Beobachtungen anzuführen in der Lage war, jedenfalls gewisse theoretische Bedenken im Wege. Der ganze innere Mantel bildet ein vollkommen einheitliches Gewebe, und es sollte ein solches also durch Verschmelzung zweier Bildungen entstanden sein, welche von zwei verschiedenen Keimblättern her ihren Ursprung genommen haben. Dass ein Organ durch Zusammenwirkung verschiedener Keimblätter entstehen kann, ist eine längst bekannte Thatsache, und nicht minder fest steht die Entstehung ein und derselben Gewebsform aus verschiedenen Blättern. In unserem Falle kommt es nun schliesslich zur vollständigen Vereinigung dieser verschieden entstandenen Gewebsform in ein und demselben Individuum zu einem einheitlichen Gebilde.

Ein dritter Theil der Mesenchymzellen wandelt sich zu Muskelfaserzellen um. In Fig. 10 A, Taf. XIX sind zwei solcher in Umformung begriffener Mesenchymzellen gezeichnet worden. Der Kern ist gross und liegt dem verbreiteten Zellende genähert. Die beiden Zellen stossen im folgenden Stadium aneinander und verschmelzen zu einer Muskelfaser. Aus der Form der Zellen lässt sich ohne Weiteres auf die Art der Verschmelzung schliessen. Durch Aneinanderreihung einer grösseren Zahl solcher Muskelzellen entstehen Muskelfasern von beträchtlicher Ausdehnung, und wenn sich mehrere Muskelfasern neben einander ausbilden (Fig. 12), können dieselben eine sehr bedeutende Wirkung ausüben. Die Kerne lassen sich stets in den Fasern nachweisen.

Diese echten Mesenchymmuskeln finden sich in beträchtlicher Anzahl an den beiden Körperöffnungen, wo sie als Schliessmuskeln eine wichtige Rolle spielen. Der Verlauf derselben ist aus der in Fig. 11, Taf. X gegebenen Abbildung zu ersehen, und es scheint mir daher überflüssig zu sein, hier noch eine ausführlichere Beschreibung folgen zu lassen. Nur darauf will ich noch hinweisen, dass die Anordnung der Muskelfasern eine derartige ist, dass durch die Kontraktionen derselben immer nur eine Schliessung der Öffnungen herbeigeführt werden kann, indem die lippenartigen Ränder an- und übereinandergedrückt werden. Lässt die Muskelkontraktion nach, so ist es die Elastizität des Cellulosegewebes, durch welche die Öffnung der Ränder erfolgt.

Während alle bisher beschriebenen Mesenchymzellen nur während der allerersten Stadien nach ihrer Lostrennung von den Seitensträngen in der Leibeshöhle sich bewegen oder bewegt werden, dann aber stabil bleiben, behält ein anderer Theil zeitlebens seine freie Beweglichkeit bei: es sind das die Blutzellen. Da die Fixirung der freien Mesenchymzellen, wie es scheint, während der ganzen Entwicklungszeit des Thieres stattfinden kann, besteht weiter kein wesentlicher Unterschied zwischen Blutzellen und fixirten Bindegewebszellen. Nur in den letzten Stadien, wenn die Blutzellen zu grossen, wurst- oder stäbchenförmigen Gebilden geworden sind (*bz* Fig. 7, Taf. XIX), ist deren direkte Umwandlung in feste Bindegewebszellen ausgeschlossen. Man sieht aber öfters eine Auflösung dieser grossen Blutkörper in einzelne Theilstücke, die dann zwischen jenen in der Blutflüssigkeit sich weiterbewegen. Obwohl ich nun zwar die Entwicklung der wurstförmigen Blutkörper nicht beobachtet habe, scheint mir der eben erwähnte Zerfall derselben ihre Deutung als mehrzellige Gebilde und nicht etwa als Zellen mit in einzelne Körnchen vertheilter Kernsubstanz zu fordern. Zudem hat TODARO¹⁾ bei den Embryonen von *Salpa pinnata* die Entwicklung der Blutkörper und die Auflösung in einzelne Zellen genau verfolgt, und ich glaube, dass die Verhältnisse hier ganz ähnlich sein werden.—

Der grösste Theil der Zellen der Seitenstränge bleibt aber zu Zellplatten verbunden, die in der bereits beschriebenen Weise den Darmtraktus und die Athemhöhle umgürten (vgl. Fig. 5—7, Taf. XVII), und in welche Ganglion und Kloakalblase eingebettet erscheinen. Bald bemerkt man, dass diese mehrschichtigen mesodermalen Zellstreifen an bestimmten Stellen zu den beiden Seiten des jungen Kettenthieres fensterförmige Durchbrechungen erhalten, indem daselbst neuerdings eine Auflösung in die einzelnen Zellen erfolgt, welche sich loslösen und vom Blutstrom ergriffen werden. Diese Zellen tragen wesentlich zur Vermehrung der Blutzellen bei, welche früher schon durch partielle Auflösung an der Peripherie der Seitenstränge gebildet worden waren. Die Lückenräume in den Mesodermplatten verschmelzen zum Theil untereinander, dehnen sich aus, bis endlich die kontinuierlichen Mesodermplatten an den beiden Seiten der jungen Knospe zu einer Anzahl hintereinander gelegener Streifen geworden sind, welche die einzelnen Muskelbänder darstellen (Fig. 7, Taf. X). Die Lückenräume werden immer

¹⁾ F. TODARO, „Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe“. Roma, 1875. conf. Tab. IV., Fig. 35.

grösser, und bald haben die sechs ¹⁾ Muskelreifen die bleibende Anordnung erhalten (Fig. 8), die von früheren Autoren bereits zur Genüge beschrieben worden ist und bei einem Blick auf die Figuren 11 und 12 auf Taf. X sofort klar sein wird. Ein jedes Muskelband besteht aus zwei Hälften, die ventral weit voneinander entfernt (Fig. 12), dorsal aber so dicht ineinander gefügt sind, dass an einigen Stellen die einzelnen Längsfasern fingerförmig ineinander greifen. Das hinterste Muskelband (Fig. 11) ist nur sehr kurz und dorsal jederseits mit dem vorletzten verbunden. Ebenso sind auch die drei vorhergehenden Muskelreifen, der zweite bis vierte, in der Medianebene am Rücken verschmolzen.

In der Embryonalentwicklung bilden sich die Rumpfmuskel auf die nämliche Weise durch Auftreten von fensterförmigen Durchbrechungen. Es entstehen schliesslich aber sieben Muskelbänder (Fig. 1, Taf. X), die bis auf das erste und letzte auch ventral aneinander stossen. Das neuauftretene Band schiebt sich zwischen das erste und zweite der Kettenform ein, und vielleicht ist in dieser der nach dem Rücken und nach hinten zu gerichtete Querast des ersten Muskelreifens (Fig. 11) das Homologon des wohlentwickelten zweiten der Solitärform. Bei dieser stellt ja auch der nur rudimentäre letzte der Kettensalpe ein mächtiges Gebilde dar. Im Embryo sind nicht nur der 3. bis 5. und dann auch die beiden letzten Muskelreifen dorsal verschmolzen, sondern ausserdem noch der 5. und 6. ventral.

Auf Schnitten lässt sich in den histologischen Prozess der Bildung der Muskelbänder eine Einsicht gewinnen. In den Stadien, welchen die Abbildungen 7 und 8 auf Taf. XVI entnommen sind, sind die Durchbrechungen noch nicht aufgetreten, und die Mesodermplatte ist eine zusammenhängende mehrschichtige Zellmasse. In Fig. 12 auf Taf. XVI und Fig. 13, Taf. XVIII, welche Längsschnitte durch junge Knospenthiere darstellen, sind bereits die einzelnen Bänder isolirt zu sehen. Dieselben sind beinahe durchwegs zweischichtig geworden und besitzen eine verschiedene Breite. Auf Querschnitten durch etwas jüngere Stadien (Fig. 16—18, Taf. XVIII und Fig. 12, Taf. XVII) lässt sich leicht erkennen, dass das Mesoderm bereits in einzelne Muskelreifen differenzirt ist,

¹⁾ LEUCKART zählt das vorderste Band sowohl bei der Kettenform als bei der solitären Salpe nicht den Rumpfmuskelreifen zu, sondern betrachtet es im Gegensatze zu diesen als Sphinkter.

die an verschiedenen Stellen von sehr wechselnder Dicke und an einzelnen Punkten sogar fünfschichtig sind.

Nur ganz allmählich wird die Rumpfmuskulatur überall einschichtig, indem die übereinander liegenden Zellen sich hinter- und nebeneinander einschieben. Eine Loslösung und Umwandlung von einzelnen Zellen zu Blutzellen habe ich in diesen letzten Stadien nicht mehr gesehen.

Die Zellen der nunmehr einschichtigen Muskelbänder haben aber gleichzeitig eine ganz bestimmte Anordnung erhalten. Sie sind zu langen Reihen verbunden, welche die Länge der Muskelbänder selbst haben und als Muskelfasern angesehen werden müssen. Dieselben sind in ihrem ganzen Verlaufe von gleicher Stärke, denn die sie zusammensetzenden Zellen sind kubisch oder in der Richtung der Fasern zu rechtwinkligen Parallelepipeden ausgezogen. Kerne und Zellgrenzen sind in jüngeren Stadien gut zu erkennen. Die Zahl der ein Muskelband zusammensetzenden Fasern ist verschieden und schwankt zwischen 2 und 5. In der Solitärform ist sie bedeutender. Doch hat alle diese Verhältnisse bereits LEUCKART näher beschrieben und auch genaue Messungen über die verschiedenen Dimensionen der Muskelfasern und ganzen Bänder vorgenommen.

Ich möchte hier nur noch mit einigen Worten auf die Bildung der Fibrillen und das Auftreten der Querstreifung hinweisen, ohne allerdings diese Frage definitiv erledigen zu können, da ich bis jetzt nicht in der Lage war, die Endstadien der Muskelentwicklung zu untersuchen. In Fig. 11 A auf Taf. XIX ist der Querschnitt durch ein Muskelband abgebildet, das aus drei Muskelfaserzügen besteht. In der Substanz der Zellen ist eine Differenzirung eingetreten; an der äusseren, dem Ektoderm zugekehrten Seite ist eine kutikulaähnliche, verdichtete Schicht aufgetreten, welche sich ununterbrochen über die Muskelfasern ausbreitet. Die Randzellen entwickeln eine solche auch an ihrer äusseren seitlichen Fläche, und nach und nach wird das Muskelband von einem Randsaume allseitig umgeben. Bevor noch die kontraktile Substanz sich so weit ausgedehnt hat, zerfällt sie an der äusseren Seite in ebensoviele Portionen als Muskelfasern vorhanden sind (Fig. 11 B). Ich muss nun wohl annehmen, dass die einzelnen Fibrillen, welche jede Muskelfaser ihrer Länge nach durchziehen, aus einem Zerfall der Fibrillenschicht entstanden seien, welche vorher in continuo über die ganze Breite einer Faser sich ausgedehnt hat. Was nun das Auftreten der Querstreifung an den Fibrillen anlangt, so scheint es mir, als ob dasselbe auf abwechselnde wellenförmige

Verdichtungen und dazwischen liegende Verdünnungen in der fibrillären Substanz zurückzuführen sein möchte. Die gleiche Lage derselben in den nebeneinander verlaufenden Fibrillen lässt mich vermuthen, dass diese Verdickungen an der Fibrillenschicht durch die ganze Breite der Zellen hindurch aufgetreten sein dürften, bevor noch der Zerfall in Fibrillen stattfand.

Es scheint mir, dass die feineren histologischen Verhältnisse der Salpenmuskel einer nochmaligen Untersuchung wohl werth wären, wenn man dabei den allgemeinen Gesichtspunkt, der erst durch die Brüder HERTWIG¹⁾ als wesentlich erkannt wurde, nicht aus dem Auge verliert.

Die Höhlungen des Körpers.

Es sollen in diesem letzten Abschnitte keine neuen Umbildungen mehr beschrieben, sondern nur einige Verhältnisse im Zusammenhange nochmals auseinandergesetzt werden, weil ich glaube, dass dadurch zu einer deutlicheren Vorstellung des ganzen Knospungsprozesses noch beigetragen werden kann.

In dem jungen Keimstock finden sich zwei Höhlungen, welche von einem einschichtigen Epithel umschlossen werden. Die innere ist eine Fortsetzung der Athemhöhle des Embryo, die äussere, welche jene ringförmig umschliesst, eine Ausstülpung der primären Leibeshöhle und wird als Stolohöhle bezeichnet. In ihr liegt das Mesenchym, welches anfänglich oft die Höhlung ganz ausfüllt, später sich auf die beschriebene Weise zu vier Zellsträngen anordnet. Die Stolohöhle wird durch die Absonderung einer homogenen Substanz, die von den Blutzellen und von den aus den Seitensträngen losgelösten Zellen erfolgt, so verengt, dass nur zwei Blutbahnen, eine neurale und eine hämale, frei bleiben, welche in das Lakunensystem des mütterlichen Embryo einmünden (Fig. 12 Taf. XII, Fig. 5—7 Taf. XIII). In ihnen zirkulirt das Blut des Embryo, und da die beiden Bahnen durch ein Endothel und eine homogene Schicht begrenzt sind, können die Blutkörperchen nicht in die Knospen übertreten. In den allerletzten Stadien, wenn die Knospen beinahe vollkommen isolirt sind, und der embryonale Kreislauf des Blutes in den beiden Blutbahnen schon längst aufgehört hat, wird — wie ich das beschrieben habe — der gemeinsame, zentrale Stoloabschnitt in die Individuen abwechselnd rechts

¹⁾ O. u. R. HERTWIG, „Die Coelomthorie“. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XV. 1881. Vgl. besonders p. 94—105.

und links einbezogen. Die Endothelmembran wird aufgelöst, und die Blutbahnen gehen in die Leibeshöhlen der Kettenthiere über. Auch die wenigen Blutkörperchen des Embryo, die gerade an den betreffenden Stellen schwammen, als der Kreislauf aufhörte, gelangen, aber wie ich glaube nur als desorganisirtes Nährmaterial, in die Leibeshöhlen der verschiedenen Kettensalpen.

Diese Höhlungen nun sind nichts anderes als Theile und Ausstülpungen der Stolohöhe und sind somit der primären Leibeshöhle des Embryo vollkommen gleichwerthig. Die Ableitung und der Zusammenhang beider hat sich in der vorliegenden Untersuchung klar ergeben, nur darf man sich dadurch nicht beirren lassen, dass durch die Endothelwandungen die Blutbahnen abgeschlossen werden. Bei dem Wachsthum der Knospen treten zwischen dem Ektoderm Schlauch und Entodermrohr und der homogenen Cellulosesubstanz neue Lückenräume auf, die immer wieder nur als homolog der Stolohöhle angesehen werden können. Übrigens glaube ich, dass ein Theil der homogenen Substanz, die in der Stolohöhle schon sehr früh in bedeutendem Umfange aufgetreten ist, doch sehr bald wieder aufgelöst wird, und vielleicht sogar die gesammte innere Cellulose des späteren Kettenthieres eine Neubildung sein dürfte. Somit ist also die primäre Leibeshöhle, das Blastocoel, der Kettenform aus der nämlichen Körperhöhle des Embryo hervorgegangen. Durch die Einengung des Blastocoels der Knospen zum Schizocoel oder Pseudocoel der Kettenthiere und durch den nämlichen Vorgang im Embryo sind die pseudocoelen Leibeshöhlen desselben und jener ihrer Kommunikation verlustig geworden.

Die innere Höhlung des Stolo, welche vom Entoderm Schlauch umschlossen ist, bleibt für's Erste vollkommen abgeschlossen. Durch die komplizirten Faltungen, die wir oben kennen gelernt haben, geht dieselbe in die Athemhöhlen und das gesammte Darmlumen aller Knospen über. Die Athemräume derselben stehen durch den horizontalen Entodermspalt sehr lange Zeit untereinander in Verbindung. Erst in späteren Stadien der Knospenbildung, wenn jene Entodermverbindung geschwunden ist, öffnet sich das Entodermrohr einer jeden Knospe durch die Ingestionsöffnung nach aussen, durch die beiden Kiemenspalten und den Anus in die Kloakenhöhle. Das Entoderm und die von ihm umschlossene Höhlung der Kettensalpen lässt sich somit aus den nämlichen Abschnitten des Embryo ableiten, und die Entwicklungsgeschichte zeigt als eine palingenetische klar und deutlich die Homologien

in einer Kontinuität der Schichten durch den ganzen Entwicklungscyklus.

Wenn wir von der nur vorübergehend auftretenden Höhlung im Ganglion und von der Flimmergrube absehen, so kommt als eine Körperhöhlung von bedeutenderem Umfange zunächst der Kloakenraum in Betracht, in welchen Exkremente und Geschlechtsprodukte ausgeworfen werden, um schliesslich durch die Egestionsöffnung in das Wasser zu gelangen. Auf die ganz eigenthümliche Genese dieser Höhlung in der Knospentwicklung habe ich bereits hingewiesen, und ich zweifle durchaus nicht daran, dass dieser Bildungsmodus ein so stark cenogenetischer ist, dass aus ihm auf die phylogenetische Entwicklungsweise des Organes in der Embryonalentwicklung gar nichts geschlossen werden darf. Nur durch das Studium dieser kann man einen klaren Einblick in die Homologien der Organe und deren phylogenetische Entstehung im ganzen Tunikatenstamm erwarten.

Die Kloake der Kettenthiere entsteht aus einer bestimmten Partie der Seitenstränge, welche sich zu einer einschichtigen Blase umbildet und loslöst. Die Seitenstränge des Stolo aber haben wir vom Mesenchym im Nucleus des Embryo herleiten können, und somit musste auch der Kloakenraum als ein besonderer Abschnitt der Stolahöhle und weiterhin der primären Leibeshöhle angesehen werden. Solange noch nicht die Herkunft der Mesenchymzellen, aus welchen die Seitenstränge sich bilden, im Nucleus des Embryo und dessen Kloakenbildung sichergestellt ist, wird sich auch nicht die Frage mit Sicherheit entscheiden lassen, ob der eben erwähnte Entwicklungsvorgang bei der Knospung nur als ein cenogenetischer des embryonalen anzusehen sei, oder ob er nicht vielleicht eine ganz selbständige phylogenetische Entstehung genommen habe.

Der Kloakalblase fehlt nach ihrer Abschnürung von den Seitensträngen jede Verbindung mit der primären Leibeshöhle, sowohl wenn diese noch ein einfaches Blastocoel darstellt, als auch später, wenn sie sich zu den pseudocoelen Bluträumen verengt hat. Dieselben durchziehen den Körper in mannigfachster Weise, da und dort grössere Sinus bildend und das Kiemenband durchsetzend.

Die Perikardialhöhle hat in ihrer Entstehung mit der Kloakalblase viel Aehnlichkeit. Sie ist wie diese ein frühzeitig besonders umgrenzter Abschnitt der primären Leibeshöhle, in welchem keine isolirten Zellen zu finden sind, weil sich alles Zellmaterial zu

einem einschichtigen Epithelschlauch angeordnet hat. Die eine Wand desselben wird zur Herzwandung, die andere zum Perikardium. Wenn dann neuerdings ein Abschnitt der Leibeshöhle zur Herzhöhle abgesondert wird, gerathen die Mesenchymzellen, die jetzt schon reichlicher sich gebildet haben, in dieselbe hinein. Wenn die Herzhöhle sich bis auf die beiden Ostien, durch welche das Blut ein- und ausströmt, abzuschnüren beginnt, ist die primäre Leibeshöhle des Stolothieres aus einem Blastocoel bereits zu einem Pseudocoel geworden.

Tabelle über die Entstehung der Organe der Kettensalpen aus den Gebilden des Stolo und den Keimblättern des Embryo.

Keimblätter des Embryo.	Gebilde des Stolo prolifer.		Organe der Kettensalpe.
Ektoblast.	Ektodermales Zellrohr.		Hautepithel. Aeusserer Cellulosemantel.
Mesenchym des Nucleus. (Vielleicht theilweise aus dem embryonalen Mesoblast hervorgegangen.)	Die beiden paarigen Seitenstränge.	Seitenstrang, welcher der nämlichen Seite des Stolo angehört, an welcher später das betreffende Kettenindividuum liegt.	Innerer Cellulosemantel. Bindegewebszellen. Muskelbänder. Muskelfaserzellen. Blutzellen. Dorsale Wand des Kiemenbandes. Wand der Kloake.
		Hämaler Theil des entgegengesetzten Stranges.	Perikardium. Herz. Eläoblast (Stoloblast).
	Eierstockstrang.	Hoden. Samenleiter. Follikel. Ei. Eileiter.	
	Nervenrohr.	Ganglion. Sinnesorgan. Flimmergrube.	
Entoblast.	Entodermrohr.		Wandung der Athemhöhle. Ventrale Wand des Kiemenbandes. Verdauungstraktus. Darmumspinnende Drüse. Rückenzapfen.

Tafelerklärung.

Buchstabenbezeichnung.

- a* Aeussere Schicht des Keimstockes, welche in das ektodermale Hautepithel der Stolothiere übergeht und den äusseren Cellulosemantel derselben bildet.
- b* Die beiden Seitenstränge im Stolo prolifer, welche von KOWALEVSKY als Kloakalröhren, von SALENSKY als Prikardialröhren bezeichnet worden sind und weiterhin Mesoderm und Kloake der Kettenthiere bilden.
- c* Der Eierstockstrang, aus welchem die Ovarien mit den Eileitern hervorgehen und aus welchem SALENSKY das gesammte Entoderm der Knospen herleitet.
- d* Das Entodermrohr des Stolo, das aus dem Entoderm des Embryo stammt, zur Athemhöhle und dem Darmtraktus der Knospenthiere wird, nach SALENSKY und TODARO aber für den Aufbau der Knospen keine direkte Bedeutung haben und nach BROOKS aus dem Perikardium des Embryo entstanden sein soll.
- bb* Blutbahnen im Stolo prolifer und in den jungen Knospen mit der primären Leibeshöhle (später mit den Blutsinus) des Embryo kommunizierend.
- bf* Bauchfurche.
- bz* Blutzellen.
- cs* Celluloseschicht, äusserer und innerer Cellulosemantel.
- dpl* Dach der Placenta des Embryo.
- dr* Darmumspinnende Drüse.
- e* Egestionsöffnung.
- eb* Eliöblast des Embryo und der Knospe (Vogt's Stoloblast).
- ec* Ektodermales Hautepithel, Matrix des Cellulosemantels.
- ed* Enddarm.
- el* Eileiter.
- en* Entoderm.
- es* Endostyl.
- f* Follikel des Eies.

- fb* Flimmerbogen.
fg Flimmergrube.
fl Fibrillenschicht der Muskelbänder.
g Ganglion.
h Hoden.
hf ektodermale Haftfortsätze.
hm Spernamutterzellen.
hz Herz.
i Ingestionsöffnung.
kb Kiemenband.
kd Kiemendarm oder Athemhöhle.
kl Kloake = Peribranchialraum der Ascidien.
ks Kiemenspalte.
lh Leibeshöhle.
m Magen.
mb Muskelband.
md Mitteldarm.
mf Muskelfasern.
mz Mesenchymzellen.
n Nucleus der Eizelle.
n' Nucleolus.
nr Nervenrohr.
nv Nerv.
o Ei.
oc Auge.
oe Oesophagus.
pk Perikardium.
pl Placenta des Embryo.
pz Pigmentzellen im Auge und Endostyl.
rz Rückenzapfen.
sl Samenleiter.
sp Spermatozoon.
st Stolo prolifer des Embryo.

Sämmtliche Figuren sind, wenn nicht ausdrücklich das Gegentheil angegeben ist, nach Präparaten gezeichnet worden und beziehen sich auf *Salpa democratica-mucronata*. Alle Angaben über Vergrößerungen sind nach ZEISS'schen Systemen gemacht.

Tafel X.

Fig. 1. Ein junger Embryo aus dem Mutterthiere herauspräparirt und von der linken Seite dargestellt, um die junge Stoloanlage

zu zeigen, die in der Nähe der Medianebene auf der linken Körperseite entsteht und nach links hinwächst. Vergr. 38. (A. Oc. 1.)

Fig. 2. Eine ungefähr gleich alte Stoloanlage nach stärkerer Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 3. Ein etwas älterer Stolo, an dessen distalem Ende die Furchung bereits auftritt, durch welche die einzelnen Kettenindividuen angedeutet werden. In den Spalträumen sind die nach entgegengesetzten Richtungen zirkulirenden Blutkörperchen zu erkennen. Vergr. 145. (C. Oc. 2.)

Fig. 4. Linksseitige Ansicht des Hintertheiles eines ganz ausgebildeten Embryo mit säbelförmig gekrümmtem Stolo, der den Nucleus dorsalwärts von links nach rechts hin zu umwachsen beginnt. Am distalen Theile sind bereits ganz junge Knospenthiere zu erkennen. A mit abgeschraubter Frontlinse Oc. 1.

Fig. 5. Hinterer Leibesabschnitt einer alten solitären Form ventral gesehen. Der Stolo prolifer erscheint in einer $1\frac{1}{2}$ mal gewundenen Spirale und lässt drei scharf geschiedene Abschnitte erkennen, von denen die beiden vorderen etwas mehr als eine halbe Windung ausmachen, der hintere, der sich aus 61 Individuen zusammensetzt, beinahe eine ganze Umdrehung repräsentirt und ventral unter dem proximalen Theile des Stolo hinwächst. Die äussersten Individuen liegen dicht an der Oberfläche des Mantels; derselbe wies bereits die Oeffnung auf, durch welche möglicherweise schon ein Theil der Kette abgestossen worden ist. A mit abgeschraubter Frontlinse Oc. 1. Die Zeichnung ist ein wenig verkleinert worden.

Fig. 6. Ein junges Individuum aus einem Stolo, der etwas weiter entwickelt war als der in Fig. 4 dargestellte. Nach dem lebenden Objekte gezeichnet. Vergr. 230. (D. Oc. 2).

Fig. 7. Ein Individuum aus einem etwas älteren Stolo. Nach dem lebenden Thiere gezeichnet. Vergr. 175. (D. Oc. 1).

Fig. 8. Kettenform aus dem distalen Abschnitte eines ganz alten Stolo prolifer; ungefähr von der gleichen Ausbildung der in Fig. 5 gezeichneten Kettenthiere. Varietät, die sich durch eine schlankere Form auszeichnet. Vergr. 145. (C. Oc. 2).

Fig. 9. Hinterer Abschnitt eines gleichalten Thieres. Bildung des Hodens. Vergr. 230. (D. Oc. 2).

Fig. 10. Nucleus eines Thieres aus einer eben abgestossenen Kette. Bildung der Hodenschläuche. Vergr. 70. (B. Oc. 1).

Fig. 11. Ein junges, freischwimmendes Kettenthier von rechts gesehen. A mit abgeschraubter Frontlinse Oc. 1.

Fig. 12. Ein gleich altes Individuum ventral gesehen. Der Nucleus und Endostyl sind im lebenden Thiere bereits blau gefärbt; die Flimmerung ist am Mageneingange sehr stark ausgebildet. Nach dem lebenden Objekte gezeichnet. Dieselbe Vergrößerung wie in der vorhergehenden Abbildung.

Tafel XI.

Die Figuren 1—6 und 12—15 bedeuten Entwicklungsstadien des Ganglions und der Flimmergrube des Embryo von *Salpa democratica*; alle andern stellen Theile der Kettenform dar. Die Figuren 1—5 sind nach dem lebenden Objekte gezeichnet worden.

Fig. 1. Die Region der Flimmergrube und des Ganglions eines jungen Embryo. Ein vorgeschritteneres Stadium der Theilung der ursprünglich einfachen Blase. Das Thier ist von der linken Seite aus betrachtet. Vergr. 175 (D. Oc. 1) und nachher beträchtlich verkleinert.

Fig. 2. Ein jüngeres Stadium. Beginn der Theilung der Blase. Gleiche Orientirung und Vergrößerung wie in der vorhergehenden Figur.

Fig. 3. Ein weiter entwickeltes Stadium; die Flimmergrube steht nicht mehr mit der zentralen Höhlung des Ganglions in Verbindung. Von rechts gesehen bei derselben Vergrößerung wie die vorhergehenden Figuren.

Fig. 4. Abschnürung der Flimmergrube, Bildung des Rückenzapfens und Auftreten des Pigmentes im dorsalen Theil des Ganglions. Von rechts gesehen. Vergr. 145. (C. Oc. 2).

Fig. 5. Ein älteres Stadium, in welchem die Flimmergrube bereits vollständig abgetrennt ist und mit dem Ganglion gar keine Verbindung mehr besitzt. Von links gesehen. Vergr. 120. (C. Oc. 1).

Fig. 6. Nervensystem und Flimmergrube einer jungen Solitärform vom Rücken aus gesehen. Vergr. 120. (C. Oc. 1).

Fig. 7. Differenzirung in Flimmergrube und Ganglion. Das junge Stolothier von rechts aus gesehen. Nach dem lebenden Objekte gezeichnet. Vergr. 145. (C. Oc. 2).

Fig. 8. Ganglion und Flimmergrube einer jungen Kettenform von der Bauchseite gesehen. Vergr. 230. (D. Oc. 2).

Fig. 9. Ganglion und Sinnesorgan einer alten Kettenform von der rechten Seite aus betrachtet. Vergr. 175. (D. Oc. 1).

Fig. 10. Querschnitt durch das Ganglion und den Sinnesapparat einer eben geborenen Kettensalpe. Vergr. 355. (E. Oc. 2).

Fig. 11. Die Randzellen des Ganglions aus dem nämlichen Schnitt bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Vergr. 745. (F. Oc. 3).

Fig. 12. Querschnitt durch den vorderen Theil des Nervensinnesapparates eines ausgebildeten Embryo. Nahezu das in Fig. 6 abgebildete Stadium. Vergr. 270. (E. Oc. 1).

Fig. 13. Die Pigmentzellen aus dem vordersten Schnitt durch das Auge. Vergr. 540. (F. Oc. 2).

Fig. 14. Querschnitt aus derselben Serie; aus der hinteren Region stammend, in der die beiden hufeisenförmigen Pigmentäste ineinander übergehen. Vergr. 270. (E. Oc. 1).

Fig. 15. Der Ursprung eines Nervenstranges aus dem Ganglion. Nach einem vorhergehenden Schnitte derselben Serie gezeichnet. Vergr. 540. (F. Oc. 2).

Tafel XII.

Sämmtliche Figuren stellen Schnitte dar und sind, wofern nicht ausdrücklich ein Anderes angegeben, bei 355facher Vergrößerung ZEISS E. Oc. 2 gezeichnet.

Fig. 1. Dorso-ventraler Längsschnitt durch einen jungen Embryo mit erster Anlage des Stolo prolifer. Der Schnitt stammt aus der linken Körperhälfte und liegt der Medianebene nahe. Die Schnittebene schneidet die Medianebene des Körpers unter einem sehr kleinen Winkel und verläuft von vorn nach hinten zu ein wenig von rechts nach links geneigt. Der hinterste Abschnitt ist bei der Präparation (Überführen in Nelkenöl) eingefallen, weil die Eläoblastzellen im Alkohol geschrumpft waren. Vergr. 120. (C. Oc. 1).

Fig. 2. Die Stoloanlage aus einem Schnitte, der etwas weiter links geführt ist. Vergr. 230. (D. Oc. 2).

Fig. 3. Querschnitt durch den Stolo aus derselben Schnittserie (drei Schnitte weiter nach links, gegen das distale Stoloende zu) bei derselben Vergrößerung.

Fig. 4. Ein Schnitt noch weiter nach links hin (7. Schnitt der Serie) bei gleicher Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 5. Querschnitt durch das distale Ende desselben Stolo. Vergr. 230.

Fig. 6. Eläoblast und freie Mesodermzellen aus einem lateralen Längsschnitt durch den hinteren Körperabschnitt eines jungen Embryo, der den Stolo zu treiben beginnt.

Fig. 7. Querschnitt durch eine junge Stoloanlage, in welcher das Mesoderm sich noch nicht in die verschiedenen Zellstränge differenziert hat.

Fig. 8. Ein Schnitt derselben Serie aus der Nähe des distalen Stoloendes.

Fig. 9. Ein folgender Schnitt nach dem distalen Ende des Stolo zu.

Fig. 10. Längsschnitt durch einen jungen Stolo; die beiden Seitenstränge sind getroffen.

Fig. 11. Schnitt derselben Serie aus der Region des Eierstockstranges.

Fig. 12. Querschnitt durch einen jungen Stolo von 0.16 mm. Länge. Der Schnitt stammt aus der Mitte.

Fig. 13. Schnitt aus derselben Serie, durch das distale Ende des Stolo geführt.

Fig. 14. Querschnitt durch die mittlere Region eines ganz jungen Stolo eines Embryo. Vergr. 405. (F. Oc. 1).

Tafel XIII.

Alle Figuren stellen Querschnitte dar und sind bei 355facher Vergrößerung (ZEISS E. Oc. 2), nur die Figuren 1—4 bei 405facher Vergrößerung (ZEISS F. Oc. 1) gezeichnet worden.

Fig. 1—4. Vier Querschnitte aus einem jungen Stolo eines Embryo. Fig. 1 und 2 aus der Nähe der Stolorwurzel, Fig. 4 aus dem distalen Ende des Stolo; Fig. 3 aus der mittleren Region.

Fig. 5. Schnitt durch einen weitergebildeten Stolo eines Embryo nahe der Wurzel. Beginn der Theilung des Entodermrohres. Dieser und der folgende Schnitt sind aus in Pikrinsäure erhärtetem Materiale angefertigt worden. Es erscheinen die Kerne als hellere, gekörnte Bläschen, sind aber in der Abbildung der Gleichartigkeit der Ausführung wegen dunkler gehalten worden.

Fig. 6. Schnitt aus der Nähe des distalen Stoloendes. Die Theilung des Entodermrohres ist beinahe vollendet.

Fig. 7 und 8. Zwei Querschnitte aus dem proximalen Ende eines bedeutend weiter entwickelten Stolo, der ungefähr dem in Fig. 4, Taf. X abgebildeten gleicht, an dessen distalem Ende die einzelnen späteren Kettenindividuen zu erkennen sind. Fig. 7 liegt näher der Wurzel zu.

Fig. 9 und 10. Zwei Querschnitte durch den proximalen und mittleren Theil eines Stolo, der in seiner Ausbildung zwischen den beiden in Fig. 3 und 4, Taf. X abgebildeten Stadien ungefähr in der Mitte steht.

Fig. 11 und 12. Zwei Querschnitte durch das Ende des proximalen Abschnittes eines älteren Stolo. Das Nervenrohr zeigt gangliöse An-

schwellungen; die beiden Hälften des Entodermrohres erscheinen bereits auf dem Querschnitte unsymmetrisch; die beiden Seitenstränge haben sich mächtig ausgebreitet.

Tafel XIV.

Fig. 1. Querschnitt aus der nämlichen Schnittserie, welcher die in Fig. 11 und 12 auf Taf. XIII abgebildeten Stadien entnommen sind. Vergr. 355. (E. Oc. 2).

Fig. 2—4. Drei Querschnitte durch einen nahezu gleich alten Stolo. Die Schnitte entstammen der mittleren Region des Stolo. Vergr. 355.

Fig. 5—13. Querschnitte aus dem proximalen Theile eines etwas älteren Stolo als der in Fig. 4 auf Taf. X abgebildete.

Fig. 5. Schnitt aus der Wurzel des Stolo. Vergr. 270. (E. Oc. 1).

Fig. 6—8. Drei aufeinanderfolgende Querschnitte aus der Nähe der Stolorwurzel. Abwechselnde Ausbreitung des Entodermrohres und des Mesoderms. Vergr. 270.

Fig. 9. Zwei Querschnitte durch das Nervenrohr des Stolo übereinander gezeichnet, um das Auseinanderweichen der hintereinander gelegenen Partien nach den beiden Individuenreihen am Stolo als Ganglien zu demonstrieren. Das linke, in gelbem Ton gehaltene Ganglion entstammt dem vorderen Schnitte und wird zum Ganglion des späteren linken Individuums; das in dunkler Schattirung gezeichnete geht in das an der rechten Seite des Stolo sich entwickelnde Thier über und entstammt einem weiter nach hinten geführten Schnitt. Vergr. 270.

Fig. 10 und 11. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte weiter gegen das distale Ende hin geführt. Vergr. 270.

Fig. 12. Der Eierstockstrang aus einem Querschnitte bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Vergr. 355. (E. Oc. 2).

Fig. 13. Querschnitt durch den Eierstockstrang bei 540facher Vergrößerung. (F. Oc. 2).

Fig. 14. Aus einem Querschnitte durch den Eierstockstrang an der Wurzel eines älteren Stolo als der in Fig. 4, Taf. X abgebildete. Bildung der Eizelle. Vergr. 745. (F. Oc. 3).

Fig. 15. Querschnitt durch den Eierstockstrang aus dem proximalen Abschnitt eines älteren Stolo. In absolutem Alkohol konservirt. Vergr. 745. (F. Oc. 3).

Fig. 16. Längsschnitt durch den in Fig. 4, Taf. X abgebildeten Stolo. Vergr. 355. (E. Oc. 2).

Tafel XV.

Alle Figuren sind bei 355facher Vergrößerung (ZEISS E. Oc. 2) gezeichnet worden.

Fig. 1. Querschnitt durch die Region des Nervenrohres im mittleren Theile eines Stolo, der etwas weiter ausgebildet ist als der in Fig. 4, Taf. X abgebildete, um die Bildung der beiden Ganglienreihen zu zeigen.

Fig. 2. Querschnitt durch die Region des Eierstockstranges eines jungen Stolo.

Fig. 3—10. Querschnitte durch einen Stolo, der etwas weiter ausgebildet ist als der in Fig. 4 auf Taf. X abgebildete. Auseinanderweichen zu den beiden Individuenreihen.

Fig. 3. Querschnitt unfern der Stolorwurzel. Die beiden Individuen sind nur neural theilweise geschieden. Das Ektoderm erscheint da mehrschichtig, weil es an der äussersten Grenze der Knospe, somit an der Stelle getroffen ist, wo es in die Querfurehe hinabsteigt. Das Nervenrohr ist in die beiden Ganglienreihen zerfallen; in Folge der Schiefstellung der Knospen ist links nur im hämalen Theile das Entoderm lumen durchschnitten.

Fig. 4. Ein Schnitt weiter nach hinten zu. Der linke Entoderm sack wird weiterhin in das rechte Individuum einbezogen.

Fig. 5 und 6. Zwei Querschnitte noch weiter nach hinten zu geführt. Neural ist die Sonderung der Individuen weiter vorgeschritten. Die Entodermfalten in den beiden Figuren werden zum Entoderm der beiden gegenüberliegenden Individuen.

Fig. 7 bis 10. Querschnitte aus dem distalen Ende. In Fig. 7 erscheint links das äusserste Ende des Vorderleibes einer linken Knospe, die in Fig. 8 und 9 wiederzufinden ist. Das horizontale Verbindungsstück des Entoderms und die neural und ventral davon verlaufenden Blutbahnen gehören noch allen Individuen am Stolo gemeinsam an. In Fig. 10 ist der Uebergang des rechten Entoderm sackes in das linke Knospenthier zu sehen. Rechts oben ist das Ende des rechten Thieres getroffen worden.

Fig. 11. Querschnitt durch das proximale Ende eines älteren Stolo, an dessen distalem Ende die einzelnen Individuen bereits beinahe vollständig zur Sonderung gelangt sind.

Fig. 12. Querschnitt durch die hintere Region eines rechtsseitigen Individuums am distalen Ende eines älteren Stolo.

Tafel XVI.

Alle Figuren sind, wofern nicht das Gegentheil angegeben ist, bei 355facher Vergrößerung (ZEISS E. Oc. 2) gezeichnet worden.

Fig. 1—6. Querschnitte durch das distale Ende desselben Stolo, dem Fig. 1 auf Taf. XV entnommen ist. In Fig. 5 und 6 ist das Individuum in einer zu seiner Medianebene nahezu parallelen Richtung, der ganze Stolo also schräg durchgeschnitten worden.

Fig. 7. Ein Schnitt aus der nämlichen Serie, der Fig. 12 auf Taf. XV entnommen ist.

Fig. 8. Schnitt aus dem distalen Ende desselben Stolo. Vereinigung der beiden Entodermfalten.

Fig. 9 und 10. Zwei dorso-ventrale Längsschnitte durch ein junges linksseitiges Individuum aus dem distalen Ende eines älteren Stolo. Das Stadium ist etwas jünger als das in Fig. 6 auf Taf. X abgebildete.

Fig. 11. Medianschnitt durch ein noch älteres Stolothier bei 175facher Vergrößerung (D. Oc. 1) gezeichnet.

Fig. 12. Aus der nämlichen Schnittserie bei stärkerer Vergrößerung ein Theil der Leibeswandungen. Vergr. 270. (E. Oc. 1).

Fig. 13 und 14. Zwei Längsschnitte durch ein junges Stolothier, das zwischen den in Fig. 9 und 11 abgebildeten Stadien die Mitte hält. Das Stadium ist etwas jünger als das in Fig. 7 auf Taf. X abgebildete. Der Schnitt 14 ist verkehrt gefallen.

Tafel XVII.

Die Vergrößerung, bei welcher die Zeichnungen ausgeführt worden sind, beträgt 355 (ZEISS E. Oc.2). Alle Figuren sind auf Längsschnitten durch Stolonen gewonnen worden und sind sämmtlich in gleicher Weise orientirt, so dass das distale Stoloende nach rechts hin fallen würde, wie es Fig. 1 anzeigt. Es wurde von der hämalen Region des Stolo aus (also in Bezug auf die Kettenindividuen von hinten nach vorn zu) geschnitten. Demnach erscheinen auf den Abbildungen dieser Tafel die linksseitigen Individuen nach oben, die rechtsseitigen nach unten vom Stolo gelagert. Die Orientirung der Querschnitte ist von derjenigen auf der folgenden Tafel verschieden, was namentlich bei der Vergleichung von Fig. 9—11, Taf. XVII und 1—6, Taf. XVIII zu beachten ist.

Fig. 1. Längsschnitt durch das distale Stoloende. Das Stadium stimmt mit einem solchen nahezu überein, dessen Querschnitte in den Figuren 1—6 auf Taf. XVI gezeichnet sind. In *A* ist ein Schnitt

ingezeichnet, der weiter nach hinten zu liegt, in *B* und *C* solche, die dem vorderen Ende der Individuen entstammen, wo das Ganglion auf dem Querschnitte bereits mehrschichtig ist.

Fig. 2—4. Drei aufeinanderfolgende Längsschnitte durch den mittleren Abschnitt eines alten Stolo. Die beigegefügt grossen lateinischen Buchstaben bezeichnen die gleichen Individuen. Fig. 2 liegt dem hinteren Leibesende der Kettensalpen am nächsten. In Fig. 4 ist bereits die Kloake getroffen; das Kiemenband ist noch nicht zur Ausbildung gelangt.

Fig. 5. Querschnitt durch den hintersten Körpertheil eines rechtsseitigen Individuums; aus einem Längsschnitte durch einen Stolo.

Fig. 6 und 7. Zwei Querschnitte durch den vordersten Körperabschnitt eines linksseitigen Individuums; Längsschnitten durch einen Stolo entnommen.

Fig. 8. Querschnitt durch den mittleren Körpertheil von zwei linksseitigen Individuen.

Fig. 9. Querschnitt durch die Region der Kloake eines linksseitigen Stoloindividuums. Bildung des Kiemenbandes.

Fig. 10 und 11. Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch die Region der Kloake eines linksseitigen Thieres, um die Bildung des Kiemenbandes zu zeigen.

Fig. 12. Längsschnitt durch das distale Ende eines älteren Stolo, an welchem die einzelnen Individuen zur vollständigen Ausbildung gelangt sind. Der erste Schnitt auf der linken Seite stellt ein jüngeres Stadium der Endostylbildung dar und ist in die Figur eingezeichnet worden statt eines solchen, welcher den andern vollständig gleicht.

Tafel XVIII.

Alle Figuren mit Ausnahme der letzten sind bei 355facher Vergrösserung (E. Oc. 2) gezeichnet worden.

Fig. 1. Querschnitt durch den Nucleus eines jungen Stolothieres, das etwas älter ist als das in Fig. 7 auf Taf. X abgebildete Stadium.

Fig. 2—4. Drei Querschnitte durch den hinteren Leibesabschnitt eines nur wenig älteren Thieres.

Fig. 5. Ein Querschnitt durch ein gleiches Stadium etwas weiter nach vorn geführt.

Fig. 6. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt eines jüngeren Thieres.

Fig. 7. Querschnitt durch den vordersten Theil eines Thieres, das etwas jünger ist als das in Fig. 8 auf Taf. X abgebildete Stadium.

Fig. 8. Querschnitt durch die Region der Flimmergrube und des Ganglions. Aus der nämlichen Schnittserie, welcher die Figuren 2—4 entnommen sind.

Fig. 9. Querschnitt durch das Ganglion eines jungen Thieres, das ungefähr dem Stadium 7 auf Tafel X gleicht.

Fig. 10. Querschnitt durch die mittlere Körperregion eines etwas älteren Thieres.

Fig. 11—15. Längsschnitte durch junge Thiere, deren Querschnitt durch den Nucleus in Fig. 1 abgebildet ist.

Fig. 11—12. Zwei dorso-ventrale Längsschnitte.

Fig. 13—15. Drei nahezu lateral geführte Längsschnitte durch das Nachbarindividuum desselben Stolo. Fig. 14 und 15 stellen zwei unmittelbar aufeinanderfolgende Schnitte dar.

Fig. 16 und 17. Zwei Querschnitte durch den vorderen Leibesabschnitt desselben Thieres, dem die Fig. 2—4 und 8 entnommen sind.

Fig. 18. Querschnitt durch den vorderen Körpertheil eines jungen Stolothieres, das dem in Fig. 8 auf Taf. X abgebildeten Stadium gleicht. Vergr. 175. (D. Oc. 1).

Tafel XIX.

Fig. 1. Querschnitt durch den Nucleus eines ganz ausgebildeten Kettenindividuums, bei welchem der Hoden bereits die Reife erlangt hat. Vergr. 70. (B. Oc. 1).

Fig. 2. Die dorsal gelegene Wand des Oesophagus mit einem benachbarten Haufen von Spermamutterzellen aus demselben Schnitte bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Vergr. 405. (F. Oc. 1).

Fig. 3. Querschnitt durch die Magenwand unmittelbar über der Einmündung der darmumspinnenden Drüse. (Aus einem Schnitte derselben Serie). Vergr. 355. (E. Oc. 2).

Fig. 4. Querschnitt durch den Mitteldarm mit anliegendem Hoden. (Dieselbe Schnittserie). Vergr. 540. (F. Oc. 2).

Fig. 5. Enddarm und ventrale Magenwand aus einem Querschnitte durch den Nucleus eines ausgebildeten Stoloidividuums, das den Endformen des in Fig. 5 auf Taf. X abgebildeten Stolo prolifer gleicht. Vergr. 540. (F. Oc. 2).

Fig. 6. Ein Schnitt aus derselben Serie, der weiter nach vorn zu geführt wurde. Vergr. 355. (E. Oc. 2).

Fig. 7. Enddarm mit darmumspinnender Drüse und Hodenschlauch aus einem Querschnitte durch den Nucleus eines jungen Kettenindividuums, das dem in Fig. 11 auf Taf. X gezeichneten Sta-

dium gleicht. Das Blutkörperchen (*bz*) ist aus einem noch älteren Individuum eingezeichnet worden. Vergr. 540. (F. Oc. 2).

Fig. 8. Spernamutterzellen und junger Hodenschlauch (*D*) aus einem Querschnitte durch dasselbe Thier. Vergr. 745. (F. Oc. 3).

Fig. 9. Bildung der Spermatozocn nach dem lebenden Objekte und nachträglicher Kernfärbung gezeichnet. Vergr. 540. (F. Oc. 2).

Fig. 10. *A* zwei Mesodermzellen eines neugeborenen Kettenthieres zur Bildung von Muskelfasern zusammentretend. *B* und *C* Bindegewebszellen aus dem Nucleus. Vergr. 540. (F. Oc. 2).

Fig. 11. Querschnitte durch Muskelbänder junger Kettenthier. Vergr. 540. (F. Oc. 2). *A* Querschnitt durch ein jüngeres Stadium. *B* Querschnitt durch ein etwas älteres Thier.

Fig. 12. Längsmuskelfasern der Ingestionsöffnung einer jungen Kettensalpe. Vergr. 540. (F. Oc. 2).

Fig. 13. Querschnitt durch die Anlage des Flimmerbogens eines jungen Stolothieres. Vergr. 355. (E. Oc. 2).

Fig. 14. Querschnitt durch den Flimmerbogen eines jungen Kettenthieres bei gleicher Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 15. Querschnitt durch die Flimmergrube eines ganz alten Kettenthieres. Vergr. 270. (E. Oc. 1).

Fig. 16. Aus einem Querschnitte durch den vordersten Theil der Flimmergrube desselben Thieres. Vergr. 355. (E. Oc. 2).

Fig. 17. Querschnitt durch den vorderen, ventralen Theil desselben Stolothieres, dem der in Fig. 9 auf Taf. XVIII abgebildete Schnitt entnommen ist. Vergr. 355. (E. Oc. 2).

Fig. 18. Querschnitt durch die rechte Hälfte eines weiter ausgebildeten Endostyls bei gleicher Vergrößerung gezeichnet.

Fig. 19. Querschnitt durch die vordere ventrale Region eines jungen Stolothieres, dem auch der Schnitt Fig. 7 auf Taf. XVIII entstammt. Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 20. Aus einem Querschnitte durch ein älteres Stadium der Endostylbildung. *A* bei 355facher Vergrößerung (E. Oc. 2) gezeichnet. *B* Zellen aus dem Mittelstreifen bei 745facher Vergrößerung (F. Oc. 3).

Fig. 21. Querschnitt durch den Endostyl eines jungen Kettenthieres. Verg. 355. (E. Oc. 2).

Fig. 11



Fig. 1



Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7



Fig. 1

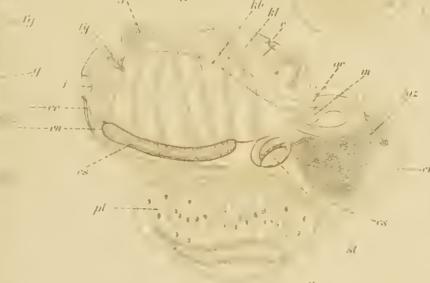


Fig. 8



Fig. 10



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



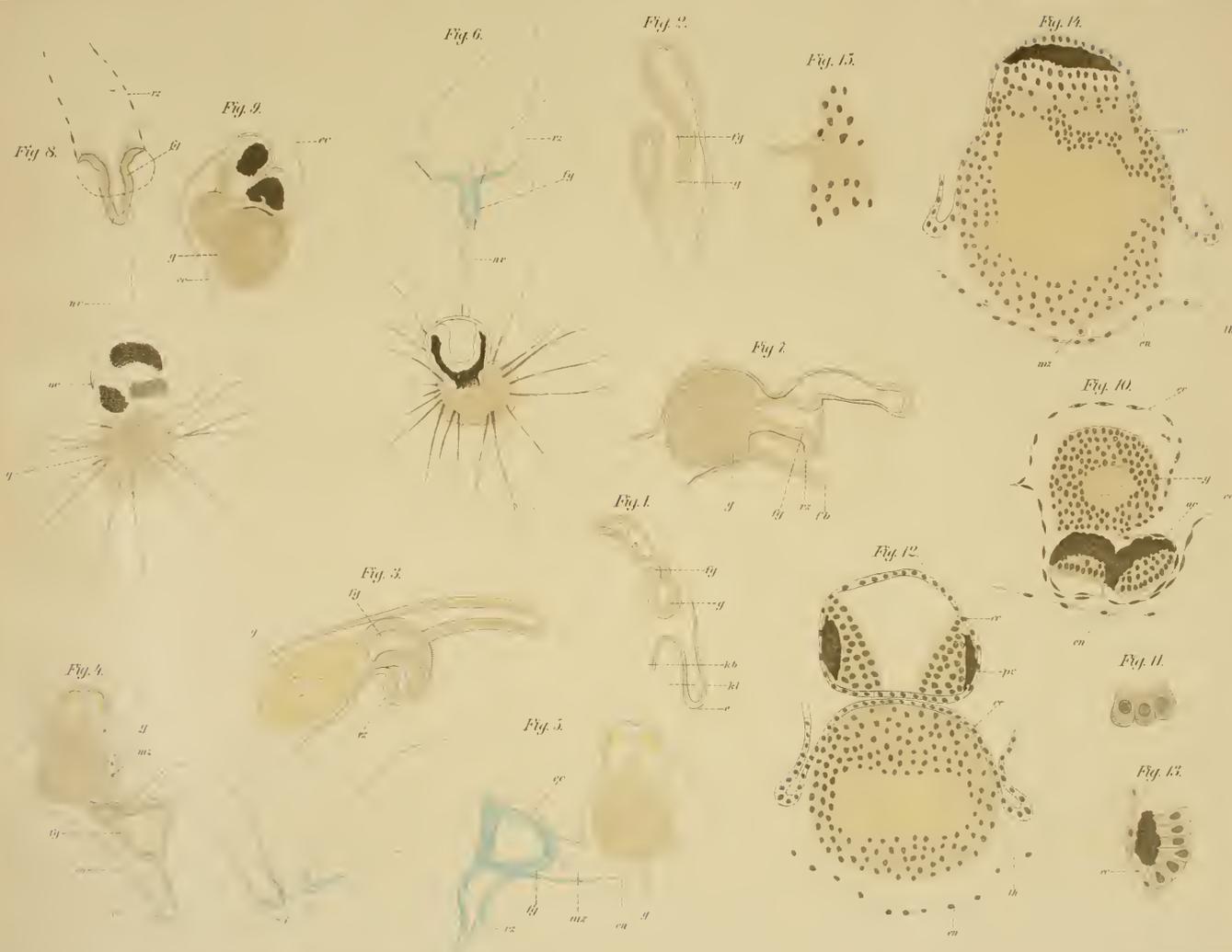


Fig. 1



Fig. 10



Fig. 11



Fig. 12



Fig. 2



Fig. 4



Fig. 6

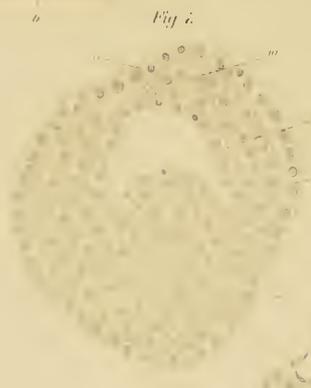


Fig. 14



Fig. 3

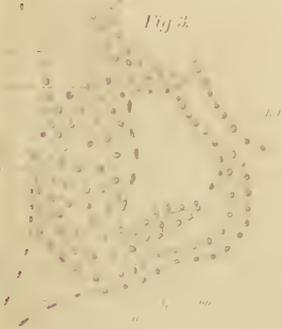


Fig. 5



Fig. 7

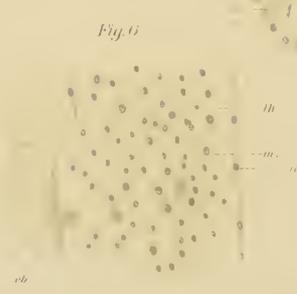


Fig. 13



Fig. 8



Fig. 9



Fig. 1.

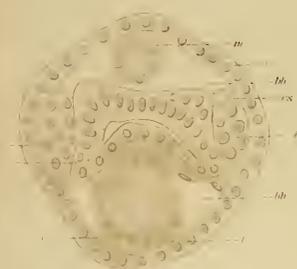


Fig. 2.

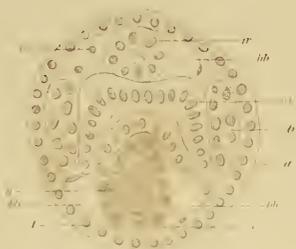


Fig. 3.

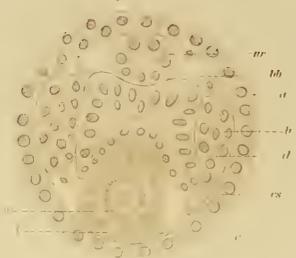


Fig. 4.



Fig. 5.

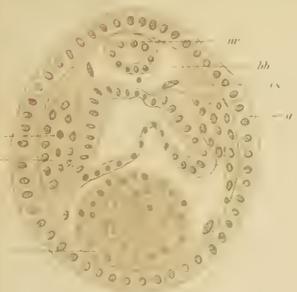


Fig. 6.

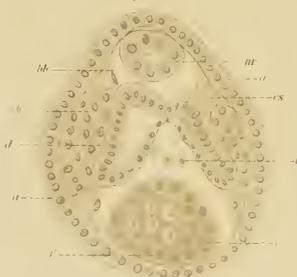


Fig. 7.

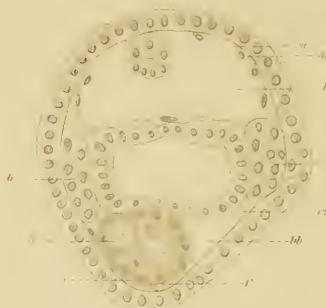


Fig. 8.

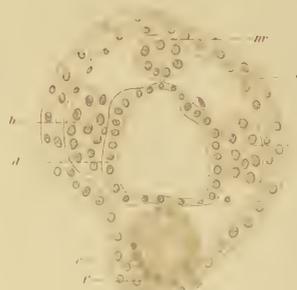


Fig. 9.

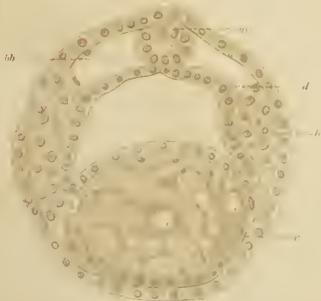


Fig. 10.

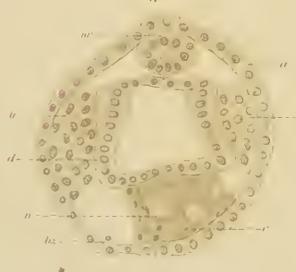


Fig. 11.

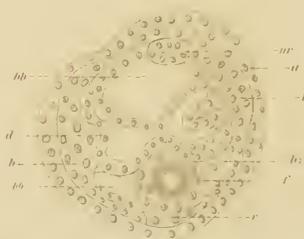


Fig. 12.

