Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen.

Von

Oswald Seeliger,

Privatdozent an der Universität Berlin.

Hierzu Tafel XXX-XXXVII.

Nach den bekannten Untersuchungen von Huxley 1) und Kowaleysky²) verläuft die cyklische Entwicklung der Pyrosomen in folgender Weise: Aus dem befruchteten Ei geht nach mesoblastischer Furchung ein Keim hervor, der dem Dotter aufliegt und sich aus drei Keimblättern zusammensetzt: dem epithelialen Ektoderm und Entoderm und dem Mesenchym. Vom Ektoderm bilden sich die beiden Peribranchialröhren, welche die ganze Länge des Keimes durchziehen; vom Mesoderm die Perikardialröhre. Im vorderen Abschnitt tritt das ektodermale Nervensystem auf und bald darauf im hinteren ein zweites Nervenrohr, dessen Zurückführung auf eines der Keimblätter Kowalevsky nicht sicher gelungen ist. Diese einheitliche Bildung teilt sich in fünf Abschnitte. Der vorderste wird zum Cyathozooid, welches weiterhin sowie der Dotter eine Rückbildung erfährt, bevor es die ausgebildete Tunikatenform erreicht hat. Die vier hinteren Abschnitte bilden sich zu vollkommenen Pyrosomen aus und stellen die vier ersten Individuen dar, aus welchen durch weitere Knospung der Stock hervorgeht (Fig. 27, Taf. XXXII).

Im Kloakenraum der alten Tiere größerer Stöcke findet man das in Rückbildung begriffene Cyathozooid von der jungen Kolonie von 4 Ascidiozooiden umgeben. Die primären Leibeshöhlen der vier Individuen stehen noch untereinander in Verbindung, und ebenso kommunizieren die Kiemendarmhöhlen, indem ein Entodermrohr das hintere ventrale Ende der proximalen (dem Cyathozooid näher liegenden) Tiere mit dem dorsalen, dicht hinter dem Ganglion gelegenen der distalen in Verbindung setzt.

¹⁾ Huxley, "On the Anatomy and Development of Pyrosoma"
Trans. Linn. Soc. of London, Vol. XXIII.
2) Kowalevsky, "Über die Entwickelungsgeschichte der Pyro-

soma". Arch. f. mikr. Anat., Bd. XI, 1875.

vorgerückteren Stadien, welche nahe daran sind, das Muttertier zu verlassen, findet man bereits die Anlage des Stolo prolifer.

Obwohl ich solche Stadien im Laufe des Monats April in Villafranca zahlreich aus älteren Stöcken herauspräparierte, fand ich dennoch im pelagischen Auftrieb niemals die jüngsten bereits freigewordenen Kolonien von vier Individuen. Ich mußte mich daher damit begnügen, die Knospenbildung an älteren Kolonien zu untersuchen, und konservierte zu diesem Zwecke in Chromsäure und Alkohol absolut. hauptsächlich Pyrosoma atlanticum, die sich an einigen Tagen ziemlich zahlreich an der Oberfläche fanden. Pyrosoma gigas und elegans weisen, soviel ich beurteilen kann, die ganz gleichen Verhältnisse auf.

Später wurde mir das Material des Königsberger Museums zur Verfügung gestellt, und ich fand eine Anzahl von kleinen Kolonien, welche von Prof. Chun und Brandt in größeren Tiefen bei Neapel gefischt worden waren. An diesen konnte ich das erste Auftreten der ungeschlechtlichen Vermehrung und die Art und Weise der Stockbildung verfolgen und daher die Lücke ausfüllen, die mir mein Material gelassen. Ich finde somit Chun's 1) Vermutung bestätigt, daß die jungen Kolonien von 4 Individuen nach dem Verlassen der Kloake des Muttertieres in die Tiefe sinken und dort mit der ungeschlechtlichen Vermehrung beginnen. Die älteren, aus zahlreicheren Individuen zusammengesetzten Stöcke steigen allmählich in höhere Wasserschichten empor. Freilich darf das nicht buchstäblich so genommen werden, als ob ausnahmslos in tieferen Schichten jüngere Stöcke sich fänden, sondern es gilt dies nur im Allgemeinen. So wurde, um nur Eines zu erwähnen, die junge, in Fig. 27, Taf. XXXII abgebildete Kolonie, welche den Beginn der Knospung zeigt, am 10./1. 87 in einer Tiefe von 300 Metern bei Capri gefischt, während ältere Stadien, auf welchen sich der Stolo eines jeden Ascidiozooids bereits in 3 Individuen zerfallen zeigt, gelegentlich in 800 oder gar 1300 Meter Tiefe gefunden wurden.

In der nachfolgenden Darstellung meiner Beobachtungen will ich in der Weise verfahren, daß ich zuerst die Verhältnisse schildere, wie sie bei der Knospung älterer Stöcke anzutreffen sind, weil ich diese Frage bei reichlichem Materiale eingehend erörtern

¹⁾ Chun, "Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna." Bibliotheca zoologica Heft 1, 1888, p. 42.

konnte. Sodann werde ich die Vorgänge der ersten Knospung der vier ersten Ascidiozooide und das Wachstum der Kolonie selbst kurz beschreiben.

Die Beschreibung der Knospung gebe ich in zwei Abschnitten, in deren erstem die Bildung des Stolo prolifer auseinandergesetzt ist, während der zweite die Umbildung der einzelnen Stolosegmente zu Pyrosomen behandelt. Die Resultate meiner Untersuchung geben Veranlassung zu einer Anzahl Schlüsse und Vergleichungen, welche ich teilweise bereits früher veröffentlicht habe 1), zum Teil noch zurückhalten will, um sie mit den Ergebnissen, die ich über die ungeschlechtliche Vermehrung der Bryozoen gewonnen habe, im Zusammenhange demnächst vorbringen zu können. Nur einige der unmittelbar sich aufdrängenden Erörterungen möchte ich hier schon zur Sprache bringen.

I. Die Bildung des Stolo prolifer.

1.

Untersucht man das hintere ventrale Ende einer jungen Pyrosoma aus einem älteren Stocke (Fig. 1, Individuum III; Fig. 2, Ind. IV), so findet man die Teile, welche sich am Aufbau der Knospen beteiligen, deutlich gesondert. Es sind Derivate aller drei Keimblätter des Mutterindividuums, welche in die Knospengeneration übergehen.

Erstlich das Ektoderm, welches an der betreffenden Stelle, an welcher später der Stolo sich hervorstülpt (a in Fig. 1 u. 2), aus kleinen nahezu kubischen Zellen besteht, welche allseitig in die Plattenzellen des Hautepithels des Muttertieres übergehen. Der Formunterschied dieser Zellen tritt später immer schärfer hervor.

Zweitens nimmt das Entoderm des Muttertieres am Aufbau der Knospengeneration teil. In den eben angezogenen Abbildungen erkennt man, wie der Kiemendarm am hinteren Ende des Endostyls sich in eine Röhre (d) auszieht, welche ventral vom Herzen verläuft und dicht bis an das ektodermale Hautepithel heranreicht. Ich will hier gleich bemerken, was durch die nachfolgende Beschreibung später noch erhöhte Bedeutung gewinnen wird, daß dieses Entodermrohr oder Endostylfortsatz aus dem Verbindungs-

^{1) &}quot;Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen". Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXII N. F. XV.

Ed. XXIII, N. F. XVI,

gang hervorgeht, durch welchen die Darmlumina der einzelnen Individuen der jungen Kette mit einander kommunizierten, bevor die Sonderung eine vollständige geworden war. In den Abbildungen wird man diese Stelle in den jüngeren Kettentieren unschwer auffinden.

Bei der Betrachtung von Querschnitten erhält man leicht ein klares Bild über die histologischen Verhältnisse dieses Entodermrohres. Auf Taf. XXXIV, Fig. 34—36, findet man drei Querschnitte durch die betreffende Stelle abgebildet. Der Endostylfortsatz erweist sich in dorso-ventraler Richtung ziemlich stark komprimiert, sein Lumen gegen das distale Ende zu verjüngt. Während im proximalen Abschnitt, dicht beim Endostyl, die seitlichen Zellen nur wenig höher sind als die der medianen Wandungen, tritt im distalen der Unterschied immer schärfer hervor, indem daselbst die ventralen und dorsalen bei weitem kleiner und platter sind als die seitlichen, welche zylindrisch bleiben. Übrigens finden sich unbedeutende histologische Unterschiede dieser Entodermregion bei verschiedenen Pyrosomen, wie denn auch die Form des Lumens auf dem Durchschnitte variiert und die schlitzförmige Gestalt bald mehr, bald minder scharf ausgeprägt erscheint.

Der dritte Bestandteil, welcher bei der Knospenbildung vom Muttertiere aus zur Verwendung gelangt, ist das Mesoderm. Schon bei schwacher Vergrößerung erkennt man dorsal vom oben beschriebenen Entodermfortsatz einen in der Medianebene des Tieres liegenden Zellhaufen (ms, Fig. 1 u. 2). Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 3) zeigt sich derselbe aus ziemlich gleichartigen Zellen zusammengesetzt. Die Kerne sind groß, und häufig sieht man sie in Teilung begriffen. Oft kann man schon auf frühzeitigem Stadium einzelne Zellen mit großem, bläschenförmigem Kern deutlich unterscheiden (Fig. 4), welche Eizellen darstellen. Die mesodermale Zellgruppe liegt im Eläoblast eingebettet, mit dem breiteren Basalteil, wie die Abbildungen auf Taf. XXX zeigen, dem verdickten Ektodermepithel genähert. Ich bezeichne sie als Keimstrang oder mesodermale Keimmasse.

Eine genaue Einsicht über die Lage und den Bau dieses Keimstranges erhält man erst auf Querschnitten, die senkrecht zum Endostyl geführt worden sind. In Fig. 38 u. 39, die der nämlichen Serie angehören, finden wir in den indifferenten Zellen die Eizelle eingebettet, welche durch den großen, bläschenförmigen Kern als solche zu erkennen ist und in der That, wie die weitere Entwicklung lehrt, zum Ei der zuerst aus dem distalen Stoloende

sich bildenden Knospe wird. Auch in Fig. 41 ist das Ei zu sehen, und gelegentlich finden sich innerhalb des Keimstranges mehrere eiähnliche Zellen vor (Fig. 43). In solchen Fällen dürften aber nicht alle Zellen mit keimbläschenartigem Kern die Entwicklung bis zu befruchtungsfähigen Eiern vollenden, sondern ein Teil derselben muß der Rückbildung verfallen, da ja eine jede Knospe nur ein Ei zur Ausbildung bringt. Von solchen Stadien werden wohl die abnormalen, aber häufig auftretenden Fälle, herzuleiten sein, in welchen in fast ganz vollkommen ausgebildeten, jungen Tieren neben dem eigentlichen Ei noch eine zweite Eizelle anzutreffen ist. Dieselben werden weiter unten noch besprochen werden.

Außer dieser ziemlich kompakten Mesodermgruppe finden sich in der primären Leibeshöhle zwischen dem Eläoblast und dem Entodermfortsatz, diesem dicht anliegend, eine Anzahl von Mesenchymzellen. Man sieht dieselben auf den Querschnitten Fig. 34—38. Diese Zellen entstammen, wie sich später ergeben wird, der nämlichen Anlage wie die eben beschriebene Keimmasse.

Einige Mesenchymzellen bilden an jeder Seite des Entodermfortsatzes schon in jüngeren Knospen einen Zellstrang (mz_1) , der auf dem Querschnitt gewöhnlich ein bis drei Zellen zeigt. Auf geeigneten Längsschnitten (Fig. 81) sieht man, daß dieser Zellstrang auf der rechten Seite proximal zu bis dicht an das Perikardium heranreicht; distal zu verbreitert er sich und geht in die mesodermale Zellgruppe über, welche inzwischen bis hierher gerückt ist. —

Gelegentlich können auch ganz alte Tiere sich zur nochmaligen Knospenbildung anschicken. In Fig. 7 ist die Knospungsregion eines solchen Individuums gezeichnet, welches auf einem jüngeren Stadium bereits einmal an der nämlichen Stelle einen Stolo prolifer getrieben hatte. Zwischen dem verdickten Ektoderm und Endostylfortsatz liegt eine mesodermale Zellgruppe eingeschoben, in welcher einzelne Eizellen zu erkennen sind. Untersucht man den Endostylfortsatz auf Querschnitten, so findet man zu seinen beiden Seiten aber nur am distalen Ende jederseits einen kurzen Zellstrang, welcher mit jener mesodermalen Zellgruppe zusammenhängt. Somit ist die Ähnlichkeit dieser Knospenanlage mit der in jüngeren Tieren eine vollkommene. Die einzelnen Teile entstammen den proximalen Enden der gleichen Gebilde, die von der ersten Knospenanlage her am Endostylfortsatze liegen geblieben und nicht in die Bildung des ersten Stolo übergegangen waren.

Dies gilt bestimmt für Ektoderm, Entoderm und die große mesodermale Zellgruppe; ob aber die beiden kurzen, seitlichen Stränge von den proximalen Enden der früheren Peribranchialröhren oder von jener mesodermalen Zellmasse sich neuerdings ausgebildet haben, vermochte ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden, obwohl mir das erstere für mehr als wahrscheinlich gilt.

2.

Das folgende Stadium der Bildung des Stolo prolifer findet man in etwas älteren Tieren, im äußersten, distalen Individuum einer Kette, die sich bereits aus fünf Knospen zusammensetzt (Fig. 5). In Fig. 6 ist die Knospungsregion bei stärkerer Vergrößerung abgebildet. Das verdickte Ektoderm ist buckelförmig vorgebuchtet, und in die so geschaffene Erweiterung der primären Leibeshöhle ist die zusammenhängende Keimmasse bis zum Entodermfortsatz und bis vor denselben gewandert. Ein Längsschuitt durch dieses Stadium, der in Fig. 46, Taf. XXXIV abgebildet ist, zeigt innerhalb der Mesodermzellen die spätere Eizelle der ältesten Knospe. An der inneren, der Leibeshöhle zugekehrten Seite haben sich die Mesodermzellen epithelartig angeordnet und erscheinen manchmal in unvollkommen gelungenen Schnitten von den andern weit abgehoben.

Führt man durch solche Stadien Querschnitte, so erhält man Bilder, wie sie in den Figuren 41, 43 u. 44 gezeichnet sind. Wichtig sind die Veränderungen, die im Mesoderm vorgegangen sind, denn man findet jetzt zu jeder Seite des Entodermfortsatzes noch innerhalb des Muttertieres eine Röhre: die Peribranchialröhre (b). Auf diesem Stadium begleiten die beiden Peribranchialröhren den Entodermfortsatz auf einem guten Stück seiner Länge. Die rechte setzt sich nach vorn, gegen den Endostyl des Muttertieres zu, in jenen mesodermalen Zellstrang fort, dessen Bildung oben beschrieben wurde und der sich an das Perikardium dicht anlegt, so daß der Schein erweckt werden kann, als ob die Peribranchialröhre eine Ausstülpung desselben sei.

In Fig. 41 sieht man, wie Entodermrohr und Mesoderm der zukünftigen Knospe allseitig vom Eläoblast umschlossen in der primären Leibeshöhle liegen. Die nämlichen Verhältuisse findet man in Fig. 43, in welcher, wie bereits erwähnt wurde, im mesodermalen Keimstrang mehrere Eizellen zu erkennen sind.

Die beiden Peribranchialröhren entstammen dem Mesoderm. Inwieweit aber die frühzeitig sich loslösenden Mesenchymzellen, die am Entodermfortsatze liegen und dort die beiden kurzen Stränge bilden (vergl. Fig. $34-37\ mz_1$), oder die am äußersten Ende des Entodermrohres gelegenen Zellen der Keimmasse durch Wuchern nach vorn zu zur Bildung der Peribranchialröhren beitragen, läßt sich kaum scharf auseinander halten. Wenn man jedoch bedenkt, daß — wie aus Fig. 5 und den folgenden hervorgeht — der Keimstrang in kontinuierlicher Schicht sich zwischen das Ektoderm einerseits und den Endostylfortsatz und die beiden Mesenchymstränge andrerseits einschiebt und mit den äußersten distalen Enden dieser letzteren verbindet, so scheint die zweite Bildungsart von großer Bedeutung zu sein. Zu einer gleichen Beurteilung der Verhältnisse berechtigen auch Schnitte wie der in Fig. 44 abgebildete, der nahe dem äußersten Ende des Entodermfortsatzes geführt wurde. —

In ganz alten Tieren liegen die Verhältnisse bei der Neuknospung ganz ähnlich, wie der Längsschnitt in Fig. 47 B beweist. Die Schnittrichtung ist zufällig eine derartige, daß erst in einem der folgenden Schnitte, Fig. 47 A, die zum Mesoderm gehörende Eizelle getroffen erscheint.

3.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung erhebt sich die buckelförmige Hervorragung der Stoloanlage immer mehr zu einem zapfenartig hervorspringendem Gebilde (Fig. 8—12).

Die Ektodermzellen dieser ganzen Partie sind von den benachbarten Plattenzellen sehr verschieden. Sie sind kubisch und prismatisch, wie sich dies am deutlichsten auf Längsschnitten (Fig. 48) zeigt.

Das Entodermrohr, das sich deutlich in den Endostyl fortsetzt, besitzt ein Lumen von fast kreuzförmigem Querschnitt (Fig. 49 u. 50), so daß man an ihm vier Wände unterscheiden kann, die ich nach Analogie bei Salpen als hämal, neural und lateral bezeichnen will. Alle erscheinen gegen das Lumen zu stark konvex gekrümmt. Auf diese Weise lassen sich in der primären Leibeshöhle des jungen Stolo, der Stolohöhle, vier jedoch nur ganz unvollkommen gesonderte Räume unterscheiden, welche eben jenen Wänden entsprechen.

Die die Stolohöhle erfüllenden Mesodermmassen des Keimstranges haben wichtige Veränderungen durchgemacht. In Fig. 9 sieht man die Keimmasse so weit vorgeschoben, daß sich ein Teil bereits vor dem Entodermrohr befindet. In Fig. 10 liegt über

der oberen, vorhin als neural bezeichneten Wand des Entoderms mesodermales Keimmaterial, in welchem sich bereits ein feiner Spaltraum zeigt und das distal mit dem hämalen Teil des Keimstranges breit verbunden ist. Diese verbindende Mesodermmasse umgiebt kappenförmig das äußerste Ende des Entodermrohrs. Auf dem folgenden Stadium hat das neurale Mesoderm im Stolo die Gestalt einer Röhre angenommen (Fig. 11), welche ich als primäres Nervenrohr bezeichnen will, und es besteht dann zwischen diesem und dem hämalen Mesoderm kein Zusammenhang mehr. In Fig. 12 endlich, in welcher sich der gesamte Stolo bereits umfangreicher zeigt, sind die distalen Enden des neuralen und hämalen Mesodermstranges, des Nervenrohres und des Geschlechtsstranges, ziemlich weit von einander entfernt, und es liegt dort ein verhältnismäßig umfangreicher Abschnitt der Stolohöhle, in welchem nur einzelne Mesenchymzellen angetroffen werden. Aus den Abbildungen auf Taf. XXXI erkennt man, daß der hämale Strang beim jungen Stolo fast noch bis an das distale Ende heranreicht, bis wohin das Entoderm sich nicht mehr erstreckt (Fig. 12).

Einen vollständigen Einblick in den Bau solcher Entwicklungsstadien gewinnt man erst auf Querschnitten, auf denen man an jeder der vier Wände des Entodermrohres einen gesonderten Abschnitt des Mesoderms erkennen kann.

Zunächst die beiden Peribranchialröhren. Man sieht sie auf allen Figuren 49—55 als einschichtig, aus kubischen oder prismatischen Zellen zusammengesetzt, die ein deutliches, in seitlicher Richtung komprimiertes Lumen begrenzen. Sie begleiten das Entodermrohr in seiner ganzen Länge und endigen wie dieses in einiger Entfernung vom distalen Teil der ektodermalen Leibeswand.

An der hämalen Wand des Entoderms verläuft der Geschlechtsstrang, dessen Lage also der des ursprünglichen Keimstranges entspricht. In Fig. 53 zeigt ein Querschnitt die Eizelle, die später in der ältesten, distalen Knospe zur Reife gelangt, umgeben von einem einschichtigen Follikelepithel, welches fraglos hervorgegangen ist aus den die in Ausbildung begriffene Eizelle umgebenden peripheren Zellen des Geschlechtsstranges, die man in Fig. 39 u. 41 bereits sah. Ich kann daher Fol¹) nicht beistimmen, der den Follikel der Pyrosomeneier aus der Eizelle

¹⁾ H. For, "Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers." Recueil zoolog. Suisse. T. I, Nr. 1, 1883.

selbst entstehen läßt. Wie wir gesehen haben, ist die Anlage des gesamten Geschlechtsstranges und in letzter Instanz des gesamten Mesoderms der Knospen von allem Anfange an eine mehrzellige. Die Zellen sind in reger Teilung begriffen; eine zentrale wird zum Ei, eine Anzahl peripherer zu Follikelzellen.

Es vollziehen sich somit auch hier bei der Eibildung der Pyrosomen die nämlichen Vorgänge wie bei andern Tunikaten. Überall erscheinen Eizelle und Follikelzellen als ursprünglich gleichwertige Elemente nebeneinander, die dann später eine verschiedene Differenzierung erfahren. Von einer Teilung der bereits histologisch charakterisierten Eizelle vor Ausstoßung der Polzellen habe ich nichts bemerken können. Es ist bekannt, daß auch bezüglich der verschiedenen das Insektenei zusammensetzenden Elemente ähnliche kontroverse Auffassungen herrschten wie bei Tunikaten, die aber durch die neueren Untersuchungen bereits in gleichem Sinne entschieden oder doch wenigstens einer endgültigen Entscheidung nahe gebracht sind.

Aus den Abbildungen auf Taf. XXXI ersieht man, daß der Geschlechtsstrang nicht nur die Stolohöhle erfüllt, sondern sich, indem er dem Ektoderm dicht anliegt, eine Strecke weit in das Muttertier hineinzieht entsprechend der ursprünglichen Lage des indifferenten Keimstranges. Von da aus erfolgt seine Regeneration, wenn der Stolo sich weiterhin streckt und neue Segmente unmittelbar am Muttertiere gebildet werden.

In Fig. 52, einem Schnitt, der etwas weiter distal zu geführt wurde als Fig. 53, sieht man, daß vom Geschlechtsstrang sich Zellen loslösen und zu freien Mesenchymzellen der primären Leibeshöhle werden. Schon auf einem früheren Stadium haben sich, wie ich oben erwähnte, von dem Keimstrange solche Zellen losgelöst. Man sicht sie zum Teil in epithelartiger Anordnung dem ektodermalen Hautepithel dicht angelagert (Fig. 52, 53), wo sie dann später den Eläoblast und andere Organe der Pyrosome zu bilden bestimmt sind. In Fig. 51 ist das Mesenchym sehr umfangreich ausgebildet und verläuft von der kolossalen Eizelle an zu beiden Seiten neuralwärts.

Zwischen diesen dem Keimstrang und dem Geschlechtsstrang des Stolo entstammenden Zellen liegen einzelne, von diesen kaum zu unterscheidende, welche mit der Blutflüssigkeit vom Muttertiere aus in die Stolohöhle übergeführt wurden. Diese wenigen Zellen werden später, wenn der segmentale Zerfall des Stolo vollständig geworden ist, zu Blutkörperchen desjenigen Tieres, in welchem sie

sich gerade befanden, als die Blutzirkulation von der Mutter aus aufhörte.

Das fünfte Gebilde, welches vom Keimstrang aus entsteht, ist das neural verlaufende Nervenrohr. In Fig. 48 ist es im Längsschnitt, in den Figuren 51 u. 52 im Querschnitt getroffen. An der Stelle, an welcher später der Stolo durch eine Einschnürung in zwei Knospen sich sondert, ist das primäre Nervenrohr verdickt und mehrschichtig (Fig. 53). Hier entstehen später durch seitliche Ausstülpungen die beiden seitlichen Nervenröhren, welche das Entodermrohr umgreifen (Fig. 49 u. 50).

Vergleicht man die Entwicklungsweise des Stolo von Pyrosoma mit der bei Salpen, so zeigt sich bis zu diesem Stadium eine vollständige Übereinstimmung. Wenn man die Querschnitte Fig. 51—53 mit denen eines entsprechenden Salpenstolo zusammenhält, so fällt als der einzige Unterschied in die Augen, daß bei jenen im Geschlechtsstrang immer nur eine, allerdings sehr große Eizelle getroffen erscheint, während der letztere eine große Zahl zum Teil in Rückbildung begriffener Eier zeigt. Ektoderm und Entoderm des Stolo entstehen in gleicher Weise aus den nämlichen Schichten des Muttertieres; ebenso bilden sich die beiden Peribranchialröhren, Geschlechtsstrang und primäres Nervenrohr aus einer in die Stolohöhle hineinrückenden Mesenchymmasse des Muttertieres, dem Keimstrang.

Ich habe in einer früheren Untersuchung 1) ausführlich beschrieben wie bei gewissen Salpenembryonen die Knospenanlage als eine linksseitige, buckelförmige Erhebung der drei Keimschichten auftritt. Bei den Pyrosomen erhebt sich der junge Stolozapfen genau in der Medianebene. Es erklärt sich aber die asymmetrische Lagerung bei den Salpen aus dem Vorhandensein der mächtigen Placenta, welche den größten Teil der Ventralseite des jungen Embryos begrenzt und die Entwicklung eines medianen Organes unmöglich macht.

Das Entodermrohr des Stolo stellt sich in beiden Fällen als eine unmittelbare Fortsetzung des Endostyls dar, nimmt also in der Medianebene des Muttertieres seinen Ursprung. Für die Pyrosomen, bei denen der Endostyl die gesamte Länge des Kic-

^{1) &}quot;Die Knospung der Salpen", Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XIX.

mendarmes durchzieht, habe ich das oben genau beschrieben und betont, daß der Entodermfortsatz ventral vom Herzen an der äußeren Perikardialwand verläuft und demnach zum Verschlusse der Herzspalte nicht beiträgt. Anders scheinen allerdings die Verhältnisse in der Embryonalentwickelung des Cyathozooids zu liegen.

Bei den Salpen, bei denen der Endostyl nur über eine mehr oder minder weite Strecke des ventralen Kiemendarmes verläuft, z. B. bei Salpa democratica, gestaltet sich der Zusammenhang des Entodermrohres des Stolo mit der Kiemendarmhöhle des Muttertieres etwas abweichend. Der Endostyl des jungen Embryos zieht sich nach hinten zu in eine ventral von der Wand des Kiemendarmes verlaufende Röhre aus, deren blindgeschlossenes Hinterende aus der Medianebene nach links abweicht, um das Entodermrohr des Stolo zu bilden. Dieser Endostylfortsatz verläuft an der linken Seite des Herzens, welch letzteres aus der Medianebene heraus nach rechts gerückt erscheint. Der weite dorsale Spalt der Herzhöhle, durch welchen diese mit der primären Leibeshöhle in Verbindung steht, ist in diesen Stadien noch unverschlossen und vom Endostylfortsatz beträchtlich entfernt. Wenn bei dem folgenden Größenwachstum des Embryos die Entfernung zwischen dem hinteren Endostylende und der Stolowurzel zugenommen hat, sind auch in dem Entodermfortsatz, der Endostyl der Amme und Entodermrohr des Stolo in Verbindung setzt, Veränderungen vor sich gegangen. Der vorderste, in den Endostyl übergehende Abschnitt zeigt unmittelbar an diesem noch dessen verschiedene Zellformen mit Ausnahme natürlich der beiderseits dorsal die Verbindung zwischen Kiemendarm und Endostylbasis vermittelnden Streifen. Es läßt sich kaum etwas dagegen einwenden, wenn man diesen Teil des Entodermfortsatzes geradezu nach dem Endostyl zurechnet. Durch diese Region hat wohl Leuckart 1) Querschnitte erhalten, und für sie ist es auch ganz richtig, was allerdings für den gesamten Vorderabschnitt nicht stimmt, daß nämlich der Endostyl ein besonderes, ventral vom Kiemendarm verlaufendes Rohr darstelle.

Nach hinten zu verschwindet sehr rasch die Verschiedenheit der Zellformen im Endostylfortsatze, und man findet gleichartige, fast kubische Zellen ein auf dem Querschnitt nahezu kreisförmiges Lumen umgrenzend. Weiter nach hinten zu schwindet das Lumen,

¹⁾ R. Leuckart, "Zoologische Untersuchungen, II. Heft, Salpen und Verwandte". Gießen 1854.

der Entodermfortsatz wird zu einem Zellstrang, der an einer Stelle sogar nur aus einer geldrollenartig angeordneten Zellreihe besteht. Noch weiter nach hinten zu erscheint aber neuerdings das Lumen, um sich zu erweitern und in das Entodermrohr des Stolo überzugehen. Der Entodermfortsatz wird von zwei Blutbahnen begleitet. Die eine kleinere verläuft dorsal, zwischen ihm und der ventralen Wand des Kiemendarmes; die andere größere liegt ventral, zwischen ihm und dem ektodermalen Hautepithel, das hier sich bereits geschlossen hat, nachdem die Placenta gegenüber dem Embryo selbst zu einer unbedeutenden Masse geschwunden erscheint.

Über die vollständige Gleichwertigkeit der ektodermalen Hervorbuchtung, welche sowohl bei Salpen als Pyrosomen das Ektoderm des Stolo und den äußeren Cellulosemantel und nur diese Gebilde allein aus sich hervorgehen läßt, habe ich es nicht erst nötig, mich auszusprechen.

Bezüglich der ersten Mesodermanlage herrscht ebenfalls bei der ungeschlechtlichen Vermehrung der Salpen und Pyrosomen in allen wesentlichen Stücken Übereinstimmung. Bei den Salpen zeigen die in die Stolohöhle übertretenden Mesenchymzellen der Solitärform eine durchaus gleichartige Beschaffenheit. mäßig groß, besitzen einen deutlichen Kern und zeichnen sich durch amöboide Beweglichkeit aus. Todaro 1) glaubt, daß bei Salpa pinnata nur eine Mesenchymzelle vom Embryo ans in die Stolohöhle hinübertrete, um sich da rasch zu vermehren und diese sehr bald zu erfüllen. Diese Mesodernmassen gliedern sich, wie ich oben schon erwähnt habe, in die gleichen Stränge und Röhren mit dazwischen liegenden freien Mesenchymzellen wie bei Pyrosomen Der Unterschied besteht nur darin, daß, wenigstens in den von mir beobachteten Fällen, bei den letzteren bereits innerhalb der Mesodermgruppe des Muttertieres, die sich dazu anschickt in den Stolo überzutreten, zum mindesten die Eizelle der zuerst auftretenden Knospe sich differenziert zeigt, während dies bei den Salpen erst später erfolgt. Übrigens scheinen bei diesen selbst bezüglich der Zeit des ersten Auftretens der Eier Verschiedenheiten obzuwalten. Solche Verschiedenheiten werden wir im letzten Kapitel dieser Abhandlung auch für Pyrosomen kennen lernen und zwar bei ein und derselben Art, je nachdem die Knospung in jungen oder alten Stöcken erfolgt; und ich will hier

¹⁾ Todaro, "Sopra lo svilluppo e l'anatomia delle Salpe", Roma 1875.

schon erwähnen, daß in den vier ersten Ascidiozooiden des Stockes das Mesoderm sich ganz ähnlich wie bei Salpen verhält, indem sich noch keine deutlichen Eizellen nachweisen lassen.

Wie die Knospung bei den Dolioliden, welche anatomisch und auch phylogenetisch zwischen Pyrosomen und Salpen stehen, vor sich geht, werden weitere Untersuchungen klarzulegen haben. Ich halte es trotz der unter sich übrigens abweichenden Angaben von Großen 1) und Ulianin 2), denen zufolge die Knospung am rosettenförmigen Organ des Doliolum in einer von Salpen und Pyrosomen verschiedenen Weise stattfinden soll, dennoch nicht für unwahrscheinlich, daß die Anlage nach demselben Bildungstypus erfolgt. Bei der Kleinheit des jungen Keimstockes ist hier eine Täuschung sehr leicht möglich.

Nach Großen besteht die Anlage der Knospen am rosettenförmigen Organe aus neun Teilen: dem Ektoderm, zwei paarigen entodermalen Ausstülpungen des Kiemendarmes, zwei Ausstülpungen des Kloakenraumes, zwei Geschlechtslappen, einem unpaaren Mesodermstrang und aus der unpaarigen Nervenanlage.

ULIANIN konnte nur sechs Teile erkennen. Er beschreibt außer dem Ektoderm ebenfalls zwei paarige Pharyngeal- und zwei Kloakalausstülpungen, ferner einen unpaaren Mesodermhaufen. Diese Gebilde sollen sich aber weiterhin zum Teil zu andern Organen der Knospen umwandeln als die sind, aus welchen sie im Muttertiere entstammten. Bemerkenswert ist die Angabe, daß die Entodermfortsätze zu den beiden Seiten des Herzens des Embryos resp. der Larve auftreten, dieses also zwischen sich einschließen.

Was die Knospungsvorgänge im Ascidienstamme anbelangt, so habe ich schon bei früherer Gelegenheit³) darauf hingewiesen, daß die verschiedenen Formen, unter welchen sie sich vollziehen, nur als Modifikationen eines ursprünglich gleichen Prozesses aufzufassen seien. Die Stelle, an welcher im Muttertiere die zur ungeschlechtlichen Vermehrung bestimmten Organe ihren Ursprung nehmen, ist überall die gleiche. Es sind Teilstücke

¹⁾ Grobben, "Doliolum und sein Generationswechsel". Arb. aus dem zool. Institut der Universität Wien, T. IV, 1882, p. 70.

²⁾ ULIANIN, "Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel", Fauna und Flora des Golfes von Neapel, X. Monographie, Leipzig 1884.

^{3) &}quot;Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien", Jen. Zeitschr. für Naturw., Bd. XVIII, 1885.

aller drei Keimblätter, welche ursprünglich wohl überall am hinteren Ende des Endostyls in die Knospe übertreten. Freilich erscheint oft, namentlich bei den sozialen Ascidien, der Ort, an welchem die Knospe sich bildet, beträchtlich weit verschoben in die Enden der verzweigten Stolonen hinein. Aber auch in diesem Fall läßt sich das Entoderm als eine Ausstülpung des hinteren Kiemendarmes am Hinterende des Endostyls nachweisen, deren Wandungen sich weiter distal zu dicht aneinanderlegen, um die entodermale Scheidewand in den Stolonen zu bilden. Dort, wo dann an diesen die Knospen sich bilden, verwandelt sich das entodermale Plattenepithel wiederum in ein kubisches und zylindrisches und geht dann weiterhin die mannigfachsten histologischen Umbildungen ein. Denn es bildet Kiemendarm, Verdauungstraktus, darmumspinnende Drüse und die Wände der Peribranchialräume. Somit besteht zweifellos in Bezug auf die Bildung der Ascidie aus der dreiblätterigen Knospenanlage ein wesentlicher Gegensatz zu Salpen und Pyrosomen, bei welchen das Entodermrohr des Stolo nur den Darmtraktus der Knospentiere mit seinen Anhängen hervorgehen läßt, während die Peribranchialwände aus dem mittleren Blatte entstehen. Aber auch abgesehen von dieser bedeutenderen Umbildungsfähigkeit des inneren Blattes der Knospenanlage der Ascidien scheint noch ein zweiter Unterschied bezüglich der Lage des Entodermfortsatzes vorhanden zu sein. Bei den sozialen Ascidien erscheint derselbe frühzeitig im Embryo zwischen dem Herzen und dem Darmtraktus, also dorsal von ersterem. Er spielt bei der Entstehung des Pulsationsorganes eine wichtige Rolle und verschließt den medianen, dorsalen Spalt der Herzhöhle. Van Be-NEDEN und Julin 1) haben ihn "Epicardium" genannt. Ob aber wirklich bei allen Ascidien der in die Knospen übergehende Entodermfortsatz gleiche Lage und Beziehung zum Herzen hat, ist noch keineswegs sicher gestellt. Wichtig und vielleicht am deutlichsten zu erkennen wäre es, wenn man daraufhin die frühzeitige Knospung von Didemnium, bei welchem Kowalevsky²) die kleinen, dreiblätterigen, in Teilung begriffenen Knospenanlagen bereits vom Muttertiere gelöst im Cellulosemantel vorfand, untersuchte oder auch die ungeschlechtliche Vermehrung der freischwimmenden

¹⁾ VAN BENEDEN et CH. JULIN, "Recherches sur la Morphologie des Tuniciers", Gand 1886.

²⁾ Kowalevsky, "Über die Knospung der Ascidien", Arch. f. mikr. Anat., Bd. X, 1874.

Distaplialarven, deren erstes Auftreten Della Valle 1) beobachtete, ohne allerdings irgend welcher Beziehungen der Entodermfortsätze zum Herzen Erwähnung zu thun. Ebenso fraglich scheint es mir, ob eine solche Beziehung bei der von Giard 2) als "palleal" bezeichneten Knospungsart der Botrylliden sich wird feststellen lassen, bei welcher, wie zuerst die Untersuchungen von Kroin 3) und Metschnikoff 4) dargethan haben, die Knospen mehr oder minder seitlich, aber stets an der ventralen Fläche sich erheben.

Wie bei den andern Tunikaten erscheint auch bei den Ascidien das Mesoderm in Form einer Mesenchymzellmasse zwischen den beiden primären Blättern in der Stolohöhle. Gewöhnlich, wie bei den sozialen Ascidien, zeigen diese Mesenchymzellen noch einen ganz indifferenten Charakter und gleichen den Bindegewebszellen und Blutzellen des Muttertieres vollständig. Man kann geradezu beobachten, wie sie oft durch den Blutstrom der Mutter in die Stolonen hineingeführt werden. In anderen Fällen, wie bei Didemnium styliferum, lassen sich bereits in der ersten Knospenanlage Eizellen im mittleren Blatte deutlich unterscheiden. Wir finden also innerhalb der Gruppe der Ascidien bezüglich der Zeit des Auftretens der weiblichen Geschlechtszellen ganz ähnliche Verschiedenheiten wie bei Pyrosomen und Salpen.

Was die weiteren Schicksale des Mesenchyms im Stolo der Ascidien anbelangt, so sind nicht unerhebliche Verschiedenheiten gegenüber den vorhin beschriebenen Vorgängen bei Pyrosomen zu bemerken. Die wichtigste ist die bereits erwähnte geringere Beteiligung dieses Blattes bei Ascidien am weiteren Aufbau der fertigen Form, indem die beiden Peribranchialwände vom Entoderm geliefert werden. Ob nicht auch das Nervenrohr von diesem aus sich bildet, ist nicht genügend festgestellt. Kowalevsky hat zwar

¹⁾ Della Valle, "Nuove contribuzioni alla Storia naturale delle Ascidie composte del Golfo di Napoli". Atti dei Lincei Mem. Cl. sc. fis. Ser. 3, Vol. X,

²⁾ Giard, "Recherches sur les Ascidies composées on Synascidies", Arch. d. Zool. expér. T. I, 1872.

³⁾ Krohn, "Über die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Botrylliden." — "Über die früheste Bildung der Botryllusstöcke", Arch. f. Natg., 35. Jahrg. 1869.

⁴⁾ Metschnikoff, "Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Über die Larven und Knospen von Botryllus". Bulletin de l'Acad. St. Pétersb., T. XIII, 1869.

für Perophora ¹), Amaroecium und Didemnium eine entodermale Entstehung des Nervensystems behauptet: Möglicherweise liegt hier aber ein Irrtum vor, und der erste Ursprung ist doch in ähnlicher Weise wie bei Salpen und Pyrosomen ein mesodermaler, eine Vermutung, die ich bereits bei früherer Gelegenheit ausgesprochen habe, ohne darüber inzwischen durch Beobachtungen zur Entscheidung gelangt zu sein. Überall aber entstehen aus den einwandernden Mesenchymzellen die Geschlechtsorgane der Knospe, Blut-, Bindegewebszellen, die Muskulatur, kurz alle Organe und Gewebe, welche zwischen dem äußeren ektodermalen Hautschlauch und dem entodermalen Röhrensysteme bei der ausgebildeten Form anzutreffen sind.

Noch ein weiterer und wie es scheint durchgreifender Unterschied bezüglich der Entwicklungsvorgänge im mittleren Blatte besteht darin, daß den Knospen der Ascidien der Eläoblast fehlt ²), der bei Pyrosomen und Salpen umfangreich entwickelt erscheint und von Salensky ³) als das Homologon des rückgebildeten Ruderschwanzes der Larven angesehen wird.

Wie die außerordentliche Beteiligung des Mesoderms im Stolo der Pyrosomen und Salpen bei der Bildung der mannigfachsten Gewebe und Organe, die sonst aus andern Keimblättern entstehen, durch die Genese des Keimstranges eine natürliche und volle Erklärung findet, soll weiter unten noch auseinandergesetzt werden.

Aus diesen Erörterungen geht mit vollster Deutlichkeit die außerordentliche Variabilität bezüglich der Entstehung der Knospenanlage und ihrer Umbildung zur ausgebildeten Tunikatenform hervor, eine Variabilität, mit der sich die mehr oder minder cenogenetischen Vorgänge innerhalb der Embryonalentwickelung insofern kaum vergleichen lassen, weil in dieser, wie es doch scheint, die Entstehung der gleichen Organe stets aus den gleichen Keimblättern erfolgt. Trotz der Verschiedenheiten in der Knospung der Tunikaten überhaupt zeigen aber dennoch einerseits alle Asci-

¹⁾ Kowalenky, "Sur le bourgeonnement du Perophora Listeri" (Trad. par A. Giard), Rev. d. Sc, natur. Sépt. 1874.

²⁾ Von Kowalevsky (l. c.) wurde allerdings schon in den jungen dreiblätterigen Knospenanlagen von Didemnium styliferum ein Haufen von Fettzellen beschrieben, der am Ende die Deutung als Eläoblast erfahren könnte. Jedoch läfst sich aus den bisherigen Angaben kaum eine bestimmte Auffassung gewinnen.

³⁾ Salensky, "Über die embryonale Entwickelungsgeschichte der Salpen", Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVII, 1876.

dien, andererseits die Pyrosomen und Salpen in allen wesentlichen Punkten Übereinstimmung. Solche Gegensätze und andere Gründe haben mich schon früher dazu veranlaßt, in den beiden großen knospenbildenden Gruppen der Tunikaten ein phylogenetisch selbständiges Auftreten der ungeschlechtlichen Vermehrung anzunehmen.

Auf eine Vergleichung der Entwickelung der Organe in Embryonen und Knospen will ich hier nicht nochmals zu sprechen kommen. Ich möchte nur bemerken, daß bei Pyrosomen ebenfalls eine Verschiedenheit bezüglich der Entstehung der Peribranchialräume besteht wie bei Ascidien. Denn nach Kowalevsky's Untersuchungen entstehen sie in dem jungen Cyathozooid, freilich auch in den vier ersten Ascidiozooiden, ektodermal wie bei den Ascidienlarven.

Wenn es sich darum handelt, aus der ontogenetischen Entwickelung auf Stammesverwandtschaften oder phylogenetische Vorgänge zurückzuschließen, so wird in erster Linie die Embryonalentwickelung als maßgebend betrachtet werden müssen. Denn die Knospung zeigt als eine erst spät im Tunikatenstamm selbst aufgetretene Fortpflanzungsart gegenüber den ursprünglichen Verhältnissen so tiefgehende Veränderungen, daß Schlußfolgerungen auf diese nicht ohne äußerste Vorsicht und immer erst dann gezogen werden dürfen, wenn zuerst der nämliche Bildungsvorgang in der Embryonalentwickelung zur Vergleichung herangezogen ist. —

Ganz neuerdings ist eine umfangreiche Abhandlung über Pyrosoma von Joliet 1) erschienen, in welcher besonders eingehend die Vorgänge bei der Knospung besprochen werden, nachdem von ihm bereits früher einige Mitteilungen darüber gemacht worden waren. Leider war es dem Autor nicht vergönnt, seine Untersuchungen zu Ende zu führen, und sein früher Tod machte die Ausgabe seiner Aufzeichnungen durch fremde Hand nötig. So erklärt es sich, daß dieselben nicht frei von Widersprüchen sind und den Mangel einer letzten Durcharbeitung deutlich verraten. Auch Joliet behauptet gleich mir einen mesodermalen Ursprung aller

¹⁾ L. Joliet, Études anatomiques et embryogéniques sur le Pyrosoma giganteum. Paris 1888. — Sur le bourgeonnement du Pyrosoma. Compt. rend. de l'Acad. d. Scienc., 28. Febr. 1881. — Sur le développement du ganglion et du sac "cilié" dans le bourgeon du Pyrosoma. Compt. rend. T. 94, p. 988—991. — Observations sur la blastogénèse et sur la génération alternante chez les Salpes et les Pyrosomes. Compt. rend. T. 96, p. 1676—1679.

zwischen den beiden Primärschichten in der Stolohöhle liegenden Gebilde, scheint aber, wenigstens für Nervenrohr und Peribranchialröhren, als Matrix den Eläoblast zu betrachten.

II. Die Umbildung des Stolo prolifer zur Pyrosomenkette.

Der zapfenförmige kurze Stolo, der auf dem zuletzt beschriebenen Stadium noch ein einheitliches Gebilde darstellt, wächst weiterhin in die Länge und gliedert sich dabei in eine Anzahl Abschnitte. In den Figuren 13-19 sieht man, wie das distale Stück des Stolo sich allmählich abschnürt und zu einer jungen Pyrosome ausbildet, während das proximale noch auf dem zuletzt beschriebenen Stadium verharrt. In Fig. 20, Taf. III, beginnt auch dieses sich in zwei Abschnitte zu gliedern, und in Fig. 1 zeigt sich der Stolo bereits deutlich aus drei Individuen zusammengesetzt, von denen das distale das entwickeltste ist. weiterer Gliederung des proximalen Stückes besteht die Kette aus vier Individuen (Fig. 2) und füglich aus fünf, deren Kiemendarmhöhlen und primäre Leibeshöhlen noch sämtlich miteinander kommunizieren. Dann erst lösen sich zuerst das distale und nachher die proximalen Individuen vollständig ab (Fig. 5), um ein jedes später an der oben bezeichneten Stelle selbst wieder einen Stolo zu treiben.

Somit stehen die einzelnen durch Knospung entstandenen Individuen des Stockes untereinander in keinem innigeren organischen Zusammenhange, ganz ähnlich wie dies bei den Kettensalpen der Fall ist. Stöcke, die man nur kurze Zeit in Glasgefäßen aufbewahrt hat, zeigen eine auffallende Lockerung des kolonialen Verbandes und zerfallen dann rasch in die einzelnen Individuen, an denen der Stolo prolifer hängt.

Gleich den Salpen und Pyrosomen bestehen auch die meisten Ascidienstöcke aus Einzelindividuen, die nur durch den gemeinsamen äußeren Cellulosemantel zusammengehalten werden. Nur wenige Formen, und es gehören hierher in erster Linie die sozialen Ascidien, sind dadurch ausgezeichnet, daß die primären Leibeshöhlen der Individuen miteinander kommunizieren und sogar die Entodermblätter durch eine feine Lamelle, die die Stolonen durchzieht, in Verbindung bleiben. Jedoch ist dieser anscheinend so wesentliche Gegensatz nicht durchgreifend, da die verschiedenen Individuen derselben Art sich verschieden verhalten können. Ich habe früher bei der Untersuchung der Knospung von Clavelina

gemeint, daß sich während der Entwicklung dieser sozialen Ascidie zuerst das Knospenentoderm von der entodermalen Scheidewand des Stolo, dann die ganze Knospe selbst abschnüre. Aber es scheint doch, daß ich damit nur ein ungewöhnliches Verhältnis beschrieben habe, und daß normalerweise die Einzelindividuen des Stockes miteinander inniger verbunden bleiben. Ein Gleiches wie ich bei den Clavelinen in Triest hat Lahnle 1) in Roscoff beobachtet, und er schreibt: "Encore faut-il remarquer que, dans certains cas, les individus peuvent s' isoler entièrement. C'est ainsi que l'année dernière, j'ai souvent rencontré à Roscoff des colonies de Clavelines à nombreux individus isolés par suite d'une atrophie des stolons, et alors la taille de ces blastozoïdes était plus grande qu'elle n'est d'habitude." Es gilt somit die kategorisch gehaltene Behauptung von van Beneden und Ch. Julin 2) gegenüber meinen Angaben "Seeliger se trompe quand il dit que la vésicule interne se sépare très-tôt de la cloison stoloniale Cette séparation ne se produit à aucun stade du développement" nur bedingterweise.

Wenn man die Abbildungen Fig. 1 u. 2 betrachtet, so fällt auf, worauf ich später noch werde zurückkommen müssen, daß die Körperachsen der verschiedenen zu ein und demselben Stolo gehörenden Tiere keineswegs parallel laufen. Die Endostyle der beiden distalen Knospen der Kette z. B. stehen in Fig. 1 nahezu senkrecht zueinander, und in Fig. 2 liegen die Medianebenen der vier Tiere keineswegs mehr in derselben Ebene. Die Umbildung der einzelnen Segmente des Stolo zu einer vollständigen Pyrosoma verläuft, wie schon Brooks 3) betonen konnte, sehr ähnlich mit den Vorgängen in der Salpenentwicklung.

Die durch primäres Nervenrohr und Geschlechtsstrang bestimmte Hauptebene des Stolo entspricht der Medianebene der ausgebildeten Tiere, die Neural-Hämalachse eines jeden Stolosegmentes aber der späteren Längsachse, und die Längsachse des Stolo und seiner einzelnen Segmente der späteren Dorso-Ventralachse. Es rührt dies daher, weil durch ungleichmäßiges Wachstum der verschiedenen Regionen der Segmente eine derartige Ver-

¹⁾ Lahille, Sur le système vasculaire colonial des Tuniciers. Compt. rend. de l'Acad. d. Sc., 24. Januar 1887.

²⁾ VAN BENEDEN et CH. JULIN, Recherches sur la morphologie des Tuniciers, p. 307.

³⁾ Brooks, The anatomy and development of the Salpa-Chain. Stud. f. Biol. Lab., Vol. III, Baltimore 1886.

schiebung ihrer Teile eintritt, daß die Neuralwand des Entodermrohres fast ganz zum ventral verlaufenden Endostyl und das darüberliegende primäre Nervenrohr zum dorsal gelegenen Ganglion und zur Flimmergrube wird.

1. Das Ektoderm.

Das Ektoderm des Stolo hat für die weitere Entwicklung der einzelnen Segmente zu Pyrosomen die geringste Bedeutung. Seine wichtigste Aufgabe besteht in der Bildung des äußeren Cellulosemantels, die in der durch Semper 1), Hertwig 2) und andere für alle Tunikaten festgestellten Art und Weise erfolgt. Der Mantel erreicht eine sehr bedeutende Mächtigkeit und ist für alle Individuen des Stockes gemeinsam nach Art der Synascidien. In den Abbildungen ist er nicht wiedergegeben, nur in Fig. 27 ist er eingezeichnet, wo er die junge, aus vier Individuen bestehende Kolonie umgiebt und ihr eine charakteristische Form verleiht, wie dies schon von Vogt 3) und Huxley 4) beobachtet wurde.

Unter dem Mantel liegt das durchaus einschichtige ektodermale Hautepithel, das wir auf dem vorhergehenden Stadium aus nahezu kubischen Zellen zusammengesetzt fanden. Die Zellen, deren große Kerne im netzförmigen Plasma deutlich sichtbar bleiben (Fig. 123, Taf. XXXVII), flachen sich fast durchweg außerordentlich ab in gleichem Maße, als die Gesamtfläche bei der Größenzunahme des Tieres wächst, so daß füglich unter dem Mantel nur noch ein äußerst zartes Epithel bestehen bleibt (Fig. 101 u. 102). Die weiteren histologischen Details lagen nicht im Bereiche meiner Untersuchung.

Der Ektodermschlauch, der ursprünglich gegen das Muttertier und die Nachbarindividuen desselben Stolo sich öffnete, erhält, während diese Verbindungsstellen sich schließen, zwei neue Durchbrechungen: die Ingestions- und Egestionsöffnung. Beide entstehen zunächst durch grubenförmige Einstülpungen des Ektoderms (Fig. 100, 103), deren Boden mit der vorderen Kiemendarmwand resp. äußeren Kloakenwand verwachsen und nachher

¹⁾ Semper, Über die Entstehung der geschichteten Celluloseepidermis der Ascidien. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg, Vol. II, 1875.

²⁾ Herrwis, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunikaten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. T. VII, 1873.

³⁾ C. Voor, Zoologische Briefe, Bd. I, p. 267, Fig. 281.

⁴⁾ Huxley, l. c. Taf. 31, Fig. 15.

obliterieren. Man findet in Fig. 104 den Beginn der Durchbrechung. Die Öffnung, die nur auf zwei Schnitten der Serie zu sehen ist, ist noch sehr klein und liegt exzentrisch. Der Cellulosemantel erstreckt sich eine ansehnliche Strecke namentlich in die Ingestionsöffnung hinein (Fig. 101), weil auch die eingestülpten Ektodermzellen sich an der Bildung des Mantels beteiligen.

Vom Ektoderm aus bilden sich lange, röhrenförmige Ausstülpungen, die Fortsetzungen der primären Leibeshöhle umschließen und als Blutbahnen funktionieren. In Fig. 5, Taf. XXX, sieht man den Beginn einer solchen Bildung an der hinteren, dorsalen Seite des Tieres, wo sie stets paarweise entspringen. Später wachsen die Ausstülpungen bedeutend in die Länge und durchziehen als Mantelgefäße den der ganzen Kolonie gemeinsamen Mantel, während in ihnen Muskelfibrillen zur Ausbildung gelangen. Schon die vier ersten Ascidiozooide des jungen Pyrosomastockes besitzen an der eben bezeichneten Stelle zwei Gefäße, welche bis an die Öffnung der für den ganzen Stock gemeinsamen Kloake verlaufen, um dort mit verbreiterten Enden blind abzuschließen (Fig. 33). Wenn bei auftretender ungeschlechtlicher Vermehrung an den Ascidiozooiden neue Individuen zwischen jenen und dem Kloakenrande sich einschieben, durchziehen naturgemäß die acht ältesten Blutbahnen als die längsten den ganzen Stock.

2. Das Entoderm.

Das Entoderm gliedert sich sehr bald wie der Gesamtstolo in zwei Partien, eine proximale und eine distale. Während die erstere zunächst ohne wesentliche Veränderung bestehen bleibt, entwickelt sich die letztere zu vollständig ausgebildetem Kiemendarm und Verdauungstraktus der Pyrosome (Fig. 14—20). Dieser Prozeß wiederholt sich dann bei der folgenden Segmentierung des proximalen Stoloabschnittes (Fig. 21). Naturgemäß unterscheidet sich das erste, distale Entodermsegment von den folgenden dadurch, daß es am distalen Ende blind geschlossen ist, während diese an beiden Enden mit den Nachbarindividuen kommunizieren. Es genügt daher, wenn ich die Entwicklungsvorgänge am distalen Abschnitte beschreibe.

Auf den Querschnitten findet man zunächst fast die gleichen Verhältnisse wie auf dem vorhergehenden Stadium. In Fig. 54 Taf. XXXIV zeigt sich die neurale Wand, aus welcher später der Endostyl entsteht, durch die mediane, tiefer gewordene Furche schärfer in zwei Partien gesondert. In Fig. 56 Taf. XXXV sieht man ein

weiteres Stadium, und in Fig. 71 ist der mediane Streifen der neuralen Entodermwand, der den Endostyl bildet, durch zwei weitere laterale Furchen scharf abgegliedert. Während weiterhin die Zellen dieses Streifens zum teil zu hohen Zylinderzellen, Drüsen- und Flimmerzellen sich umbilden, wie sich das aus den früheren Beschreibungen über den Bau des Endostyls ergiebt und neuerdings von Joliet¹) dargestellt wurde, verwandeln sich die benachbarten allmählich in ein Plattenepithel.

Wie sich aus Fig. 19 ergiebt, ist nunmehr die neurale Entodermwand, soweit sie zum Endostyl geworden ist, die Bauchwand der ersten Knospe und bildet mit der ursprünglichen Längsachse des Stolo einen Winkel, während sie anfänglich parallel zu dieser verlief. Dieser Winkel wird bei der weiteren Ausbildung der Knospe größer und beträgt, wenn diese die vollständige Pyrosomaform erlangt hat, 90 °. In Fig. 1 u. 2 sieht man denn auch die Endostyle der ältesten Individuen auf der Hauptachse des Stolo senkrecht stehen.

In die Endostylregion geht aber nicht die ganze neurale Wand des Entodermrohres des Stolo über, sondern aus dem proximalen Teile entsteht die der Ingestionsöffnung benachbarte, vordere Partie des Kiemendarmes. Dieselbe entbehrt der Kiemenspalten und stellt im ausgebildeten Zustand ein flaches Epithel dar, das sich aus dem kubischen des Jugendzustandes allmählich geformt hat, indem auf einem Zwischenstadium die außerordentlich großen, ziemlich dicht aneinander gelagerten Kerne in einer Weise zu sehen sind, wie es in Fig. 122 abgebildet ist.

In unmittelbarer Nähe der Stelle, an welcher die ektodermale Einsenkung der Ingestionsöffnung in die ursprünglich in doppelter Zahl angelegten entodermalen Hervorwölbungen durchbricht, entstehen eine Anzahl von Fortsätzen, die die Ingestionsöffnung umgeben, bei allen Tunikaten fast allgemein verbreitet sind und, wie ich glaube, dem Entoderm des Stolo entstammen. Man sieht diese Fortsätze in Fig. 1 u. 5 in ziemlich vollständig ausgebildeten Knospen und erkennt, daß median an der ventralen Seite eine derselben als hakenförmig gekrümmtes Gebilde besonders umfangreich hervortritt. Dieser Tentakel hat vor den anderen Zacken seine Entstehung genommen; bereits in Fig. 19 sieht man ihn auftreten. Die Fortsätze umschließen Ausstülpungen der primären Leibeshöhle und Blutbahnen, wodurch also unmittelbar an der

¹⁾ Joliet, l. c. p. 50 u. folg.

Eintrittsstelle des Wassers in den Kiemendarm schon ein Gasaustausch eingeleitet wird.

Sehr wichtige Veränderungen betreffen die beiden lateralen Wände des Entodermrohres, welchen die Peribranchialröhren anliegen, und führen zur Entstehung der Kiemenspalten. Da aber die Peribranchialröhren an der Bildung beteiligt sind, sollen die Vorgänge erst weiter unten zur Besprechung gelangen.

Vor der Kiemenregion tritt an den Seitenwänden der Flimmerbogen auf. Derselbe umkreist den vorderen Kiemendarm und mündet ventralwärts jederseits in eine Falte des Endostyls (Fig. 1, 2 u. 5). Auf den lateralen Längsschnitten durch ein junges Tier (Fig. 103, Taf. XXXVII) sieht man den Flimmerbogen im Querschnitt getroffen. Bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 118) erkennt man ihn aus zylindrischen Zellen zusammengesetzt, welche gegen die Atemhöhle zu bewimpert sind und nach vorn und hinten sehr rasch in das Plattenepithel des Kiemendarmes übergehen. Bei der Betrachtung von der Fläche (Fig. 121) erweisen sich die Kerne stabförmig und in Reihen zu 5—7 durch die Breite des Flimmerbogens angeordnet. In alten Tieren findet man in der Medianebene dorsal den Flimmerbogen sehr mächtig entwickelt, nur durch einen kurzen flimmerlosen Streifen von der Einmündung der Flimmergrube getrennt (Fig. 108).

Schr bedeutende Vorgänge spielen sich an der hämalen Wand ab, an welcher frühzeitig (Fig. 13) der Verdauungstraktus sich ausstülpt, während der ganze übrige Teil des primären Entodermrohres in den Kiemendarm sich umwandelt.

Wie die Vergleichung der Fig. 13 und 14 lehrt, beginnt die Bildung asymmetrisch, indem zunächst an der linken Seite eine taschenförmige Ausstülpung hervorwächst, die durch Vertiefung der betreffenden Rinne des Entodermrohres entstanden ist. Später (Fig. 17) zeigt sich auch auf der rechten Seite eine solche Ausstülpung; zwischen beiden liegt der Geschlechtsstrang.

In Fig. 59 u. folg. findet man eine Reihe von Schnitten durch ein solches Stadium abgebildet. Auf der proximalen, der jüngeren Knospe des Stolo zugekehrten Seite sieht man die beiden Taschen mit weiter Öffnung mit dem Kiemendarm kommunizieren (Fig. 59). Weiter distalwärts nähern sich die oberen Ränder beträchtlich (Fig. 60), bis sie endlich vollständig aneinandergepreßt im Begriffe zu verwachsen erscheinen (Fig. 61). Auf Schnitten noch weiter distalwärts sieht man auf der späteren rechten Körperseite des ausgebildeten Tieres die Tasche in eine sich verjüngende,

schwach nach links gekrümmte, blind geschlossene Röhre übergehen (Fig. 62, 63). Diese blindsackförmige Ausstülpung an der Hämalwand des primären Entodermrohres ist die Anlage zum gesamten Verdauungstraktus. Sehr gut läßt sich das Auftreten dieses letzteren am Kiemendarm in den vier ersten Ascidiozooiden beobachten. Man findet auf Taf. XXXVI, Fig. 89 einen Längsschnitt abgebildet, der deutlich zeigt, wie der Darmkanal aus einer distal zu gerichteten Ausstülpung entsteht.

Auf dem folgenden Stadium fand ich bereits den Verdauungstraktus in allen seinen Teilen angelegt. Man sieht, daß in Fig. 19 auf der rechten Seite der sehr umfangreiche Magen liegt, der durch das kurze Ösophagusrohr mit dem Kiemendarm in Verbindung gesetzt wird. An das distale Magenende setzt sich, von diesem durch Ausstülpung entstanden, ein hufeisenförmig nach links und proximal zu gekrümmtes Rohr an, das sich distal zu verjüngt und blind endigt.

Führt man durch solche Stadien Schnitte, so findet man Verhältnisse, wie sie in Fig. 71 abgebildet sind. Der gesamte Verdauungstraktus stellt eine durchaus einschichtige, aus zylindrischen Zellen bestehende, gekrümmte Röhre dar. Magen und Enddarm besitzen ein Lumen, das senkrecht zur Medianebene des Tieres komprimiert ist. Eine Bewimperung fehlt auf diesem Stadium noch durchwegs.

Den weiteren Verlauf der Entwicklung ersicht man aus Fig. 20, Indiv. III Fig. 1, Indiv. IV in Fig. 2, und Fig. 5. Bei Vergleichung dieser Abbildungen fällt auf, daß der Verdauungstraktus in verhältnismäßig geringerem Maße wächst als der Kiemendarm. Die Sonderung in die einzelnen als Ösophagus, Magen, Mittel- und Enddarm bezeichneten Abschnitte wird schärfer; namentlich treten Ösophagus und Magen deutlicher hervor. Schnitte zeigen die histologischen Details. In Fig. 72 sind Mittel- und Enddarm getroffen, und in Fig. 74 sieht man den Enddarm in seinem proximalen Teil aus Zylinderzellen zusammengesetzt. In Fig. 73 ist der proximale Teil des Magens und die rinnenförmige Basis des in ihn einmündenden Ösophagus gezeichnet. Der Enddarm ist lange Zeit blind geschlossen; erst später öffnet er sich in die Kloake. Die Afteröffnung ist ziemlich weit, wenigstens vermag ich sie auf einer ganzen Reihe von Schnitten zu erkennen, auf welchen dann die nunmehr fast kubisch gewordenen Enddarmzellen rasch in das Plattenepithel der Kloake übergehen (Fig. 109, Taf. XXXVII).

Von der Übergangsstelle zwischen Magen und Mitteldarm ent-

steht frühzeitig eine röhrenförmige Ausstülpung, deren distales Ende unter zahlreichen dichotomischen Verzweigungen gegen den Enddarm zu wächst und diesen umspinnt. Es ist dies die darmunspinnende Drüse. In Fig. 72 und 74 sind einige Äste derselben auf Querschnitten getroffen. Im späteren Alter werden die Äste immer zahlreicher (Fig. 23), und füglich kann man auf einem Querschnitt durch den Enddarm gegen ein dutzend Drüsengänge zählen.

Der übrige Teil der ursprünglichen hämalen Wand des Entodermrohres, der nicht zur Bildung des Verdauungstraktus verwertet wird, bildet die hintere Wand des Kiemendarmes. Wie die Querschnitte in Fig. 72 u. 73 lehren, stellt sie schon in jungen Tieren ein Plattenepithel dar; nur in der Medianebene findet sich ein Streifen von zylindrischen Flimmerzellen, der ventral in die bewimperte Endostylregion, dorsal in den Ösophagus führt. Man sieht auf Taf. XXXVII, Fig. 125 A ein Stück desselben auf einem Längsschnitt durch die Ösophagusregion getroffen. Über ihm lagert ein Schleimstrang, der von den Drüsenzellen des Endostyls herrührt und sich in den Ösophagus hinein erstreckt. In Fig. 125 B sind die Flimmerzellen dieser Zone bei stärkerer Vergrößerung zu sehen.

Die Dorsalwand des Kiemendarmes bildet sich erst allmählich bei dem Fortschritt der Einschnürungen, durch welche der Stolo in die Segmente zerfällt, aus den proximalen Teilen aller vier Wände des Entodermrohres. In jungen Knospen ist diese Wand von nur sehr geringer Ausdehnung und zudem durchbrochen durch die weite Öffnung, welche in die Kiemenhöhle der vorhergehenden Knospe führt. Nach und nach aber wird die Fläche immer größer, indem die Knospe besonders in der auf der Hauptachse des Stolo senkrechten Richtung wächst. Dann gewinnt auch die Dorsalseite eine zum Endostyl parallele Lage, während sie anfänglich, wenigstens in ihrem vorderen Abschnitt, einen stumpfen, dann einen rechten Winkel mit jenem bildete. Die Kommunikation mit der jüngeren Knospe wird immer feiner und geht füglich ganz verloren. Der letzte Rest liegt auf der Rückenseite weit nach vorn, hinter dem Ganglion (Fig. 21), woraus hervorgeht, daß der größere Teil des Kiemendarmrückens aus der Hämalwand des Entodermrohres sich bildet.

In der zuletzt angeführten Figur und ebenso in Fig. 1 u. 2 sieht man die Rückenwand nicht mehr glatt, sondern es erscheinen bereits drei zapfenförmige Fortsätze, die Rückenzapfen, die Fort-

sätze der primären Leibeshöhle umschließen, in welchen das Blut zirkuliert. Die Zahl der Rückenzapfen, deren wesentlichste Bedeutung darin liegt, daß sie die respiratorische Fläche des Kiemendarmes vergrößern, vermehrt sich rasch mit der Größenzunahme des ganzen Tieres. In Fig. 116, Tafel XXXVII sieht man auf einem Querschnitt den Beginn der Bildung eines solchen Organes, die sich als eine einfache Faltung des einschichtigen Epithels darstellt.

Es erübrigt mir nur noch über das ursprünglich distale Entodermende eines jeden Stolosegmentes einige Worte zu sagen. In der ältesten Knospe des Stolo ist es blind geschlossen, in allen anderen bleibt es sehr lange offen und vermittelt, indem es sich röhrenförmig auszieht, die Verbindung mit der Kiemendarmhöhle der nächst älteren Knospe an der vorhin bezeichneten Stelle ihrer Rückenseite. Von diesem Teile geht dann später, wenn die Knospe sich abgeschnürt hat, in der eingangs beschriebenen Weise die Bildung des Entodermrohres für den neuen Stolo prolifer aus. Ich habe daher diesem Abschnitte besondere Aufmerksamkeit geschenkt und ihn auf zahlreichen Schnitten untersucht. Ich fand ihn stets als einschichtige Röhre und habe nie Auswanderung von Zellen gesehen, aus welchen sich später etwa die Peribranchialröhren bilden könnten. In dieser Beziehung verweise ich auf Fig. 65, Taf. XXXV, welche einen Querschnitt durch die fragliche Stelle darstellt. An dieses Stadium reiht sich sofort dasjenige an. mit welchem ich die Beschreibung der Knospung oben begonnen habe. —

Aus der eben gegebenen Darstellung geht hervor, daß die distale Region, aus welcher in jedem einzelnen Stolosegmente das Entoderm der folgenden Knospengeneration entsteht, durchaus nicht auf einem histologisch indifferenten Stadium verharrt, sondern vielfache Differenzierungen durchmacht, bis sich die Entodermknospung einleitet. Die Zellen dieser Region sind in lebhafter Teilung begriffen, wobei sie sich besonders neural und hämal bedeutend verkleinern und zum Teil zu flachen Elementen werden. Auf diese Weise vergrößert sich die Fläche und wird zu einem röhrenförmigen Gebilde: dem Endostylfortsatz, der in das Knospenentoderm übergeht. In diesem vollziehen sich dann die zahlreichen, oben beschriebenen Umwandlungen bis zur Ausbildung des gesamten Entodermtraktus der Pyrosoma.

Bei den Salpen liegen die Vorgänge ganz ähnlich bezüglich der Umbildungen des Endostylfortsatzes des Embryos und des Entodermrohres des Stolo, mit dem Unterschiede natürlich, daß nach dem Zerfall desselben in die Segmente bei den Kettensalpen, die sich ja nur geschlechtlich vermehren, die Neubildung eines Endostylfortsatzes und Entodermrohres unterbleibt.

Am deutlichsten aber lassen sich die histologischen Veränderungen in der entodermalen Knospungsregion bei sozialen Ascidien verfolgen. Bei seiner ersten Entstehung zeigt sich der Entodermfortsatz (Epicardium) der aus dem Ei entstandenen noch solitären Form aus Zylinderzellen zusammengesetzt, die große Kerne besitzen (van Beneden et Ch. Julin I. c. Taf. IX, Fig. 4c, 4d). Später besteht er aus einem flachen, endlich aus einem äußerst feinen Plattenepithel (Taf. X, Fig. 1c bis 1f), das sich weiterhin in die Stolonen als zarte Lamelle fortsetzt. Wo dann an den Stolonen die Knospen entstehen, verwandeln sich die Plattenzellen wiederum in kubische und zylindrische (Sitzber. d. k. Akad. d. Wissensch. T. 85. Wien 1882, Maiheft. Taf. II, Fig. 1—3), die weiterhin die mannigfachsten Formen bilden können, wie sie im Kiemendarm, dem Verdauungstraktus, der darmumspinnenden Drüse und den Wänden der Peribranchialräume angetroffen werden.

Angesichts solcher Vorgänge kann man der Thatsache, daß der Endostylfortsatz aus dem vorderen Darmabschnitt sich entwickelt, aus welchem bei den Ascidienembryonen weder Chorda noch Mesoblast sich bilden, für die außerordentliche Umbildungsfähigkeit des Entodermrohres in der Knospenanlage kaum eine erklärende Bedeutung beimessen, zumal ja gerade das Mesoderm der Knospen selbständig aus der gleichen Schicht des Muttertieres sich bildet und für die Chorda überhaupt kein Homologon. wenigstens sicher bei den Ascidienknospen, vorhanden ist. den Worten van Beneden's und Ch. Julin's 1) scheint hervorzugehen, daß sie aus der Stelle des Ursprungs des Entodermfortsatzes seine weitere Bedeutung für die Knospung erklärt erachten, wenn sie sagen: "La formation d'un épicarde, qui se rattache si intimement, chez les Tuniciers, à la génèse du péricarde et du coeur, a eu pour cet embranchement une autre conséquence, c'est de rendre possible la multiplication par bourgeonnement. L'on sait, en effet, que la lame épicardique ou cloison stoloniale, simple prolongement de l'hypoblaste branchial, procédant de cette partie de l'endoderme de la Gastrula qui n'engendre, ni chorde dorsale, ni mésoblaste, qui concentre en elle toutes les propriétés de l'en-

¹⁾ VAN BENEDEN et CH. JULIN, l. c. p. 413.

doderme primitif, est la condition de la polyzoïcité de beaucoup de Tuniciers. Elle fournit aux bourgeons leur vésicule interne d'où procèdent tout au moins tous les organes hypoblastiques, qui dérivent de l'endoderme larvaire." — Ich hoffe demnächst auf diese Fragen zurückkommen zu können.

3. Das Mesoderm.

a) Die Peribranchialröhren.

Die beiden Peribranchialröhren, die in jüngeren Stolonen noch die ganze Länge kontinuierlich durchziehen (vgl. Fig. 16), zerfallen bald in einzelne, den Knospen entsprechende Segmente (Fig. 18). Sie wachsen dann besonders nach der hämalen Stoloseite zu, wo ihre medianen Ränder unterhalb des Darmkanals aneinander stoßen und obliterieren (Fig. 19), um die Kloake zu bilden. Im ganzen Vorderteile des Tieres bleiben die beiden Peribranchialröhren getrennt rechts und links liegen, wie sich das aus der Vergleichung der beiden Schnitte Fig. 103 und 114, Taf. XXXVII ergiebt. Gleichzeitig erfolgt vom Ektoderm her an der der Ingestionsöffnung gerade gegenüberliegenden Körperstelle eine Einstülpung, die dann als Egestionsöffnung in den Kloakenraum durchbricht. Inwieweit die Ektodermzellen an der Begrenzung der Kloake teilnehmen, kann ich nicht angeben, glaube aber, daß dies, wenn überhaupt, nur in sehr geringem Umfange der Fall ist.

Schon zu einer Zeit, wenn die Peribranchialröhren noch als wenig umfangreiche, ganz getrennte Räume bestehen, sieht man den Beginn der Kiemenspaltenbildung. In Fig. 14 ist erst eine rundliche Spalte zu sehen; ihre Zahl wächst rasch, indem gleichzeitig die bei ihrer Entstehung nahezu kreisförmigen Öffnungen zu sehr langgestreckten Spalten werden, die auf der Endostylrichtung senkrecht stehen (Fig. 17 u. 19). Bekanntlich erstrecken sich im ausgebildeten Zustande die Spalten durch die gesamte Breite jeder Peribranchialseite (Fig. 1, 2 und 5).

Den Beginn der ersten Kiemenspaltenbildung stellt der in Fig. 56 gezeichnete Querschnitt dar. Die aus Zylinderzellen bestehende Entodermwand ist an der betreffenden Stelle mit der inneren Peribranchialwand, die sich gegen jene gestülpt hat, verwachsen. In beiden Wänden ist bereits die Stelle erkennbar, an der sehr bald der Durchbruch erfolgen wird. In Fig. 57 ist ein Stadium durchschnitten, auf welchem auch die zweite Kiemenspalte schon aufzutreten beginnt $(ks_1 \, \text{u.} \, ks_2)$.

Aus einem weiteren Stadium stammen die Abbildungen Fig. 59

u. fg. Man findet in Fig. 61 die beiden Peribranchialröhren mächtig ausgedehnt, aber auf der hämalen Seite von der Medianebene noch ziemlich weit entfernt. In Fig. 60 ist jederseits eine zu vollständigem Durchbruch gelangte Kiemenspalte getroffen.

Die Schnitte Fig. 70 u. 71 zeigen, daß auf diesem Stadium die beiden Peribranchialröhren bereits zum unpaaren Kloakenraum median verschmolzen sind. Es ist nur die innere Wand der Peribranchialräume und Kloake eingezeichnet. Die Schnittrichtung ist gerade so ausgefallen, daß jederseits nur zwei der zahlreicheren Kiemenspalten getroffen erscheinen.

Die Figuren 72 u. 73 zeigen die Wände der Peribranchialräume und Kloake zu einem feinen Plattenepithel umgebildet. Nur die Innenwand besitzt an den Stellen, an welchen sie sich an der Auskleidung der Kiemenspalten beteiligt und in das Entoderm übergeht, flimmernde Zylinderzellen. Kurz bevor die Form feiner Plattenzellen erreicht wurde, fand man auf Flächenschnitten (Fig. 124, Taf. XXXVII) schwach umgrenzte polygonale Zellen mit außerordentlich großen, oft in Teilung begriffenen Kernen.

Was die histologischen Verhältnisse des ausgebildeten Kiemenkorbes anbelangt, so geben einige Schnitte leicht darüber Auskunft. Man findet eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit den durch GROBBEN bei Doliolum bekannt gewordenen Thatsachen. Auf einem lateralen Längsschnitt durch ein Tier, der die Kiemenspalten und die dazwischen liegenden Blutbahnen der primären Leibeshöhle im Querschnitt trifft, sieht man (Fig. 117, Taf. XXXVII) eine jede Blutbahn von vier Wänden begrenzt. Die beiden nach der Kiemendarmhöhle resp. nach den Peribranchialräumen gelegenen haben Plattenepithel, die beiden anderen, die gleichzeitig die obere und untere Wand zweier benachbarter Kiemenspalten bilden, erscheinen auf dem Querschnitt als sehr hohe Zylinderzellen mit in das Plasma eingesenkten Flimmern. Betrachtet man eine solche Wand von der Fläche (Fig. 120), so findet man, daß die zugehörigen Kernc stets in Reihen zu ungefähr sechs oder sieben nebeneinander liegen und lange Stäbchen darstellen, in welchen die chromatischen Elemente in Form einzelner Körnchen in einer Längsreihe angeordnet sind. Auf Längsschnitten durch die Blutbahnen des Kiemenkorbes (Fig. 119) erkennt man dann deutlich die einzelnen Zellen mit ihren Kernen, die dort, wo die Flimmern sitzen, eine Cuticula ausgeschieden haben.

Die Kiemenspalten dehnen sich beim allgemeinen Wachstum der jungen Knospentiere immer mehr aus. An den beiden Winkeln jeder Spalte, dorsal und ventral, liegt undifferenziertes Zellmaterial, das sich später zu den eben beschriebenen Zellformen umgestaltet.

In älteren Knospen erfolgt die Neubildung von Kiemenspalten vorwiegend, wenn nicht ausschließlich an dem hinteren, dem Verdauungstraktus nahe liegenden Ende des Kiemenkorbes. Führt man durch diese Region Schnitte, so findet man dicht unter der eben entstandenen letzten Kiemenspalte (Fig. 88, Taf. XXXVII) in der inneren Wand des Peribranchialraumes eine verdickte, aus zylindrischen Zellen bestehende Region. Es ist das die Stelle, an welcher das Längenwachstum der Wand erfolgt, während das Entoderm am Winkel der hintersten Kiemenspalte wachstumsfähig bleibt.

Der Bau des Kiemenkorbes erfährt aber noch weitere Komplikationen. Gleichzeitig mit der Ausbildung der Kiemenspalten erheben sich im Kiemendarm Längsfalten, deren konvexe Seite gegen das Lumen gerichtet ist und welche die ganze Länge der Kiemen durchziehen. In den Figuren 114 u. 116 auf Taf. XXXVII, welche Querschnitte durch eine junge Knospe darstellen, sind die Längsfalten durchschnitten. Fig. 115 giebt den Schnitt durch ein etwas älteres Stadium wieder. Die ziemlich großen Zellen des Rinnenbodens gehen rasch in die Plattenzellen des Kiemendarmes über, welche die innere Begrenzung der Blutbahnen zwischen je zwei Kiemenspalten bilden. Auf Schnitten, die durch die Kiemenspalte selbst geführt sind, erscheinen die Längsfalten natürlich als geschlossene Röhren.

b) Das Nervenrohr.

An dem segmentalen Zerfall des Stolo nimmt auch das primäre Nervenrohr teil. Bevor die Trennung erfolgt, findet man bereits (Fig. 14) die proximale Partie erweitert. Bei dem starken Wachstum der Knospe in neuro-hämaler Richtung erscheint sehr bald das Nervenrohr geknickt (Fig. 15) und an seinem distalen Ende stark verjüngt. Die verdickte, proximale Partie hat das Wachstum des Entoderms in der Medianebene neural zu beeinträchtigt, so daß es lateralwärts erfolgen mußte. Daher lagert dieser Teil des primären Nervenrohres, die primäre Nervenblase, in einer Furche des Entoderms von dessen Divertikeln seitlich begrenzt (Fig. 16). Schon auf diesem Stadium bemerkt man an der proximalen Wand der Knospe, die später den Rücken bildet, zu jeder Seite des Entodermrohres ein deutliches Zellrohr, welches an der hämalen Wand beim Geschlechtsstrang beginnt und neural in die primäre Nervenblase führt. Diese Gebilde sind durch Aus-

stülpung von der Nervenblase aus entstanden, und ich deute Querschnitte wie die in Fig. 50, Taf. XXXIV und Fig. 68, Taf. XXXV abgebildeten als den Beginn dieser Bildung.

Auf dem folgenden Stadium schwindet der distale verdünnte Teil des primären Nervenrohres, der über dem späteren Endostyl verlief, indem er wahrscheinlich ganz in die Nervenblase einbezogen wird. Dann findet man (Fig. 17) eine ziemlich umfangreiche Blase, von welcher hämal zu in einem sehr stumpfen Winkel zwei Röhren ausgehen, welche wie zwei Schenkel den entodermalen Verbindungsgang zwischen zwei benachbarten Knospen umgreifen (Fig. 18). An den hämalen Enden vereinigen sie sich unterhalb des Entodermrohres, so daß also auf diesem Stadium das Nervensystem nach Art einer Ringkommissur als vollständig geschlossene Röhre den entodermalen Verbindungsgang zur vorhergehenden Knospe umgiebt.

Führt man durch ein solches Stadium Schnitte, so zeigt sich die Nervenanlage durchaus einschichtig. In Fig. 66 ist die Nervenblase, deren äußere, dem Ektoderm zugekehrte Wand etwas größere Zellen besitzt, in Fig. 67 sind die beiden lateralen Schenkel getroffen. Noch einige Schnitte weiter hämal zu findet sich die Verbindung zwischen diesen beiden. Auch in dieser zeichnen sich die Zellen des hämalen, dem Ektoderm zugekehrten Bodens gegenüber den inneren durch bedeutendere Größe aus (vgl. Fig. 89, Taf. XXXVI).

Auf dem wesentlich gleichen Stand findet man das Nervensystem in Fig. 19, nur daß es neuralwärts nicht mehr bis an die äußerste Stelle der Knospe reicht, sondern von dieser bereits ein Stück entfernt liegt. Es rührt dies daher, daß von nun an die Nervenanlage verhältnismäßig viel schwächer wächst als der übrige Körper. Ein ganz ähnliches Verhältnis findet sich bei den Salpenknospen, bei welchen in jungen Stadien die Nervenmasse einen beträchtlichen Teil der gesamten Körpersubstanz beträgt, in alten Tieren dagegen das Ganglion relativ so klein ist, daß es von den ersten Beobachtern hat übersehen werden können.

Der weitere Verlauf der Entwicklung charakterisiert sich durch die Bildung des definitiven Ganglions. Während die beiden seitlichen Nervenröhren und ihre hämale Verbindung immer dünner werden und ihr Lumen verlieren, beginnt die Neuralblase an ihrer äußeren Wand, und wie ich glaube, an einer beschränkten ziemlich weit nach vorn gelegenen Stelle 1) in die primäre Leibeshöhle

¹⁾ Ein Ähnliches behauptet auch Joliet l. c.

hinein Zellen zu sprossen, welche weiterhin das definitive Ganglion bilden. Man sieht in Fig. 21, Individuum II, diesen Vorgang an einem Totalpräparat, und in Fig. 20 findet man bereits die innere Wand der Nervenblase an der vordersten Stelle in den Kiemendarm geöffnet. Auf dem in Fig. 110, Taf. XXXVII abgebildeten Querschnitt ist die Stelle getroffen, an welcher die Proliferation stattfindet. Bald dahinter, wo die neurale Blase sich in die beiden lateralen Äste zu gabeln beginnt (Fig. 111), ist das Ganglion scharf von dieser geschieden.

Bald darauf findet man das Ganglion ganz getrennt der ursprünglichen Neuralblase aufliegend (Fig. 104 u. 112, Taf. XXXVII). Diese letztere gestaltet sich nunmehr zur Flimmergrube um, die in ihrer vordersten in den Kiemendarm geöffneten Region aus Zylinderzellen besteht (Fig. 108) und daselbst oft eingedrungene Fremdkörper zeigt. Der hintere Teil wird zu einer Röhre, deren hinteres, blind geschlossenes Ende nahezu in einem rechten Winkel gegen die Ektodermwand geknickt erscheint (Fig. 21). An der Krümmungsstelle bemerkt man auf diesem Stadium bereits eine sackartige Erweiterung mit verdickter Wandung, welche das Homologon der sogenannten Hypophysisdrüse der Ascidien ist.

Das Ganglion selbst stellt dann ein der Flimmergrube gegenüber ziemlich mächtiges Organ dar, in welchem die auf dem vorhergehenden Stadium noch durchaus gleichartigen Zellen sich in periphere Ganglienzellen und in zwei Partien zentral gelegener Punktsubstanz differenzieren. An der hinteren und ventralen Seite tritt Pigment auf, wodurch die Entwicklung des Sehorganes sich einleitet (Fig. 113, Taf. XXXVII).

Die beiden Lateralstränge haben sich mit dem hintersten Ende des Ganglions verbunden, das bis zum Ende der Flimmergrube reicht, in welches jene Stränge ursprünglich übergingen. Nunmehr stellen sie zwei dorsal verlaufende, mächtige Nervenstränge dar, die an ihrem hinteren Ende je eine umfangreiche gangliöse Anschwellung besitzen. In Fig. 116 findet man einen Querschnitt abgebildet, auf welchem diese Nerven getroffen sind. Auf der linken Seite der Figur ist das hintere Ganglion bereits durchschnitten. Einige Schnitte weiter nach hinten zu trifft man die hämale Verbindung zwischen beiden Nervenstämmen, welche ebenfalls ihr Lumen bereits verloren hat und zu einem einfachen quer verlaufenden Strang geworden ist. Die definitive Ausbildung des Nervensystems und Auges am Ganglion hat mich nicht beschäftigt, und ich muß mich auf die Bemerkung beschränken, daß die übrigen

seitlichen Nerven im Gegensatze zu den beiden starken hinteren erst später vermutlich vom Ganglion aus entstehen.

Zum Schlusse dieser Beschreibung möge noch die Bemerkung Raum finden, daß die gleichen Entwicklungsvorgänge bei der Bildung der vier ersten Ascidiozooide stattfinden. Auf einem bestimmten Stadium bemerkt man auch bei diesen die beiden mächtigen hinteren Nervenröhren, die kommissurartig hämal vom entodermalen Verbindungsgang mit einander verbunden sind und sich später in die beiden ersten nach hinten zu verlaufenden Nerven umbilden (Fig. 31), welche durch ihre Mächtigkeit auffallen. —

Sonach zeigt die Entwicklung des zentralen Nervensystems in den Knospen der Pyrosomen eine vollständige Übereinstimmung mit den Vorgängen in der Salpenknospung. Auch bei dieser bilden sich Ganglion, Sinnesorgan und Flimmergrube aus der primären Nervenröhre des Stolo, wenngleich ich freilich eine Andeutung der sogenannten Hypophysisdrüse nicht habe finden können, wenigstens auf den von mir untersuchten Stadien. Wie ich oben bereits erwähnt habe, ist aus den bisher vorliegenden Angaben über die Knospung der Ascidien eine Übereinstimmung bezüglich der Entstehung der gleichen Organe nicht zu entnehmen. Freilich erscheinen Beobachtungsfehler in dieser schwierig zu untersuchenden Frage nicht ausgeschlossen.

Interessant ist die Ähnlichkeit der beschriebenen Entwicklungsvorgänge mit den Prozessen, die sich in der Embryonalentwickelung abspielen, worüber für Salpen die genauesten Angaben vorliegen. Es ist anzunehmen, daß auch in den andern Tunikatengruppen Flimmergrube und Ganglion sich ähnlich bilden werden. In jungen Salpenembryonen nun finden wir ebenfalls die gemeinsame Anlage für diese Organe in Form einer Zellblase, die aber im Gegensatze zur primären Nervenröhre der Knospen aus dem Ektoderm sich herleitet. Der Vorderabschnitt dieser primären Nervenblase öffnet sich in den Kiemendarm und wird zur Flimmergrube; der hintere verwandelt sich in Ganglion und Sehorgan. Das Proliferieren des definitiven Ganglions aus der primären Nervenröhre in Pyrosomaknospen wird leicht als ein cenogenetischer Vorgang auf jenen zurückgeführt werden können.

Für die Beurteilung der morphologischen Bedeutung der Flimmergrube sind diese entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen von allergrößter Bedeutung. Es liegt mir hier fern, auf diese in so überaus verschiedener Weise beantwortete Frage einzugehen, ohne neue Beobachtungen aus der Embryonalentwicklung der Ascidien

beibringen zu können. Nur die Bemerkung möchte ich nicht unterdrücken, daß die Beobachtungen über Salpen und Pyrosomen der Julin'schen Auffassung 1), mit welcher sich seither wohl der größere Teil der Forscher befreundet hat, nicht günstig erscheinen, ebensowenig wie die bei der Beobachtung des lebenden Objektes gewonnenen Befunde, die neuerdings wieder von Joliet 2) vorgebracht wurden, daß die Flimmerbewegung in diesem Organe gegen die sogenannte Hypophysisdrüse und nicht gegen den Kiemendarm zu gerichtet erscheint. Freilich spricht dieses Verhalten nur gegen die physiologische Deutung des zuletzt genannten Organes als Drüse, was aber nicht als wesentlich in Betracht kommen kann, wenn es sich nur darum handelt, die Homologie eines Organes festzustellen. Um so schwerwiegender fallen dann aber die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge ins Gewicht.

Noch in einer andern Beziehung sind die Beobachtungen über die Umbildungen des primären Nervenrohres in Pyrosomaknospen lehrreich: nämlich in betreff der sog. Hypophysisdrüse selbst. Gegenüber den großen solitären Ascidien zeigen sich hier allerdings nur rudimentäre Verhältnisse; nichtsdestoweniger läßt sich da deutlicher, als es bei andern Tunikaten geschehen ist, verfolgen, wie sich dieses Organ von der dem Kiemendarm zugekehrten Wand des primären Nervenrohres resp. der Flimmergrube aus bildet, mit der es ein einheitliches Gebilde darstellt. Es wird zu untersuchen sein, ob dies Verhalten nicht allgemein für Tunikaten gültig sei.

c) Die freien Mesodermzellen.

Die in der Stolohöhle zwischen den bisher beschriebenen epithelialen Gebilden liegenden Mesenchymzellen haben für die weitere Entwicklung eine wichtige Bedeutung.

Ein kleiner Teil dieser Zellen wird zu Blutzellen. Dieselben werden mit der Leibesflüssigkeit in den als Blutbahnen persistierenden Räumen der primären Leibeshöhle bewegt. Zwischen den Kiemenspalten sind die runden, mit deutlichem Kern versehenen Blutzellen leicht nachzuweisen (Fig. 119, Taf. XXXVII).

Andere Mesenchymzellen erscheinen bald fixiert als echte

¹⁾ CH. JULIN, Étude sur l'hypophyse des Ascidies et sur les organes qui l'avoisinent. Bullet. de l'Acad. r. de Belgique, 3^{me} sér. T. I, Nr. 2, 1881. — Recherches sur l'organisation des Ascidies simples. Arch. de Biol., Vol. II, 1881.

²⁾ L. Joliet, l. c., p. 80 u. fg.

Bindegewebszellen und scheiden eine homogene Zwischensubstanz aus, welche in alten Tieren die primäre Leibeshöhle bis auf die Blutbahnen erfüllt.

Die Bildung von endothelartigen Auskleidungen der größeren Blutbahnen in älteren Tieren habe ich nicht verfolgt; es ist aber immerhin möglich, daß sich eine solche wird konstatieren lassen, wenn auch freilich nur in beschränkterem Maße als bei anderen größeren Tunikaten. Bei den Salpen konnte ich die Entstehung von Endothelien direkt beobachten und habe früher bereits eine ausführliche Beschreibung gegeben: "Nur ein verhältnismäßig kleiner Teil (von Mesenchymzellen) vereinigt sich zur Bildung von Zellblättern, die stets endothelartig ein feines Plattenepithel darstellen. Derartige Plattenepithele entstehen gleichzeitig an mehreren Stellen und verbinden sich späterhin teilweise 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 teilweise 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 Endothels der Blutbahnen erfolgt in ganz ähnlicher Weise (wie das darmumschlingende Endothel), 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. X). 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." ("Die Knospung der Salpen", p. 83 u. 84.)

In ganz ausgebildeten Tieren habe ich diese Verhältnisse nicht untersucht, aber in einer soeben erschienenen Abhandlung von Todaro¹) wird ausdrücklich ein zusammenhängendes Endothel der Blutbahnen bei Salpa Tilesii und S. bicaudata erwähnt. "Dirò fin d'ora che tutti i seni sanguigni, grandi e piccoli, di questi animali, compresi anche quelli che formano le reti a strette maglie,

¹⁾ F. Todaro, Sull' omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tunicati. Rendiconti d. R. Accad. dei Lincei, Vol. IV, Fasc. 12, 2º Semest., 16. dic. 1888, p. 439.

Bd, XXIII, N, F. XVI.

hanno una parete costituita da un semplice strato endoteliale di cellule piatte che nella sezione si presentano fusiformi."

Es erscheint somit van Beneden's und Julin's Vermutung, daß den Tunikaten eine endothelartige Begrenzung der Blutbahnen fehle 1), nicht bestätigt, und es sollte mich gar nicht Wunder nehmen, wenn bei manchen großen, ganz ausgebildeten Formen auch innerhalb der Herzhöhle eine solche sich nachweisen ließe. Dann müßten allerdings diese Autoren ihre Auffassung über den Mangel einer jeglichen genetischen Beziehung des Herzens der Vertebraten und Tunikaten, die ich übrigens zum Teil aus andern Gründen vollständig teile, etwas modifizieren. Scheint es doch ohnehin etwas auffallend, wenn sie bei dieser Auffassung die Behauptung aufstellen: "Il nous paraît évident que le courant ventral des Tuniciers est homologue de la portion sous-intestinale de l'appareil circulatoire de l'Amphioxus et des Vertébrés, que le courant dorsal des Tuniciers est homologue de l'ensemble des vaisseaux aortiques des Vertébrés et de l'Amphioxus" (l. c. p. 411), gleichzeitig aber die Blutbahnen einer epithelialen Begrenzung entbehren lassen. Eine Homologisierung von Höhlungen des Körpers hat aber doch wohl nur dann Sinn, wenn die volle Gleichwertigkeit der sie umschließenden Wandungen zugegeben wird, was van Beneden und Julin in diesem Falle für Tunikaten und Vertebraten kaum thun werden.

An drei Stellen findet man die Mesenchymzellen in größerer Zahl angehäuft. Erstlich am Rücken (Fig. 1, 2 u. 5), wo sie von Keferstein und Ehlers²) als länglicher Zellhaufen bezeichnet und als ein embryonales Organ aufgefaßt worden sind. In Fig. 1, Ind. II, und Fig. 2, Ind. III, sieht man hämal vom entodermalen Verbindungsgang eine Zellgruppe liegen, welche die Anlage desselben darstellt. Später dehnt sie sich neuralwärts zu aus neben den lateralen Nervenröhren, rechts und links vom Entodermrohr. Einige Zeit nach Schwund dieses letzteren sieht man noch immer im vorderen Abschnitt des Rückens die beiden Teile des dorsalen Mesenchymhaufens unverbunden (Fig. 116,

2) KEFERSTEIN und EHLERS, Zoologische Beiträge, Leipzig, 1861.

¹⁾ VAN BENEDEN et JULIN, l. c. p. 409. "La seule différence que l'on constate résulte de l'absence complète, tout au moins chez certains Tuniciers, peut-être chez tous, d'un endothélium cardiaque. Mais cette différence perd beaucoup de son importance quand on se rappelle d'une part que tous les vaisseaux sont dépourvus, chez ces Tuniciers, de revêtement endothélial "

Taf. XXXVII). Unter den Zellen herrscht sehr reiche Vermehrung, und es scheint auch von dieser Region die Bildung der Blutzellen auszugehen. Man findet in Fig. 87, Taf. XXXVI, einige Teilungserscheinungen abgebildet und erkennt da deutlich die zellige Natur der einzelnen Elemente, die mit Unrecht geleugnet wurde.

In der Höhe des Flimmerbogens liegt jederseits in der primären Leibeshöhle eine Zellgruppe, welche Keferstein und Ehlers als linsenförmigen Körnerhaufen bezeichnet haben und Huxley "circular cellular patch, probably a renal organ" nennt. In den Abbildungen auf Taf. XXX und auf dem Schnitt Fig. 103, Taf. XXXVII, erkennt man Form und Lage der betreffenden Zellgruppe. Die einzelnen Zellen erscheinen bei älteren Tieren durch den gegenseitigen Druck ein wenig polygonal gestaltet. Sie besitzen einen deutlichen Kern und spärliches, in zartem Netzwerk verteiltes Plasma. Die Lückenräume sind mit Fettstoffen vollständig erfüllt, die bei Alkoholbehandlung ausgezogen werden, so daß die Zellen in solchen Präparaten ein schaumiges Aussehen haben, während sie in Osmiumpräparaten intensiv dunkel erhalten bleiben.

Sehr ähnlich verhält sich das Gewebe im Eläoblast. Dieser entsteht aus den Mesenchymzellen, welche sich frühzeitig im distalen Abschnitt eines jeden Stolosegmentes rechts und links dem Ektoderm dicht anlegen. Auf den Schnitten Fig. 75—78 sieht man die Eläoblastanlage getroffen. Auf so jungen Stadien fehlen noch die Fettablagerungen in den Zellen. Die beiden seitlichen Teile wachsen neural und hämal gegen die Medianebene zu, in welcher sie sich vereinigen, so daß der Eläoblast als ein breiter Ring den distalen Darmabschnitt umgiebt (Fig. 18, Taf. XXXI, u. Fig. 64, Taf. XXXV). Lange Zeit erkennt man die mediane Naht. Auf der hämalen Seite findet die Verwachsung nur auf einer kleinen Stelle statt, denn auf der größeren Strecke bleibt hier der Geschlechtsstrang der Knospe liegen, so daß die Eläoblasthälften daselbst ziemlich weit voneinander entfernt sind (Fig. 78, 80 u. 81, Taf. XXXVI).

In jungen, aber bereits ausgebildeten Tieren besitzt der Eläoblast eine verhältnismäßig sehr beträchtliche Ausdehnung. Wenn später die Bildung des Stolo prolifer beginnt, wird er kleiner, indem das aufgespeicherte Nährmaterial diesem zu Gute kommt, und erscheint endlich, wenn in alten Tieren der Stolo ganz ausgebildet ist, vollständig geschwunden. Die Verwertung des Eläoblastmateriales beginnt, wenn die Isolierung der Knospen so weit vorgeschritten

ist, daß die Ernährung durch die Blutflüssigkeit vom Muttertiere aus unmöglich geworden ist.

Die Entwicklung der Muskulatur aus den Mesenchymzellen weist einige interessante Verhältnisse auf. Ich habe die Entstehung des Ringmuskels um die Ingestionsöffnung und des Kloakenmuskels verfolgt. Um die ektodermale Einsenkung, an deren Basis die Ingestionsöffnung zum Durchbruch gelangt, gruppieren sich frühzeitig Mesenchymzellen zu einem kreisförmigen Zellstrang. Querschnitte durch denselben (Fig. 100, 104, Taf. XXXVII), lassen 5-7 Zellen erkennen, welche fürs erste von den übrigen Mesenchymzellen nicht verschieden sind, nur daß sie dichter aneinandergepreßt erscheinen und die Zellgrenzen, wenigstens bei den von mir angewendeten Konservierungsmethoden, nicht nachweisbar sind. Ein noch jüngeres Stadium dieser Muskelanlage fand ich auf Schuitten durch junge Ascidiozooide, welche als Kette dem mächtigen Cyathozooid anhaften und ungefähr dem von Kowalevsky in Fig. 47 abgebildeten Stadium gleichen. In Fig. 92, Taf. XXXVI, findet man einen solchen Schnitt durch die eben gebildete Ingestionsöffnung gezeichnet und sieht den Muskel auf der einen Seite nur zwei, auf der andern drei Zellen stark. An der Peripherie, von welcher sich die Kerne zurückziehen, treten die Fibrillen auf und erlangen sehr bald eine bedeutende Stärke. Sie sind bandartig (Fig. 102) und verlaufen in der Längsrichtung des Ringmuskels, so daß ihre Kontraktionen die Ingestionsöffnung schließen, während deren Öffnung durch die Elastizität des äußeren Mantels bewirkt wird. Auf einem Querschnitt durch den Muskel erkennt man (Fig. 101), daß die Fibrillenbänder von verschiedener Breite sind und an der Peripherie radiär stehen. Die breitesten Fibrillen liegen gegen die Ingestionsöffnung zugekehrt, die schmalsten diesen gerade gegenüber, dazwischen die übrigen in kontinuierlicher Größenfolge. In der Mitte des Muskels findet man auf zahlreichen Schnitten noch die Kerne der früheren Mesenchymzellen neben accessorischen Einschlüssen.

Es geht aus dieser Darstellung hervor, daß der Muskel um die Ingestionsöffnung rein mesenchymen Ursprungs ist, in seinem fertigen Bau aber die Charaktere trägt, welche die Brüder Herrwig 1) der Epithel- resp. Mesoblastmuskulatur zuschreiben. Unter

¹⁾ Hertwig, Die Cölomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes, Jena 1881.

den Ascidien ist es mir früher 1) bei Clavelina nicht möglich gewesen, zwischen den Fibrillen der Längsmuskeln Kerne nachzuweisen, und ich hatte darauf hin dieselben auch ihrem histologischen Bau nach als Mesenchymmuskeln in Anspruch genommen. Inzwischen haben van Beneden und Julin 2) die Kerne aufgefunden, und danach scheint es, daß die histologische Beschaffenheit der Muskeln überall die gleiche sei. Demnach bewahrheitet sich im Typus der Manteltiere die so überaus bestechende Herrwig'sche Auffassung nicht, daß nämlich der histologische Bau des ausgebildeten Muskels auf eine ganz bestimmte Genese schließen lasse, und umgekehrt.

Ganz ähnlich verhält es sich mit den beiden Muskeln, welche an der äußeren Wand der Peribranchialräume, dort wo diese in die Kloake übergehen, liegen und von denen je einer rechts und links fast über den halben Umfang des Tieres sich erstreckt. Die beiden Muskeln liegen in gleicher Höhe (Fig. 103, Taf. XXXVII, ein Schnitt, welcher etwas schräg ausgefallen ist) und wirken ähnlich wie ein Ringmuskel, der in der Medianebene dorsal und ventral unterbrochen ist und demgemäß neue Insertionen gewonnen hat.

In jungen Tieren stellt jede Muskelanlage einen Strang von Mesenchymzellen dar. Wie der Querschnitt Fig. 105 lehrt, sind seine Kerne stärker färbbar als die benachbarten der äußeren Peribranchialwand. Es schien mir das wichtig, weil ich a priori aus dem histologischen Charakter des fertigen Muskels eher einen epithelialen Ursprung vermutete. Auf einem folgenden Stadium, Fig. 106 (ein Schnitt, der den Muskel nicht ganz senkrecht traf, weshalb sein Querschnitt eine besonders langgestreckte, elliptische Form zeigt), erkennt man an der Peripherie des Zellstranges einzelne Fibrillen, und in jungen ganz ausgebildeten Tieren findet man dieselben bereits viel ansehnlicher geworden, während die in der Mitte gelegenen Kerne kleiner sind als in jüngeren Stadien (Fig. 107). In ganz alten Tieren, namentlich von Pyrosoma giganteum, besitzen die Fibrillen eine außerordentliche Mächtigkeit und erstrecken sich nahezu bis in das Zentrum des Gesamtmuskels hin.

Aus dem Mesenchym nehmen endlich auch Herz und Perikardium ihren Ursprung. Das erste Auftreten dieses Organes

¹⁾ Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVIII.

²⁾ VAN BENEDEN et CH. JULIN, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. de Biologie, Vol. VI, 1886.

konnte ich in sehr frühen Stadien bereits beobachten. Wenn der Stolo durch eine Einschnürung in zwei Segmente zu zerfallen beginnt (Fig. 14), erscheint am distalen Ende der rechten Peribranchialröhre der älteren Knospe hämalwärts ein kleiner Zellhaufen, der sich eine Strecke weit distal zu erstreckt. Beim ersten Auftreten fand ich ihn etwa aus zwanzig Zellen zusammengesetzt. In Fig. 75 u. 76, Taf. XXXVI, sind zwei Schnitte durch die Herzanlage gezeichnet, aus welchen die vom Peribranchialraume unabhängige Entstehung aus Mesenchymzellen des Stolo hervorgeht. Auf Schnitten, die noch weiter distal zu geführt sind, findet man die Zellgruppe zwei und füglich nur eine Zelle breit, dem Entodermrohre anliegend, aber stets von demselben deutlich gesondert, so daß ich eine entodermale Entstehung des Herzens, die ich bei Ascidien konstatiert und die bereits van Beneden und Julin und Maurice 1) bestätigt haben, für ausgeschlossen halten muß.

Jetzt tritt sehr bald im Zentrum des kleinen Haufens ein Lumen auf, um welches sofort, beim ersten Auftreten schon die Zellen in einem einschichtigen Epithel angeordnet erscheinen. Die Kerne dieser primären Herzblase, die sich bereits vermehrt haben, sind etwas kleiner und stärker färbbar als die der benachbarten Peribranchialröhre (Fig. 77). Wie sich aus der weiteren Entwicklung ergiebt, ist der aufgetretene Hohlraum die Perikardialhöhle. Auf einem fast gleichen Stadium findet man das primäre Herzbläschen in den Figuren 62 u. 63 auf Taf. XXXV, in welchen das proximale Ende derselben durchschnitten ist, das sich zwischen Peribranchialraum und Darm einschiebt.

Weiterhin streckt sich das Bläschen, das auf der rechten Seite des Kiemendarmes gelagert bleibt, beträchtlich in die Länge und gewinnt etwa birnförmige Gestalt (Fig. 21, Individuum II). In Fig. 78, Taf. XXXVI, ist ein Längsschnitt durch dieses Stadium abgebildet, aus welchem man erkennt, daß die dem Darm noch immer mit konvexer Fläche zugekehrte Wand aus größeren Zellen besteht als die äußere. Das distale Ende des rechten Peribranchialraumes legt sich dicht an den proximalen Saum des primären Herzbläschens an (Fig. 79) und überdeckt es bereits an manchen Stellen. Auf diesem Stadium könnte man leicht versucht sein, das Herzbläschen für einen abgeschnürten Teil des Peribranchialraumes zu halten.

¹⁾ MAURICE, Étude monographique d'une espèce d'ascidie composée, Liège, 1888, p. 254.

Der Schnitt Fig. 80, der einem Stadium entstammt, das dem Individuum III in Fig. 2 nahezu gleicht, zeigt das Organ bereits bedeutend vergrößert und giebt eine deutliche Vorstellung über die dasselbe zusammensetzenden Zellformen. Der Schnitt hat die ganze Endfläche getroffen, in welcher die großen Kerne auffallen.

Das primäre Herzbläschen gelangt allmählich bei der Vergrößerung des Kiemendarmes an die hintere Wand desselben und dorsal vom Endostylfortsatz, während es anfänglich seitlich lag. Die dem Kiemendarm zugekehrte Wand beginnt sich jetzt gegen die entgegengesetzte einzustülpen (Fig. 82). Dieser Prozeß schreitet rasch vor, und sehr bald ist ein Doppelrohr gebildet, das der hinteren Kiemendarmwand dicht anliegt, in seiner Medianebene aber einen Spalt besitzt, an welchem äußere und innere Schicht ineinander übergehen (Fig. 81 u. 83). Die äußere Schicht, die aus Plattenzellen besteht und welcher der Eläoblast dicht anliegt, ist das Perikardium; die innere, die nach Art eines echten Muskelepithels Fibrillen bildet, ist der Herzschlauch. Schon in jungen Tieren sind die beiden Ränder einander sehr genähert, jedoch nicht so dicht, daß nicht Blutkörperchen hindurchtreten könnten. Dadurch aber, daß das Herz der hinteren Kiemendarmwand dicht anliegt, wird durch diese der Austritt des Blutes verhindert. Nur an zwei Stellen, den Ostien, bleibt der Spalt unverschlossen, durch welche dann die Blutein- und Ausfuhr aus der Herzhöhle in die Lückenräume der primären Leibeshöhle und umgekehrt erfolgen kann.

Besondere Gefäße gehen, wenigstens in jüngeren Tieren, vom Herzen nicht aus, sondern das Blut zirkuliert in den Lückenräumen, welche zwischen dem spärlichen Bindegewebe von der primären Leibeshöhle noch übrig geblieben sind. Im Kiemenkorbe sind allerdings auf die oben beschriebene Art und Weise durch Faltungen des Kiemendarmes und der inneren Peribranchialwand regelmäßig verteilte Blutbahnen geschaffen, welche, wenigstens in üngeren Knospen, von Epithel begrenzt sind. Später allerdings scheinen diese weiten Bahnen durch ein zartes Bindegewebe von homogener Zwischensubstanz und spärlichen Kernen an vielen Stellen eingeengt zu werden, so daß auch da die Blutbahnen einer geschlossenen epithelialen Begrenzung entbehren.

Die eben beschriebene Entwicklungsweise des Herzens in Pyrosomaknospen stimmt in allen wesentlichen Punkten mit den Vorgingen überein, wie ich sie bei der Salpenknospung beobachtet

habe, mit dem einzigen Unterschiede, daß sich da, wie ich glaubte, das primäre Herzbläschen von einer der beiden Peribranchialröhren (Seitenstränge) aus bildet.

Auch zwischen Knospung und Embryonalentwicklung der Pyrosomen scheint Übereinstimmung zu herrschen, da sich nach den Untersuchungen von Kowalevsky im Cyathozooid das Herz und Perikardium ebenfalls aus einem Mesenchymzellhaufen entwickeln sollen.

Bemerkenswerte Unterschiede treten aber zu Tage, wenn wir die Vorgänge aus der Entwicklung der Ascidien mit der der Pyrosomen und Salpen vergleichen. In Knospen und Embryonen der Ascidien entsteht das Herz entodermal, aber verschieden in den beiden Entwickelungsweisen.

In den Embryonen sind es zwei solide entodermale Wucherungen, welche sich später aushöhlen und zu einem unpaaren Raum, der ersten Anlage der Perikardialhöhle, verschmelzen. Dazu kommt ein von van Beneden als Epikardium bezeichnetes Gebilde, welches in jüngeren Stadien die paarige Kommunikation der Perikardialhöhle mit der Kiemendarmhöhle vermittelt, später vom Herzen sich abtrennt und ein selbständiges Organ darstellt, das zwischen diesem und dem Darmtraktus gelegen ist und den medianen Spalt der Herzhöhle, die Herzraphe, verschließt. In den Kiemendarm mündet das Epikardium durch zwei Öffnungen, nach hinten zu stellt es einen einheitlichen Raum dar, der sich rasch verjüngt, bis schließlich die Wandungen als zwei dicht aneinandergepreßte Lamellen den hintersten Leibesabschnitt durchziehen. Ich habe dieses Organ auf jüngeren Stadien bei Clavelina beschrieben und abgebildet (Die Entwicklung der socialen Ascidien, Jen. Zeitschr. f. Naturw., XVIII, Fig. 44, 45, 47, 56), konnte aber die Bedeutung desselben für die Knospung nicht erkennen, da ich, wie ich in meiner damaligen Arbeit ausdrücklich betonte, die aus dem Ei entstandene Solitärform niemals zur ungeschlechtlichen Vermehrung sich anschicken sah. Dies haben aber van Bene-DEN und Julin beobachtet, und sie geben an, daß aus diesem entodermalen Epikardium das Entodermrohr der Knospen sich bilde, daß es also bei der ungeschlechtlichen Vermehrung dieselbe Rolle spiele wie der Endostyl- oder Entodermfortsatz der Pyrcsomen und Salpen.

Jedoch zeigt sich hier ein bemerkenswerter Unterschied. Der Entodermfortsatz der Ascidien, das Epikardium, liegt nämlich dorsal vom Herzen, zwischen diesem und dem Verdauungstraktus; der der Pyrosomen dagegen ventral vom Perikardium, zwischen diesem und der äußeren ektodermalen Leibeswand. Bei Ascidien legt sich der Entodermfortsatz dicht an die dorsale Wand des Perikardiums an und verschließt somit den äußerst schmalen Spalt der Herzhöhle, an welchem die endothelartige Wand des Perikardiums in das Muskelblatt der Herzwandung sich umschlägt, um nur vorn und hinten an je einer Stelle den Ein- und Austritt des Blutes zu ermöglichen. Bei den Pyrosomen wird dieser Spalt durch die hintere Wandung der Kiemendarmhöhle selbst verschlossen, was sich aus der eben erwähnten Lagerung des Herzens und Endostylfortsatzes ergiebt. Es tritt somit bei den Pyrosomen die ausschließliche Bedeutung dieses Gebildes als Entodermbildner für den Stolo scharf hervor.

In den Ascidienknospen liegen, wie van Beneden und Julin auseinandergesetzt haben, die Verhältnisse bezüglich der Herzbildung ganz anders als in Embryonen. Der Entodermfortsatz oder das Epikardium der solitären aus dem Ei stammenden Form geht als eine aus zwei dicht aneinandergepreßten Lamellen von Plattenzellen bestehende Scheidewand in die Stolonen hinein. An gewissen Stellen in diesen entstehen die Knospen, deren Entoderm von den Entodermlamellen des Stolo geliefert wird, die wiederum ein Lumen zwischen sich gewinnen und deren Plattenzellen die mannigfachsten histologischen Umbildungen zu Zylinderzellen, kubischen Elementen u. s. w. erfahren. Aus dem äußersten distalen, in die Knospen übertretenden Entoderm wird der Kiemendarm, der als besondere Ausstülpung den Verdauungstraktus bildet. Aus dem proximalen, der die Verbindung zwischen Kiemendarm und Entodermlamellen im Stolo herstellt, entsteht das Herz. Und zwar ist die Perikardialhöhle ebenso wie in Embryonen ein von der Entodermhöhle abgeschnürter Teil, der sich nach hinten zu verjüngt und schließlich schwindet, weil Herz- und Perikardialwand, die ihn begrenzen, zu zwei dicht aneinandergepreßten Lamellen werden, um die Scheidewand zwischen den beiden Blutbahnen in den Stolonen zu bilden. Die Herzhöhle dagegen ist, wie überall bei den Tunikaten, ein besonderer Raum der primären Leibeshöhle.

Die bisherigen Angaben bezüglich der Bildung des Herzens in den Embryonen der übrigen Tunikatenordnungen lassen sich an Genauigkeit mit denen über Ascidien nicht vergleichen, und so wird sich später wohl überall Gleichheit der Vorgänge herausstellen. Es besteht also nur Verschiedenheit bezüglich der Herz-

bildung in Knospen und in Embryonen der Ascidien, dann aber allerdings auch in der Knospung der verschiedenen Tunikatengruppen, welche sich überhaupt durch eine bedeutende Variabilität auszeichnet.

Daß das Mesoderm in Pyrosoma- und Salpenknospen Herz und Perikardium bilden kann, die in der Embryonalentwickelung anderer Tunikaten, speziell der Ascidien, dem inneren Blatte ihre Entstehung verdanken, wird uns jetzt nicht mehr Wunder nehmen können, nachdem wir gesehen haben, daß auch noch andere Organe in der ungeschlechtlichen Vermehrung diesem Blatte entstammen, obwohl sie sonst aus anderen Embryonalblättern ihren Ursprung nehmen. Es werden diese Thatsachen im nächsten Kapitel ihre befriedigende Erklärung finden. Für die verschiedene Genese jenes Organes aber bei Ascidienknospen einerseits, den Knospen von Pyrosoma und Salpen andrerseits gilt dies freilich nicht. Jedoch sind solche Befunde über Verschiedenheiten in der ungeschlechtlichen Vermehrung verschiedener Klassen eines Typus immerhin noch viel weniger auffallend als die neueren Angaben über die Entstehung des Selachierherzens, das allerdings mit dem der Tunikaten nicht homologisiert werden darf. Rückert 1) hat neuerdings eine Anzahl Selachier daraufhin untersucht und gefunden, daß das Herzendothel sowohl entodermalen als mesodermalen Ursprungs sein kann; ja er nimmt sogar an, daß Zellen aus beiden Keimblättern zusammentreten können, um, nachdem sich ihre histologischen Verschiedenheiten ausgeglichen haben, gemeinsam zur einheitlichen Bildung des Herzendothels beizutragen.

d) Der Geschlechtsstrang.

Der einem jeden Segmente zukommende Teil des Geschlechtsstranges ist für die ungeschlechtliche Vermehrung der Pyrosomen von eminenter Bedeutung, denn er läßt sowohl den Zwitterapparat entstehen als auch das gesamte Mesoderm aller späteren Knospen, welche das Tier weiterhin noch hervorbringen kann.

In Fig. 14—19, Taf. XXXI, erkennt man, wie der Geschlechtsstrang, der anfänglich die ganze hämale Basis des Segmentes eingenommen hat, an das distale Ende desselben rückt. Während dieses Vorganges wächst die früher bereits erkennbare Eizelle und

¹⁾ RÜCKERT, Über die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachier-Embryonen. Biolog. Centralblatt, Bd. VIII, 1888.

erscheint allseitig von den übrigen indifferenten Zellen des Stranges umgeben. Rechts und links, neural und hämal vom Ei liegen diese nur in einer Schicht, proximal und distal aber sehr zahlreich. Es bestätigt das auch der in Fig. 86, Taf. XXXVI, abgebildete Querschnitt durch das Ei des Geschlechtsstranges aus einem Stadium, das zwischen den in Fig. 17 u. 19, Taf. XXXI, abgebildeten in der Mitte steht. Schon früher lösten sich an der Peripherie des Geschlechtsstranges einzelne Zellen los, um als freie Mesodermzellen die Höhlungen des Stolo zu durchwandern und zu Blutund Bindegewebszellen zu werden. Es ergiebt sich das aus den schon oben angezogenen Schnitten Fig. 55 u. fg. Namentlich der proximal von der Eizelle gelegene Teil der indifferenten Zellen des Geschlechtsstranges ist in Auflösung begriffen, wie das Fig. 20 beweist, wenn man dieselbe mit jüngeren Stadien vergleicht. Ich nchme an, daß aus diesen Zellen der dorsale Mesenchymzellhaufen sich bildet, der sich dann freilich, wie wir oben gesehen haben, selbständig vergrößert, indem seine Zellen in reger Teilung begriffen sind. Von solchen Zellen leiten sich wohl auch die Zellstränge her, die zu beiden Seiten des Entodermfortsatzes gelegen sind und von denen der rechte bis dicht an das Perikardium hin reicht (Fig. 81, Taf. XXXVI mz₁). Ich habe bereits oben, bei Beginn der Besprechung der Knospung, dieser Mesenchymstränge Erwähnung gethan.

In dem distalen Teil des Geschlechtsstranges findet man oft schon frühzeitig neben den indifferenten Zellen solche, welche durch den großen, bläschenförmigen Kern sich als Eizellen zu erkennen geben (Fig. 22) und, wie die weitere Entwicklung lehrt, in der That zum Teil zu Eiern werden. Diese jungen Eizellen liegen dann stets im Zentrum des distalen Teils des Geschlechtsstranges.

Auf einem folgenden Stadium (Fig. 24) erkennt man, daß der Geschlechtsstrang sich in zwei Teile geteilt hat, die durch eine lose Zellreihe noch miteinander in Verbindung stehen. Es hält nicht schwer, alle möglichen Zwischenstadien vom noch einheitlichen Geschlechtsstrang bis zur völligen Teilung aufzufinden. Dadurch ist der distale Abschnitt bis dicht an den Endostylfortsatz herangekommen, während der proximale mit dem Ei an der alten Stelle geblieben ist. Ich habe durch solche Stadien Längsschnitte angefertigt und einen derselben in Fig. 85, Taf. XXXVI, abgebildet, welcher den Vorgang des Zerfalls in die beiden Teile klar vor Augen führt. Der proximale Abschnitt bleibt im Muttertiere zurück

und bildet den Zwitterapparat, der distale wird zum Mesoderm des Stolo.

Die Bildung des Geschlechtsapparates geht in der bereits durch Huxley bekannt gewordenen Art und Weise vor sich, so daß ich nur einiges hinzuzufügen habe. Während die Eizelle bedeutend wächst, wobei sie stets von einem Follikel umgeben bleibt, beginnen die Zellen an einer proximal und links vom Ei gelegenen Stelle durch lebhafte Teilung sich rasch zu vermehren, so daß ein in die Leibeshöhle hineinragender Zellhaufen gebildet erscheint (Fig. 84). Dieser ist die Anlage des Hodens und rückt sehr bald zur Linken neben das Ovarium.

Im jungen Hoden kann man bereits zwei Partien unterscheiden (Fig. 3): eine zentrale, aus ganz gleichartigen Zellen zusammengesetzte und eine periphere, die nach Art eines Follikels jene mehr oder minder dicht umhüllt. Von der peripheren Schicht bildet sich frühzeitig, wenn deren Zellen noch fast kubisch sind, der Samenleiter (Fig. 6 sl), und zwar von der der Eizelle zugekehrten Seite aus. Sein Lumen ist anfangs nur sehr fein (Fig. 45, Taf. XXXIV), wird aber später recht ansehnlich, nachdem sich der Kanal in die Kloake geöffnet hat.

Der sich weiterhin mächtig vergrößernde Hoden treibt das ektodermale Hautepithel buckelförmig vor sich her (Fig. 10, Taf. XXXI), so daß er füglich (Fig. 15) in eine sackartige Ausstülpung zu liegen kommt. Dabei zerfällt die ursprünglich fast kugelige Anlage in eine Anzahl von Lappen, die aber sämtlich von der zu einem zarten Plattenepithel gewordenen peripheren Schicht umhüllt werden und an der äußeren Seite miteinander in Verbindung stehen, so daß der Samenleiter als gemeinsamer Ausführungsgang bestehen bleibt. Die Bildung der Spermatozoen aus den Zellen der ursprünglichen zentralen Partie der Hodenanlage erfolgt, soweit ich gesehen habe, in der gleichen Weise wie bei Salpen, so daß ich auf die früheren Mitteilungen über diese verweisen kann.

Die Veränderungen, die das Ei mit seinen peripheren Zellen bis zur Reife zu durchlaufen hat, sind nur unbedeutend. Die letzteren bilden sich zu einem durchaus einschichtigen Follikel um, dessen Zellen immer mehr zu Plattenzellen werden. Nach vorn zu, dort ungefähr, wo die nunmehr abgetrennte distale Partie des Geschlechtsstranges lag, erheben sich die peripheren Zellen frühzeitig schon, bevor sie den ausgeprägten Charakter der Follikelzellen tragen, zur Bildung des zuerst ganz kurzen Eileiters. Sein

vorderes Ende gelangt an die Kloakenwand (Fig. 42, Taf. XXXIV) und durchbricht dann dieselbe. Man erkennt aus der eben erwähnten Abbildung, daß Ovarium und Hoden auf diesem Stadium median noch innig miteinander verbunden sind.

Der Eileiter, der sich seiner Genese entsprechend in den Follikel fortsetzt, besitzt an seinem dem Ei zugekehrten Ende ein richterförmig erweitertes Lumen (Fig. 10 u. 15, Taf. XXXI). Wie schon Kowaleysky beobachtete, findet man hier frühzeitig Spermatozoen, die von einem fremden Tiere herrühren müssen, weil zu dieser Zeit der eigene Hoden noch nicht reif geworden ist. Exzentrisch, diesem Ende genähert liegt das Keimbläschen des Eies.

Noch muß ich auf ein nicht uninteressantes Verhältnis aufmerksam machen, das man gelegentlich beobachten kann. Man begegnet nämlich des öfteren zwei Eiern innerhalb desselben Follikels (Fig. 40, Taf. XXXIV). Ich glaube, daß später das eine davon, und zwar das dem Eileiter gegenüberliegende, eine Rückbildung erfährt. Denn ich habe niemals die Entwicklung von mehr als nur einem Ei zum Cyathozooid in einem Tiere gesehen. Auch noch auf weiter vorgeschrittenen Stadien sieht man gar nicht selten neben dem eigentlichen Ei ein zweites kleineres (Fig. 15, Taf. XXXI). Ich habe anfänglich gemeint, daß dieses letztere ebenfalls entwicklungsfähig sei und in einer späteren Lebenszeit des Tieres befruchtet würde, wenn das andre Ei die Entwicklung beendigt hätte. Jedoch konnte ich mich davon nicht überzeugen und muß es demnach für vollständig richtig halten, daß jede Pyrosoma überhaupt nur ein einziges Ei zur Entwicklung bringt.

Was füglich den distalen Teil des Geschlechtsstranges anbelangt, so rückt dieser an die dorsale und hintere Seite des Endostylfortsatzes dicht heran und bildet den Keimstrang (ms in Fig. 1, Individuum III), den wir am Eingange dieser Darstellung als Ursprung für das gesamte Mesoderm des Stolo kennen gelernt haben.

Aus dieser Darstellung der Entwicklung des Geschlechtsstranges ergiebt sich mit vollster Sicherheit die Entstehung des Zwitterapparates eines Tieres und des Mesoderms seiner Knospen aus einer gemeinsamen Anlage. So findet auch die außerordentliche histologische Umbildungsfähigkeit des Knospenmesoderms ihre Erklärung. Denn als einem Teil des ursprünglichen Geschlechtsapparates muß seinen Zellen die Fähigkeit innewohnen,

einen vollständigen Organismus und somit auch alle Gewebe aus sich hervorgehen zu lassen.

Hier bei Pyrosomen und Salpen äußert sich diese Fähigkeit nur in beschränkterem Maße in der Bildung des Nervensystems, des Herzens, der Peribranchialwände, der Muskulatur, des Bindegewebes und des Eläoblastes. Es erklärt sich aber weiter auch das gewiß eigentümliche Verhältnis, das kein ursprüngliches sein kann, daß nämlich eine jede Pyrosoma nur ein einziges Ei zur Entwicklung bringt, weil ja der übrige Teil des ursprünglichen Geschlechtsapparates als Mesoderm in den Stolo übergeht.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei den Salpen, die sich bekanntlich durch die typische Form des Generationswechsels auszeichnen, indem die aus dem befruchteten Ei entstandene Solitärform als sogenannte Amme sich ausschließlich ungeschlechtlich durch Knospung eines Stolo prolifer vermehrt, während die durch ungeschlechtliche Zeugung entstandenen Kettensalpen als Zwittertiere sich nur geschlechtlich fortpflanzen und durch einen mehr oder minder tief gehenden Dimorphismus gegenüber den Ammen ausgezeichnet erscheinen. Phylogenetisch hat sich diese cyklische Entwicklung in der Weise eingeleitet, daß nicht nur, wie es bei Pyrosomen der Fall war, ein Teil, sondern der gesamte Geschlechtsapparat der Solitärform als Mesoderm in den Stolo prolifer überging, so daß diese anscheinend jeglicher Geschlechtsorgane entbehrte, weil sie in ihrem Inneren keine Sexualzellen zur endgültigen Reife und Entwicklung bringen konnte. Da gegenwärtig wohl in den meisten Fällen, wenn nicht in allen, der Übertritt in die Stolohöhle auf einem histologisch noch fast indifferenten Stadium erfolgt, ließ sich auch bei dem Studium der Salpenknospung der Nachweis nicht führen, daß das Mesoderm des Stolo nichts weiter sei als der in ganz bestimmter Weise verwertete Geschlechtsapparat der ursprünglich noch ausschließlich geschlechtlich sich fortpflanzenden Solitärform, und man mußte sich begnügen, ein indifferentes, embryonales Mesoderm zu konstatieren. Freilich erscheint es stets als nicht einwandsfrei, wenn man sich genötigt sieht, ein solch' embryonales Material, das in einem tierischen Organismus zu verschiedenen weiteren Bildungen verwertbar bliebe, anzunehmen.

Daß der Geschlechtsstrang des Stolo und der Geschlechtsapparat des Muttertieres gleichen Ursprungs sind, haben bereits Huxley und Kowaleysky erkannt. Und als ob es für die andern Gebilde des Stolo noch weiterer Beweise als die bisher von mir

gegebenen bedürfte, fanden sich unter den überaus zahlreichen Präparaten, die ich untersuchte, eine Anzahl von Mißbildungen, welche eben durch die beschriebene Art der Stoloentwicklung ihre Erklärung finden.

Ich verweise in dieser Beziehung zunächst auf Fig. 26, Taf. XXXII, welche einen jungen Stolo darstellt, in welchem inmitten des Nervenrohres eine deutliche Eizelle liegt. Dieselbe gleicht denjenigen im Geschlechtsstrang vollkommen, so daß das Nervenrohr, in welchem übrigens kein Lumen nachweisbar ist, jenem ganz ähnlich erscheint. Ich brauche wohl nicht erst besonders zu betonen, daß in diesem Falle etwa von Parasitismus ebensowenig die Rede sein kann wie von Verwechslung mit einer vorzeitig sich entwickelnden Ganglienzelle im primären Nervenrohr, welch' letzterer Fall übrigens von vornherein noch viel auffallender wäre, wenn man die oben gegebene Darstellung der späten Entwicklung des definitiven Ganglions in Erwägung zieht.

Wenn wir uns dagegen an die oben gegebene Beschreibung der Entstehung des Nervenrohres aus dem distalen Teil des Geschlechtsstranges des Muttertieres, aus dem Keimstrange für den Stolo, erinnern und an das gelegentliche frühzeitige Auftreten von mehreren Eizellen in demselben (vgl. Fig. 22 auf Taf. XXXII), so findet jene Mißbildung ihre volle Erklärung.

Ich habe auch junge Ketten im Alter der in Fig. 20 abgebildeten gesehen, in welchen im Nervenrohr des proximalen Segmentes eine größere Anzahl von Eiern lagen, so daß ohne Kenntnis der Lagebeziehung dasselbe vom wirklichen Geschlechtsstrang kaum zu unterscheiden gewesen wäre. Dann fand ich auch im distalen Tier auf der hämalen Seite Eizellen (Fig. 25), welche sich vermutlich aus den freien Mesodermzellen, die ja dem Geschlechtsstrange entstammen abnormerweise entwickelt hatten.

III. Die Bildung des Pyrosomastockes.

Der ausführlichen Beschreibung, die ich über den fortgesetzten Knospungsvorgang in älteren Stöcken gegeben habe, möchte ich einige Bemerkungen über das erste Auftreten der Knospen an den vier ersten Ascidiozooiden des Stockes hinzufügen. Meine diesbezüglichen Beobachtungen sind, wie sich aus der Schwierigkeit der Beschaffung des Materials erklärt, nur unvollständig.

Die ungeschlechtliche Vermehrung beginnt bei den vier ersten

Ascidiozooiden sehr frühzeitig. Wenn noch das Cyathozooid an Masse die Ascidiozooide um ein Mehrfaches übertrifft und vorn und hinten über diese hinausragt (etwa der Kowalevsky'schen Figur 47 entsprechend), ist zu jeder Seite der Entodermfortsätze, durch welche die einzelnen Individuen miteinander zusammenhängen, je ein kurzer Mesodermzellstrang auf geeigneten Schnitten anzutreffen. Auf dem Längsschnitt durch das äußerste Individuum einer solchen Kette, der der rechten Körperhälfte, aber in unmittelbarer Nähe der Medianebene, angehört, erkennt man (Fig. 90) an der Spitze des Entoderms einen mesodermalen Zellhaufen, der sich bis dicht zum Perikardium verfolgen läßt. Auf dem folgenden Medianschnitt ist er nicht mehr zu sehen, und das Entoderm reicht hier bis an das ektodermale Hautepithel heran (Fig. 91).

Führt man durch solche oder nur wenig weiter entwickelte Stadien Schnitte senkrecht auf den Eudostylfortsatz, so findet man, ganz ähnlich wie bei den späteren Knospengenerationen, jederseits bereits die Peribranchialröhre gebildet. In Fig. 95 (Taf. XXXVI) sind diese Verhältnisse gezeichnet, die nach den früheren Beschreibungen ohne weiteres verständlich sein müssen. Die Röhren lassen sich nur auf wenigen Schnitten verfolgen und verlieren proximal zu sofort ihr Lumen. Man findet dann 2—3 dicht nebeneinander liegende Zellen auf dem Querschnitt (Fig. 96, rechts), die mit keinem Organe des Tieres im Zusammenhange stehen. Ich muß daher annehmen, daß diese Gebilde aus Mesenchymzellen, wie sie überaus zahlreich die primäre Leibeshöhle durchsetzen, zusammengetreten sind.

Außerdem findet man um den Endostylfortsatz zahlreiche Mesenchymzellen, die aber überall einzeln oder zu Gruppen von zwei bis drei vereinigt erscheinen und teilweise mit Dotterplättchen, die dem in Rückbildung begriffenen Dotter des Cyathozooids entstammen, beladen sind. Von der Anlage des Nervenrohres der kommenden Knospen ist auf diesem Stadium noch nichts zu sehen. Führt man daher Schnitte durch die äußersten Entodermfortsätze, die stets ein proximales Ascidiozooid mit dem nachfolgenden distalen derselben Kette verbinden, so findet man das Entodermrohr bis an das Ektoderm dicht heranreichend und nur hämal und neural davon einige Mesenchymzellen (Fig. 97). Das sieht man auch leicht an geeignet orientierten Totalpräparaten, an denen man dann bei Einstellung des Tubus auf weiter proximal zu gelegene Regionen zunächst rechts und links vom Endostylfortsatz den Eläoblast dicht anliegend (Fig. 30, Taf. XXXIII), und dann

zwischen diesen eine kurze Strecke hindurch die Peribranchialröhren wahrnehmen kann.

In Fig. 31 und 32, Taf. XXXIII, sieht man die Verbindungsgänge zwischen den Ascidiozooiden bereits röhrenförmig in die Länge gezogen, und wenn später bei vollständiger Rückbildung des Cyathozooids die endgültige Lagebeziehung der vier ersten Ascidiozooide gewonnen ist (vgl. Kowalevsky, Figur 56), sind dieselben zu Röhren geworden, deren Entoderm das Lumen ähnlich einer Scheidewand quer durchsetzt und deren Länge der Breite eines Tieres entspricht.

Später erfolgt die Rückbildung dieser Röhren, die man aber lange Zeit an den Seiten und außerhalb der Ascidiozooide im äußeren Cellulosemantel der jungen Kolonie beobachten konnte. Gleichzeitig erheben sich jedoch an der hinteren ventralen Spitze aller vier Ascidiozooide, dort wo die Verbindungsröhre ausgeht, die Knospen, zu denen bereits in jüngeren Stadien das Material bereit lag. Wenn man nämlich die äußerste Spitze des jungen am distalen Ende der Kette gelegenen Ascidiozooids betrachtet (Fig. 28 u. 29, Taf. XXXIII), so sieht man, daß dorsal vom Entodermfortsatze dem Ektoderm eine mesodermale Zellenmasse dicht anliegt. Das Gleiche kann man auch auf den mittleren Individuen der Kette sehen (Fig. 32). Dieselbe spielt bei der weiteren Knospung die nämliche Rolle, wie der Keimstrang (ms. Taf. XXX), den wir bei der Beschreibung der späteren Knospengenerationen in älteren Kolonien kennen gelernt haben. Nur habe ich das Eine nicht ganz sicher feststellen können, ob die Geschlechtsorgane der vier ersten Ascidiozooide wirklich aus den Zellen entstehen, die wenig zahlreich weiter dorsalwärts zu sehen sind.

Jedenfalls aber bilden sie sich aus Mesenchymzellen, die in jüngeren Stadien mit Blut- und Bindegewebszellen identisch sind und erst durch die bestimmte Lage zur Ausbildung von Propagationszellen geeignet werden. Von diesen Geschlechtsorganen der vier ersten Ascidiozooide leiten sich, wie wir kennen gelernt haben, die Fortpflanzungszellen aller folgenden Knospengenerationen im Stocke direkt ab, so daß schon im Momente der Entstehung die junge Knospe die Anlage ihrer Fortpflanzungsorgane in Gestalt eines Mesenchymzellhaufens besitzt, der allerdings noch mannigfache Veränderungen durchzumachen hat.

Bei den Ascidienknospen entstehen die Geschlechtsorgane in ganz ähnlicher Weise aus Mesenchymzellen, die den Blut- und Bindegewebszellen vollkommen gleichen. Oft sind die Eizellen bereits in ganz jungen Knospenanlagen zu unterscheiden, in denen die drei Keimblätter noch keine besonderen Organe zur Entwicklung gebracht haben (Didemnium), oft erst sehr spät, wenn die dreiblätterige Knospenanlage bereits ganz in die Tunikatenform übergeführt erscheint (Clavelina). Ich habe diese Entstehungsweise des Eierstockes schon vor Jahren beschrieben 1), und es gereicht mir zu um so größerer Genugthuung, daß van Beneden und Julin in dieser Frage zu gleichen Resultaten gelangt sind, als ein in der Entwicklungsgeschichte erfahrener Forscher seinerzeit meine Angaben in sehr bestimmter Weise zurückgewiesen hatte, ohne eigene Beobachtungen vorzubringen.

Bei den Ascidien teilt sich die einheitliche Anlage der Geschlechtsorgane in zwei Bläschen, deren eines zum Hoden, deren anderes zum Ovarium wird. Auch bei Pyrosomen fanden wir einen ganz ähnlichen Vorgang, nur daß da die Hohlräume innerhalb der beiden Anlagen, mit Ausnahme natürlich der sich erst später bildenden Ei- und Samenleiter, in allerbeschränktestem Maße und im lebenden Objekte vielleicht gar nicht auftreten.

In letzter Instanz leiten sich die den Genitalapparat bildenden Mesenchymzellen der Ascidien wie alle andern von den beiden seitlichen Mesoblaststreifen des Embryos, durch deren Auflösung sie entstanden sind, ab. Dies veranlaßte van Beneden und Julin zu der Annahme, daß die Höhlungen in den Geschlechtsorganen einen Teil der enterocölen Leibeshöhle der Tunikaten darstellen, welche mit der des Amphioxus und der hypothetischen Protochordaten homolog sei. Man wird sich aus mehreren Gründen gegen eine solche Auffassung erklären können. Ich möchte nur darauf hinweisen, daß man mit derselben Berechtigung, vom rein morphologischen Standpunkte aus, dann auch die vom Endothel ausgekleideten Blut- und Lakunenräume, welche man allgemein und mit Recht der primären Leibeshöhle zurechnet, einer sekundären enterocölen Leibeshöhle vergleichen müßte, denn sie entstehen aus Mesenchymzellen, die denen, welche die Geschlechtsorgane bilden, in jeder Beziehung vollkommen gleichwertig sind. VAN BENEDEN und Julin stützen sich aber auch darauf, daß die Organe der Fortpflanzung insofern allen andern gegenüber eine besondere Stellung beanspruchen, als sie durch das ganze Tierreich hindurch homolog sein und demgemäß auch, weil sie niemals während der phylogenetischen Entwicklung hätten schwinden können, nur Mo-

¹⁾ Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien, Wien, 1882.

difikationen untergeordneter Art, in ihren wesentlichen Teilen aber Übereinstimmung darbieten müßten.

Es wird vielleicht mancher, der die betreffenden Abschnitte in dem angeführten Buche (p. 415 u. fg., p. 433 u. fg.) gelesen hat, an eine Auffassung erinnert worden sein, die van Beneden früher vertreten hat, als er die gleiche Genese der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte aus diesem oder jenem Keimblatt durch das ganze Tierreich hindurch behauptete.

Wenn man aber selbst mit jenen Autoren annimmt, daß die Geschlechtsprodukte der Vorfahrenform der Tunikaten in ähnlicher Weise wie gegenwärtig bei manchen Anneliden in einer echten enterocölen Leibeshöhle gebildet wurden, so scheint mir daraus doch durchaus nicht die Notwendigkeit zu folgen, in den Höhlungen des jetzigen Geschlechtsapparates jene wiederzufinden. die ontogenetische Entwickelung zeigt ja, wie van Beneden und Julin selbst annehmen und nachgewiesen haben, daß im Embryo zwar eine Höhlung auftritt, die mit einer enterocölen Leibeshöhle zu identifizieren ist, daß diese aber bei der Auflösung ihrer Wandungen verloren geht und daß ganz unabhängig von ihr erst viel später und bei den Knospen bildenden Ascidien überhaupt gar nicht mehr in dem aus dem Embryo stammenden Tiere, sondern nur in der Knospengeneration aus den Mesenchymzellen die Geschlechtsorgane entstehen. Der in diesen auftretende Hohlraum erscheint somit als eine Neubildung, welche unter jener Voraussetzung entstanden ist, nachdem die Entleerung der Geschlechtszellen in die sekundäre Leibeshöhle infolge ihrer Rückbildung unmöglich geworden war.

Wie schon Kowalevsky hervorhebt, ist es auffallend, daß die ersten Ascidiozooide des Viererstockes und auch die aller noch kleinen Stöcke sich von sonst gleichentwickelten Individuen alter Kolonien dadurch unterscheiden, daß die Geschlechtsorgane und speziell die Eier noch nicht deutlich aufgetreten sind. Eine Vergleichung der Fig. 28 mit Fig. 1 u. 2 bestätigt das. In Fig. 28 besteht der Zwitterapparat aus einigen noch ganz indifferenten Zellen; in Individuum III, Fig. 1 sind Hoden und Ovarium bereits gesondert, das Ei vom Follikel umgeben.

Wenn die jungen Knospen als buckelförmige Erhebungen an den vier Ascidiozooiden zu erkennen sind, besteht noch immer die Verbindung der Individuen zwischen ihren primären Leibeshöhlen. In Fig. 93, Taf. XXXVI, ist ein Längsschnitt, in Fig. 94 ein Querschnitt durch die Knospenanlage abgebildet. Aus ersterem ersieht man, daß die oben erwähnte mesodermale Zellgruppe, der Keimstrang, an die Spitze des Entodermfortsatzes gerückt ist und bereits auf die neurale Seite der Stoloanlage hinübergegriffen hat. Auf dem Querschnitt, der etwas schräg ausgefallen ist, findet man links zwischen Endostylfortsatz und Eläoblast die Peribranchialröhre, rechts deren hinterstes Ende in die Zellenmasse des Keimstranges übergehend.

Auf einem solchen Stadium verläßt die junge Kolonie das Muttertier durch die Kloake und sinkt in tiefere Wasserschichten, um erst später wieder, wenn sich inzwischen durch Knospung ihre Individuen vermehrt haben, emporzusteigen.

Eine junge Kolonie von vier Individuen, deren jedes aber bereits einen Stolo prolifer entwickelt hat, findet man in Fig. 27, Taf. XXXII, abgebildet. Der Stolo zeigt sich bei näherer Untersuchung ganz ähnlich dem in Fig. 20 abgebildeten, mit dem Unterschiede, daß die Eizellen weder in der proximalen noch distalen Knospe so groß und deutlich sind wie in diesem. Auch der Geschlechtsapparat, der in dem zu Fig. 20 gehörenden Individuum entwickelter ist als in Fig. 15, erweist sich in den vier ersten Ascidiozooiden selbst dieses Stadiums noch als ein indifferenter Zellhaufen.

Auf ihrer Rückenseite haben die Ascidiozooide ein jedes zwei röhrenförmige Ausstülpungen gebildet, welche als Blutbahnen den gemeinsamen äußeren Cellulosemantel der jungen Kolonie durchziehen und an der gemeinsamen Kloake des Stockes mit ampullenförmig angeschwollenen Enden blind endigen (Fig. 33, Taf. XXXIII). Die Hauptachse der Kolonie, die durch die Mitte der gemeinsamen Kloake bestimmt wird, besitzt auf diesem Stadium eine Länge von 3 Millimeter.

In etwas älteren Stöcken, bei einer Länge der Hauptachse von 3³/4 Millim., fand ich die Individuen in zwei Kreisen angeordnet. An dem zugespitzten, geschlossenen Ende lagen vier große Individuen, deren jedes einen der Spitze zugekehrten Stolo besaß, der sich eben anschickte, in vier Knospen zu zerfallen, während die gemeinsame Kloakenöffnung von acht nahezu ganz gleich ausgebildeten kleineren Tieren umstellt wurde. An diesen Individuen erkennt man die Stoloanlage als zapfenartig vorspringendes Gebilde und an einigen oereits die Einschnürung, welche den Zerfall des Stolo in zwei Knospen einleitet. Ein jedes der vier großen Individuen besitzt die oben erwähnten zwei Blutbahnen, die als lange Röhren bis zum entgegengesetzten offenen Ende des Stockes führen, woraus hervor-

geht, daß es die vier ersten Ascidiozooide des Stockes sind, welche ihre Lage bewahrt haben, während die zuerst von ihnen aus sich auf ihrer Bauchseite bildenden nach rückwärts hin gegen die gemeinsame Kloakenöffnung zu gewandert sind, um sich zu jenem unteren Ring anzuordnen. Die acht Blutbahnen des Mantels oder Mantelgefäße sicht man jetzt auch bereits ihrer ganzen Länge nach von Muskelfibrillen durchzogen, welche wandständig angeordnet sind. Über ihre Entstehung habe ich keine Beobachtungen angestellt.

Danach muß ich also annehmen, daß die vier Individuen, welche sich an der Spitze ganz alter Stöcke von Pyrosoma atlanticum finden, ebenfalls mit den vier ältesten Individuen, welche sich am Cyathozooid gebildet haben, identisch sind. Joliet¹) hatte daraus, daß die Knospen an der Bauchseite der Ascidiozooide entstehen, geschlossen, daß dem nicht so sein könne. Es ist aber eine solche Schlußweise keineswegs zwingend, weil ja später leicht eine Lageveränderung der Knospen eintreten könnte und in der That auch stattfindet, wenigstens bestimmt auf den vorhin beschriebenen ersten Stadien.

Was nun schließlich die Weiterbildung der Stoloanlage der vier ersten Ascidiozooide anbelangt, die wir vorhin im Begriffe fanden, in zwei Knospen zu zerfallen, so erfolgt dieselbe in gleicher Weise wie in älteren Stöcken, mit dem einzigen vorhin bereits betonten Unterschiede, daß die Geschlechtsorgane viel weniger entwickelt sind. Es bilden sich also ganz ähnliche Ketten wie die in Fig. 1 u. 2 abgebildeten. In Fig. 98 u. 99, Taf. XXXVI, sind zwei Querschnitte durch die proximale Knospe einer Kette von 5 Individuen gezeichnet. Man sieht, daß der Stolo sich aus genau den gleichen Teilen zusammensetzt, die wir früher bereits kennen gelernt haben, daß aber im Geschlechtsstrang neben den indifferenten Zellen noch keine wohlausgebildete Eizelle sich vorfindet, wohl aber einige, welche sich von jenen unterscheiden und vermutlich später zu weiblichen Geschlechtszellen in den Knospen ausbilden werden.

¹⁾ Joliet, l. c. p. 92 u. fg.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind mit der Camera entworfen worden. Die Distanz des Spiegels vom Zeichentische betrug 20 Centimeter. Die Vergrößerungen, bei welchen gezeichnet wurde, finden sich in der Erklärung für jede Abbildung angegeben. Die vier ersten Tafeln sind nach Totalpräparaten gezeichnet, die vier folgenden stellen Abbildungen von Querschuitten dar. In den Tafeln XXXIV bis XXXVI sind die Organe und Gewebe, welche aus den drei verschiedenen Keimblättern der Stoloanlage hervorgehen, mit verschiedenen Farbentönen gedeckt, und zwar das Ektoderm violett, rot das Mesoderm, blau das Entoderm.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

a Ausstülpung des Ektoderms, welche zum Hautepithel der Knospen wird. b Die beiden Peribranchialröhren (= Seitenstränge des Salpenstolo). bb Blutbahnen, Lückenräume der primären Leibeshöhle. c Geschlechtsstrang (= Eierstockstrang der Salpen.) cm Äußerer Cellulosemantel. d Entodermausstülpung des Kiemendarmes des Muttertieres (Endostylfortsatz), Entodermrohr der Knospen, entodermaler Verbindungsgang zwischen den einzelnen Ascidiozooiden derselben Kette. dm Dorsale Mesenchymzellengruppe (Ehlers' länglicher Zellhaufen). di Darmumspinnende Drüse. e Egestionsöffnung. eb Eläoblast. ec Ektodermales Hautepithel, Matrix des Cellulosemantels. ed Enddarm. el Eileiter. en Entoderm. es Endostyl. f Follikel des Eies. fb Flimmerbogen. fd Flimmerband auf der hinteren Wand des Kiemendarmes. fg Flimmergrube. fr Fibrillen der Muskeln. g Ganglion. gz Zellen der vier ersten Ascidiozooide, aus welchen ihr Zwitterapparat entsteht. h Hoden. hd Sogenannte Hypophysisdrüse. hz Primäre Herzblase. hz, Herz. i Ingestionsöffnung. hd Kiemendarm. kl Kloake des Einzeltieres. kl, Gemeinsame Kloake des ganzen Stockes. ks Kiemenspalte. If Längsfalten des Kiemendarmes. Ih Primäre Leibeshöhle, Stolohöhle. Im Laterale Mesenchymzellengruppe (Ehlers' linsenförmiger Körnerhaufen). m Magen. mb Muskelbänder an der Kloakenwand (Huxley's Atrialmuskel). md Mitteldarm. mg Mantelgefäß. mi Muskel an der Ingestionsöffnung. ms Mesodermale Zellgruppe, welche in die Stolohöhle übergeht (Huxley's generative Blastema), Keimstrang oder Keimmasse. ms, Mesodermale Zellgruppe, aus welcher der Geschlechtsapparat des Muttertieres und das gesamte Mesoderm ihrer Knospen (ms) hervorgehen. mz Mesenchymzellen, Blutzellen und Bindegewebszellen. mz, Zellstrang von Mesenchymzellen zu den beiden Seiten des Endostylfortsatzes. n Nucleus der Eizelle (Keimbläschen). ur Primäres Nervenrohr und Nervenblase. nv Nerven, die beiden seitlichen von der Nervenblase ausgehenden Nervenröhren. nv_1 Die hämale Kommissur zwischen den beiden seitlichen Nervenröhren. o Ei. oc Auge, Pigment im Ganglion. oe Oesophagus. pb Peribranchialräume resp. deren Wandungen; die beiden seitlichen Teile nach Verschmelzung der beiden Peribranchialröhren. pk Perikardium. rz Rückenzapfen. sl Samenleiter. sm Schleimmassen, die von den Schleimzellen des Endostyls ausgeschieden wurden. st Stolo. t Tentakel.

Taf. XXX.

Fig. 1. Eine Kette von drei Individuen (I, II, III), von links gesehen. Ein Teil des Endostyls des Muttertieres ist mitgezeichnet, um den Zusammenhang desselben mit der Kette zu zeigen. Alkoh. absol., Boraxkarmin. Vergr. Zeifs B, II.

Fig. 2. Kette von vier Individuen. Im ältesten (IV) beginnt bereits wie auch in der vorhergehenden Abbildung die Knospung; das Mesoderm (ms) für die kommende Generation ist zur Sonderung gelangt. Alkoh. abs., Boraxkar., Zeis A, II.

Fig. 3. Die Knospungsregion des Individuums III einer Kette, die der in Fig. 1 abgebildeten gleicht, bei stärkerer Vergrößerung. Alkoh. abs., Boraxkarmin, Zeiß C, II.

Fig. 4. Die Knospungsregion eines fast gleich alten Individuums. Chrom-Osmiums., Boraxkar., B, II.

Fig. 5. Ältestes (V.) Individuum einer Kette von 5 Tieren. Alkoh. abs., Boraxkar., Zeifs A, II, fast um die Hälfte verkleinert.

Fig. 6. Die Knospungsregion desselben Tieres stärker vergrößert. C, II.

Fig. 7. Wiederbeginn der Knospung an einem ganz alten Tier, das auf einem früheren Stadium bereits einen Stolo prolifer entwickelt hatte. Osmiums., Boraxkar., D, II.

Fig. 8. Junger Stolo von der linken Seite gesehen, etwas weiter entwickelt als der in Fig. 6 abgebildete. Alkoh. absol., Boraxkarmin, C, II.

Tafel XXXI.

Die Vergrößerung beträgt, wo nicht ausdrücklich das Gegenteil angegeben ist, $\frac{145}{1}$ (Zeiß Obj. C, Oc. II). Konserviert wurden die Tiere in Alkoh. absol., gefärbt in Boraxkarmin.

Fig. 9. Junger Stolo, etwas älter als der vorhergehende, in

gleicher Orientierung gezeichnet.

Fig. 10. Stolo und Geschlechtsapparat einer bereits ganz entwickelten jungen Pyrosoma. Die Entwicklung der Knospe ist etwas weiter vorgeschritten als in der vorhergehenden Abbildung. Hoden und Samenleiter, Ei und Eileiter sind im Muttertiere bereits gesondert.

Fig. 11. Ein etwas weiter entwickelter Stolo. Osmiums., Zeiss D, I.

Fig. 12. Das folgende Stadium, von rechts gesehen.

Fig. 13. Ein junger Stolo prolifer, der sich in zwei Knospen (I und II) zu teilen beginnt, von rechts gesehen.

Fig. 14. Ein fast gleich altes Stadium von der linken Seite.

Fig. 15. Geschlechtsapparat und Stolo prolifer einer ausgebildeten Pyrosoma. Die Teilung des Stolo ist weiter vorgeschritten als in der vorhergehenden Abbildung, der Geschlechtsapparat weiter entwickelt als in Fig. 10.

Fig. 16. Ein weiteres Stadium von der linken Seite; Entwicklung der beiden seitlichen Nervenröhren mit hämaler Kommissur,

vom primären Nervenrohr aus. Chroms., Karminessigs.

Fig. 17. Ein folgendes Stadium von rechts gesehen. Knospe II bedeutend weiter entwickelt als in der vorhergehenden Figur. Chroms., Karminessigsäure.

Fig. 18. Ein gleiches Stadium von der Seite des Keimstranges

aus gesehen. Chroms., Boraxkarmin.

Fig. 19. Ein Stadium von zwei Knospen; die ältere beträchtlich weiter entwickelt als in Fig. 17.

Tafel XXXII.

Wo nicht ausdrücklich ein anderes angegeben ist, wurde in Alkoh. absol. konserviert, mit Boraxkarmin gefärbt und bei 145facher Vergrößerung (Zeiß Obj. C, Ocul. II) gezeichnet.

Fig. 20. Eine etwas weiter entwickelte Kette von zwei Knospen

als die in der vorhergehenden Figur abgebildete.

Fig. 21. Eine Kette von drei Individuen; von dem ältesten ist

nur der dorsale Teil eingezeichnet.

Fig. 22. Die Region des Mittelindividuums eines dreiknospigen Stadiums, in welcher später der Stolo prolifer zur Ausbildung gelangt. Chrom-Osmiums., Boraxkarmin, Zeifs, D, II.

Fig. 23. Ein Stück des Enddarmes mit darmumspinnender Drüse,

nach dem lebenden Objekte gezeichnet.

Fig. 24. Die Knospungsregion eines etwas jüngeren Individuums als das in Fig. 1, Indiv. III, abgebildete. Der Keimstrang für den späteren Stolo erscheint durch einen in Auflösung begriffenen Zellstrang mit dem Geschlechtsapparate des Muttertieres verbunden.

Fig. 25. Dieselbe Region eines fast gleich alten Individuums. Abnormerweise liegt ventral vom Endostyl eine Mesodermzelle, die der Eizelle ganz gleicht. Auch im primären Nervenrohr der proximalen Knospe derselben Kette finden sich einige Eizellen. Chrom-Osmiums., Boraxkarmin, B. II.

Fig. 26. Junger Stolo prolifer; bemerkenswerte Missbildung mit

Eizelle im Nervenstrang. Chrom-Osmiums., Karminessigs.

Fig. 27. Eine junge Kolonie aus den vier ersten Ascidiozooiden zusammengesetzt, deren jedes einen Stolo prolifer zu treiben beginnt, von der Endostylseite aus gesehen. Am 13. Januar 1887 außerhalb Capri in einer Tiefe von 300 Meter gefangen. Sublimat, Bealkarmin. A mit abgeschraubter Frontlinse Ocul. II, um die Hälfte verkleinert.

Tafel XXXIII.

Inwiefern nicht das Gegenteil bemerkt ist, wurde in Chromsäure (1/2,0/0) konserviert, in Boraxkarmin gefärbt und bei 145facher Ver-

größerung (C, II) gezeichnet.

Fig. 28. Das äufserste, distale der vier ersten Ascidiozooide eines Entwicklungsstadiums, das etwas älter ist als das von Kowa-Levsky in seiner Fig. 50 (Arch. f. mikr. Auat. XI, Taf. XL) abgebildete. Die junge Kolonie, in welcher das Cyathozooid noch nicht völlig rückgebildet war, wurde aus dem Kloakenraum eines alten Tieres herauspräpariert. Vergr. B, II.

Fig. 29. Die Knospungsregion des äufsersten Ascidiozooids auf einem jüngeren Stadium, das nur wenig weiter entwickelt ist als das

von Kowalevsky in Fig. 47 abgebildete.

Fig. 30. Optischer Durchschnitt der Verbindung zwischen dem

vorletzten und äußersten Ascidiozooide derselben Kolonie.

Fig. 31. Die Ganglionregion des zweiten Ascidiozooids und dessen Verbindung mit dem proximalen. Die Ascidiozooide sind entwickelter als die auf den vorhergehenden Figuren abgebildeten und entsprechen ungefähr den von Kowalevsky in Fig. 54 gezeichneten.

Fig. 32. Die Knospungsregion desselben Tieres und dessen Zu-

sammenhang mit dem dritten Ascidiozooide.

Fig. 33. Die gemeinsame Kloakenöffuung derselben Kolonie, welche in Fig. 27 abgebildet ist, mit den 8 Blutbahnen. Zeiß A, abgeschraubte Frontlinse Oc. II, um die Hälfte verkleinert.

Tafel XXXIV.

Fig. 34-36. Drei aufeinanderfolgende Querschnitte durch den Entodermfortsatz des ältesten Individuums eines Stadiums von vier Knospen (Indiv. IV, Fig. 2 entsprechend). Fig. 34 nahe dem äufsersten Ende gelegen. Sublimat-Osmiums., Alaunkarmin. Vergr. 355, Zeifs E, II.

Fig. 37. Querschnitt durch den Entodermfortsatz der distalen Knospe eines Stolo von zwei Individuen. Alkoh. absol., Alaunkar.

230, D, II.

Fig. 38—40. Querschnitte durch eine junge Pyrosoma auf einem Stadium, das zwischen den in Fig. 2, Indiv. IV, u. Fig. 5 abgebildeten die Mitte hält. Alkoh. abs., Pikrokarmin, E, II.

Fig. 38. Querschnitt durch das äufserste Ende des Endostylfortsatzes und die mesodermale Zellgruppe, welche in den Stolo übergeht.

Fig. 39. Querschnitt durch die Eizelle innerhalb des Mesodermzellhaufens, drei Schnitte weiter distalwärts.

Fig. 40. Querschnitt durch den jungen Geschlechtsapparat desselben Tieres.

Fig. 41—42. Querschnitte durch ein etwas weiter entwickeltes Stadium. Alkoh., abs., Pikrokarmin, E, II.

Fig. 41. Querschnitt durch die mesodermale Zellgruppe und den Endostylfortsatz, zu dessen Seiten die beiden Peribranchialräume bereits gebildet sind.

Fig. 42. Schnitt durch den Zwitterapparat desselben Tieres.

Fig. 43-45. Querschnitte durch ein junges Tier mit Knospenanlage, das dem in Fig. 5 abgebildeten nahezu gleicht. Alkoh. abs. Pikrokar., E, II.

Fig. 43. Querschnitt durch den Entodermfortsatz dicht hinter

dem Ende des Endostyls und durch die Mesodermgruppe.

Fig. 44. Schnitt durch dieselbe Region, drei Schnitte weiter distal zu, nahe dem äußersten Ende des Endostylfortsatzes.

Fig. 45. Schnitt durch den Geschlechtsapparat desselben Tieres.

Fig. 46. Längsschnitt durch eine gleich alte Stoloanlage. Alkoh. abs., Alaunkar., Vergr. D, II.

Fig. 47. Längsschnitt durch die zweite Stoloanlage eines ganz alten Tieres. Die beiden Schnitte A u. B liegen drei Schnitte auseinander. Osmiums., Alaunkar., E, II.

Fig. 48. Längsschnitt durch einen jungen Stolo im Alter des in Fig. 11, Taf. II, abgebildeten. Osmiums., Alaunkar., E, II.

Fig. 49. Querschnitt durch einen jungen Stolo (entsprechend dem in Fig. 12, Taf. XXXI, gezeichneten) nahe dem proximalen Ende. Chroms., Karminessigs., D, II.

Fig. 50. Querschnitt durch dieselbe Knospe, vier Schuitte weiter

distalwärts. D, II.

Querschnitt durch einen jungen Stolo an einem ganz Fig. 51. alten Tiere; entsprechend einem Stadium, dessen Längsschnitt in Fig. 48 abgebildet ist. Osmiums., Alaunkar. Vergr. 540, F, II.

Fig. 52. Querschnitt durch einen jungen Stolo (ungefähr Fig. 11,

Taf. II, entsprechend). Osmiums., Alaunkar., E, II.

Fig. 53. Querschnitt durch denselben Stolo, zwei Schnitte weiter zur Wurzel zu.

Fig. 54. Querschnitt durch einen Stolo, der in zwei Knospen zu zerfallen beginnt (etwas jünger als Fig. 13). Der Schnitt wurde durch das proximale Ende der distalen Knospe geführt. Pikrokar., D, II.

Fig. 55. Vier Schnitte weiter distalwärts als der vorhergehende.

Tafel XXXV.

Wenn nicht besonders das Gegenteil angegeben ist, so wurde in Alkoh. absol. konserviert, in Pikrokarmin gefärbt und bei 230facher Vergrößerung, Zeiß D, II, gezeichnet.

Fig. 56. Querschnitt durch einen etwas weiter entwickelten Stolo, in welchem sich jederseits die erste Kiemenspalte (ks,) zu

bilden beginnt.

Fig. 57. Querschnitt durch ein weiteres Stadium, etwa dem in Fig. 15 abgebildeten entsprechend.

Fig. 58. Schnitt aus derselben Serie; sechs Schnitte weiter distalwärts.

Fig. 59-65. Schnitte aus einer Serie durch die distale Knospe eines Stadiums, das ein wenig weiter entwickelt ist als das in Fig. 17 abgebildete.

Fig. 59. Querschnitt durch den proximalen, hämalen Teil des Entodermrohres, von welchem aus der Verdauungstraktus entsteht.

Fig. 60. Drei Schnitte weiter distalwärts durch dieselbe Region.

Fig. 61. Drei weitere Schnitte distal zu.

Fig. 62. Zwei weitere Schnitte distalwärts; nur die rechte Seite ist gezeichnet, auf der das Herz zwischen Darm und Peribranchialraum auftritt.

Fig. 63. Der folgende Schnitt.

Fig. 64. Sechs Schnitte weiter distalwärts.

Fig. 65. Drei weitere Schnitte nach dem distalen Ende zu.

Fig. 66, 67. Laterale Längsschnitte (parallel zum Endostyl) durch ein gleiches Stadium wie die vorhergehenden Abbildungen. Boraxkarmin.

Fig. 66. Schnitt durch die Neuralblase des Nervensystems der distalen Knospe.

Fig. 67. Sieben Schnitte weiter hämal zu; die proximale Knospe

und ihr Zusammenhang mit der distalen ist ebenfalls getroffen.

Fig. 68. Querschnitt durch das primäre Nervenrohr an der Stelle, an welcher sich die beiden seitlichen Nervenröhren bilden. Das Stadium entspricht ungefähr dem in Fig. 13 abgebildeten. Chroms., Alaunkarmin, E, II.

Fig. 69-71. Querschnitte durch das ältere Individuum eines Stadiums von zwei Knospen, das ungefähr dem in Fig. 19 gezeich-

neten entspricht.

Fig. 69. Querschnitt durch die Herzanlage. Fig. 70. Achtzehn Schnitte weiter proximal zu; durch die Region der Kloake geführt.

Fig. 71. Der zwölfte Schnitt in proximaler Richtung von Fig. 69 aus; ungefähr die Mitte des Tieres ist getroffen. Jederseits sind nur zwei Kiemenspalten zu sehen, denn die übrigen fallen aufserhalb dieser Schnittebene.

Fig. 72. Die Region des Verdauungstraktus und der Kloake eines Individuums, das dem ältesten der in Fig. 2 abgebildeten Kette nahezu gleicht; aus einem Längsschnitt, der parallel zum Endostyl geführt wurde. Chroms., Alaunkarmin, C, II.

Fig. 73. Schnitt aus derselben Serie etwas weiter nach dem Rücken zu geführt, wohin der Enddarm nicht mehr reicht. Die beiden Peribranchialräume median zum Kloakenraum verschmolzen.

Dieselbe Vergrößerung.

Fig. 74. Enddarm mit darmumspinnender Drüse aus dem Fig. 72 folgenden Schnitt derselben Serie, E, II.

Tafel XXXVI.

Fig. 75, 76. Querschnitte durch ein Stadium, das nahezu dem in Fig. 14 abgebildeten entspricht. Alkoh. absol., Alaunkarmin, E, II.

Fig. 75. Das vorderste Ende der Herzanlage und das distale der Peribranchialröhre sind getroffen.

Fig. 76. Drei Schnitte distalwärts.

Fig. 77. Aus einem Querschnitt durch die zweite Knospe einer Kette von vier Individuen. Das Herz stellt ein dickwandiges Rohr mit feinem, spaltförmigem Lumen dar; die Kerne färben sich stärker als die der benachbarten Peribranchialröhre. Alk. abs., Alaunkarmin, D, II.

Fig. 78. Querschnitt durch die Herzregion aus einer etwas weiter entwickelten Knospe. Alkoh. absol., Boraxkarmin, D, II.

Fig. 79. Querschnitt durch das dritte Individuum einer Kette

von fünf Knospen. Sublimat-Osmiums., Alaunkar., D, II. Fig. 80. Schnitt durch ein fast gleich altes Individuum einer ähnlichen Kette aus demselben Stock. Gleiche Behandlung wie das

vorhergehende Präparat.

Fig. 81. Aus einem parallel zum Endostyl geführten Längsschnitt durch eine junge Pyrosoma (etwas älter als Indiv. IV in Fig. 2). Endostylfortsatz und Herz sind durchschnitten. Alkoh. absol., Pikrokarmin, D, II.

Fig. 82. Schnitt durch die Region des Herzens eines etwas älteren Individuums als das in Fig. 20 abgebildete. Die Schnittrichtung ist nahezu parallel zum Endostyl. Chroms., Alaunkar., D. II.

Fig. 83. Querschnitt durch das Herz eines der vier ersten Ascidiozooide des Stockes (ungefähr Fig. 27 entsprechend). Osmiums., Alaunkarmin, D, II. (Zeichnung zu den vorhergehenden spiegelbildlich verkehrt orientiert.

Fig. 84. Querschnitt durch das äußerste Ende des Endostylfortsatzes und den Geschlechtsstrang der distalen Knospe eines Stadiums, das ungefähr dem in Fig. 20 abgebildeten entspricht. Chroms., Karminessigsäure, D, II.

Fig. 85. Medianer Längsschnitt durch das distale Ende eines Stadiums von drei Knospen (Fig. 1). Der Geschlechtsstrang teilt sich in zwei Partien, in den Keimstrang und in den Zwitterapparat.

Alkoh. absol., Alaunkar., D, II.

Fig. 86. Querschnitt durch den Geschlechtsstrang aus der nämlichen Serie, der die Figuren 66 u. 67 entnommen sind. D, II.

Fig. 87. Gruppe aus dem dorsalen Mesenchymzellhaufen. Chroms.,

Alaunkarmin, Immers. K, II.

Fig. 88. Schnitt durch die rechte hintere Partie des Kiemenkorbes eines Individuums, das älter ist als das in Fig. 20 abgebildete (Fig. 37 u. Fig. 100 sind derselben Serie entnommen worden). Chroms., Alaunkarmin, E, II.

Fig. 89—92. Längsschnitte durch das äußerste, distale Individuum einer jungen Kolonie, in welcher das Cyathozooid noch sehr umfangreich, die vier ersten Ascidiozooide ihm gegenüber klein erscheinen; etwas jünger als das von Kowalevsky in Fig. 47 abgebildete Stadium. Osmiums., Alaunkarmin, D, II.

Fig. 89. Schnitt durch die Anlage des Verdauungstraktus.

Fig. 90. Schnitt durch den Endostylfortsatz ein wenig rechts von der Medianebene.

Fig. 91. Schnitt durch den Endostylfortsatz in der Medianebene. Fig. 92. Schnitt durch die in Bildung begriffene Ingestionsöffnung.

Fig. 93. Längsschnitt durch die Stoloanlage eines der vier ersten Ascidiozooide eines jungen Stockes, in welchem das Cyathozooid ganz rückgebildet ist und der das Muttertier eben verläfst. Chroms., Boraxkarmin, D. II.

Fig. 94. Querschnitt durch dieselbe Region des benachbarten

Individuums desselben Stockes. D, II.

Fig. 95. Querschnitt durch den Endostylfortsatz des äußersten Ascidiozooides eines Stockes, der zwischen den von Kowalevsky in Fig. 47 u. 50 abgebildeten in der Mitte steht. Chroms., Boraxkarmin, E, II.

Fig. 96. Querschnitt durch deu Endostylfortsatz des zweiten

Ascidiozooids derselben Kette.

Fig. 97. Vier Schnitte weiter distal zu; Übergang in das dritte

Ascidiozooid. E, II.

Fig. 98. Querschnitt durch die proximale Knospe einer Kette von fünf Individuen an einem der vier ersten Ascidiozooide. Die ganze Kolonie mass 41/2 Millimeter und war in einer Tiefe von 40 Metern gefischt worden. Sublimat-Osmiums., Alaunkar., E, II.

Fig. 99. Vier Schnitte weiter distalwärts aus derselben Serie.

Tafel XXXVII.

Fig. 100. Schnitt durch die Ingestionsöffnung eines etwas älteren Tieres als das in Fig. 20 abgebildete. Chroms., Alaunkarmin, D, II.

Fig. 101. Querschnitt durch den Muskel der Ingestionsöffnung eines ganz alten Tieres. Sublimat-Osmiums., Alaunkarmin, E, II.

Fig. 102. Längsschnitt durch denselben Muskel eines benach-

barten Tieres desselben Stockes. E, II.

Fig. 103. Seitlicher Längsschnitt durch eine ausgebildete junge Knospe, etwa der ältesten in Fig. 1 entsprechend. Chrom-Osmiums., Alaunkarmin, A, II.

Fig. 104. Medianer Längsschnitt durch die Region der Ingestionsöffnung und Flimmergrube eines Individuums, das dem in Fig. 20

abgebildeten entspricht. Alkoh. absol., Alaunkarmin, D, II.

Fig. 105. Querschnitt durch die Anlage des Kloakenmuskels des dritten Individuums einer Kette von fünf Knospen. Sublimat-Osmiums.,

Alaunkarmin, F, II.

Fig. 106. Etwas schräg geführter Querschnitt durch denselben Muskel auf einem etwas entwickelteren Stadium. An der Peripherie des Zellstranges sind einige Fibrillen aufgetreten. Chroms., Alaunkarmin, F, II.

Fig. 107. Querschnitt durch den Kloakenmuskel eines ganz aus-

gebildeten Tieres. Alkoh. absol., Boraxkarmin, F, II.

Fig. 108. Längsschnitt durch die Flimmergrube eines ganz alten

Tieres. Osmiums., Alaunkar., E, II.

Fig. 109. Schnitt durch die Einmündungsstelle des Enddarmes in die Kloake eines ganz ausgebildeten Tieres. Chroms., Alaunkarmin, E, II.

Fig. 110. Querschnitt durch den vorderen Teil der primären

Nervenblase mit in Bildung begriffenem Ganglion eines etwas jüngeren Individuums als III in Fig. 2. Sublimat-Osmiums., Alaunkarmin, E, II.

Fig. 111. Schnitt aus derselben Serie etwas weiter nach hinten zu geführt.

Fig. 112. Querschnitt durch Flimmergrube und Ganglion auf einem etwas vorgerückteren Stadium. Chroms., Alaunkarmin, D. II.

Fig. 113. Querschnitt durch Ganglion, Flimmergrube mit sog. Hypophysisdrüse eines ganz ausgebildeten Tieres. Alkoh. absol., Pikrokarmin, D, II.

Fig. 114. Querschnitt durch ein etwas jüngeres Individuum als das in Fig. 1, Ind. III, abgebildete. Der Schnitt ist durch den hintersten Teil des Kiemendarmes geführt. Chrom-Osmiums., Alaunkarmin, B, II.

Fig. 115. Schnitt durch die Kiemendarmwand eines ausgebildeten Tieres zwischen zwei Kiemenspalten geführt. Längsfalten des Kiemendarmes im Querschnitt getroffen. Alkoh. absol., Alaunkarmin, E, II.

Fig. 116. Querschnitt durch die Rückenregion desselben Individuums, dem die Abbildung 114 entnommen ist. Bildung der Rückenzapfen. D. II.

Fig. 117. Längsschnitt durch die Kiemendarmwand eines alten Tieres. Der Schnitt ist zwischen zwei Längsfalten geführt worden. Chrom-Osmiums., Karminessigs., E, II.

Fig. 118. Querschnitt durch den Flimmerbogen eines ausgebildeten Tieres. Alkoh. absol., Boraxkarmin, E, II.

Fig. 119. Die Blutbahn zwischen zwei benachbarten Kiemen-

spalten eines alten Tieres. Alkoh. absol., Boraxkarmin, E, II.

Fig. 120. Die Wand einer Kiemenspalte eines alten Tieres von

der Blutbahn aus betrachtet. Alkoh. absol., Boraxkarmin, E, II.

Fig. 121. Der ausgebildete Flimmerbogen von der Fläche gesehen. Alkoh. absol., Boraxkarmin, E, II.

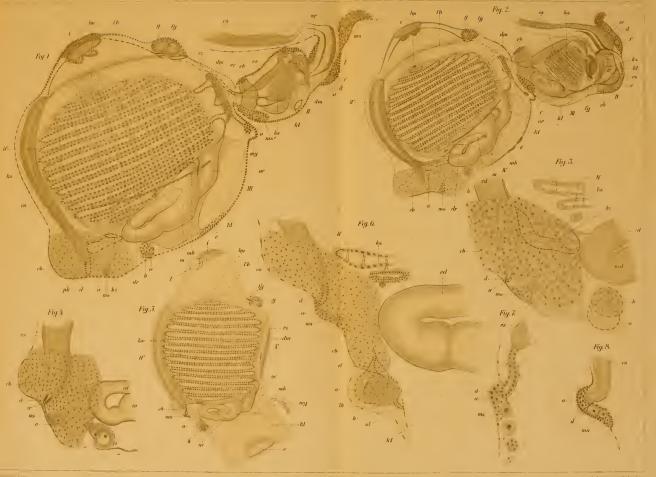
Fig. 122. Entodermzellen des Kiemendarmes in der Nähe der Ingestionsöffnung aus Schnitten durch das älteste Individuum eines Stadiums von vier Knospen (Ind. IV, Fig. 2 entsprechend). Sublimat-Osmiums., Alaunkarmin, E, II.

Fig. 123. Ektodermzellen desselben Tieres.

Fig. 124. Zellen aus der äußeren Wand des Peribranchialraumes desselben Tieres.

Fig. 125 A. Medianer Längsschnitt durch die Einmündung des Oesophagus in den Kiemendarm eines ganz ausgebildeten Tieres. Alkoh. absol., Boraxkarmin, B, II.

Fig. 125 B. Zellen aus dem Flimmerbande des Kiemendarmes aus demselben Schnitt bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. E, II.

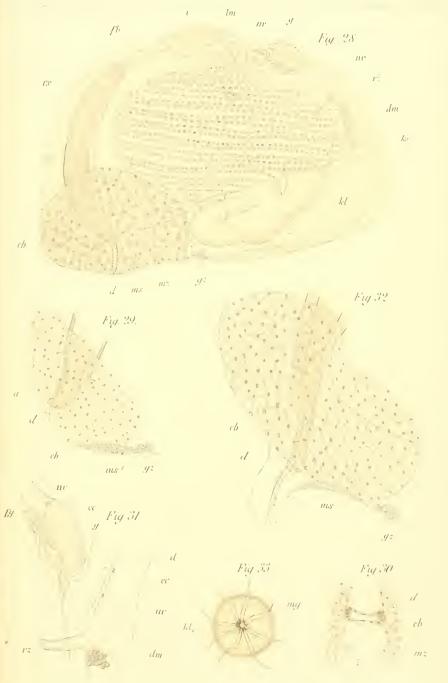






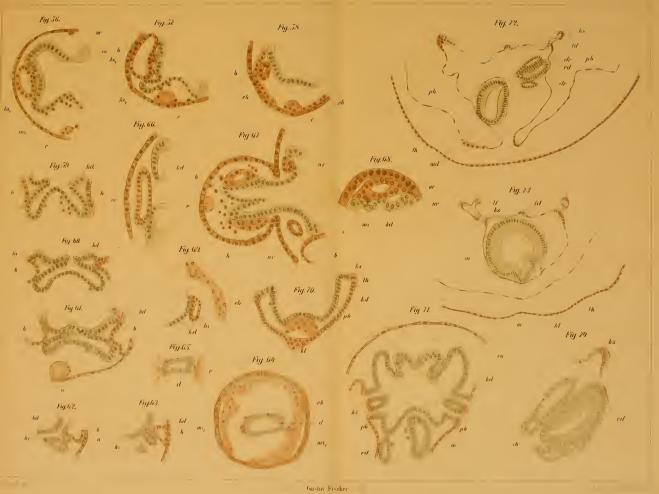






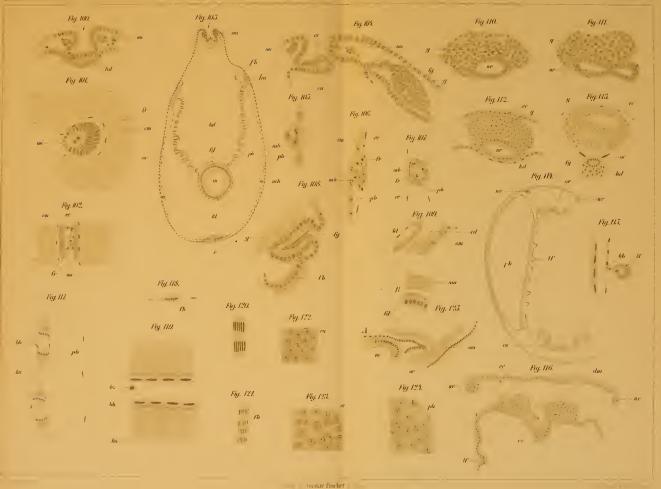












ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1889

Band/Volume: NF 16

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

Artikel/Article: Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen.

<u>595-658</u>