

Über den Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien.

von

Johan Hjort

in Christiania.

Mit Tafel 37—39.

Während in den letzten 10—15 Jahren die Forscher, welche sich mit der Untersuchung der Tunicaten beschäftigt haben, fast nur die Morphologie derselben und von den Knospungen hauptsächlich diejenigen der Salpen und von *Pyrosoma* berücksichtigten, basirt unsere Kenntnis von der Entwicklung der Knospen bei den zusammengesetzten Ascidien beinahe ausschließlich auf älteren Arbeiten.

Vor allen Anderen sind hier KOWALEWSKY (18 und 19), welcher *Amaroucium*, *Didemnum styliferum* und *Perophora* studirte, sowie DELLA VALLE (7: *Didemnum*, *Distaplia* und *Botryllus*), endlich SEE-LIGER (31: *Clavelina*) zu nennen¹.

Die genannten Forscher stimmen in vielen wesentlichen Punkten überein, in anderen, z. B. was die Herkunft des Nervensystems angeht, stehen sie im größten Widerspruche zu einander. Von Herrn Professor R. HERTWIG wurde ich daher aufgefordert, die Knospung bei den zusammengesetzten Ascidien von Neuem zu studiren. Ich habe mich bald auf *Botryllus* beschränkt, und die Resultate, die ich hier erzielte, veranlassten mich, weiterhin auch bei der Larve die Bildung des Nervensystems näher zu untersuchen. So ist meine Arbeit allmählich zu einem Vergleich der Entwicklung des Nervensystems in Knospe und Larve geworden. Gleichzeitig habe ich

¹ Die fetten Zahlen beziehen sich auf die Nummern in der Litteraturliste (unten pag. 555 ff.).

auch einige Resultate über andere Organe bei den Knospen gewonnen¹.

Ich hoffe, dass meine Arbeit einigermaßen dazu beitragen wird, einige der strittigen Fragen zu entscheiden. Sie ist theils in dem Zoologischen Institut zu München unter Leitung von Herrn Professor RICHARD HERTWIG, theils in der Zoologischen Station zu Neapel ausgeführt worden. Ich erlaube mir hier meinem verehrten Lehrer Professor HERTWIG meinen besten Dank für das große Interesse auszusprechen, welches er während meines Aufenthalts in München an meinen Studien und besonders an dieser Arbeit genommen hat. Eben so bin ich Herrn Professor DOHRN für die große Liberalität, welche er mir durch Gewährung eines Arbeitsplatzes erwiesen hat, zu vielem Danke verpflichtet.

Ich habe mehrere Arten von *Botryllus* untersucht, hauptsächlich *violaceus*, dann auch *aurolineatus*. Da die Knospung aber bei beiden Arten in ganz ähnlicher Weise verläuft, so halte ich es nicht für nöthig, jedes Mal die Species ausdrücklich zu nennen. — Zum Conserviren benutzte ich die von VAN BENEDEN & JULIN (2) und die von DAVIDOFF (5) empfohlenen Reagentien, nämlich Acid. acet. glac. resp. 2 Theile conc. Sublimatlösung + 1 Theil Acid. acet. glac. In ersterer Flüssigkeit wurde das Material 2 Minuten, in letzterer 15—30 Minuten fixirt. Ich war hauptsächlich auf Schnittserien angewiesen.

Litteraturverzeichnis.

1. van Beneden, E., & Ch. Julin, Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. in: Arch. Biol. Tome 5 1884.
2. — Recherches sur la morphologie des Tuniciers. ibid. Tome 6 1886.
3. Braem, F., Untersuchungen über Bryozoen des süßen Wassers. in: Bibl. Z. (Chun & Leuckart) 6. Heft 1890.
4. Davenport, C. B., Observations on budding in *Paludicella* and some other Bryozoa. in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 22 1891.
5. Davidoff, M. v., Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* etc. 2 Theile. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1889 und 1891.
6. Della Valle, A., Recherches sur l'anatomie des Ascidies composées. in: Arch. Ital. Biol. Tome 2 1882.

¹ Eine vorläufige Mittheilung ist inzwischen bereits im 15. Jahrg. des Zool. Anzeigers (No. 400 pag. 328—332) erschienen.

7. Della Valle, A., Sur le bourgeonnement des Didemnides et des Botryllides etc. *ibidem*.
8. Ganin, M., Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. in: *Zeit. Wiss. Z.* 20. Bd. 1871.
9. Giard, A., Recherches sur les Ascidies composées ou Synascidies. in: *Arch. Z. Expér.* Tome 1 1872.
10. — Sur le bourgeonnement des larves d'*Astellium spongiforme* et sur la Poccilogonie chez les Ascidies composées. in: *Compt. Rend.* Tome 112 1891.
11. Herdman, W. A., Report on the Tunicata. Part. 2. in: *Rep. Challenger* Vol. 14 1886.
12. Hertwig, R., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Ascidien. in: *Jena. Zeit. Naturw.* 7. Bd. 1873.
13. Jourdain, S., Observations sur la blastogénèse continue du *Botrylloides rubrum* M. E. in: *Compt. Rend.* Tome 103 1886.
14. Julin, Ch., Etude sur l'hypophyse des Ascidies et sur les organes qui l'avoisinent. in: *Bull. Acad. Belg.* (3) Tome 1 1851.
15. Korotneff, A., Die Knospung der *Anchinia*. in: *Zeit. Wiss. Z.* 40. Bd. 1884.
16. Kowalewsky, A., Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: *Mém. Acad. Pétersbourg* (7) Tome 10 1886.
17. — Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. in: *Arch. Mikr. Anat.* 7. Bd. 1871.
18. — Sur le bourgeonnement du *Perophora* L. (trad. par A. Giard). in: *Revue Sc. N. Montpellier* 1874.
19. — Über die Knospung der Ascidien. in: *Arch. Mikr. Anat.* 10. Bd. 1874.
20. Krohn, A., Über die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Botrylliden. in: *Arch. Naturg.* 35. Jahrg. 1869.
21. — Über die früheste Bildung der *Botryllus*-Stücke. *ibidem*.
22. Kupffer, C., Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. in: *Arch. Mikr. Anat.* 8. Bd. 1872.
23. Lang, A., Über den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere etc. *Jena* 1885.
24. Loeb, J., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. 2. Theil. Würzburg 1891.
25. Maurice, Ch., Etude monographique d'une espèce d'Ascidies composées. in: *Arch. Biol.* Tome 8 1888.
26. Metschnikoff, E., Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. in: *Bull. Acad. Pétersbourg* Tome 13 1868.
27. Oka, A., & A. Willey, On a new genus of Synascidians from Japan. in: *Q. Journ. Micr. Sc.* (2) Vol. 33 1892.
28. Pizon, A., Sur la blastogénèse chez les larves d'*Astellium spongiforme*. in: *Compt. Rend.* Tome 112 1891.
29. — Observations sur le bourgeonnement de quelques Ascidies composées. *ibidem*.
30. Salensky, W., Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. in: *Z. Jahrbücher Morph. Abth.* 5. Bd. 1891.
31. Seeliger, O., Eibildung und Knospung von *Clavelina lepadiformis*. in: *Sitz. Ber. Akad. Wien* 55. Bd. 1882.

32. Seeliger, O., Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. in: Jena. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1885.
 33. — Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. ibid. 23. Bd. 1889.
 34. — Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen. in: Zeit. Wiss. Z. 50. Bd. 1890.

Die erste Anlage der Knospen.

In der Art wie es KROHN in seinen alten, aber sehr correcten Aufsätzen (20 und 21) beschrieben hat, ist es auch mir gelungen, die Festsetzung der Larve, die erste Knospung und die spätere Ausbildung der Colonien zu beobachten.

KROHN schildert, wie die freischwimmende Larve, durch ihre S in der Achse des Körpers vorhandenen Stolonen charakterisirt, sich festsetzt, wie die Stolonen sich radiär ausbreiten, wie die Larve selbst größer und größer wird und die erste Knospe aus sich hervorgehen lässt. Ich habe dies während meines Aufenthaltes in Neapel in meinen Aquarien beinahe jeden Tag beobachtet. Die in die Aquarien versenkten Objectträger wiesen oft schon am nächsten Tage zahlreiche festsetzende Larven mit jungen Knospenanlagen auf. Von einigem Interesse scheint es mir zu sein, dass ich mehrmals die Anlage der ersten Knospe bei Larven gefunden habe, die sich gerade festsetzten und den Schwanz noch nicht abgeworfen hatten. Die kleine Knospenanlage wächst mehr und mehr; bevor nun aber, wie KROHN es beschreibt, der Sprössling seine Reife erreicht, schrumpft das Mutterthier ein und geht zu Grunde.

Die größer gewordene, aus der Larve hervorgegangene Knospe treibt weitere Sprossen, und zwar in der Regel 2, stirbt aber selbst, noch bevor ihre beiden, die 3. Generation darstellenden Knospen ausgewachsen sind.

In der 4. Generation, die aus zwei Paaren — jedes aus einem der beiden Thiere der 3. Generation hervorgegangen — besteht, rücken die Thiere schon mit ihren Egestionsöffnungen gegen einander, und wir haben eine kleine typische Colonie vor uns. Die Vergrößerung derselben kommt nun durch fortgesetzte Knospungen zu Stande, während die Mutterthiere zu Grunde gehen. JOURDAIN (13) hat diesen Process geschildert. Er nennt die Knospung von diesem Stadium der Colonie ab centripetal und giebt dafür beistehendes Schema.



Wie KROHN bereits angedeutet hat, herrscht aber hierin keine absolute Regelmäßigkeit. Dies wird schon dadurch genügend bewiesen, dass bei den jungen Colonien, und selbstverständlich noch mehr bei den älteren, die Zahl der Individuen und der Knospen stark wechselt. Zwar findet man meist 2 Knospen, eine auf jeder Seite, aber zuweilen treten auch 3, ja 4 auf.

Auch die Aufeinanderfolge der Generationen verläuft bei etwas älteren Colonien nicht ganz regelmäßig. Dass die Thiere zu Grunde gehen, wenn ihre Knospen ausgewachsen sind, scheint speciell für die frühesten Generationen die Regel zu sein: dass aber auch bei älteren Colonien wirklich ein Individuen-Wechsel, wenn auch mit weniger Regelmäßigkeit, vor sich geht, habe ich auf's unzweideutigsten beobachtet.

Die erste Knospenanlage der Botrylliden ist von METSCHNIKOFF (26) und später von DELLA VALLE (7) als eine zweiblättrige Blase beschrieben worden, deren inneres Blatt aus der Peribranchialblase hervorgeht, während das äußere vom Ektoderm des Mutterthieres abstammt. GIARD (9) hat für die Botrylliden auch eine zweite Knospungsweise, die »stoloniale«, beschrieben und sie der anderen, die er als palleale bezeichnet, gegenübergestellt. Da er aber den Verlauf dieser Knospung nie beschrieben, geschweige denn mit Abbildungen illustriert hat, und seine Auffassung auch in der ausgezeichneten Abhandlung von DELLA VALLE später nicht bestätigt wurde, so würde ich seine Ansicht nicht erwähnt haben, wenn er selbst nicht vor Kurzem auf dieselbe zurückgekommen wäre. Er sagt nämlich (10): »Toutefois, il ne me paraît pas suffisamment établi, que ces organes [die Stolonen] ne contribuent en aucun moment à la production de nouveaux individus.«

Auch HERDMAN spricht von einer »stolonialen« Knospung. Indem er gegen die Auffassung von DELLA VALLE polemisiert, der zufolge bei den Botrylliden jede Knospung palleal ist, sagt er (11 pag. 24): I have been able to satisfy myself, however, that DELLA VALLE is mistaken on this point, and that in the case of one species at least (*Sarcobotrylloides Wywillii*) buds are formed in the dilations on the vessels of the test, and therefore probably the observations of MILNE-EDWARDS, GIARD and others, in which the »marginal tubes« were described as being connected with reproduction by gemmation, were perfectly correct.«

Während nun HERDMAN sich denkt, dass die später auftretende, innere Blase der Knospenanlagen von »undifferentiated blood corpus-

cles, which in the young animal are formed from the hypoblast, « gebildet wird, scheint es mir, dass GIARD sich mehr zu der Auffassung GANIN'S neigt, dass nämlich die innere Blase durch eine Invagination des Ektoderms des Stolos gebildet wird. Leider spricht er sich darüber gar nicht deutlich aus.

Diese beiden Auffassungen, die mir ja auch außerordentlich wenig morphologische Wahrscheinlichkeit zu haben scheinen, habe ich nicht bestätigen können.

Wie alle übrigen Autoren, welche diese Stolonen der Botrylliden etwas genauer studirt haben, sehe auch ich sie als reine Ektodermausstülpungen entstehen. Die erste kolbenförmige Ausstülpung (Taf. 37 Fig. 3) nämlich verlängert und verzweigt sich und tritt mit den benachbarten in Verbindung; so bildet sich ein dichtes Geflecht von verzweigten, mit einander anastomosirenden Ausläufern, aus dem sich wieder immer kleine, neue Endanschwellungen emporheben (Fig. 8). Letztere, die als der Sitz der stolonialen Knospung betrachtet worden sind, sind wiederum einschichtige Blasen mit hohem, charakteristischem Cylinderepithel (Fig. 5), in denen das Blut in großem Bogen längs den Wänden cirkulirt. Niemals hingegen habe ich etwas gesehen, was auf eine Bildung einer inneren Blase weder von dem Ektoderm selbst, noch von sich zusammendrängenden Mesodermzellen hindeutet.

Der einzige Beweis, den GIARD für seine Auffassung angeführt hat, ist der, dass die oft vorhandenen entfernteren Knospen nur durch stoloniale Knospung entstanden sein können. Auch ich habe Knospen entfernt von den Mutterthieren gefunden und kann sehr leicht verstehen, wie man den von den Knospen ausgehenden einschichtigen Strang in Verbindung mit dem Stolonengeflecht setzen konnte, namentlich wenn dieses dicht ist. Aber immer ist es mir gelungen, zu verfolgen, dass der Verbindungsstrang sich zu einem älteren Thier hin erstreckt, auch befanden sich diese Knospen stets auf älteren Stadien, deren allmähliche Verschiebung bis zu ihrer von dem Mutterthiere entfernten Lage man, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, leicht verfolgen kann.

Was die von HERDMAN (11 Taf. 4 Fig. 13) abgebildete Knospe betrifft, so widerspricht sie allen früheren und auch meinen Beobachtungen. Ich habe ähnliche Bilder gesehen, wo ältere Knospen in Rückbildung waren, wo aber auch immer ihr Verbindungsstrang zu einem älteren Thiere direkt verfolgt werden konnte.

So lange also die Auffassungen von HERDMAN und GIARD nicht

durch eine Beschreibung des factischen Verlaufs einer solehen stolonialen Knospung unterstützt werden, darf man behaupten, dass die von METSCHNIKOFF und DELLA VALLE beschriebene palleale Knospung bei den Botrylliden auch die einzige ist. Sie beginnt schon sehr früh im Leben des Mutterthieres: bei der Larve also, wie erwähnt, oft wenn der Schwanz abgeworfen wird, bei der jungen Knospe schon lange, bevor die Kiemenspalten auch nur angedeutet sind.

Die Entstehung der Knospen ist aber nicht auf dieses Stadium beschränkt; auch viel ältere Knospen zeigen oft ganz junge Knospenanlagen. Nie habe ich aber ein erwachsenes Thier mit einer beginnenden Knospe gesehen.

Was nun den Ort betrifft, wo die Knospen entstehen, so liegt er meist, wie DELLA VALLE sagt, im vorderen Drittel; indessen giebt es Ausnahmen von dieser Regel, denn die ersten Knospen, die Knospen der Larve, treten, wie auch schon KROHN bemerkt, immer in der Herzgegend auf, das heißt sehr weit hinten. Die Lage der Knospen der späteren Generationen kann vielleicht aus den Raumverhältnissen abgeleitet werden, indem bei den dichtstehenden Thieren das vordere Drittel der einzig freiliegende Theil ist.

Wie DELLA VALLE auf seiner Figur 35 angedeutet hat, besteht nun die erste Spur der Knospe aus einer allmählich größer werdenden Verdickung der Epithelien des »parietalen« Blattes der Peribranchialblase. Man sieht dies auf meinen Fig. 6 (Taf. 37), 31 und 32 (Taf. 38); auf Fig. 7 sieht man ferner, wie diese Verdickung sammt dem Ektoderm allmählich ausgebuchtet wird und wie zum Schlusse eine ausgestülpte, zweiblättrige Blase zu Stande kommt. Die innere Schicht dieser Blase legt sich der äußeren unmittelbar an und besteht aus einem eubischen Epithel, während die äußere aus Plattenepithel, ähnlich dem der Haut des Mutterthieres, gebildet wird. Zwischen beiden sieht man zahlreiche Mesodermzellen und zuweilen auch die einwandernden Geschlechtsorgane (s. hierüber unten pag. 605). Auf diesem frühen Stadium kann man sich schon leicht über die Lage der Achsen des späteren Thieres orientiren. Die größte Achse der etwas in die Länge gezogenen Blase wird immer zur Längsachse des daraus hervorgehenden Thieres, und das dem Verbindungsstiele abgewandte Ende der Achse bleibt immer der vordere Pol derselben (Taf. 37 Fig. 9). Ferner liegt immer die Rückenseite der Knospe dem Mutterthier zugewandt, und dies erleichtert die Orientirung der Knospen ungemein.

Während der weiteren Entwicklung wird die Übergangsstelle zwischen Mutterthier und Knospe (Fig. 4) mehr und mehr eingeschnürt und zu einem Stiel ausgezogen, der aus zwei concentrischen Cylindern besteht; der äußere ist ektodermal, der innere ist aus der Wand der Peribranchialblase gebildet (Fig. 9). Die Wände des inneren verkleben nun mit einander. Hierdurch wird natürlich das Lumen der inneren Blase von dem der Peribranchialblase getrennt. Der compacte innere Stiel reißt entzwei, und jetzt findet man, dass der Verbindungsstiel der Knospenanlage mit dem Mutterthiere allein aus einem dünnwandigen Ektodermcylinder mit darin eingeschlossenen wandernden Mesodermzellen besteht.

Denkt man sich nun diesen dünnen Stiel in die Länge gezogen, so erhält man die entfernt liegenden Knospen, von denen GIARD spricht.

Ihrem Bau nach stimmt die geschilderte Anlage mit den Knospenanlagen anderer Ascidien überein: dort wie hier haben wir eine zweiblättrige Blase, und zwischen den beiden Blättern wandernde Mesodermzellen. Fragt man aber nach dem Ursprung dieser beiden Blätter, so findet man bei den verschiedenen Gruppen sehr große Differenzen.

Bei *Distaplia* und *Didemnum* (6 und 7) ist die innere Blase eine directe Ausbuchtung des Darmes, bei *Clavelina* wird sie von der Scheidewand des Stolos gebildet (31), bei *Amaroucium* von der Scheidewand des Postabdomens (19). Wie nun VAN BENEDEN & JULIN (2) für *Clavelina* und MAURICE (25) für *Amaroucium* bewiesen haben, stehen diese beiden Scheidewände mit dem »Epicardium« in Verbindung. Da dieses wiederum eine rein entodermale Bildung ist, so muss die innere Blase der Knospenanlagen bei sämtlichen 4 Formen entodermal sein. Dasselbe dürfte wohl auch bei der mit *Clavelina* am meisten übereinstimmenden *Perophora* der Fall sein. — Bei den Botrylliden entsteht sie aus der epithelialen Auskleidung des Peribranchialraumes, dessen Entstehung bei der Larve strittig ist. KOWALEWSKY (17) lässt bei der Larve der einfachen Ascidien die Peribranchialblase als zwei Ektodermeinstülpungen entstehen, zwischen deren Wandungen und dem anliegenden Darms sich die Kiemenspalten bilden. DELLA VALLE hingegen giebt hierüber (7) eine ganz andere Darstellung. Ihm zufolge nimmt diese ektodermale Einstülpung nur einen verschwindenden Antheil an der Bildung der Peribranchialblase. Der Haupttheil wird von einer Entodermausstülpung gebildet, die er auch auf seiner Fig. 38 abge-

bildet hat, und er zieht daraus den Schluss, dass die Peribranchialblase aller Individuen der einfachen und zusammengesetzten Ascidien entodermal sei. Hieraus folgert er weiter, dass die innere Blase sämtlicher Knospengenerationen und alle daraus hervorgehenden Organe von dem ursprünglichen Entoderm der Larve abstammen.

VAN BENEDEEN & JULIN, welche die Peribranchialeavität für homolog den »canaux branchiaux des Appendiculaires« halten, neigen mehr dazu, das »parietale« Blatt der Blase als ektodermal, das »viscerale« als entodermal zu betrachten. Wenn man also mit KOWALEWSKY und VAN BENEDEEN & JULIN die Peribranchialblase ektodermal sein lässt, so wird man auch die Knospenanlage als ektodermal betrachten. Nach DELLA VALLE ist sie hingegen wie bei den anderen Ascidien entodermaler Herkunft.

Es war meine Absicht, durch das Studium der Larven von *Botryllus violaceus* mir hierüber eine eigene Meinung zu bilden. Die beschränkte Zeit aber, die mir am Meere zur Verfügung stand, machte mir dies unmöglich. Um so angenehmer war es mir, dass mein Freund A. WILLEY mir mit großer Liebenswürdigkeit seine Präparate über die Larvenentwicklung von *Ciona intestinalis* zur Verfügung stellte. Aus ihnen geht auf das Klarste hervor, dass bei *Ciona* die ganze Peribranchialeavität ektodermal ist. Man kann deutlich verfolgen, wie die erst schwache Ektodermeinstülpung sich ausbreitet, und wie zwischen ihrer inneren Wandung und dem Darne sich die Kiemenspalten bilden. Da nun selbst DELLA VALLE, welcher die bei *Botryllus* den ganzen Darmtractus umkleidende Peribranchialblase als Peritoneum auffasst, dies Gebilde mit der Peribranchialblase von *Ciona* homologisirt, so scheint es mir durchaus gerechtfertigt, WILLEY's Resultate ohne Weiteres auf *Botryllus* anzuwenden, und dann gelangen wir zu dem Ergebnis, dass hier die Peribranchialblase, und demgemäß auch die innere Blase und die daraus gebildeten Organe sämtlicher Knospengenerationen, aus dem Ektoderm der Larve hervorgehen.

Ich werde unten pag. 612 kurz darauf zurückkommen, nachdem ich die weitere Entwicklung der Knospe geschildert habe. Hier möchte ich nur noch aufmerksam machen auf die durch BRAEM (3) bei den Bryozoen bekannt gewordenen Verhältnisse, wo ebenfalls die innere Blase, die Darmanlage, von dem Ektoderm der Larve herrührt.

Die weitere Entwicklung der inneren Blase der Knospenanlage.

In der inneren Blase der Knospenanlage kann man, wenn ihr Verbindungsstrang mit dem Mutterthier abgeschnürt wird, oder kurz nachher 3 verschiedene neue Gebilde sich entwickeln sehen: 1) die paarige Anlage der Peribranchialecavität, 2) diejenige des Darmes und 3) die eines dorsalen Rohres, aus welchem die Hypophysis und das Nervensystem hervorgehen. Obwohl alle drei Gebilde sich gleichzeitig entwickeln, ziehe ich es doch vor, sie getrennt zu beschreiben.

A. Die paarige Anlage der Peribranchialecavität.

DELLA VALLE (7) lässt, nachdem er die Bildung einer inneren Blase beschrieben hat, diese in drei Abschnitte zerfallen; die beiden seitlichen sollen dann zusammenfließen und dadurch die ganze, später einheitliche Peribranchialecavität bilden. Ähnliche Darstellungen geben KOWALEWSKY (18, 19) und SEELIGER (31).

Meine Untersuchungen liefern andere Ergebnisse. Man findet an aufgehellten Totalpräparaten im vorderen Theile und längs der ventralen Seite der inneren Blase zwei frontale, parallele Einfaltungen, die immer mehr und mehr nach dem hinteren Pole wachsen. Macht man nun durch solche Knospen Querschnitte, so sieht man natürlich bis so weit nach hinten, wie diese Falten sich erstrecken, drei Hohlräume, hinter dem Ende der Einfaltungen dagegen eine zusammenhängende Blase (Taf. 37 Fig. 2 und 3 sowie die Querschnittserie Taf. 38 Fig. 13—19; bei dieser sind zwar die Falten ziemlich weit nach hinten gewachsen, die Figuren geben aber doch ein ganz gutes Bild von den geschilderten Verhältnissen).

Darin kann ich nun mit den genannten Autoren nicht übereinstimmen, dass diese frontale Einfaltungen sich so weit nach hinten erstrecken, dass die 3 Blasen gänzlich von einander getrennt werden. Lange noch während der weiteren Entwicklung bleiben zwei große Öffnungen zwischen der inneren Blase und jeder der beiden seitlichen bestehen, und bei der späteren Trennung dieser seitlichen Blasen von der mittleren werden diese zusammen abgeschnürt. Mithin beruht die dorsale Verbindung zwischen den seitlichen Peribranchialblasen nicht auf einer nachträglichen Verschmelzung, sondern sie ist immer vorhanden gewesen. Wenn die Peri-

branchialblase von der mittleren Blase, dem späteren Kiemendarme. abgetrennt wird, so geschieht dies in Form einer sattelförmigen Doppelblase. durch welche die mittlere auf beiden Seiten und dorsal bekleidet wird. Durch Vergleichung der Querschnittserie Fig. 13—19 mit der Reihe von Längsschnitten (Taf. 38 Fig. 22, 23, 28, 29) und mit den topographischen Figuren 2 und 3 (Taf. 37) wird dies leicht verständlich.

Der beschriebene Process scheint eine noch größere Abweichung von der Embryonalentwicklung zu zeigen, als die Darstellung der früher genannten Autoren ergeben würde. Wie ja schon früher erwähnt und allgemein bekannt ist, hat man beim Embryo zwei symmetrische Ektodermaleinsenkungen, die sekundär mit einander verschmelzen. Man kann wohl den geschilderten Process als eine sehr große Abkürzung der Entwicklung betrachten, wie solche bekanntlich überhaupt bei Knospungen sehr oft stattfinden. Ob dasselbe Verhältnis auch bei den von SEELIGER und KOWALEWSKY untersuchten Formen besteht, lässt sich sehr schwer entscheiden. Ich glaube, diese Frage kann bei den außerordentlich kleinen und complicirten Ascidienknospen nur dadurch beantwortet werden, dass man sie in Schnittserien zerlegt, was aber meines Wissens noch nicht geschehen ist.

Diese einheitliche Peribranchialblase entwickelt sich nun derart weiter, dass sie nicht nur den Abschnitt des Kiemendarmes, sondern den ganzen Darmtractus umwächst. DELLA VALLE hat sehr correct beschrieben, wie das parietale Blatt der Peribranchialblase sich überall dem Ektoderm, das viscerele dem Darmtractus anlegt (s. meine Taf. 37 Fig. 4).

Wir werden später sehen, dass ganz dasselbe Verhältnis und derselbe Verlauf der Entwicklung sich bei der Larve feststellen lässt. Auch da sieht man, dass die ektodermale Peribranchialblase sich erst im Bereiche des Kiemendarmes befindet und von hier aus später den Darm umwächst. Die Lumina des Darmes und der Peribranchialblase treten dann durch Vermittlung der Kiemenspalten mit einander in Verbindung.

Bekanntlich hat KOWALEWSKY sowie VAN BENEDEN & JULIN darauf hingewiesen, dass bei den Larven zuerst zwei Paar Kiemenspalten und später die sämtlichen anderen gebildet werden. So verhalten sich die Knospen nicht. Hier treten viele Kiemenspalten gleichzeitig auf. Sie werden in Reihen, durch dicke Querleisten von einander getrennt, angelegt, und in diesen Reihen bilden sich die

einzelnen Spalten, wie KOWALEWSKY gezeigt hat, durch Verlöthung der Epithelien des Darmes und der Peribranchialeavität.

Die Figuren 23 und 29 (Taf. 38) zeigen, wie die Bildung der Ingestionsöffnung durch eine Verschmelzung des Ektoderms mit der Wand des Kiemendarmes eingeleitet wird. In Fig. 30 ist diese verschmolzene Stelle als Mund durchgebrochen. Dieselben Abbildungen lassen erkennen, wie die Egestionsöffnung in ähnlicher Weise durch eine Verschmelzung der dorsalen Wand der Peribranchialblase mit dem Ektoderm und darauf folgende Perforation gebildet wird.

Von einigem Interesse erscheint es, dass Anfangs die Egestionsöffnung ziemlich weit vorn, in der Nähe des Mundes entsteht: von hier aus rückt sie nach hinten an ihren definitiven Platz, wie man leicht beobachten kann (s. unten pag. 596).

B. Der Darmtractus.

Zur selben Zeit, wo die beiden Einfaltungen, welche zur Bildung des Peribranchialraumes führen, sich auf dem Kiemendarm der Knospenanlage bemerkbar machen, sieht man auf letzterem hinten einen kleinen höckerförmigen Auswuchs, die Anlage des Darmtractus. Dieser wächst rasch und dreht sich ventralwärts, vorwärts und nach der linken Seite der mittleren Blase. In Fig. 2 (Taf. 37) sieht man, wie der Darm einen Bogen beschreibt, dessen hinteres blindes Ende nach vorn gewandt ist. Während des weiteren Wachsthums biegt sich dieser Endabschnitt nach hinten und dorsalwärts um (Fig. 3). Noch später, wenn er die definitive Form angenommen hat, besteht er aus zwei Schlingen, und sein Endabschnitt ist nach hinten gerichtet (Fig. 4; man sieht auch, wie der ganze Tractus sich vergrößert und in Ösophagus, Magen und Enddarm differenzirt hat).

Dieses Stadium leitet zu den Verhältnissen beim erwachsenen Thier über. Man findet bei diesem die beiden Darmschlingen des jüngeren Stadiums wieder. In Fig. 3 hat die Peribranchialblase angefangen den Darmtractus zu umhüllen, und in Fig. 4 ist dieser Process beendet. Das parietale Blatt der Peribranchialblase hat sich dem Ektoderm angelegt, und der ganze Darmtractus, mit Ausnahme der Umgebung des Mundes ist von dem visceralen Blatt eingehüllt. (In Fig. 1, welche ein erwachsenes Thier darstellt, konnte ich wegen des complicirten Baues desselben und wegen der Feinheit seiner Gewebe die oben geschilderten Verhältnisse nicht zum Ausdruck bringen, hoffe aber, dass sie durch meine Darstellung genügend erläutert werden.)

Auf den bisher beschriebenen Stadien war der Darm ein blind endigender Schlauch. Nun aber (Fig. 4) verlöthet sich sein blindes Ende mit der Peribranchialblase; dann bricht die verlöthete Stelle durch und wird zum After.

Wie wir gesehen haben, durchläuft die *Botryllus*-Knospe ein Stadium, auf welchem wir folgende Verhältnisse vorfinden: 1) ist der kleine, kurze Darm, der dem Kiemendarme aufsitzt, nach vorn gerichtet, 2) sind die beiden Peribranchialblasen nur auf den Bereich des Kiemendarmes ausgedehnt, 3) liegt die Egestionsöffnung weit nach vorn (Taf. 37 Fig. 2 und Taf. 38 Fig. 29). Während dieses Stadiums gleicht die Knospe den ausgewachsenen Thieren der weniger modificirten Gruppen der Synascidien wie *Clavelina*, *Distaplia*, *Amaroucium* u. s. w.

Bei den soeben genannten Synascidien ist bekanntlich auch die Peribranchialcavität eine kleine Blase, die nie weiter nach hinten als bis zu dem Ösophagus reicht; der Darm hat die Form eines einfachen Bogens, das Rectum ist nach vorn gewandt, und die Egestionsöffnung liegt weit vorn nahe dem Munde. Ich glaube deswegen, dass hier sowohl die Knospen-, als auch die Larvenentwicklung übereinstimmend zeigen, dass die Botrylliden in ihrer Ontogenese ein Stadium durchlaufen, welches den Verhältnissen der weniger modificirten Synascidien ähnlich ist, und dass deswegen die weitere Entwicklung von diesem Stadium an darthut, wie die Botrylliden phylogenetisch fortgeschritten sind.

C. Das dorsale Rohr.

Taf. 37 Fig. 9 stellt einen Sagittalschnitt einer jungen Knospenanlage vor dem Auftreten der Peribranchialblasen dar. Wie man sieht, ist die dem Mutterthiere anliegende, dorsale Wand hier ganz glatt, eben so das Ektoderm. Es dauert aber nicht lange, bis sich in der dorsalen Wand eine Ausbuchtung bildet (Taf. 38 Fig. 20). Sie ergiebt anfänglich auf Quer- und Längsschnitten dasselbe Bild, ist somit zunächst eine kleine Grube. Diese Gestalt behält aber nicht lange, sondern zieht sich sehr bald in ein nach vorn gewandtes, cylindrisches, blind endigendes Rohr aus. Da die Knospen auf diesen Stadien in der Regel von den Mutterthieren überdeckt werden und außerordentlich klein sind, so ist man leider nur auf Schnittserien angewiesen.

Auf Längsschnitten durch verschiedene Stadien sieht man, wie das cylindrische Rohr sehr rasch nach vorn wächst (Fig. 21 und 22).

Macht man zur Controlle eine Serie von Querschnitten, dann lassen letztere, so weit sie das blinde Ende des Rohres tangential treffen, dieses als eine solide Zellmasse erkennen (Fig. 13); die anderen Querschnitte zeigen natürlich einen mehr oder minder kreisähnlichen Ring (Fig. 13—19). Die Querschnittserie wurde durch ein Stadium gelegt, wo der Zapfen verhältnismäßig weit nach vorn gewachsen ist, ungefähr dem Längsschnitte Fig. 22 entsprechend. Die hier mit griechischen Buchstaben versehenen Stücke entsprechen der Schnittrichtung der abgebildeten Querschnitte. Durch Vergleich derselben mit dem Längsschnitt wird man dann leicht verstehen, wie der Schnittrichtung α — β die Figur 13 entspricht, wo die beiden seitlichen Cavitäten die Peribranchialblasen, die mittlere den Kiemendarm repräsentiren. Auf dem nächsten abgebildeten Schmitte (Fig. 14), entsprechend der Schnittrichtung γ — δ , sieht man den vorderen Theil des betreffenden Rohres. Figur 15a, entsprechend der Pfeilrichtung ε — ζ , zeigt den kreisförmigen Querschnitt des Rohres, und zwar besteht dessen Wandung, wie die vergrößert ausgeführte Zeichnung Fig. 15b erkennen lässt, aus einfachen cubischen Epithelzellen. Den Schnittrichtungen η — θ , ι — κ , λ — μ entsprechen die Figuren 16, 17 und 18. Diese zeigen dann auch, dass die beiden Peribranchialblasen, die vorn von einander durch den Kiemensack getrennt sind, hier zusammenhängen, wie schon oben erwähnt wurde.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so haben wir auf diesem Stadium eine mittlere Blase, von deren dorsalem Theil nach vorn dorsal das blind endigende Dorsalrohr, seitlich die beiden Peribranchialblasen ausgehen. In dem hinteren Drittel der Knospen hängen also diese sämmtlichen Gebilde zusammen, und von hier entspringt auch nach hinten der schlingenförmige Darm.

Je jünger die Knospenanlage ist, desto größer sind natürlich die genannten Communicationsöffnungen; je älter die Knospe wird, desto mehr nähern sich die beiden sagittalen Falten, um die Peribranchialecavität abzuschließen. Bevor aber dieses geschieht, legt, wie vorher kurz erwähnt, das blindgeschlossene Ende des Dorsaltubus sich der mittleren Blase fest an. Die Wände beider Gebilde verschmelzen, und es entsteht bald darauf eine Öffnung, welche von dem Lumen des Dorsalrohres in die mittlere Blase hineinführt.

Das dorsale Rohr communicirt jetzt also sowohl vorn wie hinten mit der mittleren Blase: vorn direct mit dem Kiemendarm, hinten mit dem Lumen der noch nicht abgeschnürten Peribranchialecavität (Fig. 23). Ursprünglich liegt die ventrale Wand des Rohres der

dorsalen Wand des Kiemendarmes dicht an (Fig. 15 *b*). Während des weiteren Wachsthum's der Knospe wird aber der Abstand zwischen Kiemendarm und Rohr bedeutend größer, was ich besonders gut auf Querschnitten gesehen habe. Gleichzeitig verdicken sich die Epithelien des Rohres und werden mehrschichtig (siehe Fig. 24, die den Längsschnitt 23 etwas mehr ausgeführt repräsentirt).

Wie oben geschildert ist, schnürt sich nun nach kurzer Zeit die Peribranchialcavität in Form einer sattelförmigen Blase ab, deren dorsales Verbindungsstück in dem Längsschnitt getroffen ist. Natürlich würde jetzt das Dorsalrohr vorn in den Kiemendarm, hinten in die abgesehnürte Peribranchialcavität einmünden. Inzwischen wird aber seine hintere Öffnung kleiner und kleiner, und gerade, wenn die Peribranchialcavität sich abgesehnürt hat, ist sie ganz verschwunden. Dagegen persistirt seine vordere Öffnung immer. Der Medianerschnitt Fig. 29 zeigt dies zur Genüge. Man sieht hier auch, wie die Unterseite des Rohres sich stark verdickt hat, und wie der Zwischenraum zwischen dem Rohr und dem Kiemendarm bedeutend größer geworden ist.

Die Ausbildung des Nervensystems.

Auf dem Stadium, welches in der Querschnittserie Fig. 13—19 und in Figur 22 (Taf. 3S) dargestellt ist, besteht die Wand des dorsalen Rohres aus einem einschichtigen Cylinderepithel (s. speciell Fig. 15 *b*). Auf dem folgenden Stadium hat das Rohr eine große Veränderung erfahren: einmal ist es beträchtlich in die Länge gewachsen (s. den Längsschnitt Fig. 23); dann hat sich auch seine Wand bedeutend verdickt (s. den Querschnitt Fig. 25). Bald differenzirt sich nun das Rohr in der Weise, dass seine untere Wand sich verhältnismäßig beträchtlich verdickt, während die dorsale eher an Stärke abnimmt. Die Figuren 26, 27 und 29 illustriren, wie diese ventrale Verdickung sich allmählich ausbildet. In Figur 27 ist die Differenzirung weit durchgeführt, und zwar in doppelter Hinsicht: 1) hat sich der obere Theil des Rohres noch schärfer von der ventralen Verdickung abgehoben; seine Zellen ordnen sich allmählich in Form eines cubischen Epithels um das Rohr an und schnüren sich von der ventralen Verdickung ab: 2) sind in der Mitte des letzteren eine Menge dünner Fasern ausgeschieden worden, die auf Querschnitten als feine Punkte zu erkennen sind.

Dieses Stadium leitet dann deutlich zu dem nächsten über,

welches im Wesentlichen mit den Verhältnissen der erwachsenen Thiere übereinstimmt und noch kurz besprochen werden soll, ehe ich diese Darstellung abschließe.

Es wird durch den Längsschnitt Figur 30 und den Querschnitt Figur 28 erläutert. Die Abbildungen lassen erkennen, dass die beiden Theile des ursprünglich einheitlichen Dorsalrohres sich völlig getrennt haben. Ventral zeigt sich die abgeschnürte Verdickung, dorsal findet man ein kleines Rohr, dessen Wand aus einfachen, cubischen Epithelzellen besteht. Sein Lumen ist, wie ein Vergleich der Längsschnitte der Figuren 22, 23, 29 und 30 ergibt, überall dasselbe. In der abgeschnürten, ventralen Verdickung erkennt man leicht die typische Structur des Ascidiengehirns. Die Fasermasse in der Mitte hat bedeutend zugenommen, und die äußere zwei- bis dreischichtige Zelllage zeigt schon einen ganglienartigen Charakter. Von nun ab wächst das obere Rohr nur noch unbedeutend in die Länge; es schwillt hinten schwach an und stellt die Hypophysis, »glande prénerveuse« der Ascidien dar.

Wie ich in der Einleitung angedeutet habe, weichen sämtliche Autoren in ihren Angaben über die Bildung des Nervensystems der Ascidienknospen sehr von einander ab.

KOWALEWSKY schildert in seinen Arbeiten über die Knospung von *Didemnum styliferum*, *Amaroucium proliferum* und *Perophora Listeri* die Anlage des Nervensystems als »ein sehr langes, am vorderen Ende ziemlich breites Rohr, dessen Lumen mit der Höhle des Kiemensackes zu communiciren scheint« (19 pag. 465). Den Ursprung dieses dorsalen, dem Kiemensack unmittelbar aufliegenden Rohres leitet er überall von der mittleren Blase, dem Kiemensack, ab, und zwar in Form einer langen rinnenartigen Ausfaltung, die vorn noch in Verbindung mit dem späteren Kiemendarm bleibt, während sie sich sonst bereits zu einem Rohr umgebildet und vom Kiemendarm abgehoben hat. Mit dieser Darstellung stimmt die meinige in so fern nicht überein, als ich einerseits das Rohr als einen nach vorn wachsenden blinden Cylinder im engsten Zusammenhang mit der Peribranchialcavität entstehen lasse, und als ich andererseits die vordere Communication mit der mittleren Blase als sekundär entstanden betrachte. Über die weitere Entwicklung dieses Rohres und über seine Ausbildung zu dem Nervensystem der erwachsenen Knospe, sowie über die Bildung der Hypophysis liefert KOWALEWSKY aber leider keine Angaben. Ich mache jedoch auf folgende Worte von ihm aufmerksam, die mir anzudeuten scheinen, dass er auch

bei den von ihm untersuchten Formen etwas Ähnliches wie ich bei *Botryllus* gesehen hat. Er sagt nämlich (pag. 465): »Bemerkenswerth ist noch, dass über dem Nervenrohre sich eine Anhäufung von sehr blassen Zellen befindet, welche bei weiterer Entwicklung zu verschwinden scheinen.« Dieses Citat gilt von *Amaroucium*. Nun gehört aber *A.* den Typen an, bei welchen das Ganglion dorsal von der Hypophysis liegt, und es ist für mich desswegen in hohem Grade wahrscheinlich, dass KOWALEWSKY hier dieselbe Verdickung des Dorsalrohres, die zur Bildung des Ganglions dient und von mir oben geschildert wurde, zwar gesehen, aber in dem späteren Ganglion nicht wiedererkannt hat. Ich glaube daher aus der Übereinstimmung zwischen der Darstellung KOWALEWSKY'S und meinen Resultaten schließen zu können, dass bei den Knospen sämtlicher zusammengesetzten Ascidien aus der inneren Blase der Knospenanlage ein dorsales Rohr wird, das sich später in die Hypophysis und das bleibende Ganglion differenzirt. Ob besonderes Gewicht darauf zu legen ist, dass das Nervenrohr als ein blinder Auswuchs von demjenigen Theil der inneren Blase entsteht, der später zur Peribranchialcavität wird, und dass es ursprünglich allein in diese einmündet, wage ich nicht zu entscheiden, bevor die Knospung anderer Gruppen besser bekannt ist.

In vollem Widerspruche hierzu stehen die Darstellungen von SEELIGER (31, 33) und SALENSKY (30). Jener lässt bei *Clavelina* Hypophysis und Ganglion getrennt aus Mesodermzellen hervorgehen. bei *Pyrosoma* hingegen beides aus einer gemeinsamen, mesodermalen, rohrförmigen Anlage. Da er nun bei *Clavelina* die erste Anlage beider Gebilde übersah, so basirt seine Auffassung hauptsächlich auf theoretischen Schlüssen. Er findet einerseits, dass die Zellen des jüngsten Stadiums, welches er untersucht hat, »mehr den Typus des Muttergewebes aufweisen«. »So tritt uns,« sagt er (31 pag. 41), »denn hier die Ähnlichkeit der einzelnen Elemente der Nervenstranganlage mit den Mesodermzellen, welche in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft in der Leibeshöhle sich vorfinden, sofort vor Augen und spricht deutlich für die Wahrscheinlichkeit der Abstammung des Nervengewebes aus den Mesodermzellen der Knospe.« Andererseits weist er auf das Factum hin, dass das Ganglion der Larve, während diese sich zum fertigen Thier umbildet, aufgelöst wird, und dass dann die früheren Ganglienzellen in den Blutstrom hineingelangen. Er folgert daraus, dass jedenfalls einige der Mesodermzellen der Knospe als »directe Abkömmlinge eines früheren gangliösen Organs

vorhanden sind«, und sagt: »was ist natürlicher, als dass sie wiederum eine der früheren Function ähnliche auszuüben streben?« Hieraus wieder folgert er eine Übereinstimmung zwischen der Entwicklung von Larve und Knospe. Auch für die Hypophysis nimmt er die Herkunft vom Mesoderm an. In einer anderen Arbeit (33), die zwar nicht von den zusammengesetzten Ascidien, sondern von dem ihnen nahestehenden *Pyrosoma* handelt, glaubt er in ähnlicher Weise einen mesodermalen Ursprung der beiden Gebilde gefunden zu haben. Seine Abbildungen Taf. 8 Fig. 104, 110, 111 und 112 entsprechen in jeder Beziehung der Taf. 3 Fig. 9 in seiner Arbeit über *Clavelina*. Dort wie hier sehen wir ein von epithelartigen Zellen begrenztes, ventrales Rohr, welchem eine compacte Masse indifferenten Zellen aufliegt. Wie man sieht, stimmen diese späteren Stadien SEELIGER's in allem Wesentlichen mit meiner Darstellung überein. Auch der genannte Verfasser bildet ein Rohr mit der zum Ganglion werdenden Verdickung ab. Allein über die Genese dieses Rohres herrscht die größte Differenz der Auffassungen zwischen ihm und mir.

SALENSKY schildert (30) ebenfalls für *Pyrosoma* die erste Anlage des Nervensystems als eine feine leistenförmige Verdickung auf der dorsalen Wand der äußeren Blase, des Ektoderms. In einer Querschnittserie (Taf. 4 Fig. 3S, 3SA, B, C, D, also auf 5 Schnitten) findet man eine ein-, höchstens zweischichtige Zelllage. Diese Verdickung ist an mehreren Stellen von freien Mesodermzellen umgeben. Von diesem Stadium werden wir nur durch ganz wenige Zwischenstufen zu dem Stadium Figur 42 geführt, wo das genannte Gebilde ganz außerordentlich angewachsen ist.

Von meinen Resultaten, die ja bei den Botrylliden, einer Gruppe der zusammengesetzten Ascidien, gewonnen sind, auf die Verhältnisse bei *Pyrosoma*, worüber die zuletzt erwähnten Arbeiten von SEELIGER und SALENSKY handeln, Schlüsse zu ziehen scheint mir etwas gewagt, obgleich man ja a priori glauben sollte, dass selbst die Knospung bei zwei so nahe verwandten Formen nicht so sehr verschieden verlaufen könne. Ich verweise daher nur auf die strittigen Angaben der beiden Verfasser und theile zugleich mit, dass ich während des Studiums von *Botryllus* durch Haufen zusammenliegender mesodermaler Zellen mehrmals getäuscht worden bin.

Was dagegen SEELIGER's Arbeit über *Clavelina* betrifft, so basirt, wie hervorgehoben, für diese Species seine Auffassung hauptsächlich auf theoretischen Gesichtspunkten. Solche ermöglichen es aber

meiner Meinung nach eben so gut zu entgegengesetzten Resultaten zu kommen, und die Wahrscheinlichkeit dafür, dass ein Ganglion und ein epitheliales Rohr sich aus zusammengelagerten Mesodermzellen bilden sollte, scheint mir eben so gering zu sein, wie für die Auffassung HERDMAN's (s. oben pag. 588), dass die innere Blase der Knospenanlage einen solchen Ursprung habe. Was den anderen theoretischen Hauptgrund SEELIGER's angeht, dass dadurch eine Übereinstimmung mit der Larvenentwicklung gegeben sei, so lässt sich ja, wie Verfasser auch selbst andeutet, schwerlich annehmen, dass die aus dem Ganglion der Larve hervorgehenden, im Blute cirkulirenden Zellen in der complicirten Knospe den Platz des späteren Ganglions auffinden werden.

Auf die in den Arbeiten von DELLA VALLE und VAN BENEDEN & JULIN sich vorfindenden Andeutungen über die Entstehung des Nervensystems der Knospen will ich mich nicht näher einlassen, da eine Behandlung derselben wesentlich mit dem oben Gesagten zusammenfallen würde. Unten will ich kurz auf die Vergleichung der Knospung und Larvenentwicklung zurückkommen, nachdem ich einige Befunde aus der Larvenentwicklung von *Distaplia magnilarva* geschildert habe (s. unten pag. 607 ff.): hier möchte ich aber noch auf ein Verhältnis hinweisen, das mir von besonders großem Interesse zu sein scheint, nämlich dass bei den Bryozoenknospen sich das Nervensystem in derselben Weise entwickelt, wie ich es bei *Botryllus* geschildert habe. Nach BRAEM (3) nämlich geht es aus der inneren ektodermalen Blase der Knospenanlage hervor.

Zur Entwicklung des Herzens und des Pericardiums.

Meine Beobachtungen über die Entwicklung des Herzens und des Pericardiums sind in mehreren Beziehungen unvollständig, denn die außerordentliche Kleinheit der Knospen von *Botryllus* machte mir die Untersuchung besonders schwierig. Einige Thatsachen werde ich jedoch mittheilen können. Das erste Entwicklungsstadium beider Organe, welches ich beobachtet habe, stellt einen kleinen Zellhaufen dar, welcher der ventralen rechten Seite des hinteren Drittels der Knospe anliegt. Es findet keine blasenförmige Ausbuchtung des Darmes statt (cf. SEELIGER 31). Zwar tritt sehr früh in dem genannten Zellhaufen ein Lumen auf, dieses ist aber, wie mit Bestimmtheit angenommen werden darf, secundär entstanden.

Über den Ursprung des Zellhaufens vermag ich nichts Sicheres

zu sagen. Er kann aus Mesodermzellen oder aus Zellen, die wie bei der Larve von *Clavelina* (cf. VAN BENEDEN & JULIN 2) aus dem Entoderm stammen, sich bilden. Letzterer Fall würde bei *Botryllus* in der Weise zu verstehen sein, dass Zellen aus der mittleren Blase austreten. Jedenfalls wage ich nicht, mich für die eine oder andere Möglichkeit zu entscheiden, glaube aber, dass die schwebende Frage durch das Studium günstigerer Synascidien, als sie mir zur Verfügung standen, beantwortet werden kann.

Von Wichtigkeit sind, wie ich glaube, zwei Punkte, nämlich 1) die unpaare rechte Anlage (im Gegensatz zu der paaren Anlage bei *Clavelina* nach VAN BENEDEN & JULIN), 2) die Anlage als ein compacter Zellhaufen.

Das Lumen, welches, wie bereits erwähnt, sich sehr bald in dem Haufen bildet, wächst rasch an, und man findet kurz nachher eine [etwas längliche Blase, welche der Übergangsstelle zwischen Kiemendarm und Darm anliegt (Taf. 37 Fig. 3, Taf. 38 Fig. 33). Dann beginnt längs der dorsalen Seite dieser Blase, also in ihrer dem Darm zugekehrten Wand, sich eine rinnenförmige Einbuchtung zu bilden, welche die Herzanlage darstellt. Sie bleibt sowohl dorsal, als auch vorn und hinten immer offen (Taf. 37 Fig. 4, Taf. 38 Fig. 31) und besteht, wie überall bei den Ascidien, aus einer einschichtigen Zelllage. Ich habe dies bei zahlreichen Thieren constatiren können. Da aber VAN BENEDEN & JULIN (2) diesen Punkt erschöpfend behandelt haben, so will ich nicht weiter darauf eingehen.

Wie man sieht, sind die Verhältnisse bei den Botrylliden außerordentlich viel einfacher als bei *Clavelina*. Hier steht die Entwicklung eines anderen Organs, des Epicardiums, in Verbindung mit der Herzentwicklung. Von ihm nehmen bekanntlich bei *Clavelina* die innere Scheidewand der Stolonen und damit auch die inneren Blasen der Knospenanlagen ihren Ursprung. Dieser Einrichtungen entbehren die Botrylliden vollständig, und desswegen kann die Herzentwicklung bei ihnen auch so viel einfacher verlaufen.

Was die Circulation betrifft, so habe ich bei lebenden Thieren beobachtet, wie das Blut ganz frei in der »Leibeshöhle« circulirt, wie es von da unmittelbar in die ektodermalen Stolonen hineinströmt und wie es die jungen Knospen in einem großen Bogen umspült. Bei jungen Knospen, deren Herz sich noch nicht contrahirt, verläuft der Blutstrom immer in derselben Richtung wie bei den Mutterthieren, und es lässt sich leicht beobachten, wie die

Ruhezeiten und Strömungszeiten des Blutes überall in den Mutterthieren, den Knospen und Stolonen gleich sind. KOWALEWSKY hat auf die interessanten Beziehungen zwischen Mutterthieren und Knospen hingewiesen, die eintreten, wenn auch die Herzen der Knospen zu functioniren anfangen. Ich habe versucht, diese Erscheinung zu studiren; meine Beobachtungen blieben aber höchst unvollständig, weil die Thiere in diesem Stadium immer sehr reichliche Pigmentanhäufungen erhielten, so dass die Contraction des Herzens der Mutterthiere sich nicht deutlich erkennen ließ. Jedoch bin ich sehr geneigt zu glauben, dass die Herzen der Mutterthiere und der Knospen sich synchron contrahiren.

Die Geschlechtsorgane.

Die Entstehung und Ausbildung der Geschlechtsorgane ist von sehr vielen Autoren eingehend untersucht worden, und daher sind diese Organe wohl die am besten bekannten in der Entwicklungsgeschichte der zusammengesetzten Ascidien.

Besonders sind die ausführlichen Untersuchungen von VAN BENEDEK & JULIN zu erwähnen, welche speciell *Clavelina* und *Perophora* behandeln. Gleichwohl bestehen noch mehrere Punkte, über welche die Autoren in ihren Ansichten abweichen, wie z. B. die Frage nach der Entstehung der Testazellen.

Was die Botrylliden betrifft, so haben wir für sie eine ausführliche Darstellung von DELLA VALLE (7), die ich vollkommen bestätigen kann, so weit es sich um die von mir allein genauer studirte Anlage der Geschlechtsorgane handelt. Über die feinere Ausbildung der Geschlechtsproducte hingegen habe ich nähere Studien nicht angestellt.

GANIN hat zuerst gezeigt, dass die erste, aus der Larve stammende Generation keine Geschlechtsorgane entwickelt. Bei den Botrylliden finde ich nun, dass nicht nur die erste, sondern auch mehrere der folgenden Generationen, ohne Geschlechtsorgane auszubilden, absterben können. Dass dies regelmäßig der Fall ist, will ich nicht behaupten, aber ich habe die Anlage dieser Organe immer erst von der 4. Generation an beobachtet. Was nun bei den Botryllidencolonien sofort ins Auge fällt, ist, dass der Grad der Ausbildung der Generationsorgane in keinem Verhältnisse zur Entwicklung der Knospe selbst steht. Man sieht oft verhältnismäßig sehr alte Knospen mit noch ganz schwach gediehenen Generationsorganen,

und eben so oft ganz junge Knospen mit großen, weit entwickelten Eifollikeln. Da die Geschlechtsorgane zu ihrer Reifung mehr als eine Generation verlangen und von einem Thiere in seine Knospe hineinwachsen und sich da weiter bilden, so könnte man fast sagen, dass sie sich unabhängig von den sie einschließenden Thieren entwickeln.

DELLA VALLE hat auf dieses Verhältnis aufmerksam gemacht, und ich habe es mehrmals wieder gefunden. Ich verweise auf meine Figur 10 (Taf. 37), wo man auf einem etwas schräggeführten Querschnitt eine ganz junge Knospenanlage findet, die noch nicht vom Mutterthiere abgeschnürt ist. Man sieht hier die Eier, oder besser gesagt die Eifollikel (denn die Eier sind von feinen Follikelzellen bekleidet), sich der »inneren Blase« der jungen Knospenanlage anlegen. Die Figur 11 zeigt einen Querschnitt von einer wenig älteren Knospe, die zusammen mit ihren Geschlechtsorganen vom Mutterthiere abgeschnürt ist, und lässt auch erkennen, wie diese Organe die Form der sonst ovalen inneren Blase modificirt haben. Auf Grund meiner Präparate kann ich auch folgende Beobachtung von DELLA VALLE bestätigen. Er sagt nämlich (7 pag. 65): »Cependant j'ai observé dans certains cas, que tous les individus d'une colonie étaient sans oeufs«. Dies habe ich auch mehrmals beobachtet und zwar nicht nur bei sehr alten, sondern auch bei jüngeren Colonien.

Wir dürfen aus dieser Darstellung schließen, dass eine Botryllidencolonie während ihrer Lebensdauer mehrere Male Generationsorgane ausbildet, dass es bei derselben Colonie Perioden giebt, wo die Geschlechtsorgane wohl ausgebildet sind, andere, wo sie erst angelegt werden, und eben so Zeiten, wo sich nicht die geringste Spur von ihnen vorfindet.

Wie bei den meisten, wenn nicht sämtlichen, zusammengesetzten Ascidien entwickeln sich die weiblichen Geschlechtsorgane vor den männlichen. Die erste Anlage jener ist eine außerordentlich große Mesodermzelle, die bald von sehr feinen platten Zellen bekleidet wird (Taf. 37 Fig. 10, 11). DELLA VALLE hat dieses Stadium abgebildet (7 Taf. 3 Fig. 31), und dieselbe Darstellung findet sich bei allen Verfassern, die die zusammengesetzten Ascidien darauf untersucht haben, so bei DAVIDOFF (5 Taf. 5 Fig. 1—6). Nun wird die Eizelle rasch größer; gleichzeitig vermehren sich die Follikelzellen und umgeben das Ei als eine einschichtige Lage cubischer Zellen. Aus ihnen geht später der Oviduct hervor, der mit der Peribranchialblase in Verbindung tritt.

Die Beobachtung DELLA VALLE's, dass die Eier in diesem Oviduct befruchtet werden und in der Leibeshöhle — zwischen Ektoderm und parietalem Blatte der Peribranchialblase — ihre Furchung abmachen, kann ich nicht bestätigen, obwohl ich vieles Material darauf hin untersucht habe. Dagegen fand ich ganz junge Stadien in der Kloakenhöhle. Auch habe ich nie gesehen, dass mehrere Oviducte sich zu einer »verzweigten Drüse« vereinigt hätten, wie DELLA VALLE beschreibt. Bei geschlechtsreifen Thieren zeigte sich mir immer, dass die symmetrischen weiblichen Geschlechtsorgane aus ganz wenigen Eifollikeln bestehen, höchstens 3 auf jeder Seite. In jedem Follikel lag nur ein Ei, und jeder stand direct mit der Peribranchialblase durch den Oviduct in Verbindung.

Die männlichen Organe legen sich als ein Haufen von Mesodermzellen an. Er bekommt bald ein Lumen und zerfällt früh in mehrere (gewöhnlich 5) Lappen. Man findet also auf jeder Seite des Thieres eine fingerförmige Drüse, die durch ihren Ausführungsgang in Verbindung mit der Peribranchialblase steht.

Wie überall bei den Ascidien, so sind auch hier die Samenelemente so klein, dass sie ganz außerordentlich ungünstige Objecte für ein näheres Studium ihrer Ausbildung sind.

Bevor ich diese kurze Darstellung von der Bildung der Geschlechtsorgane abschließe, möchte ich hinzufügen, dass ich über die Entstehung der Testazellen keine directe Beobachtungen anzustellen im Stande war. Zwar habe ich oft gleich KUPFFER, FOL und DAVIDOFF mehrere Kerne in den Eiern beobachtet, mich aber nie mit absoluter Sicherheit davon überzeugt, dass diese Bilder, wie KOWALEWSKY (11) und VAN BENEDEN & JULIN (2) behaupten, nicht der Ausdruck tangentialer Schnitte seien, welche die Zellen an der Oberfläche der Eier getroffen hatten. Eben so wenig habe ich die von DAVIDOFF behauptete Abschnürung von Kernen von dem Keimbläschen gesehen, sondern die in dem Ei befindlichen kleineren Kerne immer peripher, in der Nähe der Follikelzellen vorgefunden.

Einiges über die Larvenentwicklung von *Distaplia magnilarva* D. V.

Die Resultate, die ich an *Botryllus* über die Entstehung des Nervensystems und der Hypophysis gewonnen hatte, führten mich zu dem Versuch, einen Vergleich der Bildung des Nervensystems in der Larve und Knospe anzustellen.

Die ausführliche Arbeit von VAN BENEDEN & JULIN, in welcher die Bildung des Larvengehirns bei den einfachen und den zusammengesetzten Ascidien behandelt wird, enthält Ergebnisse, die von meiner Darstellung der Entwicklung des Gehirns bei den Botryllusknospen vollkommen verschieden sind. Nach Jenen bildet sich nämlich die ganze Hypophysis und die Flimmergrube als eine entodermale Einstülpung, während das bleibende Ganglion als eine Verdickung der einen Wand des Larvengehirns entsteht. Beide Gebilde werden also nicht gemeinsam angelegt, wie es in den Knospen der Fall ist. Dagegen hat KOWALEWSKY bekanntlich schon in einer früheren Arbeit (17) die Flimmergrube aus dem Nervensystem entstehen lassen, und mehrere spätere Autoren wollen auch eine Verbindung zwischen Flimmergrube und Nervenöhle gesehen haben. Alle diese Angaben werden bei VAN BENEDEN & JULIN aufs bestimmteste bestritten. Da mir aber die Abbildungen der letztgenannten Verfasser ihre eigene Darstellung nicht recht zu beweisen schienen, so habe ich versucht, mir über die schwierige Frage der Entstehung der Hypophysis und des bleibenden Ganglions in der Larve durch das Studium von *Distaplia magnilarva* Klarheit zu verschaffen. Es sei indessen hier gleich bemerkt, dass ich eine ausführliche Beschreibung der Entwicklung des Larvengehirns nicht liefern will, sondern hier nur auf das Rücksicht nehme, was für die Bildung jener beiden Organe von Bedeutung ist.

Von den untersuchten Stadien wähle ich 3 zur näheren Beschreibung.

Vom Stadium I liegt in Figur 36 (Taf. 39) ein Frontalschnitt vor. Er zeigt das Gehirn als eine von vorn nach hinten gerichtete längliche Blase, deren rechte Wand eine deutliche Ausbuchtung hat. Während die linke Wand aus einer einzigen Schicht indifferenten Elemente besteht, sind dieselben in der Ausbuchtung der rechten Seite bedeutend größer geworden und mehr differenzirt; in einer von ihnen ist reichliches Pigment abgelagert worden; die übrigen Zellen haben große Kerne und durchsichtiges Protoplasma. Die Figur stimmt in diesen Verhältnissen mit der Abbildung 31 bei KOWALEWSKY (17) vollständig überein.

Dasselbe oder ein ganz wenig älteres Stadium finden wir in meinen beiden Figuren 34 und 35, die zwei auf einander folgende Querschnitte wiedergeben. Diese entsprechen den Pfeilrichtungen α — β und γ — δ der Figur 36 und werden leicht verständlich sein. Figur 34 zeigt uns zwei Lumina, wovon das eine (*Hp*) dem Vordertheil, das

andere (*Ghc*) der rechten Ausbuchtung der Gehirnblase entspricht. Der Schnitt Figur 35 kann, da er etwas weiter nach hinten in der Höhe der Pfeilrichtung $\gamma-\delta$ geführt ist, natürlich nur ein einziges Lumen aufweisen.

Was nun den Bau der Wände der Hirnhöhle betrifft, so erkennt man an beiden Abbildungen einen großen Unterschied zwischen der rechten und linken Seite. Dort besteht die Wand aus hohen, epithelartig angeordneten Zellen, die linke Wand dagegen aus einem mehrschichtigen Lager kleiner Elemente.

Auf Figur 36 sieht man ferner noch, wie die Gehirnblase vorn mit dem Darm zusammengewachsen ist; jedoch existirt eine Communication bis jetzt noch nicht.

Stadium II. Die beiden Querschnitte der Figuren 37 und 38 treffen dieselben Regionen dieses späteren Stadiums. Sie zeigen deutlich, wie auch hier die Gehirnhöhle sich nach vorn in ein Rohr fortsetzt, und wie die Höhlen *Hp* und *Ghc* der Figur 37 zusammen dem Hohlraum *Ghc* der Figur 38 entsprechen; sie unterscheiden sich aber von den Abbildungen 34 und 35 in folgenden wesentlichen Punkten: 1) ist die Differenzirung der Epithelzellen der rechten und oberen Wand weiter vorgeschritten¹; 2), und das ist wichtig für dieses Stadium, haben die Zellen der linken Wand, die im Übrigen noch ganz denselben embryonalen Charakter besitzen, wie auf dem Stadium I, und schon dort mehrschichtig waren (Fig. 34, 35), sich durch weitere Theilung stark vermehrt und an einer Stelle zu einer scharf abgesetzten Verdickung angeordnet, die auf Quer- und Frontalschnitten deutlich sichtbar ist.

An Stadien zwischen II und III habe ich nun constatirt: 1) wie diese seitliche Verdickung (Fig. 38 *Gl*) größer wird, sich mehr und mehr von der linken Wand abhebt, und wie die die Gehirnhöhle begrenzenden Zellen der linken Wand den Charakter cubischer Epithelzellen annehmen; 2) wie das vordere Rohr (*Hp*, Fig. 36) sich in die Länge zieht und die Darmwand durchbricht (Längsschnitt Fig. 41), so dass jetzt eine Communication zwischen Darm und Gehirn besteht.

Stadium III. Einen Aufschluss über alle diese Differenzirungsvorgänge liefert uns Stadium III (Fig. 33, 39 und 40). Die beiden

1) Wie erwähnt, verfolgt vorliegende Arbeit nicht den Zweck, die Ausbildung dieser Verhältnisse näher zu schildern. Ich verweise hierüber auf die Schriften von KOWALEWSKY und VAN BENEDEN & JULIN.

letzteren Abbildungen entsprechen 2 auf einander folgenden Querschnitten durch dieselbe Region des Gehirns wie die Querschnitte der früheren Stadien. Vergleichen wir nun die Figuren 39 und 40 mit 37 und 38, so erkennen wir in dem von der linken Wand der Gehirnblase völlig abgehobenen Körper *Gl* (Fig. 40) die Verdickung *Gl* (Fig. 38); sie ist das bleibende Gauglion. Die linke Wand der Gehirnblase (Fig. 40) besteht aus einer einzelligen Epithelleiste, die dem Körper *Gl* fest anliegt. Die anderen Wände sind mehr differenzirt, beziehungsweise dünner als auf den früheren Stadien.

Wie dort, so mündet auch hier das viel kleiner gewordene Rohr (*Hp*, Fig. 39) in die Gehirnhöhle ein (Fig. 40).

Betrachtet man nun im Vergleich mit den beiden Querschnitten die Figur 33, die nach einem Totalpräparat gezeichnet und durch Frontalschnittserien controllirt worden ist, so erscheint das Gehirn als eine große Blase, welche nach vorn in ein Rohr übergeht. Ihre obere Wand zeigt mannigfache Differenzirung, wie die großen Pigmentkörper und blassen Zellen, die anderen Wände sind dünn geworden. Die linke Wand besteht aus einem einschichtigen Epithel, dessen Zellen direct in die Wand eines engen, etwas weiter vorn in den Darm einmündenden Rohres übergehen, welches auf der anderen Seite mit dem Lumen der Gehirnblase communicirt. Wir erkennen in diesem Rohr die Flimmergrube (*F7*) mit ihrer engeren Fortsetzung, der Hypophysis. An der linken Seite der Gehirnblase sehen wir einen großen ovalen Körper (*Gl*) vom Bau des Gehirns der ausgewachsenen Ascidien. In diesem Gehirn erkennen wir die oben geschilderte Verdickung des Stadiums II (Fig. 38 *Gl*), die sich völlig von der linken Wand der Gehirnblase abgehoben hat.

Dieses Stadium leitet leicht zu den ausgewachsenen Thieren über: es verschwindet mehr und mehr die blasenförmige Ausbuchtung der Gehirnhöhle (cf. VAN BENEDEN & JULIN I), und es verlängert sich die Hypophysis als ein weit nach hinten gestrecktes Rohr.

Ich glaube aus dem geschilderten Stadium III schließen zu können, wie die beiden eben erwähnten Prozesse Hand in Hand gehen, indem die epitheliale Wand (*Epl*, Fig. 33 und 40) sich vorn und hinten zu einem Rohr, der hinteren Fortsetzung der Hypophysis (Fig. 33), umbiegt und damit zugleich die übrigens jetzt zerfallende larvale Gehirnblase abschnürt.

Kurz zusammengefasst sind die Ergebnisse meiner Untersuchungen folgende:

1) Das larvale und das persistirende Nervensystem von *Distaplia* gehen aus derselben Anlage wie die Hypophysis hervor. Diese Anlage ist die ursprüngliche, durch Einbuchtung des Ektoderms gebildete Gehirn-, resp. Nervenblase.

2) Die larvale Gehirnblase steht während des späteren Larvenlebens durch den Anfangstheil der späteren Hypophysis mit der Darmhöhle in Verbindung.

3) Der vordere Theil der Hypophysis geht direct aus dem Vorderabschnitt der in die Länge gezogenen Gehirnblase, der hintere aus der epithelialen linken Wand derselben hervor.

4) Das Lumen der Hypophysis ist der einzige bei den ausgewachsenen Thieren persistirende Rest der larvalen Gehirnblase.

5) Das persistirende Gehirn der ausgewachsenen Thiere bildet sich als eine Verdickung der linken Wand der Gehirnblase, aus welcher die Hypophysis hervorgeht.

Diese meine Resultate sind eine Bestätigung folgender Angaben KOWALEWSKY'S (17 pag. 118): »Die Mündung der Gehirnblase ... wird zu der bekannten Flimmergrube [Hypophysis], von welcher aus die flimmernde Bauchrinne beginnt.« Nun haben, wie erwähnt, VAN BENEDEN & JULIN diese Auffassung bestritten. Sie sagen (I pag. 339): »KOWALEWSKY a cru pouvoir conclure de ses observations que la vésicule cérébrale débouche à un moment donné dans la cavité buccale; cette communication s'établirait par l'intermédiaire de l'organe que nous avons désigné sous le nom de coecum hypophysaire. Cette opinion . . . nous ne pouvons la partager. Il est facile de comprendre que cette opinion ait pu être émise si l'on considère, d'une part, que, dans la région où règne le coecum hypophysaire, la paroi de la vésicule cérébrale qui lui est adjacente n'est formée que par un épithélium plat et, d'autre part, que le fond de ce coecum est accolé au fond du cul-de-sac épithélial qui forme dans sa moitié gauche la voûte de la vésicule cérébrale. Pour s'assurer qu'il n'existe pas . . . une communication entre la cavité branchiale et la cavité cérébrale, il est indispensable des pratiquer des séries de coupes très fines à travers les larves à tout état de développement et jusqu'ici personne, à notre connaissance, n'a étudié le développement des Ascidies autrement qu'en examinant les larves transparentes.«

Während so die Darstellung VAN BENEDEN & JULIN'S von meiner Auffassung abweicht, finde ich in ihren Abbildungen Nichts, was nicht mit den meinigen übereinstimmte und was gegen meine Auffassung spräche. Ihre Taf. 17 Fig. 2 entspricht in jeder Beziehung

meiner Figur 39. Hier wie dort liegt die Hypophysis der Gehirnblase an und ist durch ein Plattenepithelium von ihr getrennt. Aber man kann aus jener Figur 2 Nichts schließen, weil die folgenden Schnitte nicht abgebildet sind. Taf. 17 Fig. 3 giebt einen Querschnitt weiter hinten wieder und entspricht vollkommen meinen Querschnitten aus derselben Region der Gehirnblase. In beiden Präparaten haben wir an der einen Wand eine epitheliale Stelle, wie ich sie beschrieben habe; aber die Frage, die hier allein entscheidet, nämlich ob diese Epithelien sich in die Hypophysis fortsetzen, was ja die Verfasser (s. das Citat) bestreiten, kann nicht aus ihren Figuren beantwortet werden, da die dazwischen liegenden Schnitte weder abgebildet noch beschrieben sind. So lange ich also diese Schnitte nicht kenne, glaube ich die erwähnten Abbildungen eben so gut als eine Bestätigung meiner Auffassung betrachten zu können.

Übrigens weise ich auf meine Frontal- und Sagittal-Schnitte (Fig. 41 und 42) sowie auf Figur 33 hin, die mir die Frage für *Distaplia magnilarva* jedenfalls zu entscheiden scheinen.

Beweisend für meine Auffassung ist die Arbeit von MAURICE (25). Dieser hat bei *Amaroucium torquatum* ebenfalls eine directe Verbindung zwischen Flimmergrube und Gehirnhöhle gefunden und, was noch wichtiger ist, in der Wand der letzteren als directe Fortsetzung der Flimmergrube eine Epithelrinne. Er zieht aber nicht den Schluss, dass diese rinnenförmige Ausbuchtung die Fortsetzung der Hypophysis bildet, wie er auch keine Abbildungen davon liefert.

Was übrigens die Entwicklung des larvalen und persistirenden Gehirns betrifft, so verweise ich auf die sehr correcte Darstellung von VAN BENEDEN & JULIN (1 pag. 353): »Les parties qui persistent sont celles qui chez la larve arrivée à son complet développement ont conservé leur caractère embryonnaire et sont formées par un simple épithélium; ce sont: le cul-de-sac cérébral et le canal viscéral. Les parties différenciées chez la larve . . . disparaissent.«

»Le cerveau de l'adulte procède du cul-de-sac cérébral; le cordon ganglionnaire viscéral résulte de la transformation de la paroi épithéliale du canal central de la région viscérale.«

Wenn wir also nach meiner Darstellung annehmen, dass bei Weitem der größte Theil der Hypophysis aus der einen Wand der Gehirnblase hervorgeht, und dass das bleibende Nervensystem als eine Verdickung dieser selben Wand entsteht, dann scheint mir dies viele Vergleichspunkte mit den Verhältnissen bei den Knospen aufzuweisen, wo wir, wie geschildert, das Ganglion als eine Ver-

dickung der Hypophysis entstehen sahen. Übrigens mache ich hier darauf aufmerksam, dass das bleibende Ganglion sich als eine reine Epithelverdickung eines ursprünglich ektodermalen Gebildes anlegt und sich von der Matrix durch Abspaltung ablöst, wie das Nervensystem eines Wurmes sich vom Ektodermepithel abspaltet. Daraus erklärt sich die Erscheinung, dass das Nervensystem der ausgebildeten Ascidien die Structur der Ganglien eines wirbellosen Thieres hat, obwohl das larvale Nervensystem sich wie das Centralnervensystem der Wirbelthiere durch Einstülpung anlegt.

Zum Vergleich zwischen Knospen- und Larvenentwicklung.

In der Abhandlung von VAN BENEDEX & JULIN (1 pag. 35S) finden wir über die Knospenentwicklung der Ascidien Folgendes.

»Il existe entre les résultats fournis par l'étude du développement de la larve et ceux que KOWALEWSKY a fait connaître à la suite de ses recherches sur la genèse des bourgeons une opposition manifeste. A moins d'admettre que la cavité péribranchiale du bourgeon n'est pas homologue de celle de l'individu né par voie sexuelle, ou bien qu'une cavité d'origine externe et délimitée par l'épiblaste puisse être homologue d'une cavité d'origine interne et délimitée par l'hypoblaste, les résultats de KOWALEWSKY sont contradictoires. . . . Si les observations de KOWALEWSKY étaient exactes, les bases même de la théorie des feuillettes en seraient fortement ébranlées.«

Mehrere Versuche sind gemacht worden, um die großen Differenzen zwischen Knospen- und Larvenentwicklung auszugleichen. Zu diesen Versuchen zähle ich 1) die Darstellung SEELIGER's, die das Nervensystem der Knospen aus dem sich auflösenden Nervensystem der Larven herleitet, 2) die von SALENSKY, der zufolge sich bei *Pyrosoma* das Nervensystem der Knospen aus der äußeren Blase, dem Ektoderm, bildet. Beide Verfasser gestehen aber die großen Unterschiede zwischen Knospen- und Larvenentwicklung zu, welche in Bezug auf die Peribranchialblase übrig bleiben.

Die vorliegende Arbeit lässt die Unterschiede, sowohl was die Peribranchialecavität als auch das Nervensystem angeht, noch größer erscheinen (s. oben pag. 593 ff. und 596). Ferner habe ich in Übereinstimmung mit den erwähnten Untersuchungen von WILLEY darauf aufmerksam gemacht, dass selbst die Knospenanlagen der verschiedenen Synascidien keine Übereinstimmung mit Rücksicht auf die Keimblättertheorie aufweisen.

Bei sämtlichen Gruppen wird eine zweiblättrige Blase gebildet und überall, nach KOWALEWSKY und vorliegender Arbeit, bildet die innere der beiden Blasen dieselben Organe, und zwar den Darm, die Peribranchialblase und das Nervensystem. Aber, wie vorher gezeigt, kommt diese innere Blase bei *Perophora*, *Didemnum*, *Clavelina* etc. von dem Entoderm, bei *Botryllus* aber von der ektodermalen larvalen Peribranchialeavität. Allein das Factum, dass dieselbe innere Blase, die nur aus einem Keimblatt der Larve her stammt, so verschiedene Organe, wie den Darm und das Nervensystem, bilden kann, scheint genügend zu zeigen, dass ihr Keimblatt nicht als Keimblatt im gewöhnlichen Sinne aufzufassen ist. Die Zellschicht hat vielmehr einen noch indifferenten Charakter, wie er den Zellen der Blastula bei der Embryonalentwicklung zukommt, und dieses indifferente Zellmaterial¹ muss von Generation auf Generation übergehen. In Übereinstimmung hiermit theile ich die schon vorher erwähnte Beobachtung mit, dass ich bei erwachsenen Thieren nie eine junge Knospenanlage gesehen habe. Mit Bezug hierauf verweise ich noch auf die interessante Arbeit von H. DRIESCH (Entwicklungsmechanische Studien etc. in: Zeit. Wiss. Z. 53. Bd. 1891 pag. 160) und auf ein Citat darin nach HALLEZ: »Il n'est pas des lors permis de croire que chaque . . . sphère de segmentation doit occuper et jouer un rôle, qui lui sont assignés à l'avance.«

Ob aber dies eine generelle Regel ist oder für einzelne Thierformen allein gilt, wage ich nicht zu entscheiden.

Nachschrift. Nachdem ich bereits die Correctur der vorliegenden Arbeit beendet hatte, erschien die Arbeit von ASAJIRO OKA (Über die Knospung der Botrylliden. in: Zeit. Wiss. Z. 54. Bd. 3. Heft). Meine Resultate stimmen in vielen Punkten mit denen OKA's überein, so in Allem, was die Anlage der Knospen, die Entwicklung des Herzens, des Darmes etc. betrifft. In Bezug auf das Nervensystem und die Peribranchialeavität stehen wir aber im größten Widerspruche zu einander.

Was die Peribranchialblase betrifft, so habe ich oben speciell hervorgehoben, dass diese als eine sattelförmige Doppelblase entsteht, und dass desswegen die »innere Blase« der jungen Knospen-

1) Vgl. die ähnlichen Auffassungen der Bryozoenforscher, nämlich von BRAEM (3 und: Die Keimblätter der Bryozoenknospe. in: Z. Anzeiger Nr. 387 1892) und von DAVENPORT (4 und: The Germ-layers in the Bryozoan buds. in: Z. Anzeiger Nr. 396 1892).

anlage nie in 3 Blasen zerfällt. OKA lässt noch weit in der Entwicklung »zwei Fenster« zwischen dem Darmabschnitt und den »beiden seitlichen Blasen« bestehen, behauptet aber später eine Trennung in 3 Blasen und eine nachfolgende Verlöthung der beiden seitlichen. Da er aber diesen Vorgang nicht durch Abbildungen erläutert hat, so beschränke ich mich darauf, auf meine pag. 593 ff. und meine Abbildungen Fig. 13—19, 22, 23, 28 und 29 hinzuweisen.

Das Nervensystem besteht nach OKA aus 2 Gebilden, dem Ganglion und der Hypophysis, die aber beide getrennt von einander entstehen. OKA weicht also hierin sowohl von KOWALEWSKY, SEELIGER und SALENSKY als auch von mir ab. Die Hypophysis lässt er als ein Rohr entstehen; aber wie, ist mir unverständlich geblieben. Sein erstes Stadium, auf seiner Fig. 13 abgebildet, entpricht einem Zwischenstadium zwischen denen meiner Fig. 23 und 29. Man sieht hier (OKA, Fig. 13) das Rohr vorn in den Darm, hinten in die Peribranchialcavität (in das dorsale Verbindungsstück derselben) einmünden. Da aber nach OKA dieses dorsale Verbindungsstück durch Verlöthung zweier seitlichen Blasen entstanden ist, so muss entweder das Rohr vom Darm aus gewachsen und später mit der Peribranchialcavität in Verbindung getreten sein, oder umgekehrt. Ich glaube hierdurch gezeigt zu haben, dass bei OKA wichtige Zwischenstadien fehlen, und diese sind nun nach meiner Auffassung eben für das Verständnis der Entwicklung der Peribranchialblase von entscheidender Bedeutung. Vgl. übrigens meine pag. 596 ff.

Das Gehirn entsteht aus »Wanderzellen«, die vom Ektoderm »rechts und links . . . einzeln oder gruppenweise« das Rohr umwandern und sich an der ventralen Seite desselben zur Bildung des Ganglions zusammenlagern. Ich habe in Christiania diese Frage aufs Neue untersucht, bin aber in meiner Ansicht bekräftigt worden. Ich hoffe in einer neuen Arbeit hierauf zurückkommen zu können. Aber auf jeden Fall können die Abbildungen OKA's nicht beweisen, dass gerade diejenigen Wanderzellen, die nach ihm aus dem Ektoderm stammen, zum Ganglion werden, und wenn man sich die Sache überlegt, muss man wohl gestehen, dass ein solcher Beweis schwierig zu liefern wäre.

Bildet sich überhaupt das Ganglion aus Wanderzellen, so ist wohl desswegen die Auffassung OKA's mit derjenigen von SEELIGER zu identificiren. Vgl. übrigens meine pag. 598 ff.

Zum Schluss ist es mir unverständlich, wie OKA, nachdem er die Entstehung der inneren Blase der Knospenanlagen aus der

Peribranchialblase geschildert hat, dieselbe als Ento-Mesoderm auffassen kann, und zwar ohne die Larvenentwicklung auch nur mit einem Worte zu berücksichtigen. Denn allein bei der Larve giebt es doch Ekto- und Entoderm! Die Definition des Entoderms ist ja nicht »Alles, was Darm bildet,« sondern »das embryonale innere Blatt, das bei der Gastrulation des Eies entsteht«, und aus diesem larvalen Blatt kommt ja weder die Peribranchialblase der Ascidienlarve, noch die »innere Blase« der Botryllusknospen. DELLA VALLE nennt freilich diese innere Blase Entoderm, aber seine Auffassung stützt sich auf die Untersuchung einer Larve von *Ciona*, auf eine Untersuchung, die (s. oben pag. 592) von allen Seiten bestritten wird. Obwohl ich also hier die Thatsachen in OKA's Arbeit völlig richtig finde, so kann ich doch seinen theoretischen Schlüssen nicht beipflichten.

Christiania, den 24. November 1892.

Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 37—39.

<i>D</i>	= Darm.	<i>Mant</i>	= Mantel.
<i>Eg</i>	= Egestionsöffnung.	<i>Msz</i>	= Mesodermzellen.
<i>Ekt</i>	= Ektoderm.	<i>Mtth</i>	= Mutterthier.
<i>Ei</i>	= Eifollikel.	<i>NR</i>	= Nervenrohr.
<i>End</i>	= Endostyl.	<i>Oes</i>	= Ösophagus.
<i>Epl</i>	= Epithelialer Theil der Wand.	<i>Pbc</i>	= Peribranchialcavität.
<i>Eric.Th</i>	= Erwachsene Thiere.	<i>Pc</i>	= Pericardium.
<i>Fl</i>	= Flimmergrube.	<i>Pg</i>	= Pigment.
<i>Ghc</i>	= Gehirnhöhle.	<i>Rct</i>	= Rectum.
<i>Gl</i>	= Das Gehirn der erwachsenen Thiere.	<i>RPbc</i>	= Rechte Hälfte der Peribranchialcavität.
<i>Gsorg</i>	= Geschlechtsorgane.	<i>St</i>	= Stolonen.
<i>Hp</i>	= Hypophysis.	<i>Test</i>	= Testis.
<i>Hz</i>	= Herz.	<i>Vb. Pbc</i>	= Verbindungsstück der beiden Hälften der Peribranchialcavität.
<i>Ig</i>	= Ingestionsöffnung.	<i>Vst</i>	= Verbindungsstiel zwischen Knospe und Mutterthier.
<i>In. Bl</i>	= Innere Blase.	<i>V.V</i>	= <i>V. Verd</i> = Ventrale Verdickung des Nervenrohres.
<i>KD</i>	= Kiemendarm.		
<i>Kn</i>	= Knospe oder Knospenanlage.		
<i>LPbc</i>	= Linke Hälfte der Peribranchialcavität.		
<i>M</i>	= Magen.		

Die Figuren 1—32 beziehen sich auf *Botryllus violaceus*, 33—42 auf *Distaplia magnilarva*.

Tafel 37.

Fig. 1, 2 und 4 sind von Herrn HEINZE in Neapel, Fig. 3 ist vom Universitätszeichner KRAPP in München gezeichnet.

- Fig. 1. Ein Theil einer Colonie, die Lage der Knospen und Stolonen im Verhältnisse zu den Mutterthieren zeigend. Nur ein Thier ausgeführt. Die erwachsenen Thiere sind noch nicht kreisförmig angeordnet. Vergr. 35.
- Fig. 2. Junge Knospe von der linken Seite gesehen. Die dorsale Seite dem Mutterthiere zugewandt. Vergr. etwa 140.
- Fig. 3. Ältere Knospe in derselben Lage wie Fig. 2. Kiemenspalten noch nicht angelegt. Man sieht das Nervenrohr und die einheitliche Peribranchialhöhle. Vergr. etwa 140.
- Fig. 4. Bedeutend ältere Knospe mit angelegten Kiemenspalten und jungen Knospenanlagen. Zeigt die fortgeschrittene Entwicklung der Peribranchialcavität. Vergr. etwa 140.
- Fig. 5. Längsschnitt durch einen Stolo, um seine einschichtige Structur und das charakteristische Epithel seines Endabschnittes zu zeigen. ZEISS Homog. Imm. $\frac{1}{18}$.
- Fig. 6. Querschnitt durch eine Knospe, die ein wenig jünger als die der Figur 4 ist. Man sieht die ersten Knospenanlagen als Verdickungen der Peribranchialcavität. Vergr. 350.
- Fig. 7. Knospe von ungefähr demselben Alter. Ihre jungen Knospenanlagen etwas weiter entwickelt als die der vorhergehenden Figur. Gleiche Vergrößerung.
- Fig. 8. Eine kleine Colonie aus 2 erwachsenen Thieren und 4 Knospen. Zeigt die Verzweigung der Stolonen und die Lage der Knospen. *a.* Anlage der Knospen einer Knospe. *b.* Ausbuchtung des Ektodermes für die Anlage der Geschlechtsorgane. Schwache Vergr.
- Fig. 9. Schräger Querschnitt durch eine alte Knospe mit noch nicht fertigen Kiemenspalten. Ihre Knospe *Kn*, die wie die Knospe der Fig. 2 dem Mutterthiere anliegt, ist sagittal getroffen; Verbindungsstiel zwischen beiden noch zweiblättrig. Vergr. 350.
- Fig. 10. Junge, noch nicht vom Mutterthiere abgeschnürte Knospe (*Kn*), mit sich ihr anlegenden Geschlechtsorganen. Vergr. 200.
- Fig. 11. Querschnitt durch eine sehr junge Knospe, die nur aus *Ekt.* und *In. Bl.* besteht, sammt den Geschlechtsorganen vom Mutterthier abgeschnürt. Vergr. 350.
- Fig. 12. Geschlechtsorgane. Vergr. 300.

Tafel 38.

Fig. 13—19. 7 Querschnitte einer Serie durch eine Knospe desselben Alters wie die der Fig. 22. Die Figuren sollen den complicirten Bau dieses Stadiums erklären. Vergr. 200.

Die Schnittrichtungen der einzelnen Figuren sind in Fig. 22 durch punktirte Linien markirt, und zwar entspricht $\alpha - \beta$ der Fig. 13, $\gamma - \delta$ der Fig. 14, $\varepsilon - \zeta$ der Fig. 15 (in Fig. 15*b* ist das Rohr *NR* näher ausgeführt; Vergr. 420), $\eta - \theta$ der Fig. 16, $\iota - \kappa$ der Fig. 17, $\lambda - \mu$ der Fig. 18, $\nu - \xi$ der Fig. 19. Man sieht die vorn getrennten, hinten noch zusammenhängenden Hälften der Peribranchialhöhle, das Nervenrohr vorn geschlossen etc.

Die Figuren 20—24 und 29 sind alle Medianschnitte durch Knospen auf verschiedenen Stadien. Vergr. 350. Sie illustriren die Entwicklung des »Dorsalrohres« und die allmähliche Abschnürung der *Phc* auf der dorsalen Seite des Kiemendarmes.

Die Figuren 25—28 sind Querschnitte verschiedener Knospenstadien, um die allmähliche Differenzirung des Dorsalrohres zu zeigen.

Fig. 25 und 26 sind 420mal vergrößert, Fig. 27 ist mit ZEISS Immersion 2,00 mm gezeichnet, Fig. 28 350mal vergrößert.

Fig. 30 ist ein Medianschnitt durch eine sehr alte Knospe. Das Ganglion ist von der Hypophysis abgeschnürt. Vergr. 200.

Fig. 31. Ein schräger Querschnitt durch eine Knospe. Man sieht eine junge Knospenanlage *Kn*, die Bildung des Herzens und der Geschlechtsorgane. Vergr. 200.

Fig. 32. Querschnitt durch eine Larve von *Botryllus*, um die Knospenanlage *Kn* derselben zu zeigen.

Tafel 39.

Fig. 33, nach einem Totalpräparat von Herrn KRAPP in München gezeichnet. lässt die Ingestionsöffnung und das larvale Nervensystem von *Distaplia magnilarva* in seiner höchsten Ausbildung erkennen. Vergr. 200.

Fig. 34 und 35 stellen Querschnitte durch Stadium I dar; ihre Richtung ist in Fig. 36 durch α — β (Fig. 34) und γ — δ (Fig. 35) angedeutet. Vergr. 650.

Fig. 36. Frontalschnitt durch Stadium I. Vergr. 300.

Fig. 37 und 38. Zwei Querschnitte durch dieselbe Region eines Larvengehirns auf Stadium II, wie die Figuren 34 und 35 auf Stadium I. Vergr. 650.

Fig. 39 und 40. Zwei auf einander folgende Querschnitte durch die vorderste Region der Gehirnblase auf Stadium III. Vergr. 300.

Fig. 41. Frontalschnitt durch ein Stadium zwischen II und III. Vergr. 250.

Fig. 42. Sagittalschnitt durch Stadium III. Vergr. 250.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1891-1893

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Hjort Johan

Artikel/Article: [Über den Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. 584-617](#)