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

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien.

1. Über die Entwicklung von *Diplosoma Listeri*.

Von

Prof. W. Salensky
in Odessa.

Mit Tafel 17—20 und 1 Zincographie.

Die vorliegenden Untersuchungen schließen an meine so eben erschienene Arbeit über die Metamorphose von *Distaplia* an (Morph. Jahrb. 20. Bd. pag. 419 ff.). Beide sind sie aus einem und demselben Gedanken entsprungen, nämlich aus dem, dass die Metagenesis der Tunicaten aus denjenigen Fortpflanzungsformen entstanden sei, bei denen die Larve die Fähigkeit hat, sich ungeschlechtlich zu vermehren. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen an *Distaplia* haben mich in diesem Gedanken vollkommen befestigt. Sie haben mich namentlich davon überzeugt, dass in dem Entwicklungscyclus von *Distaplia* die Larve als Amme functionirt, indem sie in agamer Weise eine Reihe Knospen producirt und dann selbst zu Grunde geht. Wenn wir diese Ergebnisse an *Distaplia* auf andere metagenetische Thiere übertragen, oder vielmehr die Fortpflanzung von *D.* als Ausgangspunkt für die Interpretation der Metagenesis nehmen, so kommen wir zum Schluss, dass die Ammengeneration der metagenetischen Thiere der Larve der metabolischen homolog ist, und dass die Metagenesis (wenigstens der Tunicaten) aus der Metamorphose entstanden sein muss.

Unter den Synascidien giebt es bekanntlich andere Repräsentanten, bei denen die Larve oder der Embryo zur agamen Vermehrung befähigt zu sein scheint. Die erste Stelle unter ihnen nehmen

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

offenbar die Diplosomiden ein, die natürlich auch gleich meine Aufmerksamkeit auf sich lenkten. Unsere Kenntnis von der Entwicklung dieser Thiere ist zur Zeit ziemlich lückenhaft; trotzdem hat sich schon die Ansicht eingebürgert, dass der Zwillingsembryo durch die Knospung eines vorerst einfachen Embryos entstanden sei. Demgemäß müssen die Diplosomiden die meiste Ähnlichkeit mit *Distaplia* darbieten, und das hat mich um so mehr zur genauen Untersuchung ihrer Entwicklung bewogen. Die Resultate, zu denen ich gekommen bin, stehen zu dieser Auffassung negativ. Ich muss nämlich die Bildung des Zwillingsembryos auf andere Weise erklären, jedoch nimmt dies der Entwicklungsgeschichte der Diplosomiden keineswegs das Interesse, denn die beständige Bildung eines doppelten Embryos aus einem Ei lohnt schon an und für sich die Untersuchung. Wenn man aber die Entwicklung der Diplosomiden mit der der ihnen so verwandten, aber einen einfachen Embryo producirenden Didemniden vergleicht, so wächst dadurch das Interesse an ihren Entwicklungsvorgängen bedeutend. Die Entwicklung der Didemniden hat eine außerordentliche Ähnlichkeit mit der der Diplosomiden, und durch den Vergleich der Ontogenese dieser beiden Familien gewinnt man einen klaren Begriff vom Charakter der Fortpflanzung der Diplosomiden und von dem Weg, welchen sie bei ihrer Entstehung eingeschlagen hat. Ich bin durch meine Untersuchungen über diese beiden Synascidien zu dem Schluss gekommen, 1) dass die herrschende Ansicht über die Fortpflanzung der Diplosomiden durch die genaue Erforschung der Entwicklung nicht berechtigt erscheint, und 2) dass die Entwicklung der Diplosomiden und Didemniden in der Reihe der so mannigfaltigen Fortpflanzungsarten der Tunicaten ein abgeschlossenes Ganzes darstellt, welches zur Metagenesis nur in ziemlich entfernter Beziehung steht.

1. Historische Übersicht. Methodik. Eiablage.

Die Entdeckung der merkwürdigen Entwicklung der Diplosomiden verdanken wir MacDonald[1], welcher 1859 als *Diplosoma Raynerii* eine Synascidie beschrieb, die bei sonst einfachen Eingeweiden doppelte Kiemensäcke besitzen sollte. Die späteren Untersuchungen an den europäischen Diplosomiden haben gezeigt, dass

[1] J. D. MacDonald, On the anatomical characters of a remarkable form of compound Tunicata. in: Trans. Linn. Soc. London Vol. 22 1859 pag. 367 ff.

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

die Individuen der Colonie derselben in der That paarweise mit einander verbunden sind, aber jedes für sich einen eigenen Kiemensack und eigene Eingeweide haben, so dass die Angabe von MacDonald, welche eine Species aus Sydney betrifft, wahrscheinlich auf nicht ganz genauer Beobachtung beruht. Man muss desswegen Lahille[1] beistimmen, wenn er das MacDonald'sche *D. Raynerii* mit anderen Arten als *D. Listeri* vereinigt. Dabei muss man bemerken, dass das Vorkommen von Individuen, welche zwei Kiemensäcke bei sonst einfachen Eingeweiden besitzen, durch die eigenthümliche Art der Knospung sich erklären lässt und wohl beiden genannten Arten eigen ist.

MacDonald giebt in seinem Aufsatze eine kurze Beschreibung der Entwicklung der von ihm entdeckten Ascidie und hebt zunächst hervor, dass sich bereits in der Larve zwei Kiemensäcke und ein einfacher Eingeweidesack erkennen lassen. Er macht aber keinen Versuch, die Zwillingsnatur dieser Larven zu erklären, und lässt die Frage unentschieden, ob die beiden Kiemensäcke durch Knospung oder Theilung oder irgend einen anderen Vorgang entstanden sind.

Die drei Jahre später erschienenen Untersuchungen von Gegenbaur[2] haben die Angaben von MacDonald bedeutend erweitert. Gegenbaur beschreibt die Entwicklung eines *Diplosoma* (*Didemnum gelatinosum*) aus Helgoland und kommt darüber zu folgendem Schluss: »Es gehen aus einem einzigen Ei zwei anfänglich unter einander verbundene Individuen hervor, von denen das eine früher als das andere zur Ausbildung kommt, obgleich beide schon von Anfang an gleichzeitig angelegt waren« (pag. 164). Er betrachtet die Anlagen beider Einzelthiere als Knospen.

Viel bestimmter äußert sich Ganin[3] über die Natur der Fortpflanzung des *Diplosoma*; er sagt nämlich: »Aus einem Ei von *Didemnum* (*Diplosoma*) *gelatinosum* entwickelt sich Ein Embryo und Eine Larve, aus dieser aber zwei Ascidien. Diese zwei Individuen entstehen als Knospen auf dem Körper der Larve. Auf der Oberfläche der Hautschicht der Larve nämlich bilden sich vier Knospen, zwei Brust-

[1] F. Lahille, Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890.

[2] C. Gegenbaur, Über *Didemnum gelatinosum* M. Edw. in: Arch. Anat. Phys. 1862 p. 149 ff.

[3] M. Ganin, Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 20. Bd. 1870 pag. 512 ff.; auch russisch in: Warschauer Univ. Nachr. 1870.

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

und zwei Bauchknospen, von denen später je zwei zu einem Individuum sich verbinden« (pag. 515). Die eben citirte Stelle von Ganin lässt die Frage über die Natur der Larve selbst unentschieden. Wenn die beiden aus dem Ei sich bildenden Individuen als Knospen auf dem Larvenleibe entstehen sollen, so fragt es sich doch: was soll denn der eigentliche Körper der Larve darstellen? Auf diese Frage antwortet Ganin in seiner russischen Schrift folgendermaßen: »der eigentliche Larvenkörper verwandelt sich in den Schwanz und in die anderen temporären (provisorischen?) Organe«. Diese Angabe scheint mir aber um so weniger plausibel zu sein, als sie durch die von Ganin mitgetheilten Thatsachen durchaus nicht bestätigt wird. Der Aufsatz von Ganin enthält überhaupt nur wenige Angaben über die Organogenese von *Diplosoma*. Ohne die Anlagen der Organe genau zu beschreiben und ihre Entwicklung näher zu verfolgen, verweist er einfach auf das Capitel über die Knospung von *Diplosoma* und bemerkt dabei, »dass die Entwicklungsvorgänge der beiden Larvenknospen mit denjenigen der Colonieknospen identisch sind«.

Die citirte Ansicht von Ganin über die Natur der Fortpflanzung der Diplosomiden wurde durch die späteren Forscher bedeutend modificirt. Eine Reihe französischer Zoologen, hauptsächlich Giard[1] und Lahille[2], die sich mit der Entwicklung der Diplosomiden beschäftigt haben, betrachten nur das eine von den beiden Individuen der Larve, nämlich das ventrale, als ein Knospungsproduct, lassen hingegen das dorsale geschlechtlich entstehen, freilich ohne diese Annahme zu begründen. Demgemäß nennt man nun das dorsale Individuum mit dem Nervensystem, der Chorda und dem Auge Oozoid, das ventrale augenlose Blastozoid. Und diese Ansicht ist gegenwärtig als die herrschende anzusehen, obwohl sie mit den früher erwähnten Angaben Gegenbaur's von dem gleichzeitigen Erscheinen beider Individuen der Larve im Widerspruche steht.

Indem ich hier die verschiedenen Angaben über die Fortpflanzungsgeschichte anführe, muss ich gestehen, dass sie alle mehr oder minder aprioristisch sind. Für die genaue Beurtheilung der wichtigen und interessanten Fortpflanzung der Diplosomiden fehlt uns bis jetzt die Kenntnis der Entwicklung, und zwar ist dieser Mangel um so empfindlicher, als wir eigentlich nicht genau wissen, in welchem

[1] A. Giard, Note sur l'embryogénie des Tuniciers du groupe des Luciae. in: Compt. Rend. Tome 81 1875 pag. 1214 ff.

[2] Recherches etc. (s. oben pag. 370 Anm. 1).

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

genetischen Verhältnisse die beiden Individuen der Larve zu einander stehen. Die richtige Auffassung der Fortpflanzung von *Diplosoma* ist aber nicht nur für sich selbst wichtig, sondern sie bietet auch eine große Bedeutung für die Geschichte der Metagenesis der Tunicaten dar. Wenn von den beiden Individuen der Zwillingslarve das eine auf dem geschlechtlichen, das andere auf dem ungeschlechtlichen Wege entstände, so hätten wir in der Fortpflanzung von *Diplosoma* ein neues Beispiel der ungeschlechtlichen Vermehrung der Larve und folglich eine Art der Metagenese, die im Wesentlichen derjenigen von *Distaplia* nicht unähnlich erscheinen würde. Entstehen hingegen die beiden Individuen auf gleiche Weise aus dem Eie, so haben wir hier ein neues Beispiel der Theilung des Embryos, welche, da sie bei diesen Thieren ganz constant ist, eine interessante und ziemlich seltene Erscheinung im Thierreiche darstellt. Die eine oder die andere Entscheidung der Frage bietet jedenfalls ein Interesse dar, und die genaue Untersuchung der Entwicklung von *Diplosoma* erscheint demnach sehr lohnenswerth, unabhängig selbst von den allgemeinen Schlüssen, zu denen sie führen kann. Dies hat mir auch als Hauptmotiv zur Wahl von *Diplosoma* als Object für meine embryologischen Untersuchungen an Synascidien gedient. Die ersten Schritte, die ich in meiner Arbeit gemacht hatte, haben mich schon auf manche unerwartete Eigenthümlichkeiten aufmerksam gemacht: es hat sich dabei gezeigt, dass die Entwicklung bei dieser Ascidie außerordentlich complicirt vor sich geht, und dass man mit der jetzt üblichen Schnittmethode allein nicht weit kommen kann. Ich musste desswegen andere Methoden anwenden, die zwar nicht neu sind, aber wegen ihrer praktischen Bedeutung gerade für die Untersuchung der Entwicklung der Diplosomiden und Didemniden einer genaueren Besprechung werth sind.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir mehrere Colonien von *Diplosoma*, die ich mir theils aus Villefranche, theils aus Sebastopol und aus Neapel verschafft hatte. Immerhin war es ein und dieselbe Art *Diplosoma*, welche ich als *D. Listeri* bestimmen konnte. Die Colonien sind bekanntlich im Frühjahr und Sommer mit Eiern erfüllt, welche sich in allen möglichen Entwicklungsstadien befinden. Dadurch bietet *D. Listeri* ein für die embryologischen Untersuchungen sehr geeignetes Object dar. Die Eier sind dabei ziemlich groß und durchsichtig, so dass man von vorn herein erwarten darf, mehrere Vorgänge schon an den lebendigen Eiern untersuchen zu können. Man wird aber sofort enttäuscht, wenn man die jüngeren Stadien

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

an den frischen Eiern zu untersuchen versucht, und kommt zu dem Schluss, dass man auf diese Weise doch nicht weiter kommen kann, als die früheren Forscher gelangt sind. Für die Untersuchung der späteren Stadien hingegen ist diese Methode vollkommen tauglich, da die beiden Individuen bereits groß genug und durchsichtig sind, und die Menge des Dotters stark abgenommen hat. Anders bei den jüngeren und gerade den wichtigsten Stadien: die Anlagen der beiden Individuen liegen noch auf der Seite des sehr dotterreichen Eies, welches viel lichtbrechender als die Elemente des Embryos ist, diesen also undeutlich macht. Nach misslungenen Versuchen, die Entwicklung am lebendigen Ei zu studiren, habe ich mich der Schnittmethode zugewendet. Die Eier sind aber in den ersten Stadien kugelrund und für die Orientirung der Schnittrichtung unbequem. Ich habe sie desswegen vor der Einbettung in Paraffin gefärbt und sie unter einer schwachen Vergrößerung betrachtet. Solche mit Boraxcarmin gefärbte Eier, bei denen die Farbe gut ausgezogen wurde, sind nicht nur zur Orientirung ausgezeichnet, sondern lassen auch die innere Structur so deutlich unterscheiden, dass ich an ihnen, auch ohne Schnitte zu machen, die Verwandlung der meisten Organe verfolgen konnte. Die Untersuchung solcher Objecte hat im Vergleich mit der von Schnitten den Vortheil, dass man an ihnen die ganze Organisation des Eies auf einmal übersieht, und man braucht dann nur an den Schnitten die so gewonnenen Ergebnisse zu controlliren und einige Details des Baues der Organe, besonders derjenigen, welche tief innen liegen, genauer zu untersuchen. Da der Embryo von ziemlich früh an unsymmetrisch ist, und da die Vorgänge auf seiner rechten und linken Seite nicht gleich verlaufen, so benutzte ich für die Anfertigung der Präparate, die ich in Toluol aufgehellt und in Canadabalsam conservirt hatte, durchlöcherte Objectträger, die mir denn auch hierfür große Dienste geleistet haben.

Als Härtungsmittel habe ich die Sublimatessigsäure (nach Davidoff), die Chromessigsäure und die Pikrinschwefelsäure benutzt; von ihnen muss ich dem Davidoff'schen Gemisch den Vorzug geben. Die darin gehärteten Colonien wurden in 70%igem Alcohol conservirt; aus diesem habe ich dann die Eier herauspräparirt und sie weiter behandelt. Gefärbt habe ich sowohl die in toto als auch die auf Schnitten zu untersuchenden Eier, wie gesagt, mit Boraxcarmin; der Erfolg der Färbung hängt aber vollständig von dem Ausziehen der Farbe ab: hat man hierbei den richtigen Moment getroffen, so

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

bieten die Eier und Embryonen von *Distaplia* ein wirklich ausgezeichnetes Object dar, welches man nach Belieben in toto betrachten oder in Schnitte zerlegen kann. Allerdings genügt diese Färbung für die Schnitte meist nicht vollkommen, weil das Protoplasma der Embryonalzellen nicht genug gefärbt erscheint. Desswegen habe ich die mit Eiweißglycerin aufgeklebten Schnittserien nochmals mit Mayer'schem Hämalaun nachgefärbt und damit ganz deutliche und schöne Präparate bekommen, an denen die Zellkerne dunkler, das Protoplasma heller erschienen.

Nach diesen Vorbemerkungen können wir zu unserem Thema übergehen, und zwar mit der Eiablage und der Lage des Eies während seiner Entwicklung in der Colonie anfangen. Diese ist bei *Diplosoma* ziemlich eigenthümlich und hängt mit dem Bau der Colonie zusammen.

Aus den übereinstimmenden Angaben verschiedener Forscher (Gegenbaur, Ganin, Lahille), die ich bestätigen kann, ist es bekannt, dass der Eierstock vollkommen geschlossen ist und des Oviductes entbehrt. Wie bei einem solchen Bau des Eierstocks die Befruchtung zu Stande kommt, kann ich einstweilen nicht mittheilen, da ich überhaupt die Frage nach der Befruchtung wegen mehrerer technischer Schwierigkeiten und mancher anderer Ursachen aus dem Kreise meiner Untersuchungen ausgeschlossen habe. Durch die erwähnte Besonderheit im Bau des Eierstocks kann die eigenthümliche Art der Eiablage erklärt werden. Die Eier treten, nachdem sie zur Reife gelangt sind, nicht in die Cloaken- resp. Bruthöhle der Mutter ein, wie es bei den anderen, mit einem Oviducte versehenen Ascidienarten der Fall ist, sondern wandern aus dem Mutterleibe aus und fallen in die gemeinschaftliche Cloacalhöhle der Colonie hinein. Die Angaben verschiedener Forscher über diesen Vorgang weichen nur in den Einzelheiten von einander ab. Gegenbaur[1] meint, das Ei durchbreche, nachdem es seine Reife erlangt, beim Bersten des Follikels den Mantel der Mutter und trete in die der Colonie gemeinsame Mantelschicht. Lahille[2] nimmt ebenfalls an, dass das Austreten des Eies aus dem Mutterleibe in die gemeinsame Höhle der Colonie durch das Zerreißen des mütterlichen Ektoderms geschieht. Nach Ganin[3] soll das reife Ei die mütterlichen Körper-

[1] *Didemnum* etc. (s. oben pag. 370 Anm. 2) pag. 162.
[2] Recherches etc. (s. oben pag. 370 Anm. 1) pag. 121.
[3] Neue Thatsachen etc. (s. oben pag. 370 Anm. 3) pag. 514.

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

bedeckungen hinter sich auftreiben, in die Celluloseschicht der Colonie hineintreten und sich schließlich vom Mutterleibe losreißen. Es soll dann, vom Mutterektoderm eingehüllt, in die Celluloseschicht eingeschlossen werden.

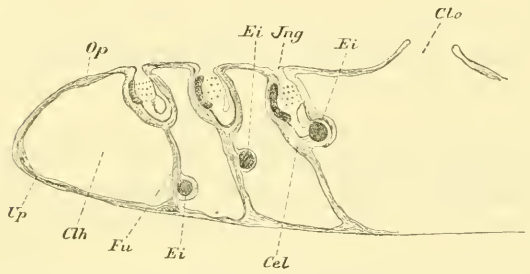
Meine eigenen Untersuchungen haben mich zu dem Schluss geführt, dass die kurze Beschreibung von Ganin die Sachlage am richtigsten getroffen hat. Das Ei von *Diplosoma* tritt nach erlangter Reife aus dem Mutterleibe in die gemeinsame Höhle der Colonie hinein, aber dieses Eintreten ist von keinem Bersten oder Zerreißen der mütterlichen Organe, sei es des Ektoderms, sei es der Celluloseschicht, begleitet; da es während seines Heraustretens das mütterliche Ektoderm vortreibt und von ihm umhüllt ist, so schnürt sich ein Theil desselben mit dem Ei vom Mutterleibe ab. Um diesen eigenthümlichen Vorgang deutlich darzustellen, will ich hier den Bau der Colonie von *Diplosoma* kurz angeben.

Jedem, der Gelegenheit hatte, die Colonie im Leben zu beobachten, ist es gewiss aufgefallen, dass sie, wenn sie ruhig im Wasser gelassen wird, sich schnell mit Wasser anfüllt und wie aufgebläht erscheint. Die leisesten Berührungen der Colonie oder selbst die Erschütterung des Wassers fordern ihre Zusammenziehung und das Ausstoßen des von ihr aufgenommenen Wassers heraus. Durch diesen einfachen Versuch kann man schon erschließen, dass im Inneren der Colonie eine geräumige Höhle vorhanden ist, die mit Wasser gefüllt werden kann. Das Wasser kommt offenbar durch die Mundöffnungen der Einzelthiere hinein, wird durch die Cloacalöffnungen in die gemeinschaftliche Höhle geführt und durch die Cloacalöffnung ausgestoßen; welche Vorrichtungen zum Aufbewahren des Wassers in der Colonie existiren, habe ich nicht ermittelt, muss aber bemerken, dass die Cloacalöffnung beim Aufblähen der Colonie immer offen bleibt, und desswegen glaube ich, dass das Wasser entweder in den Verästelungen der gemeinschaftlichen Cloacalhöhle steht, oder dass in der Colonie einige Vorrichtungen, z. B. Ventile existiren, welche die innere Öffnung des gemeinschaftlichen Cloacalrohres zusperren. Die gemeinschaftliche Cloacalhöhle tritt schon sehr früh auf und wird beim Wachsthum der Colonie bedeutend erweitert. Sie erscheint als Spalte im Cellulosemantel und scheidet diesen in zwei Blätter: ein oberes, welches die freie Oberfläche der Colonie bedeckt, und ein unteres, womit die Colonie sich festsetzt. Der Cellulosemantel der Colonie bildet demnach einen Schlauch mit einer geräumigen, durch das Cloacalrohr nach außen

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

offenen Höhle im Inneren, in welcher die Individuen der Colonie hängen. Diese sind an den beiden eben erwähnten Blättern des Cellulosemantels befestigt: mit dem oberen Blatte sind sie durch ihre vorderen Theile verbunden, indem sie eben durch dieses Blatt nach außen durchbrechen; mit dem unteren Blatte sind sie durch ihre Cellulosemäntel verbunden. Jedes Individuum hat nämlich seine eigene Cellulosehülle, die sich nach unten in einen fadenförmigen Fortsatz auszieht, welcher sich am unteren Celluloseblatt befestigt. Zum besseren Verständnis dieser Bauverhältnisse füge ich hier eine schematische Abbildung eines Längsschnittes durch die Colonie bei. Sie ist derjenigen, welche Lahille in seinen Untersuchungen giebt, ähnlich, aber stark modificirt. Lahille[1] meint nämlich, die Einzelthiere der Colonie seien durch ektodermale, in ihrem Inneren die Muskelfibrillen enthaltende Fortsätze an der unteren Celluloselamelle befestigt. Mit diesen Muskelfibrillen können die Individuen sich contrahiren und dadurch die Cloacalhöhle abplatten. Ferner sollen diese Muskelfibrillen eine unmittelbare Fortsetzung der longitudinalen Leibesmuskeln darstellen, die sich im unteren Theile der Kiemenhöhle zu einem Muskelbündel vereinigen und in den erwähnten ektodermalen Fortsatz eindringen. Ich kann diese Angaben aber durchaus nicht bestätigen: 1) bestehen die fadenförmigen Fortsätze, welche zur Befestigung der Individuen an der unteren Celluloselamelle dienen, nicht aus Ektoderm, sondern aus Cellulose, welche eine unmittelbare Fortsetzung des Cellulosemantels der Einzelthiere ist; das Ektoderm geht in diese Fortsätze nicht hinein; 2) sind in diesen fadenförmigen Fortsätzen keine Muskelfibrillen vorhanden; was Lahille für ein Bündel Muskelfibrillen hält,

Fig. 1.



Schema eines Längsschnittes durch die Colonie von *Diplosoma Listeri*. *Clo* Öffnung der gemeinschaftlichen Cloacalhöhle; *Clh* Cloacalhöhle; *Op* obere, *Up* untere Platte der Cellulosehülle der Colonie; *Cel* Cellulosehülle der Individuen; *Fu* Cellulosestrang zur Fixation der Individuen; *Ei* Ei; *Jng* Ingestionsöffnung.

[1] Recherches etc. (s. oben pag. 370 Anm. 1) pag. 112 Fig. 58.

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

ist eigentlich kein Muskel und steht zu den Muskeln des Leibes in keiner Beziehung. Im Inneren der Fixationsfortsätze giebt es zwar ein strangförmiges axiales Fibrillenbündel, welches man auf den ersten Blick sehr leicht für ein Muskelbündel halten könnte. Zupfpräparate aber, sowie Schnitte durch diese Fortsätze lassen sofort erkennen, dass diese vermeintlichen Muskelfibrillen nichts Anderes, als stark zusammengepresste und fein ausgezogene Zellen der Cellulosesubstanz sind. Ich habe an den eben erwähnten Präparaten immer einen allmählichen Übergang von den Fibrillen zu den gewöhnlichen blasenförmigen Cellulosezellen aufgefunden und solche Übergangsformen ebenfalls an mehreren anderen Stellen des Cellulosemantels beobachtet. Das Zusammenfallen der Colonie, von dem oben die Rede war, kann auch ohne Wirkung der Muskeln geschehen und lässt sich ganz gut durch das plötzliche Ausstoßen des Wassers aus den Cloaken der Einzelthiere und aus der gemeinschaftlichen Cloake erklären.

Ich habe mich bei der Beschreibung der fadenförmigen Anheftungsfortsätze aufgehalten, weil diese in einer innigen Beziehung zur Eiablage stehen. Die Cellulosehülle des Eies ist häufig mit der Cellulosesubstanz dieser Fortsätze verbunden, und in Folge dessen bilden letztere eine Stütze für das Ei, welches sich in seinen ersten Stadien von oben nach unten, also zur unteren Celluloselamelle hin, bewegt.

Der Eierstock von *Diplosoma* liegt bekanntlich (Gegenbaur, Ganin, Lahille) am Hinterende des Einzelthieres und ist birnförmig, indem sein hinterer Theil bedeutend weiter als der vordere ist. Das vorn gebildete Ei bewegt sich dann nach hinten und liegt dem Ektoderm dicht an. Gewöhnlich trifft man im Eierstocke nur ein reifes Ei und mehrere andere Eier auf verschiedenen Entwicklungsstufen. Das reif gewordene und ausgewachsene Ei treibt das ihm anliegende Ektoderm sackartig hervor. Taf. 17 Fig. 1 stellt einen Längsschnitt durch den hinteren Theil eines Individuums mit einem reifen Ei (*Ei*) dar. Es liegt in einer sackförmigen Ektodermhülle (*Ec*), welche durch eine kleine halsförmige Einschnürung mit dem Ektoderm des Mutterleibes in Verbindung steht. Die Ektodermzellen sind pigmentirt und können so sehr leicht von den übrigen Zellen unterschieden werden. In Fig. 2, welche einen Schnitt aus einem anderen Individuum mit einem noch jüngeren Ei darstellt, erkennt man auch um dasselbe eine ektodermale Hülle, die ebenfalls sackförmig ist, aber durch eine viel weitere Öffnung mit der Leibeshöhle

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

des Individuums communicirt, als es bei dem Ei von Fig. 1 der Fall ist. Man kann daraus schließen, dass mit dem Wachsthum des Eies seine Ektodermhülle mehr und mehr vom Mutterektoderm abgeschnürt wird, bis sie endlich nur noch durch einen engen Stiel damit verbunden ist.

Die Eizelle ist demnach von mehreren Hüllen umgeben. Nach innen von der Ektodermhülle folgt der Follikel, welcher aus cylindrischen Zellen besteht. Darunter liegen die Kalymmocyten (Testazellen), die noch keine continuirliche Lage bilden, sondern an der Peripherie der Eizelle zerstreut sind. Der peripherische Theil des Eies besteht aus grobkörnigem Dotter, welcher nach dem Centrum in eine feinkörnige Protoplasmamasse übergeht. Diese bildet einen protoplasmatischen Hof um das Keimbläschen, ist aber nach der Peripherie zu nicht scharf von der Dottermasse getrennt. Das Keimbläschen, welches in den jüngeren Eiern als runde Blase erscheint, unterliegt gegen das Ende der Eientwicklung denselben eigenthümlichen Veränderungen, die für das Ei aller bekannten Ascidien charakteristisch sind. Es wird nämlich sternförmig (Fig. 1 *Kb*). Der Keimfleck im Inneren des Keimbläschens ist kugelrund und nimmt nun eine periphere Lage ein. Nach den neuesten interessanten Untersuchungen von Julin[1], welcher die Entwicklung des Eies sehr eingehend an *Styelopsis grossularia* studirt hat, soll der Keimfleck sich auflösen. Es ist sehr möglich, dass auch bei *Diplosoma* derselbe Process stattfindet; ich habe aber die feineren Vorgänge der Reifung des Eies nicht näher untersucht und kann darüber nichts Genaueres mittheilen.

Die reifen und in Furchung begriffenen Eier liegen, von der Mantelhülle überzogen, außerhalb des Mutterleibes. Die jüngsten findet man, an den Fixationsfortsätzen des Mutterleibes angeheftet, ganz nahe am hinteren Theile des mütterlichen Körpers; viel seltener sind sie schon in der unteren Cellulosclamelle eingebettet. Dies geschieht nämlich bei solchen Individuen, welche überhaupt einen kurzen Fixationsfortsatz besitzen, und deren hinterer Theil sehr nahe der unteren Cellulosclamelle liegt. Sonst trifft man gewöhnlich die Eier auf den jüngeren Furchungsstadien an dem Fixationsfortsatz angeheftet. Die Art und Weise, wie das Ei dahin gelangt, kann man sich folgendermaßen vorstellen.

---

[1] Ch. Julin, Structure et développement des glandes sexuelles .... chez *Styelopsis grossularia*. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 24 1893 pag. 93 ff.

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

Es wurde oben gezeigt, dass das sich zur Reifung vorbereitende Ei stark wächst und das mütterliche Ektoderm nach außen sackförmig hervortreibt. Der Ektodermsack ist mit dem mütterlichen Ektoderm durch eine stielförmige Einschnürung verbunden, welche mit dem Wachsthum des Eies enger und enger wird und endlich ihre Höhlung vollständig verliert. Dadurch wird die Verbindung der Höhle des Ektodermsackes mit der Leibeshöhle abgebrochen, und die Einschnürung verwandelt sich in einen soliden Stiel, welcher sich endlich vom Mutterleibe abtrennt. Nach außen vom Ektoderm ist jedes Individuum von seiner eigenen Cellulosehülle umgeben. Beim Hervortreiben des Ektoderms und bei der Bildung des ektodermalen Sackes um das Ei wird natürlich diese Cellulosehülle ebenfalls sackartig hervorgetrieben, und wenn das Ei sich vom Mutterleibe abtrennt, so ist es äußerlich von zwei aus der mütterlichen Körperbedeckung hervorgegangenen Hüllen umgeben: einer äußeren aus Cellulose und einer inneren ektodermalen. Die erste steht, wie oben erwähnt, mit dem cellulosigen Fixationsfortsatz in Zusammenhang, und sobald der Ektodermsack sich vom mütterlichen Ektoderm abtrennt, kommt das Ei in die Cellulosesubstanz des Fixationsfortsatzes, welchem es am nächsten ist, zu liegen. Von hier aus sinkt es bei seiner Entwicklung weiter und weiter nach unten, bis es endlich zur unteren Celluloselamelle gelangt und dort seine weitere Entwicklung fortsetzt. Was die Ursache dieser Wanderung des Eies anlangt, so glaube ich, dass sie in dem fortwährenden Wachsthum des Eies zu suchen ist, welches es schwerer und schwerer macht. Ist der Fixationsfortsatz kurz, so gelangen die Eier verhältnismäßig früh in ihre definitive Lage, ist er aber lang, so dauert ihre Wanderung viel längere Zeit. Dadurch kann man erklären, dass man die Eier in der unteren Celluloselamelle auf verschiedenen Stadien antrifft.

Durch die eben hervorgehobenen Verhältnisse der Eiablage von *Diplosoma* kann man erklären, dass die Eihüllen hier viel complicirter als bei allen anderen Ascidien sind. Die Eizelle ist eigentlich hier von drei concentrischen Hüllen umgeben. Außen liegt ihr die Cellulosehülle an; nach innen davon folgt die Ektodermhülle, und endlich ist sie unmittelbar von der Follikelhülle umgeben, die auch allen anderen Ascidien gemein ist. Zum Schluss ist sie von den Kalymmocyten umgeben, die am Ende der Eientwicklung ebenfalls eine Schicht bilden. Die zwei erstgenannten Hüllen (die Cellulose- und die Ektodermhülle) erleiden während der embryonalen Entwicklung eine regressive Metamorphose: am frühesten

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

unterliegt ihr die Ektodermhülle, deren Zellen sich schon bald abplatten und zusammenfließen, so dass die Hülle nur noch an ihrem Pigment zu erkennen ist. Die Cellulosehülle bleibt viel länger bestehen; man erkennt sie bis zu den letzten Stadien, jedoch wird sie dünner und dünner, was offenbar von der Abplattung ihrer Zellen bedingt ist, bis sie am Ende der Entwicklung sich in eine leicht zerreißliche dünne Lamelle verwandelt, von der die ausschlüpfende Larve sich leicht befreien kann. Das Herauspräpariren der Eier gelingt denn auch in den späteren Stadien viel leichter als in den früheren. Was die Verwandlung der beiden inneren Eihüllen (des Follikels und der Kalymmocytenschicht) anbelangt, so werden wir sie weiter unten genauer betrachten.

2. Furchung und Keimblätterbildung.

Die ersten Furchungsstadien des Eies von *Diplosoma* (Zwei- und Viertheilung) gehen nach dem allgemeinen Plan der totalen Furchung vor sich. Die beiden ersten Furchen, welche das Ei in 2 resp. 4 Blastomeren theilen, verlaufen meridional, die darauf folgende Furche ist äquatorial. Die Furchung ist in den beiden ersten Stadien äqual; in dieser Beziehung stimmt *Diplosoma* mehr mit *Distaplia*, als mit den einfachen oder socialen Ascidien überein. Die beiden Blastomeren der 1. Generation, sowie die 4 der 2. sind einander gleich (Taf. 17 Fig. 3 u. 4).

Stadium der Achttheilung (Fig. 5 u. 5 A). Die Furchung gewinnt ihren inäqualen Charakter erst vom 3. Stadium (Achttheilung) an (Fig. 5). Die Furche, welche die 4 ersten Blastomeren theilt, geht äquatorial. Sie trennt die vier kleineren Blastomeren von den 4 größeren ab. Die Theilung aller 4 Blastomeren scheint gleichzeitig zu geschehen. Ich will das hervorheben, weil bei manchen anderen Ascidien, z. B. bei *Clavellina* nach Seeliger[1], zuerst die beiden kleineren und dann die beiden größeren sich theilen sollen. Jedenfalls sind die 8 Blastomeren bei *Diplosoma* so wie bei den anderen Ascidien in diesem Stadium in zwei Schichten angeordnet. Ich muss weiter bemerken, dass die oberen und die unteren Blastomeren sich an einander verschieben; ob diese Verschiebung 45° beträgt, wie

[1] O. Seeliger, Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. in: Jena. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1885 pag. 45 ff.

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

z. B. in dem entsprechenden Stadium von *Distaplia* nach Davidoff[1] pag. 539, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten; ich glaube aber, dass dies überhaupt nicht als Regel für die Furchung der Ascidiencier angenommen werden kann, obwohl es bei den Eiern anderer Thiere, z. B. der Gasteropoden, wie es scheint, sehr constant vorkommt. Van Beneden & Julin erwähnen der Verschiebung der oberen und unteren Blastomeren bei *Clavellina Rissoana* gar nicht, während Seeliger sie beschreibt. Wäre aber auch diese Verschiebung der Blastomeren bei den Ascidien eine constante Erscheinung, so würde sie, wie sich aus der Untersuchung der folgenden Stadien ergiebt, doch keine störende Wirkung auf die symmetrische Anordnung der oberen und unteren Blastomeren ausüben.

Die Blastomeren liegen bei der Vier- und Achttheilung einander dicht an, so dass in diesen Stadien noch keine Furchungshöhle vorhanden ist.

Ich muss noch der zelligen Elemente gedenken, die zwar nicht zum eigentlichen sich furchenden Ei gehören, aber doch immer in gewissen Verhältnissen zu den Blastomeren stehen. Es sind dies die Kalymmocyten, deren Verhalten bei den Ascidieneiern überhaupt sehr charakteristisch ist, und die bei den Eiern von *Dipl.* ihre Lage in den verschiedenen Stadien derart wechseln, dass sie für die Orientirung der Achsen und Regionen besonders der älteren Embryonen sehr wichtig sind. Davidoff hat schon an *Distaplia* gefunden, dass die Kalymmocyten (Abortiveier, Dav.) in die Lücken der Furchungshöhle eindringen und diese mehr oder minder erfüllen. Er hat sogar einige Kalymmocyten im Inneren der Entodermzellen selbst beobachtet und schließt aus ihrem Zustande, dass sie darin aufgelöst werden (pag. 548). Bei *Diplosoma* habe ich sie aber niemals weder im Inneren des Eies, noch im Inneren der Blastomeren beobachtet. Sie nehmen immer eine oberflächliche Lage ein, sind aber nicht regelmäßig auf der ganzen Oberfläche des Eies vertheilt. Im Gegentheil sammeln sie sich während der Furchung am liebsten in den Furchen zwischen den Blastomeren an, und da sie sich viel intensiver als die letzteren färben, so treten dadurch die Grenzen der Blastomeren viel schärfer hervor, als es sonst der Fall sein würde (Fig. 4, 7 u. s. w.). In den späteren Stadien trifft man sie am Rande der Ektodermscheibe resp. am Rande des Blastoporus an, und noch später nehmen

[1] M. Davidoff, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia* etc. 2. Abschnitt. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1891 pag. 533 ff.

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

sie ihre definitive Lage zu beiden Seiten des Schwanzes ein, worüber wir weiter unten noch reden werden.

Die Bedeutung des Achttheilungsstadiums für die Orientirung der Ebenen des Embryos wurde schon mehrmals hervorgehoben und die Richtung der sich kreuzenden Flächen der ersten 3 Furchungsstadien ganz richtig präcisirt; ich will mich desswegen bei diesem Thema nicht näher aufhalten, aber jedenfalls darauf aufmerksam machen, dass die äquatoriale Furche nicht nur die ventrale Seite von der dorsalen des künftigen Embryos scheidet, sondern auch die beiden primären Keimblätter von einander trennt. Aus den weiteren Stadien kann man ersehen, dass die kleineren Blastomeren (*A*, *B*, *C*, *D* in Fig. 6 u. 6 A) rein ektodermale Elemente sind, die größeren (*E*, *F*, *G*, *H*) die Anlage des Entoderms und des Mesoderms darstellen, also mesoentodermaler Natur sind. Jene entsprechen ihrer Lage nach der Bauchfläche, diese der Rückenfläche des künftigen Embryos. Der Kürze wegen will ich die ventralen Blastomeren nach ihrem Werth als Anlagen des Ektoderms mit dem Namen Ektomeren (*A*, *B*, *C*, *D*), die dorsalen aus demselben Grunde als Entomeren (*E*, *F*, *G*, *H*) bezeichnen.

Stadium der 10 Blastomeren. Die 8 so eben beschriebenen Blastomeren theilen sich nicht gleichzeitig. Zunächst muss man bemerken, dass überhaupt die Ektomeren sich viel schneller als die Entomeren vermehren; außerdem geht auch die Theilung der Ektomeren nicht gleichzeitig vor sich, sondern es theilen sich zuerst 2 Ektomeren und dann erst die beiden anderen. Desswegen tritt das aus 8 Blastomeren bestehende Ei nicht sofort in das Stadium der 12 Blastomeren, wie es bei gleichmäßiger Theilung der Ektomeren zu erwarten wäre, sondern erst in das der 10 Blastomeren. Dieses Stadium, welches durch 6 Ektomeren und 4 Entomeren charakterisirt ist, habe ich in Fig. 6 und 6 A von der Bauch- und Rückenseite abgebildet. Die Furche, welche die 2 Ektomeren theilt, verläuft meridional, und so nehmen die 4 neu entstandenen Ektomeren eine dreieckige Gestalt an (*A*, A^1, *B*, B^1). Es wäre ziemlich schwer zu bestimmen, welche von den 4 Ektomeren sich theilen, denn sie lassen sich im Stadium der Achttheilung durch ihre Größe gar nicht von einander unterscheiden. Ich glaube, es thun es die Blastomeren *A* und *B*, welche ich als die vorderen Blastomeren der Ektodermscheibe betrachte, und zwar glaube ich es aus folgenden Gründen. In einem Stadium, welches dem eben besprochenen direct folgt, erscheint die Ektodermscheibe nach vorn geschoben, und ihr vorderer

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

Theil besteht aus 4 Ektomeren, die ihrer Lage nach denjenigen, welche in dem jetzt in Rede stehenden Stadium getheilt sind, am meisten ähnlich sind. Desswegen glaube ich, dass diese die vorderen Ektomeren der Ektodermscheibe darstellen.

Stadium der 14 Blastomeren (Fig. 7, 7 A u. B). Es unterscheidet sich bedeutend von dem eben besprochenen, denn die Theilung geht nicht nur in den Ektomeren, sondern auch in den Entomeren vor sich, und so setzt sich das Ei aus 8 Ektomeren und 6 Entomeren zusammen. Außerdem bemerkt man daran eine wichtige Erscheinung, nämlich die erwähnte Verschiebung der Ektodermscheibe nach vorn, welche als das erste Zeichen der Epibolie betrachtet werden kann. Wenn man das frühere Stadium (Fig. 6, 6 A) genauer ansieht, so kann man auch an ihm den Beginn dieser Verschiebung merken, indem bei der richtigen Aufstellung des Eies nach seiner Hauptachse die Ektodermscheibe bereits ein wenig nach vorn geschoben ist. Die genaue Untersuchung des Eies lässt darauf schließen, dass die Ursache dieser Vorwärtsbewegung der Ektodermscheibe nicht nur von dem Wachsthum ihrer Elemente, sondern vielmehr von der Ausbreitung und der Verschiebung der hinteren Entomeren abhängt.

Die Vertheilung der Ektomeren in der Ektodermscheibe ist von der im zuletzt beschriebenen Stadium verschieden. Durch Vergleich von Fig. 7 mit Fig. 6 lassen sich die entsprechenden Ektomeren ihrer Form nach ziemlich leicht auffinden. Die abgerundet viereckigen hinteren Ektomeren C und D behalten auch hier ihre Form, obgleich sie je in 2 neue Ektomeren C und C^1, D und D^1 getheilt sind. Die Furche, welche sie theilt, geht nicht von der Spitze des Mutterektomers nach der Basis desselben, wie bei der Theilung der Ektomeren A und B, sondern dem Querrande desselben parallel, und in Folge dessen besitzen die Tochterektomeren (C^1, D^1) eine viereckige Gestalt. Sie sind einander nicht gleich. Die Theilungsproducte der 2 anderen Ektomeren (A und B) haben ihre Lage wahrscheinlich in Folge ihres Wachsthums etwas geändert, können aber an ihrer Gestalt erkannt werden. Nämlich in dem vorigen Stadium waren die inneren von den 4 in Rede stehenden Ektomeren (A^1 und B^1) zwischen den Ektomeren A und C einerseits und B und D andererseits eingekeilt und desshalb dreieckig. Obwohl sie nunmehr ausgebreitet erscheinen (vgl. Fig. 7 B, A^1) und viereckig geworden sind, so bleibt doch ihr Verhältnis zu den Ektomeren C, D und ihren Derivaten C^1 und D^1 dasselbe wie früher: sie sind zwischen diesen

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

und den entsprechenden vorderen Ektomeren A und B eingekeilt. Dabei muss ich bemerken, dass sie sehr stark nach den Seiten des Eies ausgewachsen sind; desswegen sind sie in ihrem ganzen Umfang nur in den Seitenansichten des Eies (Fig. 7 B) sichtbar.

Die Zahl der Entomeren hat auch zugenommen: statt der früheren 4 treffen wir jetzt 6 an. Die Vermehrung kann natürlich nur durch Theilung eines Paares Entomeren entstanden sein. Ohne die Kerntheilungsfiguren zu kennen, ist es ziemlich schwer, genau zu bestimmen, aus welchem von beiden Paaren die neuen Entomeren stammen. Die Kernspindeln liegen aber so tief und sind vom grobkörnigen Dotter so eingehüllt, dass sie an den total betrachteten Eiern gar nicht nachzuweisen sind. Es kann also nur die verhältnismäßige Lagerung der Entomeren bei der Entscheidung dieser Frage als Leitfaden benutzt werden. Bei Betrachtung des Eies vom Bauch und Rücken her erkennt man, dass die hinteren Entomeren nach hinten geschoben sind, so dass ein bedeutender Theil derselben von der Bauchfläche (vgl. Fig. 7 und 7 A, E, F) gesehen werden kann. Bei dieser Rückwärtsschiebung muss auch die Furche, welche sie von den vorderen Entomeren trennt, nach hinten verschoben sein. Aus diesem Grunde betrachte ich die Furche, welche die Entomeren E und F von G^1 und H^1 trennt, als die ursprüngliche transversale Furche, welche die Blastomeren E und F von G und H trennte. Ist diese Auffassung richtig, so müssen die übrigen Entomeren E, F, E^1 und F^1 von den früheren E und F stammen. Dies ist schon desswegen am wahrscheinlichsten, weil man nach der Lage und der Größe der Entomeren den ganzen Process der Bildung der 6 aus den früheren 4 sich leicht vorstellen kann. Die Rückwärtsschiebung von G und H kann nicht durch ihr Wachsthum allein erklärt werden, und zwar besonders darum, weil ihr Umfang im Vergleich mit dem des vorhergehenden Stadiums dabei ziemlich unverändert geblieben ist. Es muss also irgend eine andere Ursache vorhanden sein, und die nächste von diesen Ursachen wäre doch wohl das Wachsthum der vorderen Entomeren E und F und der Druck, welchen sie auf die hinteren ausüben. Wenn wir uns weiter vorstellen, dass E und F (Fig. 6, 6 A) bedeutend wachsen, so wird nicht nur die Rückwärtsschiebung von G und H, sondern auch die Theilung von E und F verständlich. In Folge des Wachsthums von E und F werden G und H vorwärts geschoben, in Folge desselben Wachsthums erlangen die nämlichen Entomeren (E und F) die Größe, welche sie zur Theilung zwingt. Aus diesen Gründen betrachte ich E, F, E^1 und F^1 als die

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

Abkömmlinge der ursprünglichen Entomeren E und F, obwohl ich gestehen muss, dass mir die unmittelbare Beobachtung zur Stütze dieser Deductionen fehlt.

Übergangsstadium zwischen 14 und 18 Blastomeren. Bevor ich zu den weiteren Theilungserscheinungen im Ei übergehe, will ich hier ein Stadium beschreiben, welches durch die Zahl seiner Blastomeren von dem eben beschriebenen sich gar nicht unterscheidet, jedoch einige Veränderungen in der Form seiner Ektomeren zeigt, welche für die Erklärung des nächsten Stadiums sehr wichtig sind. Ich bilde es nur von der Bauchseite ab, weil die Rückenseite des Eies, d. h. Zahl und Anordnung der Entomeren, bei ihm unverändert bleibt. Die einzelnen Ektomeren können nach ihrer Anordnung leicht erkannt werden, so dass sich ziemlich genau bestimmen lässt, welche von ihnen die Veränderung in ihrer Form erlitten hat, und welche unverändert bleibt. Die Ektomeren der vorderen Hälfte der Ektodermscheibe sind, wahrscheinlich in Folge der Ausbreitung nach vorn, etwas verlängert und dreieckig geworden. Man erkennt leicht die beiden axial oder genauer zu beiden Seiten der Sagittalebene liegenden Ektomeren A und B; A ist etwas länger als B und nach dem Centrum lappenförmig ausgezogen; alle übrigen Ektomeren behalten ihre frühere Gestalt und erreichen das Centrum der Ektodermscheibe nicht, und zwar desswegen, weil sie in ihrem Wachsthum durch die lappenförmigen Fortsätze der Ektomeren der hinteren Hälfte der Ektodermscheibe aufgehalten zu sein scheinen. Von den letzteren Ektomeren sind zwei (Fig. 8 B, C^1 und D) ebenfalls kleiner als die anderen und reichen nicht bis zum Centrum; die beiden anderen, C und D^1, sind bedeutend verlängert und ziehen sich zu großen lappenförmigen Fortsätzen aus, die den centralen Theil der Ektodermscheibe einnehmen. Der Fortsatz von D^1 scheint sogar vom Leibe des Ektomers etwas abgeschnürt zu sein. Die lappenförmigen Fortsätze, deren wir nun 3 unterscheiden, können nichts Anderes als die Anlagen zur weiteren Theilung der Ektomeren sein, da man in dem nächsten Stadium genau an denselben Stellen die neuen Ektomeren antrifft.

Stadium der 18 Blastomeren (Fig. 9, 9 A). Das Ei besteht aus 12 Ektomeren (Fig. 9) und 6 Entomeren (Fig. 9 A). Von jenen bilden 4 eine beinahe im Centrum der Ektodermscheibe liegende Gruppe (A^2, B^2, C^2, D^2), welche von den anderen radial gestellten (A, A^1, B, B^1, C, C^1, D, D^1) umgeben ist. Die 4 centralen Ektomeren sind symmetrisch zu beiden Seiten der sagittalen Ebene oder der sagittalen

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

Furche gelagert, so dass man 2 rechte (A^2, C^2) und 2 linke (B^2, D^2) Ektomeren unterscheiden kann. Außerdem können sie ihrer Lage nach paarweise als vordere (A^2, B^2) und als hintere (C^2, D^2) angesehen werden. Ich habe sie mit denselben Buchstaben wie die früher entstandenen bezeichnet, und zwar desswegen, weil ich glaube, dass sie von letzteren abstammen. Die Lage von 3 unter diesen (C^2, D^2 und A^2) ist derjenigen der eben beschriebenen lappenförmigen Fortsätze so ähnlich, dass man kaum daran zweifeln kann, dass sie aus diesen entstehen; was das vierte (B^2) betrifft, so habe ich zwar seine Anlage nicht gesehen, darf aber nach Analogie mit allen anderen vermuthen, dass es aus dem Ektomer B seinen Ursprung nimmt.

Alle übrigen Ektomeren, die den peripherischen Theil der Ektodermscheibe ausbilden und die centralen umgeben, behalten ihre ursprüngliche dreieckige Gestalt bei und sind in Folge dessen ziemlich regelmäßig radial um die centralen angeordnet. Trotzdem tritt die symmetrische Anordnung der Ektomeren in der Ektodermscheibe mit dem Erscheinen der centralen Blastomeren noch schärfer hervor, als es früher der Fall war. Ich habe schon oben bemerkt, dass die Gruppe der centralen Ektomeren sich in 2 symmetrische Hälften theilen lässt. Dasselbe kann ich auch in Bezug auf alle anderen Blastomeren behaupten. Die Sagittalebene, welche die beiden Hälften der centralen Ektomerengruppe von einander scheidet, setzt sich auch nach vorn und nach hinten fort und bildet die Grenze zwischen den beiden Seitenhälften der Ektodermscheibe, welche jede für sich aus 4 ziemlich regelmäßig angeordneten Ektomeren besteht. Diese Sagittalebene, in der Figur durch die Buchstaben a und p bezeichnet, behält denselben Werth auch für alle weitere Stadien und stellt nun die Hauptachse des Embryonalleibes dar. Obwohl ich nicht mit voller Bestimmtheit beweisen kann, dass sie der 1. meridionalen Furche des Eies entspricht, so ist es mir doch sehr wahrscheinlich. Sie bleibt jedenfalls von den ersten Furchungsstadien bis zu den Stadien, wo man die Blastomeren noch zählen kann, vollkommen erhalten und verliert ihren Werth als Symmetrieebene der Ektodermscheibe nie. Man kann ja außerdem auch die 2. Meridionalfurche in der Ektodermscheibe mit einer gewissen Bestimmtheit bis zu den spätesten Furchungsstadien erkennen. Diese liegt zwischen den Ektomeren A und C einerseits und zwischen B und D andererseits. Auch wenn die eben genannten Ektomeren sich getheilt haben, kann man zwischen ihren Sprösslingen die erwähnte Meridionalfurche ohne Mühe erkennen. Sie steht auf der Sagittalebene, resp. Sagittal-

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

furche senkrecht und bezeichnet die transversale Ebene des Embryos, durch welche Vorn und Hinten getrennt werden. Durch die Kreuzung beider Furchen wird die Keimscheibe in 4 Quadranten getheilt, die alle in der Reihe der Furchungsstadien nach der Zahl der sie zusammensetzenden Ektomeren und nach ihrer Anordnung einander gleich sind. Diese Gleichmäßigkeit im Bau aller Quadranten lässt schon von vorn herein vermuthen, dass sie durch die gleichmäßige Theilung der ursprünglichen 4 Ektomeren entstanden sind, und dass alle in einen Quadranten eingehenden Ektomeren die Abkömmlinge eines von den 4 ursprünglichen Ektomeren darstellen. Diese Folgerung lässt sich durch unmittelbare Beobachtung der bis jetzt betrachteten Furchungsstadien bestätigen. Die Untersuchung der späteren Stadien, wo die Zahl der Ektomeren bedeutend zunimmt, bietet zwar in dieser Beziehung bedeutende Schwierigkeiten dar, doch kann man auch aus der Vergleichung derselben mit den früheren Stadien sich von derselben Gesetzmäßigkeit leicht überzeugen. Desswegen bezeichne ich die in jedem Quadranten vorhandenen Ektomeren mit denselben Buchstaben, welche ich den ursprünglichen 4 Ektomeren gegeben habe.

Die Vertheilung der Blastomeren auf die Quadranten gilt indessen nur von den Ektomeren. Die Entomeren bieten in dieser Beziehung bedeutende Abweichungen dar, indem sie während einer langen Reihe von Stadien in der Sechszahl vorhanden sind, welche die Vertheilung auf die Quadranten nicht zulässt und, wie oben erwähnt, von der Verschiebung der hinteren Blastomeren nach hinten bedingt ist. Trotzdem behalten auch die Entomeren ihre symmetrische Anordnung bei, und so lässt auch die Rückenfläche des Eies mit derselben Bestimmtheit wie die Bauchfläche die Sagittalebene erkennen. Diese fällt mit derjenigen der Ektodermscheibe oder der Bauchfläche des Embryos vollständig zusammen.

Stadium der 24 Blastomeren (Fig. 10, 10 A). Das Ei besteht aus 18 Ektomeren und 6 Entomeren. Die Zahl der Ektomeren hat sich um 6 vermehrt. Die Vergleichung der Ektodermscheibe mit der des vorhergehenden Stadiums lässt die Abstammung dieser neuerschienenen Ektomeren ziemlich sicher bestimmen. Jeder von den hinteren Quadranten ist nämlich um 2 neue Ektomeren vermehrt (C^3, C^4, D^3, D^4), in jedem vorderen hat die Zahl der Ektomeren nur um 1 zugenommen (A^3, B^3). Was die Abstammung der hinteren Ektomeren betrifft, so scheint es mir nach ihrer Form und Lage, dass sie nicht auf einmal entstanden sind, sondern sich durch

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

2 successive Theilungen von den Ektomeren C^1 und B^1 abgetrennt haben. Dass diese in der That als die Erzeuger der neuen hinteren Ektomeren zu betrachten sind, geht daraus hervor, dass sie genau dieselbe Stellung wie im vorhergehenden Stadium einnehmen. Ist diese Vermuthung richtig, so muss sich C^1 zuerst in C^1 und $C^3 + C^4$ getheilt haben, und dann erst haben sich C^3 und C^4 durch eine der Ektodermscheibe parallel verlaufende Furche von einander getrennt. Die beiden vorderen Quadranten bestehen je aus 4 Ektomeren, von denen A^3 und B^3 als neu entstanden betrachtet werden müssen. Ihrer Lage nach sind sie wahrscheinlich von den Ektomeren A^1 und B^1 abgetrennt.

Die Zahl der Entomeren hat nicht zugenommen, aber ihre Lage hat sich verändert. Von den 6 Entomeren liegen nur 4 axial, während die 2 anderen E^1, F^1 sich seitwärts verschieben. In den früheren Stadien haben wir bemerkt, dass nicht alle Entomeren von gleicher Größe, und dass die mittleren von ihnen die größten von allen sind. Von den 2 Paar axialen Entomeren ist das vordere kleiner, das hintere größer; die beiden lateralen Entomeren sind auch verhältnismäßig klein; daraus schließe ich, dass die hinteren Entomeren sich lateralwärts verschoben haben.

Stadium der 28 Blastomeren (Fig. 11, 11 A). Das Ei ist eigentlich dem eben beschriebenen sehr ähnlich und unterscheidet sich davon nur durch einen unbedeutenden Zuwachs an Blastomeren. Es besteht nämlich aus 20 Ektomeren und 8 Entomeren. Die Ektomeren liegen wie früher: es giebt 2 Reihen axialer und eine Anzahl peripherischer. Hinzugekommen sind nur die 2 Ektomeren im vorderen Quadranten A^4 und B^4, welche axial liegen und somit zur Verlängerung der beiden axialen Bänder beitragen. Was ihren Ursprung betrifft, so sind sie wahrscheinlich durch die Theilung von C und D (Fig. 10) entstanden. Im Rückentheile des Eies trifft man jetzt anstatt der früheren 6 Entomeren 8, und zwar haben sich unzweifelhaft die beiden lateralen Entomeren G und H zu G^1, G^2 und H^1, H^2 getheilt.

Die Ausbreitung der Ektodermscheibe auf der Eioberfläche, welche durch die Zunahme der Ektomerenzahl bedingt ist und zur Epibolie führt, geht nicht gleichmäßig vor sich. Ich habe schon oben auf die Vorwärtsschiebung der Ektodermscheibe hingewiesen, die darin besteht, dass die vorderen Ektomeren sich schneller als die hinteren auf der Oberfläche des Eies ausbreiten; in Folge dessen wird der vordere Theil der Entomeren früher als der hintere durch die Ektodermscheibe bedeckt. Am besten kann man sich hiervon durch die

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

Profilansichten des Eies überzeugen. Fig. 12 stellt ein Ei im Profil aus dem Stadium dar, welches ungefähr zwischen dem der Fig. 11 und dem der Fig. 13 liegt, also durch die Zahl von 28—48 Blastomeren charakterisirt werden kann. Man sieht daran die kleinzellige Ektodermscheibe *Ec* und die 3 Entomeren, welche den Entomeren *E*, E^1 und *G* entsprechen und von der Ektodermscheibe kappenförmig bedeckt sind. Am vorderen Ende des Eies gehen die Ektomeren bereits auf die Rückenfläche über, während sie am hinteren nur etwa bis zum Äquator reichen. Die Randektomeren sind, wie man aus der Abbildung ersieht, viel größer als alle übrigen; daraus folgt, dass sie auf den Ventralansichten des Eies nicht in ihrer ganzen Größe sichtbar werden können, natürlich wenn das Ei gerade nach seiner Hauptachse unter dem Mikroskop aufgestellt ist.

Die Untersuchung von Längsschnitten — die in Folge der starken Brüchigkeit des Eies ziemlich selten gelingen — ist auch für die Erkenntnis der Wachsthumsverhältnisse sehr lehrreich. Fig. 12 A stellt einen solchen Längsschnitt durch ein etwas jüngeres Ei als das der Fig. 12 dar. Er ist nicht ganz sagittal geführt, denn im Entoderm sieht man 4 Zellen, während nur 3 getroffen sein dürften; wahrscheinlich ist zwischen die Zellen der einen Seite auch ein Stück des Entomers der anderen Seite gerathen. Am vorderen Rande des Eies sieht man das große Ektomer *A*, welches bereits bis zur Rückenseite reicht und das entsprechende Entomer bedeckt, während das Entomer des hinteren Eitheils noch völlig nackt bleibt.

Ich will die Abbildung dieses Schnittes auch für die Besprechung einiger histologischen Einzelheiten benutzen. Die Ektomeren und Entomeren erweisen sich als vollkommen gleich gebaut und unterscheiden sich ausschließlich durch die Größe. Jedes Blastomer besteht aus grobkörnigem Dotter und aus einer verhältnismäßig kleinen Portion Protoplasmas, das in den Ektomeren peripher liegt und immer eine mehr oder minder sternförmige Gestalt hat. Die vom centralen Theil des Plasmas ausgehenden Strahlen dringen zwischen die Dotterkörner hinein und dienen wahrscheinlich zum Zusammenhalten derselben. Das quantitative Verhältnis dieser beiden Substanzen ist in den Ekto- und Entomeren verschieden: die Entomeren enthalten viel mehr Dotter als die Ektomeren, und dadurch ist wahrscheinlich die schnellere Theilung der letzteren bedingt. Dies ist aber nicht die einzige Ursache der ungleichmäßigen Theilung; denn, bedenkt man, dass in den jungen Furchungsstadien die Blastomeren dieselbe Consistenz haben wie später und sich doch alle gleichmäßig

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

theilen, während vom Stadium der 8 Blastomeren an eine Inäqualität eintritt, ohne von irgend welchen Veränderungen im Bau der Blastomeren hervorgerufen zu werden, so zeigt sich diese Ursache, welche zur Erklärung der inäqualen Furchung anderer Thiere (z. B. der Mollusken) anwendbar ist, hier nicht haltbar. Es werden hier außer den mechanischen noch einige (vielleicht phylogenetische) Umstände die Inäqualität der Furchung hervorrufen.

Stadium der 48 Blastomeren (Fig. 13, 13 A). Die Zahl der Ektomeren hat in diesem Stadium, dem letzten, worin ich die Blastomeren zu zählen im Stande war, bedeutend zugenommen. Sie beträgt 36, während die Zahl der Entomeren von 8 auf 12 gestiegen ist. Die Ekto- und Entomeren haben ihre symmetrische Anordnung beibehalten, und in der Ektodermscheibe lassen sich die Ektomeren nach den Quadranten leicht vertheilen. Jeder besteht jetzt aus 9 Ektomeren, von denen 3 axial, die 6 übrigen lateral liegen. Das axiale Band besteht aus 12 Ektomeren, die je 6 zu beiden Seiten der Sagittalebene angeordnet sind. Die 4 centralen von diesen sind die größten; sie haben die Größe der zuerst erscheinenden 4 centralen Ektomeren (vgl. Fig. 9), und es ist desswegen sehr wahrscheinlich, dass die Vermehrung der axialen Ektomeren überhaupt nicht durch die Theilung der früher vorhandenen, sondern durch den Anschluss der aus den peripherischen Ektomeren sich bildenden zu Stande kommt.

Von den 12 Entomeren, die nun das Entoderm bilden, liegen 6 paarweise sagittal, die übrigen 6 nehmen eine laterale Lage ein. Die neu entstandenen Entomeren (E^2 und F^2) verdanken ihre Existenz der Theilung der vorderen Entomeren E und F, die dabei nun viel kleiner geworden sind, während die hinteren ihre frühere Größe behalten haben.

Die Theilung der Entomeren in 1 centrale und in 2 laterale Gruppen ist für die weiteren Vorgänge von großer Bedeutung. Es zeigt sich nämlich, 1) dass diese 3 Gruppen auch später vorhanden sind, und 2) dass sie in ihrer Lage der Vertheilung des Entoderms und der beiden mesodermalen Bänder entsprechen: die centrale, aus 2 symmetrisch angeordneten Reihen der Entomeren bestehende Gruppe nimmt genau dieselbe Stellung ein, wie später das Entoderm; die beiden lateralen Gruppen entsprechen ihrer Lage nach den beiden mesodermalen Platten. Weiter muss ich noch darauf aufmerksam machen, dass die letzteren im hinteren Theile des Embryos angelegt werden und von hinten nach vorn wachsen. Schließlich zeigen Profilansichten einiger weiter vorgerückten Stadien, dass die beiden

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

lateralen Entomerengruppen fortwährend durch Theilung ihrer Elemente wachsen und die centrale Gruppe umgeben. Alles das macht es sehr wahrscheinlich, dass in den lateralen Gruppen die Anlage des Mesoderms, in der centralen die des Entoderms zu erkennen ist.

Die Ausbreitung der Ektodermscheibe hat nun auch große Fortschritte gemacht. Ich habe schon früher erwähnt, dass die Randektomeren sich an ihren freien Flächen bedeutend abplatten; in Folge dessen sind die Grenzen der Ektodermscheibe sehr undeutlich. Man könnte sie selbst an den gefärbten und aufgehellten Präparaten nicht auffinden, wenn nicht die Kalymmocyten dabei große Hilfe leisteten. Diese sammeln sich nämlich an den Rändern der Ektomeren, und zwar mit dem Fortschreiten der Furchung in immer größerer Zahl, so dass der Rand der Ektodermscheibe zuletzt ziemlich scharf von den intensiv gefärbten Kalymmocyten begrenzt ist. Einen solchen Kalymmocytenstreifen erkennt man auch bei Beobachtung des Eies von der Bauchseite (Fig. 13 A *Kc*) und gewinnt so ein ungefähres Urtheil über Lage und Dimensionen des Blastopors. Der Blastopor ist nämlich jetzt eine sehr weite Öffnung, denn die meisten Entomeren sind noch gar nicht von der Ektodermscheibe bedeckt; er hat eine ringförmige Gestalt und liegt — in Folge der ungleichmäßigen Umwachsung der Entomeren von vorn und hinten — nicht äquatorial, sondern unter einem gewissen Winkel zur Körperachse, so dass bei der ventralen Ansicht des Eies nur sein vorderer Rand sichtbar wird.

Gastrula und Schluss des Blastopors. Das verhältnismäßig schnellere Umwachsen des Entoderms durch die Ektodermscheibe am Vorderende des Eies hat natürlich zur nächsten Folge eine acentrale Lagerung des Blastopors, welche schon bei der jüngeren Gastrula deutlich ausgesprochen ist. Fig. 14 stellt ein solches junges Gastrulastadium im Profil dar, welches die Contouren des Blastopors aus der Lagerung der Kalymmocyten erschließen lässt. Die Höhle zwischen Ektoderm und Entoderm halte ich für ein Kunstproduct, da sie bei manchen Eiern gar nicht zum Vorschein kommt; ich muss hier aber bemerken, dass ihr Vorkommen die Beobachtung gar nicht stört, im Gegentheil kann man an solchen Eiern Form und Lage der Entoderm- und Mesodermzellen noch deutlicher wahrnehmen, als bei denen, wo das Entoderm dem Ektoderm dicht anliegt. Die Verschiebung des Blastopors nach hinten tritt hier, da er noch einen großen Umfang hat, nicht besonders scharf hervor. Die Ektodermzellen, welche bedeutend kleiner geworden sind (*Ec*), erreichen an

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

der ventralen Eifläche ihre größte Dicke und platten sich gegen den Blastopor ab, so dass dieser von den fein zugespitzten Randtheilen derselben umgeben erscheint. Unter den inneren Zellen, die ich im letzten Stadium bereits als Entoderm- und als Mesodermzellen bezeichnet habe, kann man jetzt auch diese beiden Zellenarten unterscheiden. In den sagittalen großen Zellen darf man die früher mit E, F^1 und F^2 bezeichneten Entodermzellen, die in dorsoventraler Richtung bedeutend gewachsen und jetzt beinah cylindrisch geworden sind, vermuthen. Zu beiden Seiten davon liegen die lateralen, ungefähr viereckigen Zellen, welche ihrer Lage nach den Entomeren G^1, G^2 und G^3 des vorhergehenden Stadiums entsprechen. Sie sind aber in viel größerer Anzahl als früher vorhanden, und ob sie alle die Mesodermzellen darstellen, kann ich nicht mit Bestimmtheit behaupten, weil gerade zu derselben Zeit die Entodermzellen sich quer zutheilen beginnen, und die Abkömmlinge dieser Zellen manchmal eine viereckige Gestalt annehmen und neben den Mesodermzellen liegen, so dass es in manchen Fällen schwer zu bestimmen ist, ob wir es mit Mesodermzellen oder durch die Quertheilung entstandenen Entodermzellen zu thun haben.

Die eben erwähnte Quertheilung der Entomeren setzt sich ziemlich schnell fort, so dass etwas später, wenn der Blastopor noch immer ziemlich groß ist, das Entoderm bereits aus 2 Zellenschichten über einander besteht. Ein solches Ei ist in Fig. 15 im optischen Querschnitte dargestellt. Der Blastopor ist bedeutend verengert, vollständig durch die Kalymmocyten verstopft und tritt desswegen an solchen Präparaten sehr deutlich hervor. Das Vorkommen der Kalymmocyten in Form einer Gruppe, die den Blastopor erfüllt und die ich als Kalymmocytenpfropf (*Kcp*) bezeichnen will, ist aus den vorhergehenden Stadien verständlich. Alle Kalymmocyten hatten sich ja an den Rändern des Blastopors angesammelt. Diese Lage behalten sie auch bei, wenn der Blastopor sich zusammenzieht, aber in Folge seiner allmählichen Verengerung schließen sie sich natürlich immer mehr und mehr an einander, bis sie einen Klumpen bilden, welcher den Blastopor vollständig erfüllt. Durch dieses Verhalten der Kalymmocyten darf man vielleicht die kleine Einstülpung des Entoderms am Boden des Blastopors erklären, die man als rudimentäre Embolie betrachten könnte (vgl. Fig. 15 *Bp*). Meiner Meinung nach ist sie das Resultat der rein mechanischen Bedingungen, speciell des Druckes des Kalymmocytenpfropfs. Die Entodermzellen haben an Zahl beträchtlich zugenommen und sind dabei bedeutend gewachsen.

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

Der auffallende Zuwachs des Entoderms auf dem jetzigen Stadium im Vergleich mit dem vorhergehenden kann nur durch die Annahme sehr günstiger Ernährungsbedingungen des Eies erklärt werden; wie dieselben zu Stande kommen und worin sie bestehen, habe ich nicht ermittelt. Im Entoderm kann man nun zwei Schichten, eine ventrale und eine dorsale, unterscheiden. Jene besteht aus größeren Zellen als diese, deren Zellen etwa fächerförmig vom Blastoporus nach beiden Seiten des Körpers gerichtet sind. Zwischen den großen und in der eben angedeuteten Art gestellten Entodermzellen und der Ektodermschicht trifft man jederseits vom Blastopor 2 kleinere Zellen (Fig. 15 *Ms*) und erkennt darin ihrer Lage nach die früher besprochenen Mesodermzellen wieder. Sie zeichnen sich vor den Entodermzellen durch ihre viel geringere Größe aus.

Die Untersuchung der Eier in verschiedenen Furchungsstadien von der Rückenseite zeigt, dass der Blastopor bis zum Schluss immer rundlich ist. Eine solche Gestalt kann nur durch die gleichmäßige, obwohl nicht gleichzeitige Umwachsung des Entoderms durch die Ektodermscheibe von allen Seiten her zu Stande kommen, so dass seine ursprüngliche weite und rundliche Öffnung sich allmählich zusammenzieht, ohne dabei ihre anfängliche Gestalt zu verlieren. Ein Zusammentreffen der Seitenränder, das zur Umwandlung der rundlichen Form des Blastopors in eine ovale oder schlitzförmige führen könnte, findet hier nicht statt. Fig. 16 stellt ein Ei von der Bauchseite dar, bei welchem der Blastopor bereits ziemlich eng ist (*Bp*). Die Form desselben tritt in diesem Präparate nicht nur wegen der schön gefärbten Kalymmocyten, die den Blastopor erfüllen, sondern auch wegen der ziemlich scharfen Contouren der ihn begrenzenden Zellen (a, c, c^1, d, d^1, e, e^1, f, f^1) recht deutlich hervor. Letztere sind im Allgemeinen dreieckig und mit ihren Spitzen dem Blastopor zugewandt; desswegen erscheinen sie auf den ersten Blick radial angeordnet. Wenn man aber die Vertheilung dieser Zellen genauer ansieht, so kann man auch darin eine Andeutung der bilateralen Symmetrie nicht verkennen. Der vordere Rand des Blastopors wird von einer einzigen Zelle gebildet, die ich mit dem Buchstaben a bezeichnet habe. Von dieser Zelle an sind die übrigen Zellen, welche den Blastopor seitlich begrenzen, paarweise angeordnet, so dass man auf der rechten und linken Seite die entsprechenden Zellen auffinden kann, die ich mit gleichen Buchstaben bezeichnet habe. So liegen unmittelbar hinter a die Zellen c und c^1, die nicht nur ihrer Lage sondern auch ihrer Form nach einander ähnlich sind; eine solche

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

symmetrische Anordnung kann man auch zwischen den folgenden Zellen d und d^1, e und e^1, f und f^1 entdecken. Zwischen den hintersten Randzellen f und f^1 liegt eine Zelle eingekeilt (b), die den Hinterrand des Blastoporringes schließt und mit der Zelle a ihrer Lage nach correspondirt. Ich glaubte früher auf diese scheinbar symmetrische Anordnung einen großen Werth legen zu dürfen und erwartete, der Schluss des Blastopors komme durch das Zusammentreffen der Seitenränder desselben zu Stande. Die Untersuchung der Endstadien der Furchung hat mich jedoch von der Richtigkeit dieser Voraussetzungen nicht vollkommen überzeugt. Freilich habe ich Bilder bekommen, die etwa auf diese Art des Schlusses hinweisen, aber gleichzeitig damit treten andere Erscheinungen auf, welche dieser Annahme widersprechen. In Fig. 18 ist ein Blastopor unmittelbar vor dem Schluss abgebildet. Er ist rundlich, aber am Vorderende etwas in die Länge gezogen. Von hier aus sieht man eine feine Linie *Bp* abgehen, welche zwischen den longitudinalen Zellreihen verläuft, die in unmittelbarem Zusammenhang mit den Randzellen *Ec* des Blastopors stehen. Wenn wir die longitudinalen Reihen auch zu den Begrenzungen des Blastopors rechnen, so sieht dieser wie ein Schlitz aus, gerade als ob sein Schluss durch Verwachsung seiner beiden Seitenränder zu Stande kommen sollte. Wenn wir aber die verhältnismäßig ansehnliche Größe dieser vermeintlichen Schlusslinie beachten und die Größe des Blastopors incl. dieser Linie mit der des vorhergehenden Stadiums vergleichen, so werden wir gewiss bei solcher Interpretation mit bedeutenden Schwierigkeiten zu thun haben. Da nämlich alsdann der Blastopor jetzt viel länger erscheinen würde, als vorher, so müssten wir, um die früher ausgesprochene Auffassung anzunehmen, eine Verlängerung desselben voraussetzen, zu deren Berechtigung wir eigentlich keine Gründe haben. Viel einfacher werden wir meiner Meinung nach die beiden Zellenreihen *Np* als die Differenzirung der Portion des Ektoderms vor dem Blastopor betrachten, welche höchst wahrscheinlich als die Anlage der Medullarplatte zu deuten ist. Eine solche Deutung wird durch die weiteren Stadien vollkommen bestätigt (Fig. 19). Die Abbildung, auf die ich jetzt verweise, stellt nämlich eine Profilansicht des Eies am Ende des Schlusses des Blastopors dar. Die Stelle, wo er war, ist durch eine seichte Grube (*Bp*) angedeutet, welche hinten durch den hinteren Theil der Ektodermscheibe (hintere Lippe), vorn durch den vorderen Theil derselben (vordere Lippe) begrenzt wird. Die hintere Lippe ist rundlich abgestumpft, die vordere besteht in der Nähe des Blastopors

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

aus einer Reihe (bei Profilansicht) distincter viereckiger Zellen, deren ich 4 gezählt habe und die sich von den davor liegenden Ektodermzellen durch ihre regelmäßige Form unterscheiden. Diese Zellenreihe, oder vielmehr Zellenreihen — denn es sind gewiss wenigstens 2 vorhanden, ich konnte ihre Zahl nicht bestimmen — entspricht der Lage nach einerseits den eben besprochenen longitudinalen Zellenreihen, die vom Blastopor nach vorn ziehen, andererseits der Anlage des Nervensystems, die in späteren Stadien auf derselben Stelle viel schärfer zum Vorschein kommt. Desswegen bezeichne ich diese Zellenplatte von nun ab als Medullarplatte.

Wir müssen endlich die während der letzten Stadien sich abspielenden Vorgänge im Mesoderm etwas näher besprechen. Es stellt in dem Stadium, in dem wir es verlassen haben (Fig. 16), ein Paar symmetrische und aus mehreren Zellen bestehende Platten seitlich vom Entoderm dar. In dem nächsten Stadium, wo der Blastopor bereits sehr klein erscheint, haben die Zellen an Zahl bedeutend zugenommen, so dass sie schon zweischichtig erscheinen (Fig. 17). Wenn der Blastopor sich schließt, so findet man an derselben Stelle bereits 2 ziemlich große Zellenplatten, die aus vielen ziemlich kleinen Zellen bestehen und sich vom Blastopor aus zu beiden Seiten der Medullarplatte ausbreiten (Fig. 19 *Ms*).

Indem ich nun das Capitel über Furchung und Keimblätter schließe, will ich kurz die Hauptvorgänge bei *Diplosoma* mit denen der anderen Ascidien vergleichen. Die meisten hierher gehörigen Untersuchungen beziehen sich auf die einfachen und socialen Ascidien. In Bezug auf Furchung und Keimblätter der Synascidien haben wir nur die sehr genauen und ausführlichen Untersuchungen von Davidoff, die leider bis jetzt nicht ganz vollendet sind. Davidoff hat aber seine Ergebnisse mit den Angaben anderer Beobachter verglichen, und da die ersten Vorgänge bei *Diplosoma* denen von *Distaplia* in mancher Beziehung ähnlich sind, so kann ich dieses Thema knapp behandeln.

Obwohl die ersten Furchungsstadien bei allen Ascidien anscheinend sehr ähnlich verlaufen, so stimmen doch die Angaben der Forscher nicht immer überein und widersprechen selbst oft einander. So in Bezug auf die Viertheilung. Obwohl Seeliger[1] und

[1] Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 380 Anm. 1), pag. 48.

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

van Beneden & Julin[1] darin übereinstimmen, dass bei *Clavellina* (*C. Rissoana* nach van Beneden & Julin und *C.* sp.? nach Seeliger) die 4 Blastomeren einander nicht gleich sind, sondern dass man 2 kleinere und 2 größere unterscheiden kann, so deuten sie diese Blastomeren doch ganz verschieden. Nach Seeliger sind »die kleinen Zellen den vorderen, die größeren den hinteren Körpertheil zu bilden bestimmt«, nach van Beneden & Julin ist dies gerade umgekehrt. Dieser Unterschied kann kaum darauf beruhen, dass zwei Species zur Untersuchung vorgelegen haben. Davidoff hat an *Distaplia* keine Größenunterschiede zwischen den 4 Blastomeren gesehen, und ich stimme mit ihm für *Diplosoma* vollkommen überein. Es scheint jedenfalls, dass die Unterschiede zwischen den 2 vorderen und den 2 hinteren Blastomeren nicht bei allen Ascidienarten in gleicher Weise ausgeprägt sind; daraus geht aber nicht hervor, dass bei der Viertheilung der vordere und der hintere Theil des Embryos noch nicht angedeutet seien. Im Gegentheil, sollen die beiden ersten Meridionalfurchen bei den Ascidien denen der anderen Thiere gleichwerthig sein, so ist damit schon angegeben, dass sie zunächst das Ei in sagittaler und dann in frontaler Richtung theilen, d. h. dass sie zunächst die beiden Seitenhälften und dann den vorderen Theil von dem hinteren abtrennen. Es ist dabei vollkommen gleichgültig, ob die Blastomeren des vorderen Theiles sich von denen des hinteren durch ihre Größe unterscheiden oder nicht.

Eins der wichtigsten Ergebnisse der Untersuchungen über die Furchung der Ascidien, die wir E. van Beneden & Julin verdanken, ist der Nachweis des bilateral-symmetrischen Planes der Furchung, welchen man nach den genannten Forschern bis auf die ersten Furchungsstadien zurück verlegen kann. Zu demselben Schluss ist auch Seeliger gekommen. Ich kann ihn an *Diplosoma* vollkommen bestätigen. Die bilateral-symmetrische Anordnung der Ekto- und Entomeren tritt bei dem gefurchten Ei von *Diplosoma* sehr scharf hervor, und zwar ist die Vertheilung der Blastomeren hier überraschend ähnlich der im Ei von *Clavellina*. Man braucht nur Fig. 9 von van Beneden & Julin[1] mit meiner Fig. 13 zu vergleichen, um sich von dieser Analogie zu überzeugen. Ich habe auch bei der Beschreibung der Furchungsstadien (oben pag. 386) darauf aufmerksam gemacht, dass man nicht nur die sagittale Ebene,

[1] E. van Beneden & Ch. Julin, La segmentation chez les Ascidiens. in: Arch. Biol. Tome 5 1884 pag. 111 ff. (pag. 114).

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

sondern auch die frontale in der Ektodermscheibe unterscheiden kann, und dass die Ektodermscheibe in Folge dessen die 4 Quadranten zeigt, welche auf die 4 Ektomeren der Achttheilung zurückgeführt werden können.

Es müssen hier indessen auch einige bedeutende Unterschiede in der Furchung von *Diplosoma* im Vergleich mit der von *Clavellina* hervorgehoben werden. Sie beziehen sich auf die Deutung der ersten 8 Blastomeren. Nach VAN BENEDEN & JULIN soll die äquatoriale Furche 2 Zellschichten von je 4 Blastomeren scheiden, von denen die eine aus rein ektodermalen, die andere aus gemischten (ektodermalen und entodermalen) Blastomeren besteht. Darauf sollen die 4 dorsalen Blastomeren sich in 8 theilen, von denen die 2 vorderen sich dem Ektoderm anschließen und somit Ektomeren darstellen, die 6 übrigen als Entomeren verbleiben. Dadurch erklärt sich die Sechszahl der Entomeren, welche wir auch bei der Furchung von *Diplosoma* einige Stadien hindurch beobachten. Die Anordnung der 6 Entomeren ist in beiden Fällen vollkommen gleich. Ich habe aber keinen Anschluss der Entomeren an die Ektodermscheibe beobachtet und daher diese eigenthümliche Zahl der Entomeren dadurch zu erklären versucht, dass von den ursprünglichen 4 Entomeren nur 2 sich weiter theilen, während die übrigen 2 auf dem Status quo verbleiben. Die hinteren Entomeren nämlich verwandeln sich später in die Mesodermzellen. Die Untersuchung vieler Eier hat mich zu der festen Überzeugung geführt, dass durch die äquatoriale Furche 2 Zellschichten geschieden werden, die den primären Keimblättern vollkommen entsprechen, und dass aus den 4 ventralen Blastomeren das Ektoderm, aus den dorsalen das Mesoentoderm entsteht. Die Ausbreitung der Ektodermscheibe geht nur durch Theilung der Ektomeren vor sich, während die Entomeren daran keinen Antheil nehmen.

Die Betheiligung der Entomeren an der Epibolie, d. h. an der Umwachsung des Entoderms durch die Ektodermscheibe, wurde aber in einer von der Auffassung VAN BENEDEN's abweichenden Form von DAVIDOFF für *Distaplia* angegeben. Die Ansichten dieses Forschers will ich hier näher besprechen. DAVIDOFF äußert sich über die Gastrulation von *Distaplia* folgendermaßen[1]: »Die Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm vollzieht sich bei

[1] Untersuchungen etc. (s. oben pag. 381 Anm. 1) pag. 579—580.

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

Distaplia nicht in der ganzen Länge des Embryos in gleichmäßiger Weise: vorn ist sie rein epibolisch, hinten hingegen findet sie unter Betheiligung der dorsalen Entodermzellen (Entodermplatte) statt, welche zugleich mit den betreffenden Ektodermzellen um einen Raum (Pseudogastralgrube) herumwachsen, der später von den Entodermzellen selbst ausgefüllt wird. Dieser in der pseudoembolischen Region des Embryos vor sich gehende Process muss als eine rudimentäre Embolie aufgefasst werden, die trotz ihrer Rückbildung die Verhältnisse der socialen Ascidien in typischer Weise wiederholt.« Freilich existirt auch bei *Diplosoma* eine kleine Ausstülpung des Entoderms, die genau gegenüber dem Blastoporus liegt und als rudimentäre Embolie aufgefasst werden könnte (Fig. 15); sie wird von Kalymmocyten ausgefüllt, ist dabei sehr klein und gleicht sich später ziemlich schnell aus. Ich gebe Davidoff zu, dass diese kleine Entodermeinstülpung als eine rückgebildete Gastralhöhle betrachtet werden kann, obwohl ich sie bei *Distaplia* lieber durch eine mechanische Ursache, nämlich den Druck des Kalymmocytenpfropfes, erklären möchte — ich sehe aber keinen Grund dazu, bei der Umwachsung zwei verschiedene Processe, einen epibolischen und einen pseudoembolischen, sowie zwei Eiregionen (eine epibolische und eine pseudoembolische) zu unterscheiden, und zwar weder bei *Diplosoma*, noch selbst bei *Distaplia*. Die ganze Gastrulation kann in beiden Fällen einfach als eine Epibolie betrachtet werden, bei welcher bekanntlich manchmal eine mehr oder minder scharf ausgeprägte Embolie der Entodermzellen vorkommt; diese weist nur darauf hin, dass die Epibolie eine Modification der Embolie darstellt. Diese rückgebildete Embolie muss natürlich im Bereiche des Blastopors auftreten; daraus folgt aber nicht, dass diese Region als rein pseudoembolisch der übrigen gegenübergestellt werden muss. Wie man aus der Beschreibung und aus den Abbildungen von Davidoff ersieht, unterscheidet sich die Umwachsung des hinteren (pseudoembolischen) Theiles des Eies durch nichts von der des vorderen, obwohl Davidoff besonders betont, dass sie unter Betheiligung der dorsalen Entodermzellen (Entodermplatte) stattfinde. Ich muss gestehen, diese Umwachsung des Entoderms unter Betheiligung der Entodermzellen selbst ist mir unverständlich, und was ich aus der Beschreibung und den Abbildungen ersehen kann, beweist nur, dass die Pseudogastralhöhle während des Schlusses des Blastopors sich mit den Ento- resp. Mesodermzellen füllt, was aber der Betheiligung der Entodermzellen an der Umwachsung des Entoderms fern steht.

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

Die Art und Weise, wie der Verschluss des Blastoporus vor sich geht, die Formveränderungen desselben während dieses Processes, sind von hervorragender morphogenetischer Wichtigkeit, indem sie die ursprünglichen Bauverhältnisse der wichtigsten Organe an der Rückenseite des Körpers der Chordaten (des Nervenrohres, der Chorda und der Mesodermplatten) und die bilaterale Körpersymmetrie derselben zu verstehen helfen. Die meisten neuesten Forscher auf dem Gebiete der Embryologie der Chordaten stimmen darin überein, dass die ersten Andeutungen dieser »Rückenorgane« bereits am Blastoporrande, welcher aus Ekto- und Entodermzellen besteht, zu erkennen sind. Diesen Schluss leitet man aus der Form des Blastoporus ab, welche er während seines Verschlusses annimmt. Nach den mehr oder minder übereinstimmenden Angaben über diesen Vorgang bei den Chordaten ergiebt sich, dass er sich nicht durch eine gleichmäßige Umwachsung des Entoderms, sondern durch das Zusammentreffen der Ränder desselben vollzieht. Dies wird dadurch erzielt, dass der Blastoporus aus seiner runden Form in eine ovale übergeht, eine bilateral symmetrische Gestalt annimmt; in Folge dessen geht der Schluss der Umwachsung in einer Weise vor sich, welche Roux[1] ganz zutreffend als bilaterale Epibolie bezeichnet. Da genau an dem Orte dieses vermeintlichen Schlusses später die Nervenplatte und andere axiale Organe erscheinen, so lässt man die Ränder des Blastopors bereits die Anlagen des Nervensystems (im Ektoderm) und der Chorda und Mesodermplatten (im Entoderm) enthalten. Davidoff formulirt diese Verhältnisse für die Ascidien und *Amphioxus* in folgendem Satze (pag. 586): »Man darf also sagen, dass die Rückenorgane der Ascidien und des *Amphioxus* aus zwei seitlich symmetrischen, Anfangs durch die ganze Breite des Blastoporus von einander entfernten Anlagen entstehen, welche in der dorsalen Medianlinie immer näher an einander rücken und vorn zuerst, später in der ganzen Medianlinie des Rückens zur Vereinigung kommen.«

Obwohl ich auf die eben besprochenen Erscheinungen viel Werth lege, so kann ich sie doch bei *Diplosoma* nicht bestätigen. Trotz vieler Bemühungen, die von dem Zusammentreffen der Blastoporränder herrührende Rhaphe zu finden, ist mir dies nicht gelungen. Im Gegentheil habe ich immer in den spätesten Stadien der Epibolie

[1] W. Roux, Über die Lagerung des Materials des Medullarrohres im gefurchten Froschei, in: Anat. Anzeiger 3. Jahrg. 1888 pag. 697 ff.

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

den Blastopor als rundliche Öffnung angetroffen. Ihre Ränder wurden von den radial angeordneten Ektodermzellen begrenzt. Aus dieser Anordnung der Elemente, die sich am Aufbau der Nervenplatte betheiligen müssen, kann ich jedenfalls den Schluss von der symmetrischen Anlage der Medullarplatte nicht ziehen und muss vielmehr aus meinen Untersuchungen die Folgerung ziehen, dass die Nervenplatte nach dem Schluss des Blastopors in Form einer axialen Ektodermverdickung zum Vorschein kommt. Was dagegen die Entwicklung des Mesoderms betrifft, so habe ich seine Symmetrie bis auf die jüngsten Stadien zurück verfolgt, wo es erst durch 2 hintere Entomeren dargestellt wird. Die symmetrische Anordnung der Abkömmlinge dieser Urmesodermzellen kann in einer Reihe Stadien bis zum Verschluss des Blastopors nachgewiesen werden. Noch später stimmt die Lage der beiden Mesodermplatten bei *Diplosoma* mit derjenigen von anderen Ascidien (*Distaplia* und *Clavellina* nach Davidoff und van Beneden & Julin) vollkommen überein. Die beiden Mesodermplatten entsprechen ja ihrer Lage nach der Form des Blastoporus aus den Stadien der Epibolie, wo sie sich eben bilden, und folgen den späteren Umwandlungen desselben nicht.

3. Organogenese und Ausbildung beider Individuen des Zwillingsembryos.

Die Reihenfolge, in welcher die Anlagen der Organe im Embryo von *Diplosoma* auftreten, ist derjenigen anderer Ascidien vollkommen ähnlich, nur unterscheidet sich die Form der Anlagen bedeutend. Das erste Organ, welches schon beim Schluss des Blastopors angelegt erscheint, ist das Nervensystem, und ihm folgt unmittelbar die Chorda; etwas später differenzirt sich die Anlage des Kiemendarmapparates, welche schon bei ihrem Auftreten aus einem mittleren und zwei lateralen Säcken besteht und sich dadurch von der primären Höhle anderer Ascidien, die bekanntlich einfach ist, unterscheidet. Von diesem Stadium an verliert der Embryo die bilaterale Anordnung der Organe, indem auf der rechten Seite ein neuer Sack der primären Darmhöhle sich ausbildet, welcher auf der linken fehlt. Gleichzeitig damit geht die Differenzirung des Nervenrohres in die Anlage des Trichters, der Sinnesblase, des Rumpf- und des Rückenmarkes vor sich; ziemlich gleichzeitig damit sprosst rechts aus dem Nervenrohre ein hohler Fortsatz aus, welcher als laterales Nervenrohr bezeichnet sein möge und als Anlage des Nerven-

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

systems des ventralen Individuums dient. Unmittelbar darauf werden zu beiden Seiten des Nervenrohres die beiden Peribranchialsäcke des dorsalen Individuums in Form von zwei Ektodermeinstülpungen angelegt. Bis zu diesem Stadium ist der Embryo noch ein einziges Individuum und in seiner Entwicklung dem anderer Ascidien sehr ähnlich. Von nun ab tritt aber die Scheidung des Kiemendarmapparates in zwei Theile, einen dorsalen und einen ventralen, hervor, es bildet sich ein neues Paar Peribranchialblasen auf der Ventralseite des Embryos und dient zur Anlage der Peribranchialhöhlen des zweiten (ventralen) Individuums. Wachsthum und Ausbildung dieser in zweifacher Zahl vorhandenen Organe führen allmählich zur Scheidung der beiden Anfangs noch mit einander verbundenen Individuen, die in einer gemeinschaftlichen Cellulosehülle eingeschlossen sind und zusammen eine Zwillingslarve darstellen. Wir werden bei unserer Beschreibung dieser so eben hervorgehobenen Reihe der Entwicklungsvorgänge folgen.

a. Nervenplatte, Bildung der Nervenrinne und ihr Schluss zum Nervenrohr. Differenzirung des Entoderms und des Mesoderms (Taf. 17 u. 18 Fig. 20—25).

Das jüngste Stadium, welches unmittelbar auf den Schluss des Blastopors folgt, ist auf Taf. 17 Fig. 20 im Profil abgebildet. Ich habe daran keine Spur des Blastopors mehr aufgefunden, aber da wo in dem zuletzt beschriebenen Stadium (Fig. 19) die Ektodermverdickung war, die wir als Nervenplatte bezeichnet haben, ist auch jetzt noch eine ansehnliche Ektodermverdickung vorhanden (Fig. 20 *Np*), die unzweifelhaft die Anlage des Nervensystems darstellt. Man kann sich hiervon durch den Vergleich des eben betrachteten Eies mit den weiter entwickelten (Fig. 21 und 22) überzeugen, da bei diesen die mehr ausgesprochene Anlage des Nervenrohres dieselbe Stelle wie die erwähnte Nervenplatte einnimmt. Die Nervenplatte ist ziemlich klein und aus einer Schicht ziemlich hoher cylindrischer Zellen zusammengesetzt. Unter ihr liegt das Mesoderm, welches aus viel kleineren Zellen, als das ihm anliegende Entoderm besteht. Dieses ist eine compacte Masse polygonaler Zellen, die nur an der Rückenseite eine kleinere, mit distincten Kernen versehene Schicht erkennen lässt. Letztere stellt eigentlich denjenigen Theil des Entoderms dar, woraus sich die primäre Darmhöhle entwickelt (*Dp*). Daraus folgt, dass man schon in diesem jungen Stadium die beiden Theile

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

des Entoderms, den gastralen, welcher das Material für die Bildung der Darmhöhle liefert, und den prägastralen, welcher als Nährmaterial verbraucht wird, unterscheiden kann.

In dem nächsten Stadium (Fig. 21), welches vom Rücken abgebildet ist, hat sich die Nervenplatte zur Nervenrinne (*Nri*) eingestülpt. Aus den Frontalschnitten, die ich von dem in Fig. 21 abgebildeten Ei gemacht hatte, ergiebt sich, dass die Nervenrinne aus mehreren Zellreihen besteht. Die Form der Rinne ist dabei verschieden: im vorderen Theile (Fig. 21 A, *Np*) ist die Nervenplatte noch ziemlich flach, im hinteren (Fig. 21 B, *Nri*) schon bedeutend eingestülpt. Sie besteht aus ziemlich hohen Zellen, die durch ihre größere Länge sich vor den übrigen Ektodermzellen auszeichnen. Aus dem Vergleich beider Schnitte geht hervor, dass die Verwandlung der Nervenplatte in die Nervenrinne durch Einstülpung von hinten nach vorn fortschreitet. Ich will endlich das Auftreten einer ziemlich bedeutenden Anzahl Kalymmocyten (*Kc*) in der Nervenrinne notiren; man trifft dies auch noch später an.

Fig. 22 stellt ein Ei dar, wo bereits die Nervenrinne zu einem Rohr geschlossen ist, welches aber nur sehr klein ist und nur im hinteren Theile des Eies liegt. Leider ist es mir nicht gelungen, von einem solchen Ei Schnitte zu bekommen, um die Form des vorderen Theiles der Nervenanlage näher kennen zu lernen. Diese Lücke glaube ich aber durch die Untersuchung von Schnitten des folgenden Stadiums (Fig. 23) ausfüllen zu können, wo das Nervenrohr noch nicht ganz geschlossen ist, also verschiedene Stadien des Schlusses beobachten lässt. In Fig. 22 ist es noch zu klein, so dass es sich an den aufgehellten Eiern nur im optischen Querschnitte beobachten lässt; bei dem in Fig. 23 abgebildeten Ei ist es dagegen bedeutend entwickelt und reicht bis zu $^2/_3$ der Länge des Eies. Sein Vorderende ist noch offen, wie man bereits durch Beobachtung der aufgehellten Eier sieht. An den Schnitten treten diese Verhältnisse noch deutlicher hervor.

Taf. 18 Fig. 24—24 E stellt eine Querschnittserie von vorn nach hinten aus einem der Fig. 23 ähnlichen Ei dar. In den 3 ersten Schnitten ist das Nervenrohr noch offen und in dem vordersten noch ziemlich breit und flach. Die Nervenrinne besteht aus 6 Zellreihen, die ziemlich symmetrisch zu je 3 Zellen auf beiden Seiten der Längsachse angeordnet sind. In Fig. 24 B ist die Stelle getroffen, wo sich die Nervenrinne gerade schließt. Sie ist sehr tief, und ihre Ränder treffen zusammen. Sie besteht aus denselben 6 Zellen, von

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

denen 4 dem Boden angehören, die beiden anderen die Randzellen bilden. Diese liegen bereits so nahe einander an, dass sie sich berühren; offenbar vollziehen sie den Schluss der Rinne. Wenn indessen dieser Vorgang nur auf dem Zusammentreffen der eben erwähnten Randzellen beruhte, so würde es unverständlich sein, wie das geschlossene Nervenrohr dadurch entstehen sollte. Man trifft nämlich schon in dem nächsten Schnitte ein ganz geschlossenes Nervenrohr, welches von einer Schicht etwas abgeplatteter Ektodermzellen bedeckt ist. Das Räthsel kann aber ziemlich leicht gelöst werden, wenn wir das eben geschlossene Nervenrohr genauer untersuchen. Es besteht eben nicht aus 4 Zellen, wie es der Fall sein müsste, wenn der Schluss sich durch einfaches Zusammentreffen der Randzellen der Nervenrinne vollzöge, sondern aus 5 Zellen, von denen 4 den Boden und die Seiten des Nervenrohres ausmachen, die fünfte (*Dz*) aber es von oben schließt. Diese Zelle, welche ich die Dachzelle zu nennen pflege, zeichnet sich vor allen übrigen bedeutend aus, indem ihr Protoplasma stets blasser ist, als das der anderen Zellen. Wie entsteht nun diese Zelle? Diese Frage lässt sich beantworten, wenn wir Fig. 24 C mit 24 B vergleichen. Wir sehen nämlich, 1) dass die Randzellen in Fig. 24 B sich von den ihnen anliegenden Zellen des Ektoderms durch ihre bedeutende Größe unterscheiden, 2) dass die das Nervenrohr bedeckenden Ektodermzellen bedeutend kleiner als die übrigen sind, 3) dass die Dachzelle eine axiale Lage einnimmt und einen Pfropfen bildet, welcher das Nervenrohr zuschließt. Alle diese Umstände lassen uns den Schluss der Nervenrinne folgendermaßen zu geschehen erscheinen: wenn die beiden Randzellen zusammentreffen und endlich mit einander verwachsen, so wird die eine in Folge des Druckes, welche die anliegenden Ektodermzellen auf sie ausüben, sich nach innen einstülpen und, da sie genau oberhalb der noch ungeschlossenen und nur vom Ektoderm bedeckten Nervenrinne liegt, bei ihrer Einstülpung die Nervenrinne schließen und zum Rohr umwandeln. Die andere Randzelle hingegen bleibt zwischen den Ektodermzellen, wird selber zu einer solchen, und so muss denn auch die Dachzelle eigentlich zu den Ektodermzellen gerechnet werden. Daraus lässt sich vielleicht der Unterschied im Bau derselben von dem der anderen Zellen des Nervenrohres erklären. Später verschwindet dieser übrigens, und die Dachzelle wird den anderen Nervenzellen gleich.

Die eben beschriebene Art des Verschlusses der Nervenrinne ist der bei *Distaplia* nach Davidoff sehr ähnlich. Nach Davidoff soll sich

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

nämlich der Verschluss des vorderen Theiles des Medullarrohres unter Betheiligung der Ektodermzellen vollziehen, welche er als Kantenzellen bezeichnet. Obwohl diese bei *Distaplia* in der Zweizahl auftreten, so nehmen sie doch in der Nervenrinne dieselbe Stelle ein, wie die eben besprochenen Randzellen von *Diplosoma*, und da sie außerdem dieselbe Rolle beim Verschluss der Nervenrinne wie die eine von den Randzellen spielen, so können sie als Homologa derselben betrachtet werden. Nach Davidoff soll sich der vordere Theil des Medullarrohres vom hinteren der Entstehung nach dadurch unterscheiden, dass letzterer sich ohne die Betheiligung der Ektodermzellen bildet. Ich kann leider darüber aus eigener Erfahrung nicht urtheilen, da ich ihn bei *Distaplia* nicht beobachtet habe. Wenn ich aber nach dem Bau des geschlossenen Medullarrohres urtheilen darf, so komme ich zu ganz entgegengesetzten Resultaten. In Folge des Ausschlusses der Ektodermzellen von der Bildung des hinteren Theiles des Medullarrohres von *Distaplia* besteht dieser aus viel weniger Zellen, als der vordere: in seine Zusammensetzung gehen nur 4 Zellreihen der Medullarplatte ein, und daher besteht er nur aus 4 Zellreihen, während im vorderen Theile zu diesen 4 Reihen noch 2 Reihen Ektodermzellen (Kanten- oder Dachzellen Davidoff's) kommen. Bei *Diplosoma* traf ich ganz andere Bauverhältnisse an: hinten ist die Zahl der Nervenzellen größer als vorn, wie man aus den Schnitten Fig. 24 D und E ersieht. Im vorderen von diesen beiden Schnitten (Fig. 24 D) giebt es nämlich 6, im hinteren (Fig. 24 E) 7 Nervenzellen. Das Lumen des Nervenrohres (Canalis centralis) nimmt an Umfang von vorn nach hinten ab, und auf dem hintersten Schnitte dieser Serie hört das Nervenrohr ganz auf. Hier möchte ich noch bemerken, dass ich keine Spur eines Canalis neurentericus beobachtet habe. Der Mangel daran steht offenbar mit der Abwesenheit der primären Darmhöhle oder mit dem späten Auftreten derselben in Zusammenhang.

Differenzirung des Mesoentoderms. Bei der Beschreibung des Schlussstadiums der Furchung haben wir bemerkt, dass die innere Masse des Eies aus zweierlei Elementen, dem eigentlichen Entoderm und dem Mesoderm (Taf. 17 Fig. 19 *En* und *Ms*) besteht. Genau genommen lässt sich die Differenzirung dieser beiden Elemente viel weiter zurück bis zu den jüngeren Furchungsstadien verfolgen, wo das Mesoderm durch die 2 hinteren Entomeren dargestellt ist. Obwohl damit eine sehr frühe Differenzirung beider Keimblätter bewiesen wird, und diese jedes für sich betrachtet werden können,

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

so stehen sie doch mit einander in enger Verbindung. Die topographischen Verhältnisse beider Keimblätter zu einander sind morphologisch so wichtig, dass ich letztere trotz ihrer Differenzirung gemeinschaftlich als Mesoentoderm bezeichnen will.

Den Bau beider Theile des Mesoentoderms haben wir schon bei der Betrachtung der früheren Stadien an aufgehellten Eiern hervorgehoben. Man kann schon bei dieser ziemlich einfachen Manipulation die Unterschiede zwischen den Mesoderm- und Entodermzellen recht leicht erkennen; sie beziehen sich hauptsächlich auf die Größe dieser Zellen, indem die Mesodermzellen überhaupt kleiner als die Entodermzellen sind; außerdem sind letztere auch dotterreicher, und in Folge dessen treten in ihnen die Kerne viel schwächer als in den Mesodermzellen hervor. Diesem Unterschiede des Baues der beiden Zellarten verdankt man es auch, dass die Mesodermplatten bereits an den aufgehellten und in toto betrachteten Eiern ziemlich scharf hervortreten. Wir haben ferner bemerkt, dass in dem eigentlichen Entoderm früh, nämlich wenn die Nervenplatte eben angedeutet ist, Differenzirungen erfolgen, denen zufolge im Entoderm drei Theile: die Darmplatte, die Chorda und das prägastrale Entoderm auftreten (Fig. 20, 21). Wir wollen nun aber diese Organe an Querschnitten untersuchen, wo sie freilich viel schärfer als an den ganzen Eiern hervortreten, und betrachten zunächst in der Schnittserie Taf. 18 Fig. 24—24 F das Entoderm.

Entoderm. Der vorderste Schnitt ist vor dem Anfang der Mesodermplatten durchgeführt und lässt nur Ektoderm und Entoderm erkennen. Die Entodermzellen sind im unteren Theile des Schnittes polygonal, verhältnismäßig sehr groß und bestehen aus hellem dotterreichem Protoplasma und aus einem Kern, welcher von einem unregelmäßigen Hof feinkörnigen Plasmas umgeben ist. Im oberen Theile des Schnittes, unmittelbar unter der Nervenrinne, nehmen die Entodermzellen einen anderen Charakter an: sie sind ungefähr cylindrisch, viel kleiner als die übrigen Zellen des Entoderms, und in einer Schicht angeordnet, so dass sie unmittelbar unter der Nervenrinne eine Platte bilden (Fig. 24, 24 A und B *Dp*). Diese Entodermplatte nimmt im Ei dieselbe Stellung ein, wie später die Darmhöhle und ist auch die Anlage der primitiven Darmhöhle. Es ist nämlich derjenige Theil des Entoderms, welchen ich oben als Darmplatte bezeichnet habe. Sie ist noch ziemlich klein und kann nur auf den drei auf einander folgenden Schnitten nachgewiesen werden. Das Vorderende der Darmplatte (Fig. 24 *Dp*) ist seitlich etwas nach unten eingebogen

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

und umschreibt einen kleinen Raum, der aber einer eigenen unteren Wand entbehrt und von unten her durch die Entodermzellen (das prägastrale Entoderm) begrenzt ist. Diese Höhle betrachte ich als die Anlage der primären Darmhöhle, und zwar aus dem Grunde, weil diese später genau an derselben Stelle zum Vorschein kommt. In dem folgenden Schnitte (Fig. 24 A, *Dp*) tritt die Darmhöhle nicht mehr auf; die Darmplatte, die unter der Nervenrinne scharf von den unterliegenden Entodermzellen getrennt ist, nach den Seiten aber allmählich darin übergeht, besteht aus einer einzigen Schicht quadratischer Zellen und ist in der Mitte durch die Nervenrinne etwas eingestülpt. Denselben Bau zeigt sie auch in dem folgenden Schnitte (Fig. 24 B), obgleich ihre Contouren nicht so scharf, wie in beiden vorderen Schnitten sind.

Das ganze übrige Entoderm besteht aus unregelmäßigen Zellen, deren Contouren nicht überall auf den Querschnitten deutlich erscheinen. In der oberen Hälfte sind diese Zellen kleiner als in der unteren, und ihre Grenzen treten viel schärfer hervor.

Chorda dorsalis. Ihre Anlage, welche ich an den aufgehellten Embryonen aus dem Stadium der Fig. 22 beobachtete, ist ein axialer Klumpen Entodermzellen. Ihre Entstehung aus dem Entoderm ist unzweifelhaft; es ist auch möglich, dass sie bereits viel früher angelegt ist, etwa, wie dies Seeliger und van Beneden bei *Clavellina* gezeigt haben, doch konnte ich eine solche Anlage bei *Diplosoma* nicht unterscheiden. Die Verhältnisse der Chorda zum Entoderm treten in den Querschnitten viel schärfer hervor als an den total betrachteten Embryonen. Fig. 24 D—F giebt eine Reihe Schnitte durch den Embryo von Fig. 23 wieder, und zwar durch die Stelle, wo die Chorda bereits sich vom übrigen Entoderm differenzirt hat. Das Entoderm im Schnitte Fig. 24 D lässt einen größeren dorsalen Theil, welcher eben die Anlage der Chorda ist, und einen kleineren ventralen erkennen, der durch seinen Bau von dem letzten sich unterscheidet. Die Anlage der Chorda besteht aus mehreren großen, etwas in einander eingekeilten Zellen, welche durch Reichthum an Dotter blass erscheinen; der ventrale Theil des Entoderms, welcher eigentlich dem Schwanzentoderm der Ascidienembryonen entspricht, ist aus großen, undeutlich begrenzten Zellen zusammengesetzt, die man auch in den vorderen Schnitten beständig antrifft. In dem folgenden Schnitte (Fig. 24 E) sind die Größenverhältnisse der Chorda und des Entoderms bedeutend verändert: jene nimmt einen bedeutenden Theil des ganzen Entoderms ein und besteht aus großen, in

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

2 Reihen angeordneten Zellen; das ventrale Entoderm bildet kleine polygonale Zellen mit deutlichen Kernen und tritt in Form eines Zellklumpens zwischen den beiden Mesodermplatten auf. In dem nahe dem Ende des Embryos geführten Schnitte (Fig. 24 F) ändert sich das ganze Bild in so fern bedeutend, als alle früher bestehenden Organe, das Nervensystem und das Entoderm, geschwunden sind; es bleibt nur die Chorda, die unmittelbar dem Ektoderm anliegt. Sie zeigt eine sehr eigenthümliche Anordnung ihrer Zellen, indem diese sich radial um eine kleine Höhle gruppiren, und es scheint also, dass im Inneren des hinteren Endes der Chorda ein Canal besteht, welcher von den radialen Chordazellen umgeben und wohl nur sehr kurz ist, da ich ihn auf den weiteren Schnitten nicht mehr auffinden konnte.

Die Entwicklung der Chorda bei *Diplosoma* steht der von *Distaplia* am nächsten (vgl. Davidoff pag. 623—628), in so fern diese ebenfalls ziemlich spät auftritt und durch die Differenzirung des compacten Entoderms entsteht. Ich muss aber doch einen bedeutenden Unterschied zwischen den beiden Ascidien betonen: nach Davidoff soll die Anlage der Chorda im Zusammenhang mit dem Auftreten der Darmhöhle entstehen, bei *Diplosoma* hingegen steht sie in keinem Zusammenhang mit der Darmhöhle, indem sie viel früher als diese und auch bedeutend fern von der Stelle entsteht, wo später die primäre Darmhöhle erscheint.

Mesoderm. Aus der Betrachtung der Taf. 17 Fig. 20, 22 und 23 abgebildeten Embryonen kann man ersehen, dass die beiden Mesodermplatten hauptsächlich den hinteren Theil des Embryos einnehmen. Im Stadium der Fig. 23 reichen sie nach vorn bis dahin, wo das Nervenrohr bereits geschlossen ist. Die Lage dieser vorderen Grenze der Mesodermplatten lässt sich ziemlich genau bestimmen, wenn wir annehmen, dass die offen bleibende Nervenrinne ungefähr mit der Grenze zwischen der späteren Gehirnblase und dem Rumpfmark zusammenfällt. Diese Lage stimmt auch mit der, welche die Mesodermplatten selbst später einnehmen: ihr Vorderstück (Fig. 24 C) schließt sich dem Nervenrohr ziemlich dicht an und bildet eine dünne, nur eine Zellenschicht mächtige Platte, die nach beiden Seiten bis zur Hälfte des Schnittes reicht. Einige Schnitte weiter nach hinten (Fig. 24 *D*) nehmen die Mesodermplatten an Dicke zu und sind aus 2 Zellschichten zusammengesetzt. Ihre Verdickung bezieht sich hauptsächlich auf die distalen Theile, während die proximalen nur aus 1 Zellreihe bestehen. Noch weiter nach hinten breiten sie sich nach

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

der Unterseite aus und nehmen in dem Schnitte Fig. 24 E die lateralen Theile ein. Sie treten dabei in innigsten Zusammenhang mit dem Entoderm und zeigen in dieser Beziehung mehrere interessante Verhältnisse. Das früher erwähnte ventral unter der Chorda dorsalis gelegene Stück des Entoderms verbindet sich nämlich mit den Mesodermplatten; es entsteht dadurch das Bild, als ob von dem axialen Entoderm die beiden Mesodermplatten zu beiden Seiten der Chorda entsprängen. Die Beziehung des Entoderms zu den Mesodermplatten erinnert dadurch am lebhaftesten an die Bilder, welche man bei der typischen Entwicklung der Cölomsäcke aus der primären Darmhöhle wahrnimmt. Nur fehlen bei *Diplosoma* die Höhlen in den beiden Mesodermplatten, so dass sie keineswegs Mesodermsäcke genannt werden können, auch kommt die Darmhöhle wenigstens jetzt noch nicht zum Vorschein, man hat es also bei *Diplosoma* immer mit soliden Anlagen zu thun, während sie bei den echten Cölomaten hohl sind, doch steht das Entoderm zu den Mesodermplatten in solchen Verhältnissen, welche jedenfalls am besten nur aus der Verwandtschaft mit den echten Cölomaten erklärt werden können.

Mit der Bildung der Chorda differenzirt sich allmählich der Schwanztheil des Embryos vom Rumpftheile. Der Embryo wird dabei birnförmig (Fig. 25); sein hinterer Theil, die Anlage des Schwanzes, ist durch eine seichte Rinne von dem vorderen abgesondert. Die Zellen der Anlage der Chorda gewinnen dabei eine charakteristische säulenförmige Anordnung, welche später, bei der Ausbildung des Schwanzes noch schärfer hervortritt. Im Übrigen hat aber die Entwicklung der anderen Organe in diesem Stadium, mit welchem wir dieses Capitel schließen, keine hervorragenden Fortschritte gemacht.

b. Bildung der primären Darmhöhle. Differenzirung des Nervenrohres (Anlage des primären Trichters, der Sinnesblase und des Rumpf- und Rückenmarks). Bildung des lateralen Nervenrohres. Umbildung des Mesoderms. Chorda dorsalis (Taf. 18 Fig. 26—30).

Die Stadien, welche diese Periode betreffen, sind äußerlich durch das allmähliche Anwachsen des Schwanzes charakterisirt, welcher endlich (Taf. 18 Fig. 30) halb so lang wird wie der Rumpf. Gleichzeitig damit treten die Anlagen mehrerer wichtiger Organe (der primären Darmhöhle, des lateralen Nervenrohres) hervor, und differenziren sich

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

andere bereits früher angelegte (das Nervenrohr). Auch zerfallen die Mesodermplatten im Rumpf.

Bildung der primären Darmhöhle. Bei der Beschreibung der Schnittserie Fig. 24—24 F habe ich hervorgehoben, dass die Anlage der primären Höhle — die Darmplatte — an ihrem Vorderende sich nach unten biegt und jederseits von der Embryonalachse eine kleine Höhle umgrenzt (Fig. 24 *Dms*). Aus den weiteren Stadien erweist es sich, dass die Bildung der primären Darmhöhle auch weiter demselben Entwicklungsplan folgt. Es bilden sich nämlich zuerst ihre seitlichen Theile, die später in Form von zwei Blindschläuchen auftreten, und dann erst der mittlere Theil, der axial unmittelbar dem Nervenrohr anliegt. Taf. 18 Fig. 26—26 B stellen 3 Längsschnitte durch einen Embryo dar, bei dem der Neuroporus (Fig. 26 *Np*) sich eben schließt. Die Schnitte haben die Längsachse nicht genau getroffen. Der axiale ist der, in welchem der Neuroporus durchschnitten ist (Fig. 26). Unter der Anlage der Gehirnblase liegt der Theil des Entoderms, in dem nach der Anordnung der Zellen die Darmplatte leicht erkannt werden kann (*Dp*). Sie besteht aus verhältnismäßig kleinen Zellen. In dem folgenden Schnitte tritt nun der obere Theil der Darmhöhle auf (*Dms*), welche als eine geschlossene, vor der Gehirnblase liegende Höhle erscheint. Sie kann auch noch auf den folgenden Schnitten gefunden werden.

Einen instructiven Einblick in den Bau der primären Darmhöhle gewinnt man auch bei der Betrachtung der aufgehellten Embryonen aus den entsprechenden Stadien. Einer von ihnen ist in Fig. 27 vom Rücken abgebildet. Er ist offenbar etwas älter als der in Fig. 26, steht ihm aber noch ziemlich nahe. Die primäre Darmhöhle (*Dms*) besteht hier aus einer rechten und einer linken Aussackung, die axial genau hinter der Gehirnblase durch ein sehr enges Rohr in Zusammenhang stehen. Diese 3 Theile, der mittlere und die 2 seitlichen, stellen die Anlagen der Abtheilungen des Kiemendarmapparates beider Individuen dar. Bevor sie sich als solche erweisen, erleiden sie einige Veränderungen. Ich will sie desshalb zunächst als rechten und linken Seitenschlauch der primären Darmhöhle bezeichnen und dabei bemerken, dass aus dem rechten und mittleren Theil die beiden Kiemensäcke, aus dem linken der Darm beider Individuen entstehen. Jeder der beiden Seitenschläuche hat die Gestalt eines Dreiecks, dessen Spitze nach vorn, dessen Basis nach hinten gerichtet ist. Sie sind im axialen Theile des Embryos durch ihre basalen Abschnitte mit einander verbunden.

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

Obwohl die Darmhöhle an den aufgehellten Embryonen vollkommen geschlossen erscheint, ist sie es, wie aus der Untersuchung der Querschnitte folgt, doch noch nicht überall, da ihre Wände nicht nur jetzt, sondern auch etwas später noch nicht vollkommen ausgebildet sind. Eine Reihe Querschnitte aus einem Stadium mit bereits vollkommen geschlossenem Neuroporus, das also etwas älter als das der Fig. 27 ist, zeigt folgenden Bau der primären Darmhöhle (Fig. 29 A—29 C). Im vordersten Querschnitte, welcher den erweiterten Theil der Gehirnblase trifft, bildet sie 2 dreieckige, von einer Schicht entodermaler Zellen begrenzte und von einander vollkommen gesonderte Schläuche, zwischen denen an der Bauchseite das prägastrale Entoderm eindringt (Fig. 29 A, *Dmsr*, *Dmsl*). Etwa 4 Schnitte weiter nach hinten sind schon die beiden Seitenschläuche mit einander verbunden, indem ihre Rücken- und Bauchwandungen unter dem Nervenrohr eine continuirliche Epithellage bilden (Fig. 29 B). Die Höhlen beider Schläuche sind jedoch von einander getrennt, denn die Wände der axialen Theile liegen so dicht beisammen, dass sie die Höhlen der Seitenschläuche vollkommen absperren. Noch 3 Schnitte weiter nach hinten (Fig. 29 C) ändert sich das Bild beträchtlich: die Darmhöhle ist ungefähr hantelförmig und nicht überall von distinctem Epithel begrenzt. Während nämlich Seiten- und Rückenwand schon ein deutliches Epithel haben, zeigt die Bauchwand keineswegs einen so regelmäßigen epithelialen Charakter, indem zwar einige Zellen in Continuität mit den epithelialen Zellen der Darmwand stehen, andere hingegen in die Darmhöhle hineindringen. Hieraus kann man schließen, dass die Bauchwand noch nicht ausgebildet ist. Wieder 5 Schnitte weiter nach hinten sind die Wände der Darmhöhle noch weniger differenzirt: man erkennt im Querschnitte (Fig. 29 D, *Dms*) nur 2 bogige Epithelplatten, welche die Seitentheile der Darmhöhle umgrenzen, oben und unten aber unterbrochen sind, da sich in der axialen unter dem Nervenrohr liegenden Wand keine Epithelzellen zeigen, und da auch in der Bauchwand eine große Öffnung besteht, welche von den ungeordneten Zellen des prägastralen Entoderms zugepfropft ist (Fig. 29 D, *Pgen*). Die mannigfaltig gestalteten Zellen des letzteren bilden einen Klumpen, welcher in die Darmhöhle hineindringt und sie erfüllt.

Die Zusammenstellung der eben geschilderten Beobachtungen führt uns zu dem Schluss, dass 1) von allen Theilen der ziemlich zusammengesetzten primären Darmhöhle die beiden Seitenschläuche die frühesten sind, 2) der mittlere und hintere Theil erst dann zur

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

Ausbildung kommen, wenn die Seitenschläuche vollkommen fertig sind, und 3) die Darmhöhle aus der ursprünglich flachen Anlage — der Darmplatte — durch Einbiegung ihrer Ränder zu Stande kommt.

Die weitere Ausbildung der primären Darmhöhle äußert sich zunächst im Wachsthum der beiden Seitenschläuche (Fig. 28 und 30). Ihre Form bleibt dabei ziemlich unverändert, wenigstens in so fern als sie ihre frühere dreieckige Gestalt beibehalten (*Dms*). Sie wachsen nun hauptsächlich nach vorn, und diese Wachsthumsrichtung ist vollkommen von der späteren verschieden, da sie sich später hauptsächlich ventralwärts ausbreiten. Ihr histologischer Bau hingegen bleibt ziemlich unverändert.

Differenzirung des Nervenrohres. Wir wollen unsere Beschreibung mit dem Schluss des Neuroporus beginnen, da er einen großen Einfluss auf die weitere Ausbildung des vorderen Theiles des Nervenrohres ausübt. Fig. 26 ist ein Längsschnitt durch die vordere Erweiterung des Nervenrohres, welche wir als Gehirnblase bezeichnen; der Neuroporus will sich gerade schließen. Er liegt nicht ganz genau am vorderen Ende des Nervenrohres, der Gehirnblase, wie es nach den früheren Stadien zu erwarten wäre, sondern ist von demselben etwas nach hinten geschoben worden. Dies ist die Folge des Wachsthums des Bodens der Gehirnblase, welche nach vorn eine kleine blinde Aussackung bildet (*Tr*). Ihre dorsale Wand biegt sich in Folge dessen etwas nach hinten und bildet die vordere Begrenzung des Neuroporus, welchen wir als Vorderlippe desselben bezeichnen können. Die Hinterlippe wird vom hinteren Rand derselben gebildet. Durch das Zusammentreffen und die Verwachsung der beiden Lippen schließt sich der Neuroporus. In Folge dieser Art des Schlusses sind schon jetzt die beiden wichtigsten Theile der Gehirnblase angedeutet: die vordere Erweiterung ist die Anlage des später rohrförmigen Abschnittes der primären Gehirnblase, die man als Trichter (*Tr*) bezeichnen kann; der hintere erweiterte Abschnitt, welcher die Anlage des Trichters an Umfang bedeutend übertrifft, die Gehirnblase s. str., verwandelt sich schon bald in die Sinnesblase und das primäre Gehirnganglion.

In Fig. 29—29 D sehen wir eine Reihe Querschnitte durch einen Embryo, bei dem die Differenzirung der eben erwähnten Organe der Gehirnblase auftritt. Im 1. Schnitte (Fig. 29) ist der vordere Theil der Gehirnblase, der Trichter (*Tr*), getroffen. Er besteht aus großen polygonalen, cylindrischen oder dreieckigen Zellen, welche die cylindrische Höhle umgrenzen. Die freien äußeren Enden dieser Zellen

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

sind theilweise dem Ektoderm, theilweise dem Entoderm angeschlossen. Der folgende Schnitt (Fig. 29 A) ist durch die Gehirnblase geführt. Diese ist dreieckig, mit der Basis nach außen, der Spitze nach innen; ihre Wände sind meist gleichmäßig entwickelt. Die obere (*Apl*) besteht nämlich aus nur 1 Schicht cubischer Zellen und ist viel dünner als die untere (*Rfm*) mit ihren mehrschichtig angeordneten großen, cylindrischen oder dreieckigen Zellen. In Folge der ungleichmäßigen Entwicklung ihrer Wände bildet die Höhle einen Spalt. Die untere Wand ragt bedeutend nach innen, übt dabei einen Druck auf den unterliegenden Theil der Darmhöhle und bringt diese so im axialen Theile zum Verschluss (Fig. 29 B). Die wichtigen Differenzirungen gehen nun in der oberen Wand vor sich. Man kann nämlich an ihr 2 Theile unterscheiden: der eine ist eine Platte aus 4 Zellen, ist vom anderen, viel kleineren ziemlich scharf abgesetzt, liegt rechts davon und stellt die Anlage der Sinnesblase dar. Da diese Anlage in Form einer Platte auftritt, so will ich sie als Sinnesplatte (Fig. 29 A, *Apl*) bezeichnen. Der andere Theil der oberen Wand der Gehirnblase spielt keine Rolle bei der Ausbildung der Sinnesorgane und verdient desswegen keine besondere Bezeichnung. Die untere Wand der Gehirnblase (*Rfm*), worin die Zellvermehrung sehr früh auftritt und zu enormer Verdickung derselben führt, ist nichts Anderes als die Anlage des Rumpfganglions. Sie besteht theilweise aus cylindrischen, theilweise aus polygonalen Zellen; jene dienen zur Begrenzung der Höhle der Gehirnblase, diese bilden den eigentlich verdickten Theil der unteren Wand.

Durch die eben erörterte Differenzirung der Wand der Gehirnblase sind die Anlagen der wichtigsten Organe des Nervensystems, nämlich des Trichters, der Sinnesblase und des Rumpfganglions gebildet. Was den Trichter betrifft, so muss ich bemerken, dass er nicht etwa nur dem definitiven Trichter entspricht, sondern auch die Elemente enthält, aus welchen das definitive Gehirnganglion entsteht. Desshalb will ich den hier beschriebenen Trichter als primären zum Unterschied von dem späteren definitiven bezeichnen. Das Gehirnganglion, welches bei *Diplosoma* anders entsteht als bei den übrigen Ascidien, z. B. *Distaplia*[1], mag secundäres oder definitives Gehirnganglion genannt werden, indem zu einer gewissen Periode eine ganglionäre Anschwellung auftritt, welche aber transi-

[1] Salensky, Morphologische Studien an Tunicaten 1. Theil. in: Morph. Jahrbuch 20. Bd. 1893 pag. 48 ff.

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

torisch ist und ihrer Lage nach dem Gehirnganglion von *Distaplia* entspricht. Diese kann man als primäres Gehirnganglion bezeichnen; davon sei später die Rede. Was das Rückenmarksrohr im Schwanze betrifft, so bietet es nichts Hervorragendes dar und verharrt in demselben Zustande, wie wir es im vorhergehenden Stadium angetroffen haben.

Wir müssen endlich noch eines eigenthümlichen und mit der Theilung des Embryos im innigsten Zusammenhang stehenden Gebildes erwähnen, welches jetzt ebenfalls zum Vorschein kommt. Es ist das vom oberen Theile des Rumpfmarkes sich abzweigende hohle Nervenrohr, welches ich in meinem Aufsatze »Über die Entstehung der Metagenesis der Tunicaten« bereits als laterales Nervenrohr bezeichnet habe. Die Anlage dieses Organs, welches die Anlage des Nervensystems des ventralen Individuums darstellt, zeigt Taf. 18 Fig. 30: es erscheint als kurzes, von dem vorderen Abschnitt des Rumpfmarkes entspringendes Rohr (*Lnr*), welches sich rechts wendet und eine kurze Strecke unter dem rechten Seitenschlauch der primären Darmhöhle verläuft. Man kann sich schon an aufgehellten Präparaten von der Existenz des Lumens dieses Rohres überzeugen und seine Communication mit der Höhle des Rumpfmarkes constatiren. Seine Wände bestehen aus einer ziemlich dünnen Epithelschicht. An seiner Ursprungsstelle ist es trichterförmig erweitert, und dies tritt später noch viel deutlicher hervor, indem das Lumen des eigentlichen Rohres sich bedeutend verengt.

Umbildung des Mesoderms. Ich habe oben pag. 408 gezeigt, dass die beiden Mesodermplatten, welche das Mesoderm bilden, bis zum Hinterende des Embryos reichen. Mit der Ausbildung des Schwanzes gehen sie in den Schwanz hinein und liegen als bogige Platten der Chorda an. Es werden dadurch in dem primären Mesoderm 2 Theile gesondert: das Mesoderm im Rumpfe werden wir als somatisches, das im Schwanze als caudales bezeichnen. Beide Theile erleiden später ganz verschiedene Umwandlungen, denn das somatische zerfällt in einzelne Zellen und wird zu Mesenchym, das caudale hingegen dient zur Bildung der Schwanzmuskeln.

Das somatische Mesoderm tritt nun schon ziemlich bald mit dem prägastralen Entoderm in die innigste Beziehung, welche endlich zu ihrer vollständigen Vermischung führt. Um diese Verhältnisse klar zu machen, wollen wir zuerst den Bau des prägastralen Entoderms etwas näher kennen lernen.

Als prägastrales Entoderm bezeichne ich die Masse Ento-

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

dermzellen, welche nach der Bildung der primären Darmhöhle übrig bleibt (Fig. 26 B, 28, 30 *Pgen*). Es besteht aus großen dotterreichen Zellen; diese bilden zuerst eine ansehnliche compacte Masse, welche den ganzen Innenraum des Embryos erfüllt; später wird ihre Verbindung, wahrscheinlich in Folge einer Art Verflüssigung der sie verbindenden Substanz, lose, und einige Zellen trennen sich von der centralen Masse ab und fallen in die Leibeshöhle hinein. Jetzt hingegen behält das prägastrale Entoderm noch seinen ursprünglichen Charakter bei, obwohl es in den Schnitten manchmal als größere Stücke oder einzelne Zellen auftritt. Letzteres kann vielleicht durch die Sprödigkeit des Dotters in den Zellen erklärt werden.

Die Veränderungen des somatischen Mesoderms sind bei *Diplosoma* sehr ähnlich denen der anderen Ascidien. Sie bestehen nämlich in der Desaggregation und dem Freiwerden der Mesodermzellen, was bereits an den aufgehellten und in toto betrachteten Embryonen sehr deutlich hervortritt. Das Rumpfmesoderm bildet nun keine Platten mehr, sondern 2 längliche Zellhaufen, die an gefärbten Präparaten desswegen scharf hervortreten, weil der Dotter in ihren Zellen bereits zum größten Theil verbraucht ist, und die Zellen bloß aus einem sich stark färbenden Plasma bestehen. In den Schnitten Fig. 29 B und C findet man die Mesodermzellen entweder vereinzelt oder gruppenweise, und sie lassen sich durch ihre runden Kerne ziemlich leicht vom prägastralen Entoderm unterscheiden, dessen Kerne klein und unregelmäßig sind. Ihr Protoplasma enthält sehr wenig Dotter; es kommen auch Zellen vor, wo er vollständig verbraucht erscheint. Diese sehen dann wie Amöben aus und liegen in der Leibeshöhle frei oder heften sich an die dotterreichen Entodermzellen an, ohne aber in den Klumpen des prägastralen Entoderms einzudringen. Ich habe die dotterfreien Mesodermzellen oft an der Peripherie der Zellen des prägastralen Entoderms in einer Lage gesehen, welche mich zu dem Gedanken veranlasste, dass sie sich vom Dotter der erwähnten Entodermzellen ernährten. Bedenkt man dabei, dass später, wenn der Dotter des prägastralen Entoderms in ungeheueren Massen verzehrt wird, die Mesodermzellen im Inneren des letzteren massenhaft auftreten, so hat man ein gewisses Recht dazu, den Mesodermzellen eine vitellophage Thätigkeit zuzuschreiben und sie nach Analogie mit den von mir bei *Distaplia* als Synphagocyten bezeichneten Zellen ebenfalls als Mitfresser zu betrachten.

Die Mesodermplatten zerfallen nicht in ihrer ganzen Länge gleichzeitig, sondern dieser Process fängt hinten an und setzt sich allmählich

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

nach vorn fort. In den vorderen Schnitten der Serie Fig. 29—29 D sind die Zellen der Platten noch mit einander verbunden, in den hinteren kann dagegen keine Spur der Platten mehr nachgewiesen werden.

Was den caudalen Theil des Mesoderms betrifft, so besteht er aus einer compacten Zellenplatte, die die Anlagen der Muskelplatten darstellt und erst dann zerfällt, wenn der Schwanz während der Metamorphose eingezogen wird. Die Zellen der Schwanzplatten sind viereckig, etwas abgeplattet und haben ein homogenes Protoplasma ohne irgend eine Spur der Differenzirung in Muskelfibrillen.

Aus der eben dargestellten Entwicklungsgeschichte des Mesoderms geht hervor, dass die beiden Theile des definitiven Mesoderms, das somatische Körpermesenchym und die caudalen Muskelplatten, aus einer und derselben Anlage, den Muskelplatten, entstehen. In dieser Beziehung stimmen die Ergebnisse meiner Untersuchungen mit denjenigen anderer Forscher vollständig überein. Davidoff unterscheidet aber außer diesen beiden Theilen noch einen besonderen Theil, welchen er als prägastrales Mesoderm bezeichnet und mit dem somatischen Mesoderm zusammen zur Ausbildung des Körpermesenchyms beitragen lässt. Bei *Distaplia* giebt es nämlich zwei Arten des Mesoderms: ein prägastrales, welches in der epibolischen Region, und ein gastrales, welches in der pseudembolischen Region entsteht. Beide Theile sollen nicht nur durch ihre Lage, sondern auch durch ihre Entstehung von einander verschieden sein. Die Elemente des gastralen entstehen (pag. 599) früh »aus ventralen resp. lateralen Theilstücken von Entodermzellen, welche im Umkreise der Entodermplatte, unter dem Nervenringe liegen und als Mutterzellen oder Gonaden des gastralen Mesoderms bezeichnet werden können. ... Das prägastrale Mesoderm entsteht viel später aus den vor dem Darme liegenden Zellen des prägastralen Entoderms. Letzteres bildet sich nach und nach vollständig in Mesenchymzellen um.... Die beiden Anlagen, das somatische und prägastrale Mesoderm fließen schließlich in ein gemeinsames Gewebe, das Körpermesenchym, zusammen«. Was die weitere Verwandlung dieser beiden Mesodermabschnitte betrifft, so ist aus der von Davidoff angeführten Tabelle ersichtlich, dass aus dem gastralen sowohl das caudale, als auch das somatische Mesoderm entstehen, und dass das prägastrale nur einem Theil des Körpermesenchyms den Ursprung giebt.

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

Trotz dieser scheinbaren Unterschiede in der Auffassung von Davidoff und meiner Darstellung der Mesodermbildung kann man sie beide sehr leicht in Einklang bringen. Es handelt sich eigentlich nur um den Theil des Mesoderms, welchen Davidoff als prägastrales bezeichnet, und den ich bei *Diplosoma* als einen besonderen Theil nicht aufgefunden habe. Sonst stimmt das gastrale mit meinen Mesodermplatten, welche bei *Diplosoma* den einzigen Repräsentanten dieses Keimblattes darstellen, vollkommen überein. Wir müssen also, um unsere Darstellung der Entwicklung des Mesoderms mit der Davidoff'schen in Einklang zu bringen, den Werth des prägastralen Mesoderms etwas genauer bestimmen.

Davidoff's Darstellung der Entwicklung des Mesoderms bei *Distaplia* steht mit den Ansichten desselben Forschers über die Zusammensetzung des Embryonalleibes aus zwei ganz verschieden entstehenden Theilen, dem epibolischen und dem pseudembolischen, in Zusammenhang. Ich kann bei *Diplosoma* weder die Grundansicht Davidoff's noch seine Consequenzen bestätigen: das ganze Mesoderm entsteht aus einer einzigen Anlage, welche als 2 symmetrische Mesodermplatten auftritt. Beim Wachsthum des Schwanzes wird diese Anlage in 2 Abschnitte, einen somatischen und einen caudalen, gesondert. Jener zerfällt dann in einzelne Zellen, die später theilweise das Mesenchym bilden, theilweise zu den Rumpfmuskeln werden; dieser verwandelt sich gänzlich in die Schwanzmuskeln. Ein besonderes prägastrales Mesoderm habe ich nicht gefunden, obwohl ich gestehen muss, dass im prägastralen Theile in der That Mesenchymzellen auftreten, die aber nicht von einem besonderen Mesodermabschnitt, sondern vom prägastralen Entoderm hergeleitet werden müssen. Die Zellen des letzterwähnten Entodermabschnittes trennen sich von ihm ab, fallen in die Leibeshöhle und wirken bei der Bildung des Mesenchyms mit. Davidoff selbst giebt eine solche Bildung des Mesenchyms an, und ich kann aus seiner Mittheilung keinen Grund ersehen, wesshalb man ein vom prägastralen Entoderm sich unterscheidendes prägastrales Mesoderm anzunehmen habe. Das prägastrale Entoderm ist bei *Distaplia* sowohl wie bei *Diplosoma* eigentlich nichts Anderes, als die Anlage des Mesenchyms resp. des somatischen oder prägastralen Mesoderms, indem es in einzelne Zellen zerfällt, die mit den übrigen Mesenchymzellen sich vereinigen. Ich meine desswegen, prägastrales Entoderm und prägastrales Mesoderm sind Synonyma und können gar nicht von einander getrennt werden. Die dotterreiche Zellenmasse, welche ich nach dem ganz zutreffenden

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

Vorgang Davidoff's als prägastrales Entoderm bezeichne, ist ihrem Ursprung nach Entoderm, dagegen ihren Umwandlungen nach echtes Mesoderm, indem es zu Mesodermgewebe wird. Man kann es desshalb entweder als Entoderm oder als Mesoderm bezeichnen, je nachdem man seine Entstehung oder seine Umbildung berücksichtigt. Ich nenne es Entoderm, und zwar aus dem Grunde, weil es nach der Bildung der Mesodermplatten mit den Zellen, welche das Darmepithel produciren, ein continuirliches Ganzes darstellt, welches dem Entoderm vollkommen entspricht, und weil es sich erst nach der Bildung der Darmhöhle von diesem Keimblatte trennt. Erst nach dieser Trennung, und nachdem die ganze Masse des Dotters, welche seine Zellen erfüllt, verbraucht ist, verwandelt es sich in Mesenchym, d. h. zerfällt in einzelne Zellen, welche in die Leibeshöhle gerathen und in die verschiedenen frei beweglichen oder fixen Zellenarten übergehen. Wird das prägastrale Entoderm oder Mesoderm von den echten Mesodermgebilden ausgeschlossen, so ist dadurch ein Hindernis für die Annahme der vollständigen Übereinstimmung des Mesoderms von *Diplosoma* und *Distaplia* beseitigt. In beiden Fällen unterscheidet man nur zwei Mesodermtheile, einen somatischen und einen caudalen, die aus einer und derselben Anlage, nämlich den Mesodermplatten, ihren Ursprung nehmen und sich nur durch die weiteren Verwandlungen von einander unterscheiden.

Die Chorda dorsalis bietet einstweilen nur unbedeutende Entwicklungserscheinungen dar. Sie besteht noch aus denselben abgeplatteten oder scheibenförmigen Zellen, die aber durch Theilung an Zahl zugenommen haben, indessen so dotterreich sind wie früher und jede ihren kleinen Kern im Centrum haben.

c. Bildung des Magenschlauches. Entwicklung der dorsalen Peribranchialsäcke. Weitere Entwicklung der Gehirnblase und des lateralen Nervenrohres. Anlage der saugnapfförmigen Organe (Taf. 18 Fig. 31—35).

Bildung des Magenschlauches. Die wichtigsten Vorgänge der durch Fig. 31—35 dargestellten Stadien bestehen in der Entwicklung eines neuen Theiles der primären Darmhöhle, welcher die Anlage der Mägen beider Individuen ist und desswegen als Magenschlauch bezeichnet werden kann. Die Anlage dieses Abschnittes ist eigentlich schon viel früher angedeutet. Wir haben bereits bei der Beschreibung der frühesten Zustände der primären Darmhöhle

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

(Taf. 18 Fig. 27) hervorgehoben, dass die Seitenschläuche dreieckig sind, und dass die Spitzen der beiden Dreiecke nach vorn, die Basen nach hinten schauen. Etwas später (Fig. 30) erkennt man, dass der basale Theil des rechten Seitenschlauches sich ventral in einen kleinen spitzen Fortsatz auszieht, während der vordere Theil etwas nach vorn auswächst. Dieser basale Fortsatz kann als die Anlage des Magenschlauches betrachtet werden.

Fig. 31 stellt einen Embryo dar, in dem die Entwicklung der beiden Seitenschläuche bedeutend fortgeschritten ist. Der linke Schlauch — in der Abbildung nicht gezeichnet, da er nur von der linken Seite des Embryos sichtbar ist — wächst ventralwärts und verwandelt sich in einen lappigen Blindsack, welcher ungefähr die Länge einer Hälfte des Durchmessers des Embryonalleibes erreicht. Der rechte Seitenschlauch (Fig. 31) wächst zu 2 blinden Säcken, einem vorderen (*Ks*) und einem hinteren (*Mgs*), aus, von denen der erste aus dem vorderen spitzen, der zweite aus dem basalen Theil des dreieckigen Seitenschlauches entsteht. Der vordere ist größer als der hintere, und es ist daher wahrscheinlich, dass er sich früher als dieser bildet. Aus den weiteren Stadien erweist es sich, dass der vordere Seitenschlauch nebst dem axialen Theil der primären Darmhöhle die Anlage der Kiemensäcke beider Individuen ist; desswegen nenne ich ihn Kiemenschlauch (Fig. 31 *Ks*). Aus demselben Grunde kann man den hinteren Schlauch der rechten Seite als Magenschlauch bezeichnen, da er den Mägen beider Individuen den Ursprung giebt. Der linke Seitenschlauch bleibt während der ganzen Entwicklung einfach und verwandelt sich später in die Darmcanäle beider Individuen, möge also Darmschlauch heißen.

Durch das Auftreten des Magenschlauches auf der rechten Seite des Embryos wird die symmetrisch angelegte primäre Darmhöhle gewissermaßen asymmetrisch und bleibt es während der ganzen Entwicklung. Eigentlich ist die Asymmetrie der Organe schon früher, nämlich mit dem Erscheinen des lateralen Nervenrohres eingetreten, welches ebenfalls von der rechten Seite des Rumpfmarkes entspringt. Die rechte Seite des Embryonalleibes erscheint demnach viel reicher als die linke mit Organanlagen versehen.

In den weiteren Stadien wachsen die beiden rechten Seitenschläuche der primären Darmhöhle einander parallel. Ihre Höhlen treten viel schärfer hervor, und die Wände sind dünner geworden. Im Stadium, wo die Saugnapforgane als kleine Ektodermverdickungen auf der oberen Leibeswand auftreten, wachsen die beiden

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

Schläuche der rechten Seite sowie der Darmschlauch bis ungefähr zu $^4/_5$ des Leibesdurchmessers heran. Bei diesem Wachsthum bleiben jedoch der schon vorhandene vordere und hintere Blindsack der primären Darmhöhle (Fig. 31) bestehen. In Folge dessen muss man das Wachsthum des Kiemen- resp. Magenschlauches als Hervortreibungen der Unterwand des Seitenschlauches und nicht als Verwandlung des ganzen Seitenschlauches in die beiden erwähnten Schläuche betrachten. Da auch im Darmschlauche eine solche vordere Aussackung noch besteht, so bekommt dadurch der mittlere Theil der primären Darmhöhle die Form eines abgerundeten Schlauches, welcher nach vorn in zwei ohrenförmige, blinde, hohle Zipfel ausgezogen ist. Bei *Diplosoma* konnte ich die Bedeutung dieser beiden Zipfel nicht näher bestimmen. Bei *Didemnum* scheinen sie später mit den beiden Peribranchialsäcken in Verbindung zu treten und die ersten Kiemenspalten zu bilden. Was die hinteren Aussackungen betrifft (Fig. 31 und 32 *x*), so wird die der linken Seite resp. des Darmschlauches immer kleiner und schwindet dann vollständig, ohne irgend einem Organe den Ursprung zu geben. Die Aussackung der rechten Seite, welche ihrer Lage nach dem Magenschlauche angehört, verwandelt sich in eigenthümlicher Weise: sie wächst nach hinten aus, krümmt sich dabei bogenförmig und verwandelt sich in ein Rohr, welches auf seiner Spitze eine Öffnung bekommt und damit in die primäre Leibeshöhle mündet (Fig. 32 *x*). Diese offene Verbindung zwischen der Darm- und der Leibeshöhle bleibt noch lange bestehen und ist offenbar eine so eigenthümliche Erscheinung, dass ich in der Entwicklung anderer Tunicaten kein Homologon zu ihr auffinden kann. Ich muss jedoch voraus bemerken, dass dieses Organ in der Entwicklung von *Diplosoma* nur eine provisorische Rolle spielt.

Entwicklung der dorsalen Peribranchialsäcke. In meiner früheren Skizze über die Entwicklung von *Diplosoma*[1] habe ich irrthümlich angegeben, die Peribranchialsäcke entstünden aus dem Kiemensacke, seien demnach entodermalen Ursprungs. Meine fortgesetzten Untersuchungen der jüngeren Stadien, die mir früher nicht vor Augen gekommen waren, haben mich von dem Irrthum dieser Angabe überzeugt. Ich habe nämlich gefunden, dass die Peribranchialsäcke beider Individuen aus dem Ektoderm entstehen, und dass sich 2 Paar Anlagen dieser Organe, das eine für das dorsale, das

[1] Salensky, Über die Entstehung der Metagenesis bei Tunicaten. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893 pag. 126 ff.

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

andere für das ventrale Individuum bilden, welche ich als dorsale und ventrale Peribranchialsäcke bezeichnen will. Beide entstehen nicht gleichzeitig: das dorsale Paar kommt viel früher als das ventrale zum Vorschein. In der jetzigen Periode trifft man nur die dorsalen Bläschen an, und nur von diesen wird hier die Rede sein, die Entwicklung der ventralen hingegen soll später beschrieben werden.

Die Anlage der dorsalen Peribranchialsäcke habe ich zuerst in dem Stadium gefunden, wo auch die Anlagen der saugnapfförmigen Organe auftreten. Eigentlich ist es nicht das Stadium, wo sie sich bilden, denn sie erscheinen bereits ziemlich weit entwickelt. Leider konnte ich die jüngeren Stadien nicht finden; die, welche ich untersucht habe, und zu deren Beschreibung ich nun übergehe, geben aber eine ganz sichere Auskunft über die Entstehung dieser Organe bei *Diplosoma*. Fig. 35 B—D stellt eine Reihe Querschnitte durch den Embryo im Stadium der Fig. 32 dar, und zwar durch die Körperregion, wo die Peribranchialsäcke angelegt sind. Ihre Anlagen habe ich an 4 Folgeschnitten getroffen, von denen nur einer nicht abgebildet ist, weil er dem benachbarten Schnitte (Fig. 35 B) vollkommen gleicht. Im vordersten Schnitte (Fig. 35 B, *Pbrr, Pbrl*) sind die beiden Peribranchialsäcke geschlossene, ovale, zwischen Ektoderm und Entoderm frei liegende Blasen, welche offenbar das blinde Ende der Anlagen dieser Organe darstellen. Dieser Theil der Säcke liegt, wie man aus der Topographie des Querschnittes sich leicht überzeugen kann, in der Höhe der Sinnesblase und ist aus großen cylindrischen Epithelzellen zusammengesetzt. In den beiden folgenden Schnitten (Fig. 35 C und D) sind die hinteren Theile beider Peribranchialsäcke getroffen, die in so fern wichtige Unterschiede von den vorderen zeigen, als dort die beiden erwähnten Organe mit dem Ektoderm innig verbunden sind. In dem vorderen von beiden Schnitten (Fig. 35 C) ist der Peribranchialsack noch ein Oval, im hinteren dreieckig; in beiden ist die Grenze zwischen Ektoderm und Peribranchialsack nicht mehr zu unterscheiden und die Abstammung der Zellen des letzteren vom Ektoderm sehr deutlich aus der Lage der Kerne zu erkennen.

Der Vergleich der eben angeführten Schnitte mit einander lässt die allgemeine Form der Peribranchialsäcke leicht hervortreten. Sie erscheinen als birnförmige Ektodermeinstülpungen, die sich nach hinten verengern und dort noch mit dem Ektoderm in Verbindung stehen, vorn dagegen erweitert sind. Die Einstülpungsöffnung scheint

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

bereits ziemlich früh geschlossen zu sein, so dass die Höhle derselben nur im vorderen erweiterten Theile der Peribranchialsäcke geblieben ist. Diese Befunde liefern mir den Grund für die Behauptung, dass die Peribranchialsäcke als Ektodermeinstülpungen entstehen, die von vorn nach hinten wachsen und daselbst sich blasenförmig erweitern. In dieser Beziehung bietet die Entwicklung der Säcke bei *Diplosoma* eine vollständige Analogie mit der bei *Didemnum* dar, wo ich die Gelegenheit hatte, die Anlagen dieser Organe viel genauer zu studiren.

Weitere Entwicklung der Gehirnblase und des lateralen Nervenrohres. Die verschiedenen, im vorigen Capitel beschriebenen Theile der Gehirnblase (der primäre Trichter, die Sinnesblase und die ganglióse Anschwellung ihrer Wand) haben jetzt bedeutende Fortschritte gemacht. Zur leichteren Orientirung bei der Beschreibung der Querschnitte, zu welchen ich nun übergehe, habe ich in Fig. 33 einen Embryo abgebildet, bei welchem die topographische Lage aller erwähnten Organe der Gehirnblase übersichtlich ist. Der vordere Theil der Gehirnblase erscheint als langes Rohr, welches die Anlage des primären Trichters (*Tr*) ist. Etwas nach hinten und rechts vom Trichter liegt eine Ausbuchtung der Wand der Gehirnblase, welche als Sinnesblase (*Sb*) zu bezeichnen ist, da sie das Auge und den Otolithen enthält. Sie grenzt hinten an den rohrförmigen Theil des Nervensystems, dessen Abschnitt im Rumpf die Anlage des Rumpfmarkes darstellt; dieses geht dann in das Rückenmark des Schwanzes über.

In den Schnitten erweisen sich alle erwähnten Organe viel complicirter als bei der totalen Betrachtung, indem mehrere von ihnen bereits eine hohe histologische Differenzirung erworben haben. Wir wenden uns zur Betrachtung derselben Schnittserie, welche uns zur Untersuchung der Anlagen der Peribranchialsäcke gedient hat (Fig. 35 bis 35 D). Der vorderste von diesen Schnitten ist durch den Trichter geführt, welcher keine bedeutenden Unterschiede im Vergleich mit dem früher beschriebenen Zustande darbietet. Ich muss nur eine kleine Veränderung in der Gestalt der Zellen dieses Organs notiren, welche etwas kürzer und beinahe cubisch geworden sind. Auf dem 3. Schnitte (Fig. 35 B) ist außer dem Trichter auch die Sinnesblase (*Sb*) durchschnitten. Der Trichter (*Tr*) steht mit der Sinnesblase in keinem Zusammenhange, was doch in dem vorhergehenden Stadium noch der Fall war. Die untere Wand der Sinnesblase ist stark verdickt und besteht aus polygonalen Zellen; diese Verdickung, welche

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

schon früher ziemlich scharf angedeutet war, stellt nun die Anlage des Ganglions dar, welches bei *Diplosoma* provisorisch auftritt und dem Gehirnganglion der Embryonen von *Distaplia* entspricht; wir werden sie desswegen als provisorisches Gehirnganglion bezeichnen. Die obere Wand der Sinnesblase (Fig. 35 B—D) hat sich bereits in die verschiedenen Theile des Auges differenzirt. Sie besteht aus epithelialen Zellen, die eine ziemlich enge Höhle, die Höhle der Sinnesblase (*Sbh*), begrenzen. Auf der linken Seite der oberen Wand der Sinnesblase ist eine Reihe cubischer Zellen zu erkennen (Fig. 35 B, *Rl*), die Retinazellen; die rechte Seite der oberen Wand wird von viel längeren und dreieckigen Zellen eingenommen. Es sind 3 solche Zellen zu erkennen (Fig. 35 B, *Lz*); sie nehmen die rechte Ecke der Sinnesblase ein und können, nach Analogie ihrer Stellung mit den Zellen von *Distaplia*, welche die Linse ausbilden, als Linsenzellen bezeichnet werden, obwohl ich vorausschicken muss, dass bei *Diplosoma* nur eine von diesen Zellen sich an der Bildung der Linse betheiligt, während die anderen ziemlich indifferent bleiben. Unter den Retina- und Linsenzellen liegt eine Schicht Pigmentzellen, die ich Chorioidea nennen will (*Chf*). Die Selbständigkeit dieser Schicht kann durch das Vorkommen der Zellkerne bewiesen werden, welche an feinen Schnitten ganz deutlich hervortreten, obwohl sie durch die Pigmentkörner vollkommen verhüllt sind. — Das Auge von *Diplosoma* bietet wegen seines kleinen Umfanges kein so günstiges Object für die Untersuchung des feineren Baues dar, wie das von *Distaplia*, und desswegen konnte ich an ihm nicht die Bildung der Chorioidealfalte mit solcher Bestimmtheit wie bei *Distaplia* nachweisen; namentlich ist das innere Blatt dieser Falte auch bei *Distaplia* sehr dünn und tritt bei *Diplosoma* nicht so scharf auf den Querschnitten hervor. Man kann jedoch aus den Querschnitten ersehen, dass auch bei *Diplosoma* höchst wahrscheinlich die Chorioidea in Form einer unter den Linsenzellen sich bildenden Falte der oberen Wand der Sinnesblase entsteht. Auf dem Querschnitte Fig. 35 C sieht man nämlich, dass die Chorioidea bis auf die äußere Oberfläche der Sinnesblase nach außen hervorragt (*Chf*), also auf der Höhe der Linsen- resp. Retinazellen liegt. Daraus kann man schließen, dass die Chorioideazellen aus letzteren Zellen ihren Ursprung nehmen. Auf dem folgenden Schnitte (Fig. 35 D) liegt dieser äußere Rand der Chorioideazellen zwischen den Zellen der oberen Wand der Sinnesblase eingeklemmt. Diese Stelle ist nämlich die, durch welche die Zellen der oberen Wand der Sinnes-

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

blase nach innen dringen, um sich in die Chorioideazellen umzubilden. Später kann man diese Einstülpungsstelle noch deutlich erkennen (Taf. 19 Fig. 40 A).

Ich habe schon oben bemerkt, dass Trichter und Sinnesblase auf den Querschnitten durch einen kleinen Ausschnitt von einander geschieden sind. In den vorderen Schnitten tritt diese Scheidung schärfer hervor als an den hinteren, doch lassen sich auch an diesen die beiden erwähnten Theile der Gehirnblase von einander unterscheiden. Untersucht man die Schnitte hinter der Gehirnblase, so trifft man die ungetheilte Verdickung des Nervenrohres, welche bis zur Schwanzwurzel verfolgt werden kann und nichts Anderes als das Rumpfmark ist. Es erweist sich, genau wie bei *Distaplia*, als eine Verdickung der Unterwand des Nervenrohres und steht mit dem Trichter, welcher ja nichts Anderes als der vordere Theil des primären Nervenrohres ist, in continuirlichem Zusammenhang.

Ich muss endlich noch kurz der Nervenhöhle gedenken, welche jetzt bedeutend reducirt ist. In der Rumpfregion bleibt sie nur in dem primären Trichter und in dem Theil des Rumpfmarkes erhalten, wo das laterale Nervenrohr entspringt. Sonst ist sie nicht mehr zu erkennen. Ihr Schwund wird offenbar durch die außerordentlich starke Verdickung der Wände des Nervenrohres bedingt, die schließlich zur Verwandlung desselben in einen soliden Strang führt.

Die Entwicklungsvorgänge im lateralen Nervenrohr äußern sich hauptsächlich im Wachsthum desselben. Es wächst dem Magenschlauche parallel und erreicht nun ungefähr $^3/_4$ von dessen Länge. An den Querschnitten tritt das Lumen dieses Organs, sowie seine Verbindung mit der Nervenhöhle sehr deutlich hervor (Fig. 35 E, *Lnr*). Das Nervenrohr ist — wie aus Fig. 35 E ersichtlich wird — nur in seinem hinteren Theil ein hohles Rohr, während sein vorderer Theil in Form eines soliden Stranges auftritt. Dieser ist viel dünner als jenes und lässt 2 epithelartige Schichten erkennen, welche seine Wände ausmachen. Die Abwesenheit der Höhle kann hier nicht durch Anfüllung mit Zellen erklärt werden, sondern nur dadurch, dass hier die Wände des Nervenrohres sich dicht an einander schließen; sie können aber aus einander weichen, wenn sich zwischen ihnen Flüssigkeit ansammelt, und wir treffen in der That später auch im vorderen Theile des Nervenrohres eine deutliche Höhle, die offenbar durch Ansammlung von Flüssigkeit bedingt ist.

Die saugnapfförmigen Organe. Bei der Larve von *Diplosoma* kommen zweierlei Anhänge vor, die den Fixationsapparat aus-

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

machen. Die einen nennt Gegenbaur saugnapfförmige, die anderen pelottenförmige Organe. Sie treten nicht gleichzeitig auf. Die ersteren zeigen sich ziemlich früh und sind in Form von 3 Ektodermverdickungen angelegt, die sich bald darauf einstülpen (Fig. 32 *Sn*). Über den Bau dieser Anlage ist nicht viel zu sagen. Sie bestehen aus cylindrischen Zellen, die im Centrum der Verdickung viel höher als an der Peripherie sind und sich sonst durch nichts von den übrigen Ektodermzellen unterscheiden.

d. Einschnürung des Kiemen- und Darmschlauches. Bildung der ventralen Peribranchialsäcke. Weitere Ausbildung des Nervensystems (Taf. 18 u. 19 Fig. 36—42).

In den bis jetzt beschriebenen Stadien zeigt der Embryo noch keine Spur von seiner später hervortretenden Doppelnatur. Obwohl er in einigen Beziehungen, z. B. in der Entwicklung des Darmcanals, von dem allgemeinen Typus der Ascidien abweicht, so hat er doch alle Organe in Einzahl und nicht doppelt und ähnelt dem Embryo einiger verwandten Synascidien, z. B. der Didemniden, bedeutend. Mit der Bildung der dorsalen Peribranchialsäcke aber fängt eine Reihe interessanter Vorgänge an, welche zur Ausbildung eines Zwillingsembryos führen. Die ersten Zeichen derselben äußern sich in der Theilung der Seitenschläuche der primären Darmhöhle; dann folgt die Bildung der Peribranchialsäcke, und der ganze Process schließt mit der Ausbildung der zweifachen Pericardien, mit der Ergänzung des Nervensystems und mit sehr complicirten Vorgängen in den ventralen Hälften aller 3 Schläuche des Kiemendarmapparates. Fangen wir mit der Beschreibung der frühesten Vorgänge an, welche sich in den Seitenschläuchen der primären Darmhöhle abspielen.

Einschnürung des Kiemen- und Darmschlauches. Dieser für die weitere Entwicklung sehr wichtige Vorgang beginnt, wenn die saugnapfförmigen Organe als kleine warzenförmige, in der Mitte etwas verdickte Ektodermausstülpungen auftreten. Dieses Stadium ist im Vergleich zu dem von Fig. 32 nicht weit vorgeschritten. Der Kiemenschlauch (Taf. 19 Fig. 38 *Ks*), welcher bisher ein cylindrisches blindes Rohr war, erscheint nun ungefähr in der Mitte seiner Länge eingeschnürt und wird dadurch hantelförmig. Die Einschnürung darf man wahrscheinlich durch das ungleichmäßige Wachsthum der Theile des Kiemenschlauches erklären: in Folge des stärkeren Wachsthums

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

des blinden ventralen Endes ist er ventralwärts wie ein Sack aufgetrieben, und dadurch erscheint sein mittlerer Theil verhältnismäßig dünner und stellt die Einschnürung dar, welche ungefähr der medianen Frontalebene des Embryos entspricht. Der erweiterte ventrale Theil des Kiemenschlauches ist die Anlage des Kiemensackes des ventralen Individuums; der dorsale Theil ist mit dem mittleren Abschnitt der primären Darmhöhle verbunden und geht in diesen unmittelbar über. Dieser Theil des Kiemenschlauches spielt eigentlich keine besondere Rolle bei der weiteren Entwicklung, indem der Kiemenapparat des dorsalen Individuums nicht aus ihm, sondern aus dem mittleren Theile der primären Darmhöhle entsteht. Ich will desswegen jetzt meine frühere[1] Behauptung, dass die beiden Kiemenschläuche aus den beiden durch die mittlere Einschnürung getrennten Theilen des Kiemenschlauches entständen, hier corrigiren. Der mittlere Theil der primären Darmhöhle ist — wie aus der Beschreibung der vorhergehenden Stadien folgt — von beiden Seiten durch die Peribranchialsäcke begrenzt; demnach ist der Kiemenapparat des dorsalen Individuums schon jetzt viel weiter entwickelt als der des ventralen, welcher nur als Blindsack auftritt. Der eingeschnürte mittlere Theil des Kiemenschlauches ist die Anlage des Verbindungsrohres zwischen den Kiemensäcken beider Individuen.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der eben beschriebenen Einschnürung des Kiemenschlauches tritt eine solche auch im Darmschlauche auf. Über die Form der beiden Schläuche und die Lage ihrer Einschnürungen orientirt man sich am besten durch optische Querschnitte, die man durch Umrollung des Embryos zwischen Objectträger und Deckglas sehr leicht bekommt. Ein solcher optischer Querschnitt ist in Fig. 37 dargestellt. Im axialen Theile des Embryos erkennt man den mittleren Abschnitt der primären Darmhöhle, welcher genau unter der Gehirnblase liegt. Er bildet nun eine ziemlich abgeflachte Höhle, die sich nach rechts und links in die beiden Seitenschläuche resp. in den Kiemen- und Darmschlauch fortsetzt. Jeder von diesen ist eingeschnürt, aber die ventrale Abtheilung beider Schläuche ist größer als die dorsale, und dies rührt daher, dass beide Schläuche nicht genau in ihrer Mitte eingeschnürt sind. Diese Größenunterschiede der 4 Säcke, wie ich die Abtheilungen der beiden Schläuche nennen will, haben ihren Zweck darin, dass später, wenn sie zur Ausbildung des Darmcanals jedes Individuums zusammen-

[1] Metagenesis etc. (s. oben pag. 419 Anm. 1) pag. 139.

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

fließen, die ventralen viel complicirter umgewandelt werden als die dorsalen und desshalb auch einer bedeutenderen Länge bedürfen. Bei der weiteren Beschreibung werde ich die beiden Abtheilungen des Kiemenschlauches als dorsalen und ventralen Kiemensack, die beiden Abtheilungen des Darmschlauches als dorsalen und ventralen Darmsack bezeichnen. Hierbei rechne ich den mittleren Abschnitt der primären Darmhöhle, welcher nach der Bildung der Peribranchialsäcke zur Anlage des Kiemensackes des dorsalen Individuums wird, zum dorsalen Kiemensack.

Von allen Theilen der primären Darmhöhle nimmt der Magenschlauch an der eben hervorgehobenen Umwandlung keinen Antheil; er bleibt ungetheilt, macht aber doch einige Veränderungen durch, die einer Erwähnung verdienen. Erstens muss man eine Verengerung des Verbindungstheiles des Kiemen- und Magenschlauches notiren, welcher so zu einem Rohr wird. Zweitens sei auch der Gestaltveränderung des hinteren röhrenförmigen Fortsatzes des Magenschlauches gedacht, in Folge deren er nicht mehr nach unten gekrümmt, sondern nach hinten etwas ausgezogen erscheint. Einstweilen bleibt er ziemlich kurz, wächst aber im nächsten Stadium bedeutend aus (Fig. 39 *x*).

Die Veränderungen der 3 Schläuche der primären Darmhöhle bestehen Anfangs (Fig. 39) hauptsächlich im Wachsthum. Es treten aber auch nicht unwichtige Formänderungen auf. In dieser Beziehung muss ich vorerst das bedeutende Wachsthum der blinden Enden des Kiemen- und des Magenschlauches erwähnen, welche sich beide nach unten umbiegen und sich dabei verlängern und zuspitzen.

Viel wichtigere Vorgänge spielen sich in den Stadien der Fig. 41 und 42 ab. Die abgebildeten Embryonen sind stark fortgeschritten (vgl. Fig. 39), was schon aus den bedeutend ausgebildeten saugnapfförmigen Organen und aus dem Auftreten der anderen Fortsätze zu erkennen ist, welche den pelottenförmigen Fortsätzen Gegenbaur's entsprechen (Fig. 41 *Plt*) und nichts Anderes sind als die Ektodermeinstülpungen, welche neben den saugnapfförmigen Organen entstehen.

Die beiden Kiemensäcke, der ventrale und der dorsale, sind nicht gleichmäßig entwickelt. Der ventrale ist nur eine einfache Ausbuchtung des Kiemenschlauches, worin noch keine Organe des Kiemenapparates zu erkennen sind, während im dorsalen schon eine Verdickung der oberen Wand vorhanden ist, die Anlage des Endostyls (Fig. 41). Diese ist durch 2 parallele, seichte, falten-

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

förmige Vertiefungen begrenzt (Fig. 42). Der ventrale Kiemensack (*Ksv*) ist mit dem dorsalen durch ein kurzes Rohr verbunden, setzt sich dagegen ventralwärts in ein langes Rohr fort, welches sich nach links biegt und mit seinem zugespitzten Ende dem Darmsacke anschließt. An seiner linken Wand bemerkt man schon jetzt eine kleine Auftreibung, welche die erste Anlage des später bedeutend heranwachsenden Fortsatzes darstellt, der sich noch später zum linken Epicardialrohr umbildet. Davon wird im folgenden Capitel die Rede sein.

Die optischen Querschnitte, wie der in Fig. 42, bieten die lehrreichsten Bilder von der Form und Anordnung der Theile des Kiemendarmapparates dar. Das meiste Interesse knüpft sich an die dorsalen Kiemen- und Darmsäcke, während die entsprechenden ventralen Organe noch zu wenig ausgebildet sind und von ihrem ursprünglichen Verhalten sehr wenig abweichen. Desswegen werden wir uns hauptsächlich an die Beschreibung des dorsalen Kiemensackes halten. Dieser ist aus dem mittleren Theile der primären Darmhöhle entstanden und zeigt außer der eben erwähnten Anlage des Endostyls auch eine andere wichtige Umänderung, die sich auf seine Lage und sein Verhältnis zum dorsalen Darmsacke bezieht. Wir haben den mittleren Theil der primären Darmhöhle als einen axialen Sack kennen gelernt, von dem die beiden Seitenschläuche (Kiemen- und Darmschlauch) abgingen. Jetzt (Fig. 42) ist er aber nicht mehr axial, sondern nach rechts abgelenkt. Die Ursache dieser Änderung ist leicht aus der Figur zu verstehen. Sie liegt 1) in der Ausbuchtung der dorsalen Wand dieser Abtheilung der primären Darmhöhle und 2) in der Einstülpung ihrer ventralen Wand. In Folge der Ausbuchtung der dorsalen Wand nach der rechten Seite des Embryos hin ist der Kiemensack nach rechts abgelenkt, so dass Sinnesblase und Trichter nicht mehr in die Mitte des Kiemensackes, sondern links zu liegen kommen. In Folge der Einstülpung der ventralen Wand des Kiemensackes wird dessen Verbindung mit dem dorsalen Darmsacke enger, und diese Verengerung muss als der erste Schritt zur späteren Abtrennung dieser beiden Theile betrachtet werden.

Die beiden Kiemensäcke hängen durch ein Verbindungsrohr zusammen; dies liegt in Folge der Ausbuchtung des dorsalen Kiemensackes nun viel tiefer, als früher.

Die Untersuchung desselben Embryos von unten (Fig. 42 A) giebt gute Auskunft über die Form und Vertheilung der freien Enden aller 3 primären Schläuche, die alle nach der Bauchseite

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

wachsen und dort ziemlich complicirt werden. Die freien Enden aller 3 Schläuche biegen sich um und spitzen sich mehr oder minder zu. Der längste von allen ist der Magenschlauch (*Mgs*), welcher von der rechten Seite des Embryos zur linken übergeht; sein Lumen wird immer enger, bis er sich zu einem fadenförmigen Fortsatz auszieht, welcher links unter dem Darmschlauche ziemlich weit verläuft. Der kürzeste von den Schläuchen ist der Darmschlauch, welcher sich mit seinem ziemlich stumpfen Ende dem Kiemensacke im axialen Theile der Ventralseite des Embryos anschließt. Magenschlauch und Darmschlauch, die sich später verbinden, liegen noch ziemlich weit von einander entfernt, und es kann selbst von der Berührung beider Schläuche noch keine Rede sein. Das freie Ende des Kiemenschlauches (*Ks*) ist auch ziemlich stark ausgezogen, biegt sich ein wenig nach links, wird aber nicht so lang wie der Magenschlauch und zieht sich auch nicht in einen fadenförmigen Fortsatz aus.

Anlage der ventralen Peribranchialsäcke. Diese, welche als Anlagen der beiden Peribranchialhöhlen und der Cloacalhöhle des ventralen Individuums dienen, entstehen in derselben Weise wie die dorsalen, nur etwas später. Sie treten nämlich in dem Stadium auf, wo Kiemen- und Darmschlauch bereits eingeschnürt sind, und zwar ebenfalls symmetrisch zu beiden Seiten der Achse, entsprechen ihrer Lage nach vollkommen den dorsalen Peribranchialsäcken, liegen aber in der Nähe der Ventralseite des Embryos. Die 4 Querschnitte durch die rechte Seite des Embryos (Taf. 18 Fig. 36—36 C) zeigen sie eben angelegt. Der Schnitt Fig. 36 ist der hinterste von der Serie und geht durch das hintere, blinde Ende der Ektodermeinstülpung, welche die Anlage des rechten Peribranchialsackes ist. Desswegen erscheint dieser als eine ovale, dickwandige Blase zwischen Ektoderm und Entoderm und von jenem vollkommen getrennt. In dem folgenden Schnitte Fig. 36 A trifft man an Stelle des freiliegenden Sackes eine Ektodermverdickung an (*Pbrv*), welche in die primäre Leibeshöhle hineinragt. In Fig. 36 B ist diese Verdickung kleiner; sie bildet den Boden einer seichten Grube, welche ebenfalls in dem darauf folgenden Schnitte (Fig. 36 C) noch wahrzunehmen ist. Hieraus geht hervor, dass die Anlage des ventralen Peribranchialsackes eine Ektodermeinstülpung ist, welche der des dorsalen Sackes sehr ähnelt und durch eine sehr wenig entwickelte Höhle und starke Wandungen charakterisirt werden kann.

Das folgende Stadium ist in Taf. 19 Fig. 42 abgebildet. Die

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

beiden Säcke sind nun vollkommen vom Ektoderm abgetrennt und liegen den Seitenläufen des Kiemendarmapparates an. Der rechte liegt dem ventralen Kiemensack dicht an, der linke, welcher später auf die linke Seite des Kiemensackes zu liegen kommt, steht noch in keiner Beziehung dazu, sondern ist dicht neben den ventralen Darmsack gelagert (Fig. 42 *Pbrvr*, *Pbrvl*). In dieser Lage verweilen sie beide, bis der linke mit dem ihm anliegenden Darme nach der rechten Seite zum ventralen Kiemensack wandert.

Vergleichen wir die ventralen Peribranchialsäcke mit den dorsalen, so finden wir, dass sie trotz gleicher Entwicklung und gleicher Stellung zur Medianebene des Embryos doch in ihren Beziehungen zu den übrigen Organanlagen sich bedeutend von einander unterscheiden. Die dorsalen befinden sich zu beiden Seiten des Nervensystems und liegen dem mittleren Abschnitt der primären Darmhöhle, welcher sich später in den dorsalen Kiemensack verwandelt, dicht an. Sie behalten also von Anfang an ihre definitive Stellung zum Kiemensack bei, und desswegen ist ihre weitere Entwicklung ziemlich einfach. Von den ventralen bewahrt nur der rechte seine Lage zum ventralen Kiemensack, wie es die dorsalen zum dorsalen thun; der linke hingegen wird sehr weit von seiner definitiven Lage, also vom ventralen Kiemensacke, angelegt und muss daher, um mit diesem in Berührung zu treten, bedeutende Wanderungen unternehmen. Seine Entwicklung wird desswegen viel complicirter als die des rechten und der dorsalen Säcke. Diese Wanderungen, welche an das Wachsthum und die Krümmungen des ventralen Darmsackes gebunden sind, sollen im folgenden Capitel näher betrachtet werden.

Weitere Ausbildung des Nervensystems. Die Entwicklung des Nervensystems besteht jetzt in der Ausbildung der schon früher angedeuteten Organe; von neuen Organen habe ich nur einen kleinen Nerv zu notiren, welcher aus dem Gehirnganglion kommt und sich nach links richtet. Wir haben schon gesehen, dass das Nervensystem besteht aus: 1) dem primären Trichter, 2) der Sinnesblase, 3) dem primären Gehirnganglion, 4) dem Rumpfmark, 5) dem Rückenmark und 6) dem lateralen Nervenrohr. Der erste dieser Theile, der primäre Trichter, welcher früher mit der Sinnesblase am innigsten verbunden war, trennt sich davon beinahe in seiner ganzen Länge ab. Da die Sinnesblase stark nach rechts auswächst, so nimmt der Trichter eine fast axiale Lage an. Nach hinten zu sind diese beiden Theile einander genähert, bis sie auf den hintersten Schnitten vollkommen zusammengewachsen erscheinen, so dass

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

die Grenze zwischen den beiden äußerlich nicht mehr zu unterscheiden ist. Ihre Höhlen aber bleiben überall von einander getrennt.

Die Sinnesblase (Fig. 40 A, *Sb*) ist stark gewachsen und ragt schon äußerlich bedeutend hervor, indem sie die Rückenwand des Leibes wie einen Hügel nach außen hervorstülpt. Das Ektoderm über ihm besteht aus großen, nach außen hervorspringenden Zellen (Fig. 40 A), welche eine Art Cornea bilden. Im vorderen Theile der Sinnesblase erkennt man die schon oben beschriebenen 3 Linsenzellen, die sich vor den anderen durch ihre bedeutende Länge und ihr glashelles Plasma auszeichnen. Sie liegen in der oberen Wand der Sinnesblase und haben ihre Kerne im inneren Ende. Neben den Linsenzellen sieht man auf demselben Schnitte die vordersten Retinazellen, welche mit jenen zusammen die obere Wand der Sinnesblase ausmachen. Aus der unteren Wand ragt in die Höhle derselben eine Zelle hervor, welche pigmentirt ist und die bekannte, bei allen Ascidienlarven vorkommende sogenannte Otolithenzelle darstellt. Einige Schnitte weiter nach hinten trifft man die Stelle an, wo die Chorioideazellen nach innen eingestülpt sind (Fig. 40 A, *Chf*). Die Einstülpung liegt auf der rechten Seite der Sinnesblase, an der Grenze der Retina, welche auf diesem Schnitte die ganze obere Wand der Sinnesblase einnimmt und aus großen cylindrischen Zellen besteht. Die untere Wand der Sinnesblase bildet nur eine Schicht kleiner quadratischer Zellen. Zwei Schnitte weiter nach hinten (Fig. 40 B) ist das Bild stark verändert. Der primäre Trichter ist mit der Sinnesblase zusammengeflossen. Die Höhle der letzteren ist zu einer Spalte verengt; in der oberen Wand erkennt man die hintersten Retinazellen, die untere ist stark verdickt und stellt den vorderen Theil der Anlage des primären Gehirnganglions dar. Von dieser entspringt ein kleiner Nerv (*Nl*), welcher eine kurze Strecke nach links verläuft und ein solides aus 2 oder 3 Zellen bestehendes Ästchen des Gehirnganglions repräsentirt. Er entspringt an der hinteren Grenze des Trichters und liegt gegenüber der Ursprungsstelle des lateralen Nervenrohres, wie aus Fig. 40 C ersichtlich ist. Hier ist die Übergangsstelle des Trichters in das Rumpfmark und der vordere Theil der Wurzel des lateralen Nervenrohres getroffen. Das primäre Gehirnganglion ist von dem Rumpfmarke durch einen tiefen Einschnitt getrennt. Dieselben Verhältnisse trifft man auch auf dem folgenden Schnitte (Fig. 40 D), welcher darin sehr lehrreich ist, dass er genau durch die Wurzel des lateralen Nervenrohres gegangen ist

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

und dessen Verhalten zum Rumpfmark am besten erkennen lässt. Die Untersuchung dieses Schnittes und der Vergleich mit den folgenden Schnitten zeigt, dass das Rumpfmark sein Lumen nur im oberen Theile noch erhalten hat, sonst aber vollkommen solid ist, und dass selbst das Epithel des ursprünglichen Nervenrohres in ihm vollkommen verschwunden ist. Das primäre Gehirnganglion kann noch in einigen weiteren Schnitten gefunden werden (Fig. 40 E, *Gg*) und ist in seiner ganzen Länge vom Rumpfmarke durch einen tiefen Einschnitt getrennt. Auf den hintersten Schnitten sieht man endlich nur den Querschnitt des Rumpfmarkes, welcher aus einer Schicht peripherischer Nervenzellen und einer centralen Nervenfasermasse besteht.

Das laterale Nervenrohr zeigt jetzt interessante und für das Verständnis seines weiteren Verhaltens wichtige Dinge. Da es zwischen dem Kiemen- und dem Magenschlauch verläuft, so lässt es sich an den aufgehellten Präparaten nicht in seiner ganzen Länge verfolgen; die beste Auskunft über seinen Bau und Verlauf gewinnt man aus der Reconstruction von Querschnitten. An dem vordersten Schnitte, wo es zuerst sichtbar wird, ist es 2mal durchschnitten (Fig. 40 D, *Lnr*): einmal an seiner Wurzel, das andere Mal da, wo es sich ventral umbiegt. In jenem Stücke ist es hohl, in diesem solid. In den meisten folgenden Schnitten bildet es einen soliden Strang; nur in den hintersten (Fig. 40 F, G), welche durch das freie Bauchende des Nervenrohres gegangen sind, wird es wieder hohl (*Lnr*). Sein vorderes und ventrales Ende liegt dem mittleren Theil des ventralen Kiemensackes an und stellt eine Erweiterung wie eine Stecknadel dar. Dieser Theil ist der wichtigste von allen, da er die Anlage des Trichters und des Gehirnganglions des ventralen Individuums ist; seine Umwandlung in diese Organe tritt aber erst am Ende der Embryonalentwicklung ein.

e. Umwandlungen des Kiemen- und Darmschlauches. Krümmung des ventralen Darmschlauches und ihre Folgen für die Peribranchialsäcke und den Kiemensack des ventralen Individuums. Bildung der Epicardialhöhlen. Entwicklung des Magenschlauches. Anlage des Pericardiums.

Die eigenthümlichen Vorgänge, zu denen wir uns nun wenden, haben den Zweck, den Darmcanal und die Kiemensäcke beider Individuen auszubilden.

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

Wir haben gesehen, dass der Darmschlauch zuletzt durch eine mittlere Einschnürung in ein dorsales und ein ventrales Stück zerfällt, welche durch den mittleren Theil mit einander verbunden sind und den beiden Portionen des Kiemenschlauches ihrer Lage nach vollkommen entsprechen. Der Kiemendarmapparat jedes von den beiden Individuen wird aus einem Theil des Kiemenschlauches und Magenschlauches und einem Theil des Darmschlauches gebildet, also der des dorsalen Individuums aus dem dorsalen Kiemen-, Magen- und Darmsack, der des ventralen aus den 3 ventralen Abschnitten. Damit aber diese Bildung zu Stande komme, müssen alle genannten Theile sich vereinigen und mit einander verwachsen. Der Kiemensack verbindet sich mit dem Magensacke, wie wir oben gesehen haben, durch die Bildung eines blinden Fortsatzes, den wir Ösophagealfortsatz genannt haben. Die Verbindung des Magenschlauches resp. Magensackes mit dem entsprechenden Stücke des Darmschlauches, welche beide von einander ziemlich entfernt liegen, erfordert in den beiden Theilen einige viel complicirtere Umänderungen, und diese gehen eben jetzt vor sich. Der dorsale Kiemensack resp. der mittlere Theil der primären Darmhöhle ist von Anfang an mit dem hinteren Theile des dorsalen Darmsackes verbunden. Diese Verbindung muss aber schon von vorn herein als provisorisch betrachtet werden, da im ausgebildeten Zustande keine solche mehr zwischen dem Kiemensacke und dem Darme besteht. In der That haben wir schon bei der Betrachtung der Fig. 42 bemerkt, dass an der Grenze zwischen dem dorsalen Kiemensacke und dem dorsalen Darmsacke sich eine tiefe Einschnürung bildet, welche bei ihrer weiteren Entwicklung diese beiden Theile von einander trennt. Ist dies aber geschehen, so muss der Darmsack, um sich in den Darm des dorsalen Individuums zu verwandeln, sich mit dem entsprechenden Stück des Magenschlauches resp. des dorsalen Magensackes verbinden. Dies geschieht nach der entsprechenden starken Krümmung des Darmsackes. Noch bedeutendere Umwandlungen sind in den Anlagen des Kiemendarmapparates und in dem Peribranchialapparate des ventralen Individuums zu erwarten, indem die Theile dieser Organe bedeutend weiter von ihrer definitiven Stelle entfernt sind, als es im dorsalen Individuum der Fall ist. Wir haben oben bemerkt, dass der linke Peribranchialsack bei seinem Auftreten nicht neben dem Kiemensacke, wo er sonst sein sollte, sondern neben dem Darmsacke liegt. Er muss also, um seine definitive Stellung anzunehmen, von links nach rechts wandern, um in die Nachbarschaft

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

des Kiemensackes zu gelangen. Diese Wanderung ist mit ziemlich complicirten Vorgängen im Kiemensacke und Darmsacke verbunden, und im Vordergrunde stehen hierbei die Bildung eines Fortsatzes (Epicardialfortsatzes) des Kiemensackes und die Krümmung des Darmsackes.

Wenn wir endlich die bisherige Lage der Kiemensäcke mit der definitiven vergleichen, so finden wir ebenfalls, dass sie ihre Stellung gegen die Embryonalachse und gegen einander bedeutend ändern müssen. Jetzt liegen sie noch der Medianebene des Embryos parallel; im definitiven Zustande hingegen stehen sie senkrecht darauf. Um diese Änderung zu erklären, muss man eine Umdrehung eines der beiden Kiemensäcke, nämlich des ventralen, und der mit ihm verbundenen Organe annehmen (Fig. 41, 43—47 und 51).

Bevor wir zur Beschreibung dieser complicirten Vorgänge übergehen, muss ich bemerken, dass sich die beiden Kiemensäcke nicht gleichzeitig ausbilden. Der dorsale ist in seiner Entwicklung überhaupt viel weiter vorgeschritten als der ventrale. Während jener im Anfang dieser Periode bereits den Endostyl besitzt, ist im ventralen noch keine Spur dieses Organs wahrzunehmen. Diese Unterschiede in der Ausbildung beider Kiemensäcke haben aber nur eine zeitweilige Bedeutung und dauern nur während der ersten Stadien der Ausbildung des ventralen Kiemendarmapparates. Am Ende der gegenwärtigen Periode gleicht sich die Ausbildung beider Kiemensäcke wieder aus, und wir treffen schließlich in der zum Ausschlüpfen fertigen Larve 2 vollkommen gleiche Individuen an. Ich kann demnach die Behauptung von Gegenbaur[1], dass der zweite [unser ventraler] Athemsack »wie er später entstand, auch in seiner Weiterentwicklung stets hinter dem anderen [unserem dorsalen] zurückbleibt«, nur theilweise bestätigen. Gehen wir nun zur Beschreibung der eben angedeuteten Vorgänge über.

Fig. 43 stellt einen Embryo aus dem Stadium dar, welches nicht viel von dem in Fig. 42 abgebildeten entfernt ist. Die Lage des Embryos ist dieselbe wie in Fig. 42; er ist von oben im optischen Querschnitte abgebildet. Die wichtigste Veränderung, welche bei ihm hervortritt, bezieht sich auf den dorsalen Kiemensack, wo man schon auf den ersten Blick den ziemlich weit ausgebildeten Endostyl bemerkt. Dieser ist durch 2 der Medianebene parallel verlaufende Falten begrenzt, so dass der dorsale Kiemensack im

[1] *Didemnum* etc. (s. oben pag. 370 Anm. 2) pag. 160.

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

optischen Querschnitte eine dreilappige Gestalt erhält: die mittlere Abtheilung stellt den Endostyl dar, die beiden seitlichen die Kiemenabtheilungen. Der Endostyl bildet sich auch bei den Didemniden aus der oberen Wand des Kiemensackes, wie es bei einigen anderen Ascidien der Fall ist. Die beiden Abtheilungen des Kiemensackes liegen den Peribranchialsäcken dicht an. Unten setzt sich der Kiemensack in ein Rohr fort, welches nichts Anderes, als das früher erwähnte und aus der mittleren Einschnürung des Kiemenschlauches entstandene Verbindungsrohr ist (Fig. 43 *Vb*). Zur Ergänzung der Beschreibung des dorsalen Kiemensackes möge noch die früher erwähnte Ösophagealausstülpung hervorgehoben werden, welche tiefer als das Verbindungsrohr aus demselben entspringt.

Während der dorsale Kiemensack eine so hohe Entwicklung zeigt, ist der ventrale ein einfacher Sack (Fig. 43 *Ksv*), der sich ventral verengt und in ein Rohr fortsetzt, das sich krümmt und zugespitzt endet. Ihm gegenüber, auf der linken Seite des Embryos, liegt der linke Darmsack, welcher in so fern weiter entwickelt ist, als seine Krümmung im Vergleich mit der des vorhergehenden Stadiums bedeutend mehr ausgesprochen ist. Die beiden Kiemensäcke stellen nun eine Figur dar, welche am besten mit der Ziffer 3 zu vergleichen ist. Der dorsale Darmsack ist bedeutend enger als der ventrale, welcher besonders in der Mitte stark ausgebuchtet ist und sich ventral in ein zugespitztes, dem ventralen Kiemensack anliegendes Rohr auszieht.

Bei der genauen Betrachtung des ventralen Kiemensackes bemerkt man an seiner linken Wand einen deutlichen Vorsprung (Fig. 43 *Epcr*), welchen wir schon bei der Beschreibung des vorhergehenden Stadiums (Fig. 42) erwähnt und als linken Epicardialfortsatz bezeichnet haben. Damals war er aber so klein, dass man ihn als besonderen Theil des Kiemensackes nur durch Vergleich mit dem jetzigen Stadium auffassen konnte. Er ist nun hügelförmig geworden und links zum Darmsack hin gerichtet. Später spielt er keine unbedeutende Rolle, sondern wird zur Anlage des linken Epicardialrohres. Da auf der rechten Seite des Kiemensackes die Anlage des rechten Epicardialrohres noch fehlt, so ist es verständlich, dass der ventrale Kiemensack einstweilen asymmetrisch ist.

In dem nächsten Stadium (Fig. 44) wächst der linke Epicardialfortsatz bedeutend und hebt sich, da seine obere Wand sich etwas ausbuchtet, vom Kiemensack durch eine seichte Furche ab. Sein nach dem Darmsack gerichtetes freies Ende ist zugespitzt und liegt

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

davon noch ziemlich weit entfernt. Der Darmsack selbst ist in seiner Entwicklung nicht viel fortgeschritten; ich kann an ihm nur die stärkere Krümmung notiren.

Fig. 45 zeigt einen Embryo, wo das Wachsthum des Epicardialfortsatzes bedeutende Fortschritte gemacht hat. Der Bau dieses Embryos ist für das Verständnis der Bildung des Kiemendarmapparates des ventralen Individuums sehr wichtig. Zunächst muss ich das bedeutende Wachsthum und die starke Krümmung des Darmsackes hervorheben. Er erreicht mit seinem dorsalen Ende beinahe den ventralen Kiemensack, so dass zwischen seiner Spitze und dem Verbindungsrohr beider Kiemensäcke nur ein kleiner Raum bleibt (Fig. 45 *Dsv*, *Epcrv*). Dabei ist auch der Epicardialfortsatz bedeutend gewachsen, birnförmig geworden und hat sich links in einen langen spitzen Fortsatz ausgezogen, welcher jetzt nicht nur den Darmsack erreicht, sondern daran eine ziemlich große Strecke verläuft. Er bildet so eine Unterlage, worauf der Darmsack bei seinem Wachsthum und seiner Krümmung gleitet, bis er den Kiemensack erreicht. Es sei dabei bemerkt, dass der ganze Kiemendarmapparat des ventralen Individuums immer stärker nach außen hervortritt, so dass er das Ektoderm wie einen Hügel erhebt und so von den entsprechenden Theilen des dorsalen Individuums durch eine frontale Rinne trennt. Man kann von jetzt ab die beiden Individuen der Zwillingslarve schon von außen von einander unterscheiden.

Den eben hervorgehobenen Vorgängen am ventralen Kiemendarmapparat gehen parallel auch die wichtigen Veränderungen in der Lage des linken Peribranchialsackes. Wir haben schon früher bemerkt, dass dieser dem Darmsacke sehr dicht anliegt; desswegen können die Umwandlungen des Darmsackes sich nicht abspielen, ohne die Lage des mit ihm verbundenen Peribranchialsackes zu beeinflussen. Dieser folgt also dem Wachsthum des Darmsackes, schiebt sich ebenfalls von links nach rechts und tritt, indem der Darmsack sich dabei dem ventralen Kiemensacke nähert, letzterem immer näher. Einstweilen liegt er freilich noch ziemlich weit entfernt davon, ist aber jedenfalls eine Strecke weit von seiner Ursprungsstelle nach rechts geschoben: er liegt nun eben der freien Spitze des Epicardialfortsatzes gegenüber, so dass der Darmsack zwischen 2 Rohren, dorsal dem Peribranchialsacke, ventral dem Epicardialfortsatze, liegt.

In dem folgenden Stadium (Fig. 46) haben die beiden wichtigen Theile des Kiemendarmapparates nicht nur ihre Form, sondern auch

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

ihre Lage bedeutend verändert. Der Epicardialfortsatz, welcher bisher transversal zur Medianebene des Embryos lag, nimmt nun eine longitudinale Stellung an. Dennoch liegt er dem Darmsacke dicht an, welcher inzwischen stark gewachsen und bis zum proximalen Theil des Epicardialfortsatzes gelangt ist. Der linke Peribranchialsack folgt den Bewegungen des Darmsackes und wird bei dessen Wachsthum ebenfalls rechts zum ventralen Kiemensacke geschoben (Fig. 46 *Pbrv*). Er gelangt nun in unmittelbare Nähe des proximalen Theiles des Epicardialfortsatzes und liegt nicht der seitlichen, sondern der vorderen Wand desselben an, so dass das hintere, den Kiemensack berührende Ende des Darmsackes nicht neben den Peribranchialsack, sondern darunter zu liegen kommt (*Pbrv*, *Dsv*). Es ergeben sich daraus im ventralen Individuum dieselben Verhältnisse des Peribranchialsackes zum Kiemensacke, welche wir am dorsalen Kiemensacke beobachtet haben. Da der linke Peribranchialsack sich später in die linke Peribranchialhöhle, der hintere Theil des Darmsackes in den analen Darm verwandelt, so können wir schon jetzt den innigen Zusammenhang dieser beiden Theile des Kiemendarmapparates constatiren, welche später mit einander verwachsen und durch den Anus in offene Communication mit einander treten.

Im folgenden Stadium (Fig. 47) nimmt der Kiemensack des ventralen Individuums wiederum eine transversale Lage an, so dass seine Sagittalachse mit der Frontalebene des Embryos zusammenfällt. Im optischen Querschnitte erscheint er im Längsschnitte (Fig. 47). Der Epicardialfortsatz ist dabei bedeutend verlängert, dünn und bogenförmig; er liegt auch jetzt dem linken Darmsack parallel (*Epcrv*, *Dsv*). Seine eben beschriebene Lage nähert sich in so fern der definitiven, als er zum dorsalen Kiemensack unter einem Winkel von 90° steht, wie es auch später der Fall ist. In den weiteren Stadien dreht er sich aber nochmals um seine Achse, und dann schaut der linke Epicardialfortsatz dorsalwärts, der rechte ventralwärts, die Endostylfalte nach links, wie aus der Vergleichung der Fig. 47 und 49 ersichtlich ist. Die beiden Figuren können diese schwer zu beschreibenden Veränderungen in der Lage des Kiemendarmapparates des ventralen Individuums erläutern.

Bis jetzt haben wir uns hauptsächlich mit dem ventralen Darmsacke beschäftigt. Im dorsalen Darmsacke spielen sich auch wichtige Vorgänge ab, deren Resultat in der Verwandlung dieses

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

Theiles des Kiemendarmapparates in den Darmcanal des dorsalen Individuums besteht. In seiner Form ist der dorsale Darmsack dem ventralen sehr ähnlich: er stellt ebenfalls ein bogiges Rohr dar, welches in seinem dem dorsalen Kiemensack anliegenden Theile erweitert und desswegen birnförmig ist. Eigentlich bildet er mit dem dorsalen Kiemen- und Magenschlauch einen Ring, welcher in der Mitte, d. h. in der Sagittalebene des Embryos, noch unterbrochen ist; tritt aber erst die Verbindung des dorsalen Darmsackes mit dem entsprechenden dorsalen Magensack ein, so wird dieser Ring geschlossen, und der ganze Kiemendarmapparat des dorsalen Individuums gebildet. Letzterer bildet sich ganz analog dem des ventralen Individuums. In beiden Fällen haben wir die Vereinigung zweier halbrund gebogener Röhren: einer rechten — des Magensackes — mit einer linken — dem Darmsack. In beiden Fällen verbinden sich die beiden Röhren an ihren ventralen Enden mit einander, während die dorsalen, welche in beiden Fällen zu den analen Darmstücken werden, sich mit den entsprechenden Peribranchialsäcken oder ihrem Vereinigungsstück, der Cloacalhöhle, verbinden. Später, im allgemeinen Theil, werde ich eine Reihe schematischer Abbildungen geben, welche diese offenbar ziemlich complicirten Verhältnisse erläutern werden. In der Entwicklung des analen Darmes und namentlich in der Art seiner Verbindung mit der Cloacalhöhle zeigen die beiden Individuen bedeutende Unterschiede, die eigentlich schon aus der Lage der Seitenschläuche der primären Darmhöhle hervorgehen. Es ist nämlich aus der relativen Lage der beiden Seitenschläuche zur mittleren Abtheilung der primären Darmhöhle, welche sich ja in den Kiemensack des dorsalen Individuums verwandelt (s. oben pag. 437), ersichtlich, dass der anale Darm des letzteren ursprünglich mit dem Kiemensacke desselben verbunden ist. Wir haben ferner oben (pag. 432) gezeigt, dass in Folge der Einschnürung (Fig. 42) die Verbindung unterbrochen wird, und die beiden erwähnten Abtheilungen des Kiemendarmapparates sich trennen. Später werden wir Gelegenheit haben, diese Entwicklungsvorgänge näher zu beschreiben. In der Entwicklung des Kiemendarmapparates des ventralen Individuums trifft man aber Verhältnisse an, die von denen des dorsalen bedeutend abweichen. Der ventrale Darmsack ist vom Kiemensacke resp. von dem Magensacke desselben Individuums vollkommen getrennt; er muss desswegen, um damit einen vollständigen Ring zu bilden, durch seine beiden Enden damit resp. mit dem Magenschlauch und den Peribranchialsäcken verwachsen, und dies geschieht ventral zwischen

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

Magen- und Darmsack, dorsal zwischen Darmsack und Peribranchialsack.

Die beste Auskunft über die Entwicklung der Kiemen- und Darmsäcke bekommt man durch Querschnitte, zu denen wir nun übergehen. Taf. 19 Fig. 50—50 D zeigt eine Reihe von solchen aus einem Embryo, welcher dem der Fig. 48 sehr nahe steht. Der vorderste (Fig. 50) geht durch die oberen Theile der Endostylfalten und des dorsalen Magensacks. Von letzterem wird später die Rede sein; was den Endostyl betrifft, so erscheint er als ovale Blase, welche zwischen den beiden anderen ähnlichen Blasen, den lateralen Theilen des Kiemensackes (*Ks*), liegt. Auf der rechten Seite des Kiemensackes sieht man weiter das Verbindungsrohr zwischen den beiden Kiemensäcken (*Vbk*), das aber, da es etwas schräg durchschnitten ist, wie ein Blindsack erscheint. Drei Schnitte weiter nach hinten (Fig. 50 A) sieht man die tief gehenden Endostylfalten (*Ens*) und die beiden lateralen Theile des Kiemensackes, die mit der Endostylhöhle zusammen eine gemeinschaftliche Höhle bilden. In dem folgenden Schnitte (Fig. 50 B) ist das Verbindungsrohr zwischen Kiemensack und Magensack getroffen. Die beiden stehen zwar mit einander in zweifacher Verbindung: 1) durch den früher erwähnten, bei der Entwicklung der beiden Säcke übrig bleibenden Theil des primären rechten Seitenschlauches (Verbindungsrohr); 2) durch die Ösophagealausstülpung, welche ebenfalls schon oben erwähnt wurde. Diese beiden Verbindungen sieht man aber nicht auf ein und demselben Schnitte, denn die Ösophagealausstülpung kommt erst etwas tiefer zum Vorschein; die Verbindung, von der jetzt die Rede ist, ist nämlich die, welche den Überrest des Seitenschlauches darstellt. Noch weiter hinten (Fig. 50 C) trifft man auf dem Querschnitte zwei neue röhrenförmige Fortsätze des Kiemensackes (*Epcrdr* und *Epcrdl*), die symmetrisch liegen und die Anlagen der beiden Epicardialröhren des dorsalen Individuums sind. Histologisch sind sie der Wand des Kiemensackes vollkommen gleich, sie liegen aber viel tiefer als die später zu erwähnende Pericardialblase und haben mit dieser nichts zu thun. Endlich zeigt sich auf dem noch tiefer geführten Schnitte (Fig. 50 D) die Ösophagealausstülpung (*Oes*) als kurzes, weites Rohr, das schon mit dem Magensacke in offener Verbindung steht.

Wir kommen schließlich zum 3. Theil des Kiemendarmapparates, nämlich zum Magenschlauch, welchen wir bis jetzt außer Acht gelassen haben, da er sich in der That später als alle übrigen Theile

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

desselben differenzirt. Während diese sich bereits in die entsprechenden Organe umwandeln, wächst der Magenschlauch bedeutend nach der ventralen Seite des Körpers aus, ohne irgend welche merklichen Veränderungen in seinem Bau zu zeigen. Die ersten Schritte der Formveränderung nun bestehen in seiner Sonderung in 2 Theile, welche aber durch eine Einschnürung noch lange mit einander verbunden bleiben. Dies kommt ungefähr in dem Stadium der Fig. 44 vor, wo der linke Epicardialfortsatz des ventralen Kiemensackes bereits bedeutend gewachsen ist. Eine Reihe Querschnitte aus demselben Stadium ist in Fig. 51—51 E abgebildet.

Eine ziemlich genaue Erkenntnis vom Bau des Magenschlauches gewinnt man durch die Betrachtung des Embryos von der rechten Seite; zur Ergänzung können Querschnitte aus demselben Stadium dienen. Die beiden oben schon erwähnten Abtheilungen des Magensackes, die durch die mittlere Einschnürung mit einander verbunden sind (Fig. 48) und als dorsaler und ventraler Magensack bezeichnet werden können, kommen als Ausbuchtungen der äußeren Wand des Magenschlauches zum Vorschein. Der dorsale Magensack (Fig. 48 *Mgsd*) liegt gerade hinter dem dorsalen, der ventrale (*Mgsv*) hinter dem ventralen Kiemensacke, so dass die erwähnte Einschnürung genau dem Verbindungsrohr der beiden Kiemensäcke entspricht und dahinter und ihm gegenüber zu liegen kommt. Die Einschnürung will ich als Verbindungsrohr der Magensäcke bezeichnen. Es ist von außen sehr schwer zu sehen, da es in Folge der starken Ausbuchtung des dorsalen Magensackes sehr tief liegt. Es tritt aber sehr deutlich an den Querschnitten auf (Fig. 51—51 E, *Vbmg*). Die genaue Betrachtung dieser Serie lässt mehrere interessante Details erkennen, welche bei der Totalansicht des Embryos gar nicht zu unterscheiden sind. Der hinterste von diesen Schnitten (Fig. 51) geht durch den mittleren Theil des dorsalen Magensackes. Dieser ist kuppelförmig nach außen vorgetrieben, und zwar in seinem ventralen Theil (*Pym*) am stärksten ausgebuchtet. Das Verbindungsrohr (*Vbmg*) kommt hier nur theilweise, als blindes Rohr zum Vorschein. In dem unmittelbar folgenden Schnitte (Fig. 51 A) erscheint diese ventrale Auftreibung (*Pym*) als blinder Fortsatz, welcher auch in allen anderen Schnitten sehr deutlich und, wie man im vordersten Schnitte sieht (Fig. 51 E, *Pym*), etwas nach außen abgelenkt ist. Aus der Vergleichung der Schnitte dieser Serie kann man sich eine Vorstellung davon machen, dass der Magensack eine Blase ist, welche vorn und außen in einen Zapfen ausläuft: dieser ist aber eigentlich nur wenig

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

differenzirt und tritt daher an den ganzen Embryonen nicht deutlich hervor.

Die Bildung des eben beschriebenen Fortsatzes ist ein wichtiger Vorgang in der Entwicklung des dorsalen Magensackes resp. des Magens des dorsalen Individuums, da er die Anlage eines besonderen Theiles des Magens repräsentirt, durch welchen später der Magensack mit dem Darmsacke in Verbindung tritt. Der ausgebildete Magen der *Diplosoma*-Larven ist nämlich ein halbkreisförmiges Rohr, dessen vorderes, mit dem Ösophagus verbundenes Ende zu einem Sack (Cardia, *Mgr*) erweitert ist, während der Rest (Pylorus, *Pym*) nur in der Nähe der Verbindung mit dem Darme wieder etwas erweitert ist. Diese beiden Theile des Magens sind im Magensacke bereits ganz früh angelegt und durch seine beiden so eben hervorgehobenen Abtheilungen dargestellt; und so nenne ich den Haupttheil des Magensackes (Fig. 51 *Mgr*) von jetzt ab seine cardiale Abtheilung, den blinden Fortsatz (Fig. 51—51 E, *Pym*) aber, der später zum Pylorus wird, seine pylorische Abtheilung. Das Wachsthum der letzteren Abtheilung geht ziemlich schnell vor sich, aber erst in der nächsten Periode, und wird desswegen erst unten pag. 451 ff. genauer beschrieben.

Die Anlage des Pericardiums. Die Untersuchung der ersten Stadien des Pericardiums gehört zu den schwierigsten Aufgaben der Embryologie der Ascidien, und *Diplosoma Listeri* macht in dieser Beziehung keine Ausnahme. Die Anlage des Pericardiums ist sehr klein und so tief zwischen den Theilen des Magensackes verborgen, dass sie nur an den Querschnitten und auch nur mit den stärksten Vergrößerungen entdeckt werden kann. Die Abbildungen, welche die Entwicklung des Pericardiums betreffen, sind desswegen mit einem Immersionssystem (Zeiss $^1/_{12}$ Ölimmersion) gezeichnet worden. Zur Erläuterung der ersten Stadien des Pericardiums mögen uns dieselben Querschnitte dienen, welche wir zur Demonstrirung der Entwicklung des Magensackes benutzt haben (Fig. 51—51 B, *Pcd*). Der hinterste Querschnitt der angeführten Serie zeigt, dass zwischen dem Magensacke und dem Ektoderm eine ziemlich ansehnliche Lage Mesenchym liegt, die aus verästelten oder spindelförmigen, wahrscheinlich amöboid beweglichen Zellen besteht. An derselben Stelle liegt auch ein kleiner Zellklumpen, welcher auf 3 Schnitten hinter einander entdeckt werden kann und auf zweien davon hohl ist (Fig. 51—51 B, *Pcd*). Dieser Klumpen stellt nichts Anderes als die Anlage des Pericardiums dar. Die Zellen, welche diese jüngste Blase zusammen-

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

setzen, sind ihrer Tinctionsfähigkeit und ihrer Form nach den Mesenchymzellen sehr ähnlich, und da die Blase mit keinem von den inneren Organen in Verbindung steht, so finde ich, dass ihre Entstehung aus den Mesenchymzellen die wahrscheinlichste ist. Natürlich müssten zur festen Begründung dieser Behauptung noch jüngere Stadien untersucht werden; es ist mir aber nicht gelungen, solche aufzufinden. Ich kann daher dem Gesagten nur noch hinzufügen, dass die Epicardialfortsätze des dorsalen Kiemensacks in keiner Beziehung zur Pericardialblase stehen, so dass die Möglichkeit der Bildung dieses Organs aus den Epicardialfortsätzen — was nach VAN BENEDEN & JULIN bei einigen Ascidienknospen vorkommt — hier ausgeschlossen werden muss. Später treten allerdings die Epicardialfortsätze mit der Blase in Berührung; dies ist aber secundär und steht zur Bildung der Blase in keiner directen Beziehung.

f. Entwicklung des Cellulosemantels.

Die Bildung des Cellulosemantels geht während der ganzen Reihe der oben beschriebenen Stadien vor sich und kann desswegen am besten in einem besonderen Capitel betrachtet werden. Der Mantel von *Diplosoma* ist wie der von *Distaplia* kein Product der Embryonalzellen, sondern bildet sich ganz und gar auf Kosten der Kalymmocyten, die ganz gewiss die Derivate der Follikelzellen sind. Ich will mich hier nicht bei der Bildung dieser sonderbaren und für die Tunicaten so charakteristischen Elemente aufhalten, da eine genaue Beschreibung ihrer Entstehung eine specielle Betrachtung verdient, welche dem Zweck dieses Aufsatzes nicht vollkommen entspricht. Ich will nur hervorheben, dass alle meine Präparate mir keinen Zweifel darüber lassen, dass die Kalymmocyten von den Follikelzellen stammen; hierin stimme ich mit den neuen und sehr genauen Untersuchungen von JULIN[1] vollkommen überein.

Die ganze Bildungsgeschichte des Cellulosemantels von *Diplosoma* ist nichts Anderes als die Geschichte der Wanderung der Kalymmocyten, welche mit ihrer Verwandlung in die fixirten Zellen abschließt, die als Cellulosezellen resp. Cellulosewaben erscheinen. Desswegen will ich zunächst die Kalymmocyten in ihren frühesten Zuständen näher betrachten. Bevor wir aber zu dieser Betrachtung übergehen,

[1] Structure etc. (s. oben pag. 378 Anm. 1).

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

will ich hier den Bau des fertigen Mantels der *Distaplia*-Larven in wenigen Worten beschreiben.

Der Cellulosemantel der Larven von *Diplosoma* zeichnet sich durch eine wabenförmige Structur aus und darf desswegen zu einem und demselben Typus mit dem von *Distaplia* gerechnet werden[1]. Er ist eine mit dem Larvenkörper lose verbundene dicke Hülle, welche bei näherer Betrachtung aus wabenförmigen Höhlen voll heller Flüssigkeit besteht. Jede Höhle wird von einer dünnen Hülle begrenzt, an deren innerer Oberfläche eine dünne Protoplasmaschicht und ein Kern unterschieden werden können. Jede Höhle resp. Wabe stellt demnach eine Zelle dar, welche der typischen Pflanzenzelle nicht unähnlich ist. Weiter unten werden wir uns davon überzeugen, dass diese Auffassung der Waben durch die Entwicklungsgeschichte des Mantels vollkommen gerechtfertigt erscheint, indem jede Wabe in der That aus einer einzigen Zelle (einer Kalymmocyte) ihren Ursprung nimmt.

Die Kalymmocyten zeichnen sich im Eie von *Diplosoma* durch viele Eigenthümlichkeiten in ihrem Bau vor den anderen Zellen sehr scharf aus. Besonders schön treten sie an den gefärbten Präparaten hervor, wo sie bereits bei schwachen Vergrößerungen dank ihrer intensiven Färbung sich sehr leicht unterscheiden lassen. Die starke Imprägnation ihres Plasmas kann wohl durch die feinkörnige Structur desselben erklärt werden: während die Embryonalzellen bis zu den letzten Stadien viel Dotter enthalten, sind die Kalymmocyten ganz dotterfrei, und darin liegt der Grund zu ihrer bedeutenden Imprägnationsfähigkeit. Die Form der Kalymmocyten ist, wenigstens während ihres mobilen Zustandes, verschieden; sind sie einmal fixirt, so werden sie in Folge des gegenseitigen Druckes polygonal. Sie haben keine äußere Hülle, sondern bestehen nur aus Protoplasma nebst Kern und sind frei beweglich. Durch letztere Eigenschaft kann nicht nur die Verschiedenheit ihrer Form, sondern auch die Unbeständigkeit ihrer Lage erklärt werden. Ihre Anordnung bietet in gewissen Stadien viel Eigenthümliches dar. Verfolgt man nämlich ihre Vertheilung bei den jüngeren und älteren Embryonen, so kann man immer die Stellen finden, wo sie sich mit besonderer Vorliebe ansammeln. Ganz früh sind solche Lieblingsstellen die Furchen zwischen den

[1] Vgl. meinen Aufsatz: Über die Thätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien. in: Festschr. Leuckart Leipzig 1892 pag. 109 ff.

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

Blastomeren, wo man den größten Theil aller Kalymmocyten immer auffinden kann. Später spielt dieselbe Rolle die Vertiefung zwischen Schwanz und Leib des Embryos, wo sie an der Schwanzwurzel als 2 Zellklumpen auftreten. Man könnte daraus schließen, dass die Kalymmocyten sich überhaupt in allerlei Vertiefungen ansammeln; dieser Schluss erscheint aber nicht ganz berechtigt, wenn man bedenkt, dass sie eben in den wichtigsten Stadien des Cellulosemantels sich auf den ganz flachen Seiten des Embryonalleibes ansammeln. Alle hier hervorgehobenen Wanderungen der Kalymmocyten werden durch die Abbildungen erläutert, die wir nun etwas genauer betrachten wollen.

Ihre Ansammlung in den Furchen zwischen den Blastomeren ist auf mehreren Abbildungen sichtbar. Bei der Beschreibung der Furchungsstadien (oben pag. 381) habe ich schon bemerkt, dass dank einer solchen Vertheilung der Kalymmocyten die Blastomeren viel schärfer als sonst hervortreten. Erst in den späten Stadien der Epibolie geben sie ihre ursprüngliche Vertheilung zwischen den Blastomeren auf und sammeln sich in der Blastoporgrube an (Taf. 17 Fig. 15), um dort einen Zellhaufen zu bilden, welchen ich als Kalymmocytenpfropf zu bezeichnen pflege (*Kcp*). Hier sei bemerkt, dass ich bei der Untersuchung der Schnitte von verschiedenen Stadien sie nie im Inneren der Blastomeren angetroffen habe, während sie bei den anderen Ascidien (z. B. bei *Distaplia* von Davidoff, bei *Pyrosoma* von mir) daselbst beobachtet wurden. Bei *Diplosoma* scheinen sie sich nur auf der Oberfläche des Eies bewegen zu können, ohne ins Innere desselben einzudringen. Nach dem Schluss des Blastopors kommen sie aus der Blastoporgrube heraus und sammeln sich theilweise in der Rückenrinne, theilweise auf der Oberfläche des Eies an. Nach dem Schluss der Rückenrinne ziehen sie sich von ihr zurück und gehen auf die Rückenfläche des Embryos über, wo sie in der oben erwähnten Weise sich an der Schwanzwurzel anhäufen. Letztere Stelle darf als die definitive betrachtet werden. Wenn der Schwanz zu einem kleinen Vorsprung geworden ist (Taf. 18 Fig. 27 *Kc*), bilden sie 2 dreieckige Zellplatten um seine Wurzel, die sich bei dem weiteren Wachsthum des Schwanzes an ihm entlang ausbreiten und die Anlage seines Cellulosemantels darstellen. Durch Betrachtung von Längsschnitten kann man sich davon überzeugen, dass die Kalymmocytenplatten sich noch an die Follikelhaut anheften (Fig. 26 B). Die Vergleichung der Schnitte aus einer und derselben Serie beweist, dass die beiden Platten sich an der Schwanzwurzel ausbreiten und von

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

dort auf die Seiten des Rumpfes übergehen. Demnach kann man schon jetzt 2 Abtheilungen der Kalymmocytenplatten: eine Schwanz- und eine Rumpfabtheilung (Fig. 26 B, *Sz* und *Rz*) unterscheiden, welche die Anlagen des Schwanzmantels und des Rumpfmantels darstellen. In dem eben genannten Stadium sind diese beiden Theile aber noch mit einander verbunden.

Ein sehr wichtiges Moment in der Entwicklung des Cellulosemantels tritt in dem Stadium ein, wo die saugnapfförmigen Organe angelegt sind (Taf. 19 Fig. 38). Es ereignen sich nämlich zwei wichtige Vorgänge: die Abtrennung der beiden Kalymmocytenplatten von der Follikelhaut und die damit in Zusammenhang stehende schärfere Scheidung der beiden schon besprochenen Theile der Platten, die zur Anlage des Schwanz- und des Rumpfmantels werden. Beide Vorgänge werden durch die Ausscheidung der Cuticula an der Oberfläche der Platten eingeleitet.

Die aus Kalymmocyten bestehenden Rumpfplatten sind bedeutend gewachsen und angeschwollen, so dass man sie ohne Mühe an den aufgehellten Embryonen unterscheiden kann. Sie liegen zu beiden Seiten des Rumpfes (Fig. 38 *Rz*), sind kuchenförmig, glashell und durchsichtig, so dass man, um sie scharf zu sehen, den Embryo so rollen muss, dass sie im optischen Längsschnitte zur Ansicht kommen. Dann kann man auch ihre Grenzen ziemlich leicht nachweisen. Von diesem Stadium ab findet man sie stets (Fig. 38, 46, 47 *Rz*).

Die Querschnitte (Fig. 38 A) zeigen in dem Bau der Kalymmocytenplatten des Schwanzes und des Rumpfes wichtige Veränderungen, die die eigentliche Ursache zur Sonderung dieser beiden Theile der ursprünglich einfachen Platten darstellen. Im oberen Theil des eben citirten Querschnittes liegt der Schwanz, worin sehr deutlich die Chorda (*Ch*), die beiden Muskelplatten (*Msk*), das Rückenmarksrohr, das Schwanzentoderm (*En*) und die Ektodermhülle zu unterscheiden sind. Rechts und links vom Schwanze liegen 2 dreieckige, durch scharfe cuticulare Hüllen begrenzte Höhlen (*Sz*), in welchen ein Paar Zellen frei liegen. Aus Lage und Form beider Räume erkennt man in ihnen sofort die beiden Cellulosefiossen des Schwanzes: die Rücken- und die Bauchflosse, welche aber von ihrem definitiven Zustande ziemlich bedeutend abweichen. Anstatt der eigentlichen Cellulosesubstanz enthalten sie eine glashelle Flüssigkeit, worin die Zellen sich frei bewegen können. Die Natur der Zellen selbst kann an den gefärbten Präparaten sehr leicht bestimmt werden: sie sind viel stärker gefärbt, als die übrigen

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

Embryonalzellen und enthalten ein stark imprägnirbares Kernkörperchen, besitzen also die Merkmale, wonach man sie ganz sicher als Kalymmocyten erkennen kann. Sie liegen eigentlich genau dort, wo früher die Kalymmocyten waren, nämlich zu beiden Seiten des Schwanzes, und unterscheiden sich von ihrem ursprünglichen Verhalten dadurch, dass sie nicht frei in dem Follikelraum, sondern in den von der Cuticula begrenzten Räumen enthalten sind. Diese Cuticula treffen wir jetzt zum 1. Mal an: sie ist also inzwischen gebildet worden, und es erhebt sich nun die Frage: was für Zellen sind es, die sie ausgeschieden haben? Die Ektodermzellen sind es gewiss nicht; denn wären sie es, wie könnte dann das Vorkommen der Kalymmocyten im Innern der beiden von der Cuticula begrenzten Flossenhöhlen erklärt werden? Wäre die Cuticula durch die Ausscheidung der Ektodermzellen zu Stande gekommen, so müssten die Kalymmocyten, die vor der Ausscheidung der Cuticula nach außen vom Ektoderm lagen, sich auch jetzt außerhalb der cuticularen Hülle befinden; sie liegen aber innerhalb. Man kann auch schwerlich ihre Ausscheidung den Follikelzellen zuschreiben, und zwar aus dem Grunde, weil die Cuticula die beiden Oberflächen des Schwanzes, die äußere und die innere, welche dem Embryonalleibe anliegt, umgiebt. Endlich könnte man die Kalymmocyten für die Ausscheidung der Cuticula verantwortlich machen, und ich glaube in der That, dass sie die Cuticula hervorbringen. Den Grund zu dieser Behauptung finde ich in der allgemeinen Fähigkeit der Kalymmocyten bei *Diplosoma*, die cellulosehaltige Cuticula auszuscheiden. In den Rumpfkalymmocytenplatten kann die Ausscheidung der cuticularen Hüllen, welche als Scheidewände zwischen den Höhlen des Cellulosemantels fungiren, Schritt für Schritt verfolgt werden. Auf dieser ihrer Thätigkeit beruht die Erklärung der wabenförmigen Structur des Cellulosemantels, wie unten pag. 447 genauer gezeigt wird. Wir werden auch weiter sehen, dass die Kalymmocyten in der Rumpfcellulose die helle Flüssigkeit ausscheiden können, welche die Waben erfüllt. So halte ich mich denn zu dem Schluss berechtigt, dass die Kalymmocyten der Schwanzregion mit derselben Fähigkeit begabt sind, und dass die Cuticula, welche die Flossenhöhlen begrenzt, sowie die Flüssigkeit, welche sie ausfüllt, die Ausscheidungs- und Umwandlungsproducte der Kalymmocyten darstellen. Wir können uns die Bildung der Schwanzflosse folgendermaßen vorstellen. Die Kalymmocytenplatten, welche sich nach der Bildung des Schwanzes um dessen Wurzel anhäufen, breiten sich mit dem Wachsthum

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

des Schwanzes aus und kommen zu seinen beiden Seiten zu liegen. Die Kalymmocyten scheiden dann eine feine Cuticula aus, die sie von allen Seiten umgiebt und die äußere Umgrenzung des Schwanzes bildet. Später sammelt sich zwischen ihr und den Kalymmocyten die helle Flüssigkeit an, welche die Cuticula auftreibt und die Kalymmocytenplatten in die Schwanzflossen umwandelt.

Ich muss endlich noch eine Erscheinung hervorheben, nämlich das Verhältnis in der Lage der Schwanzkalymmocytenplatten zu den aus ihnen entstandenen Flossensäumen. Wir haben früher erwähnt, dass diese Platten ursprünglich zu beiden Seiten des Schwanzanhanges liegen. Die Flossensäume nehmen eine andere Stellung gegen den Schwanz ein, da ja die eine dorsal, die andere ventral liegt. Diese Veränderung kann durch die Lageänderung des Schwanzes selbst ihre Erklärung finden: der Schwanzanhang, welcher ursprünglich median, d. h. mit seiner neuralen Fläche nach oben, mit der hämalen nach unten liegt, wird später verschoben und kommt mit den beiden erwähnten Flächen lateral zu liegen, so dass seine neurale nach der einen Seite des Embryos, seine hämale nach der anderen gewendet ist. Dies geschieht vor der Verwandlung der Kalymmocytenplatten in die Flossensäume und führt dazu, dass die letzteren nicht lateral, sondern median zur Schwanzachse gestellt erscheinen.

Die Vorgänge, welche sich in den Rumpfkalymmocytenplatten abspielen, sind denen der Schwanzplatten ziemlich ähnlich. Die Rumpfplatten sind ebenfalls 2 Schläuche voll heller Flüssigkeit, die von der cuticularen Hülle begrenzt sind und viele freie Kalymmocyten enthalten (Fig. 38 A, *Kc*). Manche von letzteren heften sich der cuticularen Hülle an, die anderen sind gruppenweise versammelt und finden sich entweder an der Oberfläche des Embryos oder liegen in der Höhle der Schläuche frei. Die Form der Kalymmocyten ist meistens oval: man findet aber viele, die sich in feine Fortsätze ausziehen und spindelförmig oder selbst sternförmig sind. Immerhin zeichnen sie sich durch ein stark tingirbares Protoplasma und einen ovalen Kern mit kleinen, punktförmigen Kernkörperchen vor den anderen Zellen aus.

Nachdem die allgemeine cuticulare Hülle um die Schwanz- und Rumpfkalymmocytenplatten ausgeschieden ist und zur Sonderung beider Theile geführt hat, treten in den Kalymmocyten wichtige Vorgänge auf, welche die Verwandlung dieser Zellen in die Cellulosewaben einleiten. Sie bestehen in der Ausbildung der Cellulose-

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

hülle um jede Kalymmocyte, durch welche diese sich in eine geschlossene Blase verwandelt. Untersucht man einen Schnitt durch die Platten des Embryos der Fig. 39, so findet man daselbst folgende Structur (Fig. 40 H u. J). Die Platten sind, wahrscheinlich in Folge der Ausscheidung eines Theiles der Flüssigkeit, stark abgeflacht. Die Kalymmocyten sind nicht mehr frei in der Flüssigkeit beweglich, sondern fixirt (Fig. 40 H, *Kc*). Sie sind verschieden gestaltet: die meisten dreieckig, es kommen aber auch viereckige, polygonale und selbst abgerundete vor. Betrachtet man sie bei starker Vergrößerung (Zeiss Imm. $^1/_{12}$), so ergiebt sich, dass jede eine feine cuticulare Hülle um sich ausgeschieden hat, mit der sie je nach der Lage entweder an der allgemeinen Hülle der Platte oder an der Hülle der benachbarten Kalymmocyte befestigt ist. Die Beschaffenheit des Plasmas und ihr Verhalten zu den Färbemitteln bleiben unverändert.

Die weiteren Vorgänge im Cellulosemantel bestehen in der allmählichen Verwandlung der Kalymmocyten in die wabenförmigen Blasen, die den definitiven Mantel zusammensetzen. Dieser Process geht nicht in der ganzen Dicke der Platten gleichzeitig vor sich. Die Verwandlung beginnt an der Peripherie und schreitet von dort in die Tiefe hinein, so dass man in den Schnitten immer die Übergangsformen zwischen den unveränderten Kalymmocyten und den ausgebildeten Cellulosewaben vor Augen haben kann. Das jüngste von diesen Stadien ist in Fig. 43 A im Querschnitte abgebildet. Die Platte ist im Vergleich mit dem vorhergehenden Stadium bedeutend verdickt, und dies muss theilweise der Zellenvermehrung, theilweise dem Wachsthum der Cellulosezellen resp. der Kalymmocyten zugeschrieben werden. Die Cellulosezellen sind dabei polygonal geworden und allseitig von feinen cuticularen Hüllen bedeckt, während früher die Celluloschülle bei den meisten Zellen nur an einer Seite vorhanden war. Das Protoplasma der Kalymmocyten, welches den ganzen Raum unter der Celluloschülle erfüllt, ist gleichartig, feinkörnig und in so fern chemisch bedeutend verändert, als es sich nun nicht mehr so stark färben lässt wie früher. In den Kernen findet man auch einige Veränderungen: sie haben sich abgerundet und ihre kleinen Kernkörperchen verloren, treten auch im blassen Protoplasma viel schärfer als früher hervor.

Im Stadium der Fig. 45 trifft man weitere wichtige Veränderungen im Bau der Kalymmocyten resp. der Cellulosezellen an (Fig. 45 A). Sie bestehen in der Ansammlung einer hellen Flüssig-

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

keit in manchen Zellen, welche immer mehr zunimmt und schließlich die Zellen in Blasen verwandelt. Ich habe schon oben bemerkt, dass bei der Untersuchung von Schnitten die verschiedenen Stadien einer solchen Umwandlung angetroffen werden. So sind in Fig. 45 A (der Schnitt hat den Rand der Kalymmocyten- resp. Celluloseplatte getroffen) die Randzellen bereits vollständig in Cellulosewaben verwandelt, während die mittleren und tieferen Cellulosezellen sich noch in Verwandlung befinden. Das Bild ist so übersichtlich und giebt die Veränderungen der Zellen bei der Verwandlung so deutlich wieder, dass es nur weniger Erläuterungen bedarf. Die Verwandlung der Cellulosezellen fängt mit der Ansammlung einer hellen Flüssigkeit in ihrem Innern an, welche sich mehr und mehr anhäuft und die Zelle ausdehnt. Sehr wahrscheinlich hat sich diese Flüssigkeit auf Kosten des Protoplasmas selbst gebildet; wenigstens kann man an den Schnitten bemerken, dass ihre Zunahme mit der Abnahme des Protoplasmas verbunden ist. Das feinkörnige Plasma liegt immer um den Kern herum. In den kleinen, tieferen Zellen des citirten Schnittes (Fig. 45 *A*) füllt es den ganzen Zellenraum aus, bei den größeren, peripherischen geht es an die Wände der Zellen und ist endlich in den ausgebildeten Waben so weit an die Wände gedrängt und durch die Flüssigkeit comprimirt, dass es als dünner Saum unmittelbar an die Cellulosehülle der Wabe zu liegen kommt. Der Kern folgt diesen Bewegungen des Plasmas nach und ist in den großen ausgebildeten Zellen wandständig. Das Gesammtbild des Cellulosemantels trägt so einen eigenthümlichen Charakter und ist dem des Pflanzengewebes nicht unähnlich.

Die eben erörterten Erscheinungen stellen die Hauptmomente in der Entwicklung des Cellulosemantels dar. Die weiteren Vorgänge bestehen hauptsächlich in der Verwandlung der Kalymmocyten, welche sich in der beschriebenen Weise abspielt. Diese ist, wie wir aus dem Schnitte Fig. 45 A gesehen haben, mit dem Wachsthum der Cellulosezellen verbunden. Da die Cellulosesehicht nur aus diesen Elementen besteht, so ist es verständlich, dass ihr Wachsthum die Ausbreitung der Cellulosesehicht bedingt. Man kann sich in der That davon überzeugen, dass die Anlage des Mantels, welche zuerst aus 2 kleinen, auf dem Rücken des Embryos mit einander verbundenen Platten besteht, sich später in eine dicke Hülle verwandelt, welche den ganzen Rumpf umfängt.

Aber die Cellulose breitet sich nicht nur in der Fläche aus, sondern verdickt sich auch, und dies ist ebenfalls vom Zellenwachs-

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

thum bedingt. Es bilden sich durch die allmähliche Verwandlung der tieferen Zellen immer neue Cellulosewaben, welche die alten nach oben emporheben und zur Verdickung der Cellulose beitragen. Dieser Process schließt aber mit dem Ausschlüpfen der Larve nicht ab. Bei den ältesten, zum Ausschlüpfen bereiten Embryonen trifft man in den tieferen Schichten des Mantels noch immer Kalymmocyten an, die nicht in Waben verwandelt sind. Sie bilden mehr oder minder große, aus mehreren Zellen bestehende Nester, welche in ziemlich bestimmten Regionen des Embryonalleibes, nämlich zwischen den beiden Individuen, angetroffen werden können. Die Zellen haben noch die Eigenschaft der Kalymmocyten beibehalten, sich intensiv zu färben; sie liegen theilweise frei, theilweise sind sie in die Cellulosehüllen eingeschlossen. Einige von diesen Nestern sind auf den Schnitten Fig. 50 und 50 A abgebildet. Bei den fixirten und in Verwandlung begriffenen Larven trifft man noch solche Nester an, die offenbar zum Wachsthum der Cellulosehülle der jungen Colonie beitragen.

Aus den bis jetzt beschriebenen Vorgängen kann man schließen, dass an der Bildung des Cellulosemantels bloß die Kalymmocyten theilnehmen. Während ich demnach ihnen die ausschließliche Rolle bei der Bildung des Mantels der Embryonen zuschreiben muss, kann ich doch die Möglichkeit nicht ausschließen, dass während der postembryonalen Periode auch andere Zellen, z. B. die Mesenchymzellen, in den schon gebildeten Mantel übergehen und sich am Wachsthum desselben betheiligen.

g. Definitive Entwicklung beider Individuen des Zwillingsembryos. Ausbildung des Kiemendarmapparates. Entwicklung des definitiven Nervensystems. Pericardium und Herz. Bildung der ersten Knospen.

Der Embryo ist in dem Stadium, wo wir ihn verlassen haben, bereits mit den Anlagen aller Organe beider Individuen versehen. Die Vorgänge, zu denen wir uns nun wenden, bestehen in der weiteren Entwicklung dieser Anlagen und in der Ausbildung der Form des Embryos.

Die äußere Form unterliegt in diesen letzten Stadien bedeutenden Veränderungen, die zum Theil von dem Wachsthum des Kiemendarmapparates und der ihn umgebenden Organe, zum Theil von der

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

immer weiter fortschreitenden Absorption des Dotters in den Zellen des prägastralen Entoderms bedingt werden, welche die Abnahme der hinteren als Dottersack fungirenden Abtheilung des Körpers zur Folge hat. Die Abnahme des Dottersackes erkennt man durch Vergleichung der Fig. 49 und 53, wo er noch ansehnlich groß und rund ist, mit Fig. 54 und 55, wo er bedeutend kleiner geworden ist und schließlich (Fig. 56) als kleine trichterförmige Blase auftritt. Hiermit parallel geht das Wachsthum der Leiber beider Individuen vor sich. Wir haben schon oben gezeigt, dass der Darmcanal jedes Individuums aus 3 Anlagen (Kiemen-, Darm- und Magensack) entsteht; diese alle treiben bei ihrem Wachsthum die Außenwände des Körpers hervor, welche daher als 6 kleine Hügel erscheinen. Dies hat sicherlich Ganin[1] zu der Annahme geführt, dass jedes Individuum sich aus 2 Knospen, die er als Brust- resp. Bauchknospen bezeichnet, bilde. Ganin bemerkt darüber, jede von diesen 4 Knospen entstehe aus einer Verdickung des Hautblattes, und diese Bemerkung genügt, um sich davon zu überzeugen, dass Ganin die Anlagen des Darmcanals gar nicht gesehen und die wahren Ursachen der Bildung der vermeintlichen Knospen nicht erkannt hat. Wenn man die Hervorragungen des Ektoderms, welche durch die Bildung des Darmcanals bedingt sind, als Knospen betrachten will, so muss man nicht 4, sondern 6 solche Knospen unterscheiden, da auch auf der linken Seite des Embryos 2 durch die Darmsäcke bedingte Hervorragungen existiren, die Ganin nicht bemerkt hat. Ich glaube doch, dass die oben aus einander gesetzten Vorgänge die Ganin'sche Ansicht keineswegs bestätigen, und dass wir keinen Grund dazu haben, die eben beschriebenen Hervorragungen als Knospen zu betrachten. Sonst müsste man auch den mittleren Theil der primären Darmhöhle, woraus der Kiemensack des dorsalen Individuums entsteht, als eine Knospe betrachten, trotzdem er dem Kiemensacke aller anderen Ascidien vollkommen homolog ist.

Von den äußeren Organen verdient der complicirte Fixationsapparat eine besondere Besprechung. Wir haben ihn in einem sehr jungen Stadium verlassen, wo er aus 3 schalenförmigen Ektodermeinstülpungen besteht (Taf. 19 Fig. 38 *Sn*^{1}, *Sn*^{2}, *Sn*^{3}). Später ragen diese von der Oberfläche des Körpers als kleine kuppelförmige, sagittal hinter einander liegende Knöpfchen (Fig. 39 *Sn*^{1}, *Sn*^{2}, *Sn*^{3})

[1] s. oben pag. 370 Anm. 3.

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

hervor. Im Grunde jedes Saugnapfes bildet sich dann eine Ektodermverdickung, die aus hohen cylindrischen Zellen besteht. Mit der Zeit verschieben sich die Organe so, dass sie gegenüber dem ventralen Individuum zu liegen kommen. Ihre weitere Entwicklung äußert sich hauptsächlich in ihrem Wachsthum, wobei sie die Gestalt hohler röhrenförmiger und an ihrem freien Ende mit einem Knopfe versehener Ektodermfortsätze erhalten (Fig. 41). Zur Zeit der Theilung des Kiemenschlauches treten neben den Saugnäpfen noch 2 hohle cylindrische Ektodermausstülpungen auf, die Anlagen der von Gegenbaur als pelottenförmige Organe bezeichneten Theile des Fixationsapparates (Fig. 41 *Plt*). Sie unterscheiden sich von den Saugnäpfen hauptsächlich dadurch, dass sie an ihrem freien Ende keine Einstülpung haben, sondern dort abgerundet sind; später tritt dort eine Ektodermverdickung auf. Die pelottenförmigen und die saugnapfförmigen Organe werden in ihrem Wachsthum von dem Cellulosemantel nicht gehindert, da dieser zuerst vom Rücken ventralwärts wächst, und der vordere Theil des Embryos noch lange Zeit unbedeckt von ihm bleibt. Wenn aber der Embryo vom Cellulosemantel vollständig umwachsen wird, sind beiderlei Organe des Fixationsapparates so weit ausgewachsen, dass sie so lang wie der Rest des Embryonalleibes sind (Taf. 20 Fig. 55 und 56). Sie erscheinen dann als gekrümmte Röhren, die den Cellulosemantel durchsetzen und an ihren aus dem Cellulosemantel heraustretenden Enden die bedeutenden saugnapf- oder pelottenförmigen Erweiterungen tragen. Inzwischen haben sich letztere auf 4 vermehrt, und diese Zahl ist für die ausgebildete Larve charakteristisch.

Indem ich die beiden hier hervorgehobenen Organe zu einem und demselben Fixationsapparat rechne, will ich doch bemerken, dass ihre Function verschieden sein muss. Die eigentlichen Fixationsorgane sind die Saugnäpfe, mit denen sich die Larve bei ihrer Verwandlung festsetzt. Die pelottenförmigen Organe, welche überhaupt kleiner als jene und in den Cellulosemantel eingeschlossen sind, nehmen keinen Antheil an der Fixation, sondern sind die Anlagen der Stolonen, die offenbar viel mehr mit der Ernährung der Colonie als mit der Fixation zu thun haben. Da aber beide Organe in ähnlicher Weise angelegt werden, so habe ich sie hier zusammen betrachtet.

Ausbildung des Kiemendarmapparates. Von den 3 unabhängig von einander angelegten Theilen des Kiemendarmapparates der beiden Individuen treten die der rechten Seite (Kiemensäcke und

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

Magensäcke) schon ziemlich früh mit einander in Verbindung; die Darmsäcke, deren complicirte Entwicklung wir oben pag. 436 ff. näher betrachtet haben, bleiben noch ziemlich lange isolirt, ehe sie mit den entsprechenden Magensäcken verwachsen. Die topographischen Verhältnisse der Theile des Kiemendarmapparates habe ich oben genau aus einander gesetzt und kann nun der Bequemlichkeit halber die Differenzirung eines jeden für sich beschreiben. Fangen wir mit den Kiemensäcken an!

Obwohl die beiden Kiemensäcke nicht gleichzeitig angelegt werden und in einer Reihe von Stadien (Taf. 19 Fig. 43—48) eine ganz verschiedene Ausbildung zeigen, so gelangen sie endlich (Taf. 20 Fig. 53) doch zu einem und demselben Zustand, und zwar dadurch, dass die Entwicklung des dorsalen zeitweilig sistirt, während in dem ventralen sich bedeutende Umwandlungen abspielen. Nach Beendigung der oben pag. 431 ff. beschriebenen complicirten Umwandlungen des ventralen Kiemendarmapparates sind die beiden Kiemensäcke geräumige, nach oben ausgebuchtete Säcke, deren obere (später ventrale) Wand die Endostylfalten trägt, deren untere (später dorsale) eine mit dem entsprechenden Magensack in Verbindung tretende Ösophagealausstülpung bildet, deren hintere in die beiden Epicardialröhren ausläuft, und deren Seitenwände den Peribranchialblasen anliegen. Von den Theilen des typischen Ascidienkiemensackes fehlen noch die Kiemenöffnungen und die Ingestionsöffnung, legen sich aber bald nach dem Abschluss der Verwandlungen des ventralen Kiemensackes an. Die nächsten Vorgänge in den Kiemensäcken bestehen in der Entwicklung der Kiemenöffnungen oder Kiemenstigmen, die als kleine helle Flecken schon von außen wahrnehmbar sind. So weit es mir möglich war, die Anordnung der Kiemenstigmen in verschiedenen Stadien zu untersuchen, kann ich behaupten, dass sie als kleine Löcher auftreten, die dann ziemlich unverändert bleiben; die Theilung der Kiemenspalten, welche verschiedene Beobachter bei den einfachen Ascidien gesehen haben, kommt bei *Diplosoma* nicht vor. Das früheste Stadium, wo ich die Öffnungen zu unterscheiden im Stande war, ist in Taf. 19 Fig. 49 abgebildet. Sie erscheinen bei den aufgehellten und in toto betrachteten Embryonen als kleine, runde, nicht scharf contourirte, helle Flecken. Die Untersuchung der Schnitte (Taf. 20 Fig. 52 C—G) zeigt, dass es eine Reihe kleiner Ausstülpungen des Kiemensackes sind, die sich den Peribranchialsäcken anlegen, mit der Wand derselben verwachsen und schließlich in die Höhle derselben durchbrechen. Dieser Vorgang ist dem bei

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

Pyrosoma so ähnlich, dass ich mir die detaillirte Beschreibung ersparen kann. Es sei hier nur hervorgehoben, dass die Wände der Peribranchialblasen dabei eine durchaus passive Rolle spielen.

Auf die Entwicklung der anderen Theile des Kiemensackes, nämlich des Endostyls, der pericoronalen Rinne und der Ingestionsöffnung, gehe ich nicht ein, da sie vollkommen so verläuft wie bei anderen Ascidien.

Gehen wir nun zu den Magensäcken über. Schon oben pag. 439 ff. haben wir 3 wichtige Entwicklungsvorgänge notirt: 1) die Einschnürung des Magenschlauches in seiner Mitte, wodurch die beiden Magensäcke, der für das dorsale und der für das ventrale Individuum, angedeutet werden; 2) die Verschiebung des ventralen Magensackes nach der Bauchseite des Embryos und 3) die Bildung eines ventralwärts wachsenden blinden Fortsatzes im dorsalen Sacke; ein solcher Fortsatz wird sich auch an dem ventralen Magensacke bilden, da sich beide Säcke in durchaus gleicher Weise weiter entwickeln.

Die weiteren Vorgänge in den Magensäcken knüpfen sich hauptsächlich an diese Fortsätze, die ich als pylorische Fortsätze bezeichnet habe. Wenn die Kiemenöffnungen eben erst angedeutet sind (Taf. 19 Fig. 49), ist der pylorische Fortsatz des dorsalen Sackes bedeutend gewachsen. Der Magensack stellt im Ganzen ein bogenförmiges Rohr dar, welches dorsalwärts stark erweitert und von dem ventralwärts gebogenen pylorischen Theile abgesetzt ist. Der dorsale erweiterte Theil des Magensackes kann als cardialer Magentheil bezeichnet werden; er steht mit zwei Abtheilungen des Kiemendarmapparates in Verbindung: 1) mit dem dorsalen Kiemensacke durch die früher erwähnte ösophageale Ausstülpung, 2) mit dem ventralen Magensacke durch den eingeschnürten mittleren Theil des Magenschlauches, welchen ich als Verbindungsrohr der Magensäcke bezeichnen will (Fig. 49 *Vbmg*). Der pylorische Fortsatz (*Pymd*), welcher sich zur Seite und nach unten krümmt, erreicht jetzt das Verbindungsrohr der Magensäcke, wächst darüber hin und wendet sich mit seinem blinden Ende unter ihm nach innen. Dieser Theil des bogenförmigen Magensackes ist eben zur Verbindung mit dem entsprechenden Theile des dorsalen Darmsackes bestimmt, und beide Theile des Darmcanals des dorsalen Individuums verwachsen, wie unten gezeigt wird, unter dem Verbindungsrohr der Magensäcke mit einander. Dieses topographische Verhalten des Magensackes zum Darmsacke gilt natürlich nur vom Darmcanal des dorsalen Indivi-

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

duums; die entsprechenden Anlagen des Darmcanals des ventralen liegen außerhalb des Verbindungsrohres der Magensäcke, und der bogenförmige Magensack dieses Individuums wendet sich direct zum entsprechenden Ende des Darmsackes, mit dem er sich verbindet.

Später (Taf. 20 Fig. 55) wächst der Magen sehr stark und wird dabei halbrund. Außer der dorsalen Erweiterung des cardialen Theiles bildet sich nun auch eine Erweiterung im pylorischen Theile, nämlich in der Nähe des hinteren Endes des Magens (Fig. 55 *Pymd*), so dass hinter ihm nur ein kleines Rohr übrig bleibt, welches zur Verbindung mit dem dorsalen Darmsack dient. Der Magen des ventralen Individuums ist nun ebenfalls vollkommen ausgebildet und dem des dorsalen ganz ähnlich. Die beiden Mägen stehen durch das Verbindungsrohr mit einander in Verbindung; dieses ist an den aufgehellten Embryonen (Fig. 55 *Vbmg*) und auch an den Querschnitten sehr deutlich zu sehen (Fig. 57 C, *Vbmg*). Es verbindet die beiden cardialen Theile beider Mägen mit einander und fängt in jedem Magen vor der ösophagealen Öffnung an. Der cardiale Theil des Magens ist an dieser Stelle etwas ausgezogen und läuft in eine kleine Spitze aus, welche sich unmittelbar in das Verbindungsrohr fortsetzt (Fig. 55 und 56 *Vbmg*). Hier sei bemerkt, dass das Verbindungsrohr, obwohl es am Schluss dieser Periode sich bedeutend verengt, doch bis zum Ausschlüpfen der Larve bestehen bleibt.

Schließlich muss ich noch eines Organs gedenken, welches mit dem Magen (in beiden Individuen) in Zusammenhang steht und daraus seinen Ursprung nimmt. Es ist dies die Magendrüse, ein bei den Ascidien beständig auftretendes Organ. Ihre Anlage tritt ziemlich gleichzeitig mit der der Kiemenöffnungen hervor (Fig. 52 C, D, E, F, *Crdr*) und ist eine kleine Ausstülpung der cardialen Wand, die sich später immer nach dem pylorischen Theil hin wendet. Histologisch ist sie der Magenwand sehr ähnlich und besteht aus cylindrischen Epithelzellen. Später wird sie zu einer Blase, wobei ihre Wandungen sich bedeutend abflachen. In Folge dessen tritt sie bei mittleren Vergrößerungen nicht scharf hervor, kann aber wegen ihrer geräumigen Höhle ziemlich leicht erkannt werden (Fig. 57 A, *Crdr*).

Endlich sei noch bemerkt, dass der Theil des Embryos, welcher den Magen einschließt, beim Wachsthum dieses Organs immer mehr nach außen hervorragt und zu einem Sack wird, der nicht nur den Magen, sondern auch andere Organe (Pericardium und Herz, einen

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

Theil der Epicardialröhren) enthält. Ich will diesen Theil, welchen Ganin als Bauchknospe betrachtet, als Eingeweidesack bezeichnen und dabei hervorheben, dass er dem gleichnamigen Gebilde der *Distaplia*-Larven vollkommen entspricht.

Die definitive Entwicklung der Darmsäcke besteht in der Herstellung ihrer Verbindung mit den entsprechenden Magensäcken und in der Bildung beider Analöffnungen. Wir haben die Darmsäcke in dem Zustande verlassen, wo sie jeder einen Bogen und zusammen eine 3 darstellten. Der dorsale Darmsack hat sich von dem dorsalen Kiemensack, mit dem er von Anfang an verbunden war, getrennt (Fig. 50 B, *Dsd*) und ist nun der unteren Wand der linken Peribranchialblase angewachsen (Fig. 52 C, D, *Dsd*). Die Verwachsungsstelle beider Organe ist der Punkt, wo später der After durchbricht; daraus folgt, dass das ursprüngliche dorsale Ende des linken Seitenschlauches, welches mit dem dorsalen Kiemensack verbunden war, den Hinterdarm des dorsalen Individuums darstellt, während das ventrale Ende des dorsalen Darmsackes, welches ja mit dem entsprechenden Magensack in Verbindung tritt, sich in den vorderen Theil des Darmes umwandelt. Aus den citirten Figuren (Fig. 52), sowie aus den Abbildungen der jüngeren Stadien (Fig. 43, 47 etc.) wird ersichtlich, dass die Verwachsung des Magensackes mit dem Darmsacke durch die Krümmung des letzteren vorbereitet wird, indem dadurch die beiden später verwachsenden Theile näher zu einander treten. Es scheint, dass der ventrale Magensack mit dem entsprechenden Darmsack viel früher verwächst als es die dorsalen Säcke thun: wenn die beiden ventralen bereits ein gemeinsames Rohr darstellen, sind die entsprechenden Theile des dorsalen Individuums noch getrennt. Davon kann man sich durch Untersuchung der Querschnitte überzeugen.

Fig. 52—52 F ist eine Serie solcher Schnitte von hinten nach vorn. Auf dem ersten (Fig. 52) ist nur der hinterste Theil des dorsalen Magenapparates getroffen; er zeigt das ösophageale Rohr (*Oes*), welches sich in den cardialen Theil des Magens (*Mgrd*) öffnet, und das Verbindungsrohr der Magensäcke, das der Medianebene parallel verläuft (*Vbmg*). Im folgenden Schnitte (Fig. 52 A) trifft man außer den eben erwähnten Theilen noch den pylorischen Theil des dorsalen Magensackes (*Pymd*), welcher längs getroffen ist, weil er der Theil des Magenpylorus ist, welcher sich unter das Verbindungsrohr biegt und dem Darmsack entgegen wächst. (Die hintere Wand dieser quer verlaufenden Pylorusabtheilung ist auch in Fig. 52 als *Pymd* sicht-

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

bar.) Außerdem kommt der cardiale Theil des ventralen Magensackes (*Mgrv*) zum Vorschein; er ist dorsalwärts etwas verlängert, und aus dem Vergleich mit dem folgenden Schnitte (Fig. 52 B) geht hervor, dass diese Verlängerung die Hinterwand des ventralen Ösophagus (Fig. 52 A, *Oesv*) ist. Der dorsale Ösophagus (*Oesd*) liegt hier im Querschnitte zwischen den beiden hinteren Theilen der Peribranchialblasen (*Pbrd l* und *r*). Diese topographischen Verhältnisse der letzterwähnten Organe bleiben auch in Fig. 52 B bestehen. Von der dorsalen Abtheilung des Verbindungsrohres der Magensäcke sieht man hier nur die Vorderwand, hingegen ist die ventrale Abtheilung, welche von dem ventralen Magensacke ausgeht (*Vbmg*), in ihrer ganzen Länge durchschnitten, der pylorische Theil des dorsalen Magensackes (*Pymd*) wiederum quer. In allen Schnitten sind die Rinnen, durch welche die beiden Individuen von einander getrennt werden, sehr deutlich. In dem folgenden Schnitte (Fig. 52 C) zeigt sich die Hinterwand des dorsalen Kiemensackes (*Ksd*), an dessen Seitenwänden die 3 Kiemenaussackungen leicht erkennbar sind. Zwischen dem cardialen und pylorischen Theile des dorsalen Magensackes liegt als kleines Bläschen der Querschnitt der Magendrüse. Beim ventralen Individuum erkennt man außer dem Magensacke und dem Ösophagus, die ganz von einander getrennt liegen (*Oesv* und *Mgrv*), noch die hintere Wand des ventralen Darmsackes (*Dsv*), welcher in Fig. 52 D längs getroffen ist (*Dsd*, *Dsv*). Die Lageverhältnisse des Kiemensackes und der beiden Peribranchialsäcke des dorsalen Individuums bleiben in diesem Schnitte so wie vorher; nur trifft man hier keinen Ösophagus, da der Schnitt nach vorn davon geführt ist. Der Kiemensack zieht sich ventralwärts in 2 kleine Spitzen aus, welche sich im folgenden Schnitte als die Anfänge der beiden Epicardialröhren des dorsalen Individuums erweisen. In der cardialen Abtheilung des Magens sieht man die Öffnung der Magendrüse (*Crdr*), welche mit ihrem freien Ende dem Pylorus anliegt. Form und Lage der beiden Darmsäcke treten hier am deutlichsten hervor; desswegen ist dieser Schnitt für die Erkenntnis dieses Theiles des Kiemendarmapparates der wichtigste. Die beiden Darmsäcke sind noch mit einander zu einer 3 verbunden. Das hintere (dorsale) Ende des dorsalen (*Dsd*) ist etwas erweitert und liegt dem linken Peribranchialsack (*Pbrdl*) dicht an. Von hier ab zieht sich der dorsale Darmsack nach unten zum ventralen und ist dabei bedeutend verengt. An der Grenze zwischen den beiden Individuen sind die Darmsäcke mit einander verbunden.

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

Von hier ab fängt der ventrale Darmsack an (Fig. 52 D, *Dsv*), welcher gekrümmt ist und an Länge den dorsalen übertrifft. Er wendet sich nach unten zum ventralen Magensacke und breitet sich in dieser Richtung aus. In diesem sowie in dem folgenden Schnitte (Fig. 52 E) ist das ventrale Ende dieses Darmsackes blind und liegt dem cardialen Theil resp. der Magendrüse dicht an. Untersucht man es näher, so kann man sich durch die Form des Lumens davon überzeugen, dass es aus 2 Theilen besteht: der obere ist der eigentliche ventrale Darmsack (Fig. 52 E, *Dsv*), während der ventrale, der Magendrüse anliegende sich als Magensack erweist, welcher mit dem Darmsacke bereits verbunden ist. Die Verbindungsstelle entspricht derjenigen Stelle des Schnittes (Fig. 52 E), wo das Lumen des Darmsackes durchgebrochen ist. Von der Richtigkeit dieser Vorstellung kann man sich aus dem folgenden Schnitte überzeugen, wo nur der ventrale Magensack durchschnitten ist (Fig. 52 F, *Pymv*), welcher genau dieselbe Lage zum cardialen Theile hat wie der dorsale Pylorus zur dorsalen Cardia (Fig. 52 D, *Mgrd*, *Pymd*). Auch der proximale Theil des Darmsackes ist getroffen (*Dsv*), welcher unter der äußeren Wand des ventralen Individuums verläuft und mit seinem blinden Ende der linken Peribranchialblase anliegt (Fig. 52 F*).

Aus diesen Schnitten ergiebt sich, dass die Entwicklung des Kiemenapparates beider Individuen auch in dieser Periode nicht gleichmäßig vor sich geht. Beide Individuen verhalten sich aber nun gerade umgekehrt. Denn während bei der Entwicklung der Kiemensäcke das dorsale dem ventralen bedeutend voreilte und bereits einen ziemlich weit entwickelten Kiemensack besaß, als der des ventralen erst ein einfacher Schlauch war, hat jetzt das ventrale bereits einen ganz geschlossenen Darmcanal, das dorsale hingegen erst die einzelnen Theile davon. Natürlich bleiben diese Unterschiede ebenfalls nur zeitweilig bestehen, denn später gleicht sich die Ausbildung des genannten Organs in beiden Individuen aus. Sie zeigen aber, dass keins von den beiden Individuen einen Vortheil vor dem anderen in der Schnelligkeit der Entwicklung hat, und dass die Unterschiede, welche man in gewissen Stadien zwischen ihnen antrifft, mehr von mechanischen, als von irgend welchen anderen (z. B. genetischen) Gründen bedingt sind: der Magensack verwächst mit dem Darmsacke im ventralen Individuum schneller als im dorsalen, weil beide Säcke bei jenem einander viel näher liegen als bei diesem. Durch dieselben mechanischen Ursachen kann man auch die Unterschiede

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

zwischen der Ausbildung der Kiemensäcke beider Individuen erklären (s. oben pag. 431 ff.).

Die Bildung des Anus fällt in die letzten Stadien der embryonalen Entwicklung und kann nur an den Querschnitten untersucht werden. Taf. 20 Fig. 57—57 C sind 4 Querschnitte aus einem zum Ausschlüpfen fertigen Embryo, wo zum ersten Mal der Anus sichtbar wird. Der Embryo ist viel weiter vorgeschritten als der, welchen wir so eben betrachtet haben; die Lage der Organe ist aber in ihm so wenig verändert, dass man sich ohne Mühe in den Querschnitten orientiren kann. In dem vordersten (Fig. 57) sind die beiden Individuen durch eine tiefe Rinne von einander getrennt. In beiden erkennt man die Querschnitte der Cardia und des Pylorus (*Mgr* und *Pym*), den Hinterdarm (*Ds*) und in dem dorsalen Individuum den After (*Anod*), mit dem der Darm in die entsprechende Cloacalhöhle mündet. Die Därme beider Individuen schauen mit ihren hinteren Enden nach den entgegengesetzten Seiten des Embryos: der des dorsalen nach links, der des ventralen nach rechts, und diese Lage ist aus den früheren Stadien verständlich. (Der After des ventralen Individuums ist in dem Schnitte nicht getroffen.) Obwohl ich die Bildung des Anus nicht unmittelbar beobachtet habe, so kann ich doch aus dem Verhältnis der Därme zu den Peribranchialsäcken beider Individuen schließen, dass er durch den Durchbruch der Wände beider erwähnten Organe an ihrer Verwachsungsstelle zu Stande kommt. Die Därme beider Individuen sind im Vergleich mit früher bedeutend erweitert.

Die eben besprochene Schnittserie lässt noch mehrere andere interessante Vorgänge am Darmcanal erkennen. An den folgenden Schnitten (Fig. 57 A, B und C) kann man ersehen, dass die Verbindung des dorsalen Magensackes mit dem entsprechenden Darmsacke bereits fertig ist. Der Schnitt Fig. 57 A, welcher von dem vorher betrachteten aus der 3. ist, hat im dorsalen Individuum den Ösophagus, den Magen und einen kleinen Theil des Darmes (*Dsd*) getroffen. Der Ösophagus ist im Anfangstheile und an der Mündung in den Magen durchschnitten. Pylorus und Cardia sind von einander durch einen großen Zwischenraum getrennt, worin die Magendrüse liegt (*Grdr*). Der Darm ist in seinem vorderen Theil durchschnitten; man sieht von ihm nur ein kleines Stück. Der Darm des ventralen Individuums ist dagegen in seiner ganzen Länge durchschnitten, so dass man seine Krümmung auf einmal übersehen kann. Der folgende Schnitt (Fig. 57 B) geht durch das Verbindungsrohr der Magensäcke. Nach links davon ist ein kleines Rohr sichtbar, welches

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

sich zum Pylorus zieht und in dessen Nähe aufhört: es ist die Verbindung zwischen Magen und Darmsack des dorsalen Individuums, wie man aus dem folgenden Schnitte (Fig. 57 C) sich leicht überzeugen kann. Hier nämlich ist dieser Theil des Darmes mit dem Pylorus (*Pymd*) verbunden, und die Verbindung des Magens- und des Darmsackes tritt bei *, in ihrer Continuität hervor. Die beiden Theile bilden ein Rohr mit 3 Erweiterungen; die größte von diesen ist der Schnitt durch den hinteren erweiterten Theil des Pylorus, hinter dem sich dieser bedeutend verengt und unter dem Verbindungsrohr der Magensäcke nach innen krümmt. (Zur Orientirung im Schnitte vgl. Fig. 55.) Dieses gekrümmte Rohr ist auf dem Schnitte durch seine mittlere Erweiterung dargestellt, welche sich nach innen etwas verengt und mit dem Darme (*Dsd*) verbindet, welcher nur in seinem Anfang durchschnitten ist.

Mit der Bildung der beiden After und dem Verwachsen des dorsalen Magen- und Darmsackes ist der Kiemendarmapparat beider Individuen fertig. Kiemensack und Darmcanal sind in beiden vollkommen gleich entwickelt. Von den 3 Verbindungsrohren zwischen den Theilen des ursprünglich einfachen und erst später doppelt gewordenen Darmcanals, also zwischen den Kiemensäcken, Darmsäcken und Magensäcken, bleibt nur das letzte lange Zeit bestehen und kann selbst in den ausgeschlüpften Larven sehr leicht nachgewiesen werden. Die beiden ersten schwinden ziemlich früh. Am ehesten verliert das Verbindungsrohr der Kiemensäcke sein Lumen und wird zu einem soliden, später in seine Elemente zerfallenden Strang. Das Rohr zwischen den Darmsäcken ist von Anfang an so kurz, dass es eher eine kurze Einschnürung des mittleren Theiles des Darmschlauches darstellt. Es verliert seine Bedeutung, sobald der Darm des ventralen Individuums sich ausgebildet hat. Wann es verschwindet, kann ich nicht genau angeben. Was endlich das Verbindungsrohr der Magensäcke betrifft, so büßt es am Ende der embryonalen Entwicklung sein Lumen ein und ist dann mehr ein Strang als ein Rohr, obliterirt aber erst nach dem Ausschlüpfen der Larve.

Schließlich muss ich noch eines Theils des Darmcanals gedenken, der eine ganz provisorische Rolle spielt und ein problematischer Anhang des Kiemendarmapparates ist. Es ist das Rohr, welches sich vom Magenschlauch früh abzweigt und in die primäre Leibeshöhle mündet (Taf. 18 und 19 Fig. 32, 39, 41, 48 *x*). Es lässt sich bis zu den Stadien unterscheiden, wo die beiden Magensäcke sich zu differenziren

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

beginnen (Taf. 19 Fig. 48). Alsdann wird es eng, verliert sein Lumen und verwandelt sich in einen Strang, welcher an den meisten Präparaten, wahrscheinlich in Folge des eintretenden Zerfalls, nicht mehr entdeckt werden kann. Einzelne Male habe ich ihn aber selbst bei den ausgebildeten Embryonen gesehen.

Aus dem Kiemensack der Embryonen von *Diplosoma* gehen 2 Rohre hervor, welche ich als Homologa der Epicardialröhren (van Beneden & Julin) betrachte und mit demselben Namen bezeichne. Die Anlage der Epicardialröhren zeigt sich (s. oben pag. 434) schon ziemlich früh als ein Paar kleine Ausstülpungen der Rückenwand des dorsalen Kiemensackes. Im ventralen Kiemensacke treten die beiden Epicardialröhren nicht gleichzeitig auf, sind nicht gleichartig angelegt und erscheinen auch etwas später als bei dem dorsalen Individuum. Zur Zeit der Bildung der Kiemenöffnungen sind sie aber in beiden Individuen gleichmäßig entwickelt, und da sie im ventralen oberflächlich liegen, während sie im dorsalen von anderen Organen bedeckt sind, so treten jene an den total betrachteten Embryonen viel deutlicher als diese hervor (Fig. 54 *Epcrv*). Immerhin zeigen Querschnitte noch einige Einzelheiten, die an den ganzen Embryonen nicht nachweisbar sind. Die uns schon so genau bekannte Serie Fig. 52—52 G erläutert uns auch den Bau der Epicardialröhren. Sie treten nämlich in den 3 hintersten Schnitten (Fig. 52 E, F und G) als 2 krumme, hohle Fortsätze des Kiemensackes (*Epcr*) hervor, die durch weite Öffnungen mit dem letzteren in Verbindung stehen. Sie begeben sich nach dem Eingeweidesack desselben Individuums und sind daher im dorsalen rechts, im ventralen links gekrümmt (Fig. 52 E und G, *Epcrd*, *Epcrv*). Bei ihrem Wachsthum richten sie sich nicht einander parallel, sondern bilden zusammen einen Ring. Ihre blinden Hinterenden liegen nicht in derselben Ebene, und daher können beide Röhren nicht auf dem nämlichen Schnitte angetroffen werden. Auf dem hinteren Schnitte (Fig. 52 G) ist die linke durchschnitten, auf dem vorderen (F) hingegen die rechte. Diese ist sowohl bei dem dorsalen, wie bei dem ventralen Individuum an ihrem Ende geknickt. Beide Röhren richten sich mit ihren blinden Enden zum Magen hin und stützen sich auf den bogenförmigen Theil desselben (Fig. 52 E). In dieser Region liegt gerade das Pericardium, und ich habe daher den Beziehungen beider Theile zu einander besondere Aufmerksamkeit geschenkt, bin aber dabei zu dem Schluss gekommen, dass sie sich nur berühren, ohne in irgend einen näheren Zusammenhang zu treten.

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

Später sind die Epicardialröhren sehr wenig verändert (Fig. 60, 60 A, 61 *Epcr*). Ihre Lage bleibt dieselbe, nur muss man eine starke Abflachung ihrer Wände notiren.

Peribranchialsäcke und Cloake. Die beiden Peribranchialsäcke erscheinen in der obigen Periode als kleine, dickwandige, ovale Blasen, die mit ihrer inneren Wand dem Kiemensack dicht anliegen. Die nächsten Vorgänge in ihnen äußern sich hauptsächlich im Wachsthum, wobei ihre Wände sich bedeutend abplatten (Taf. 20 Fig. 54). Demnach scheint es, dass ihr Wachsthum nicht auf Zellvermehrung, sondern auf Zelldehnung beruht. Wenn sich die Kiemen bilden, sind die beiden Säcke noch von einander entfernt (Fig. 52 A—F, *Pbr*). Erst am Ende der embryonalen Entwicklung wachsen sie nach der Rückenseite des Kiementheiles jedes Individuums hin und treffen dort zusammen. Durch ihre spätere Verwachsung, wobei ihre Höhlen zusammenfließen, kommt endlich auf der Rückenseite jedes Individuums die Cloake zu Stande, die alsdann durch die Cloakenöffnung nach außen durchbricht. Es ist mir nicht gelungen, eine vollständige Reihe der hierher gehörigen Stadien zu untersuchen; ich habe nur ziemlich späte Stadien gehabt, die aber die Bildung der Cloacalhöhle sehr deutlich erkennen lassen. Außerdem habe ich mehrere Details in der Bildung dieses Organs an einem viel besseren Object, nämlich an den Embryonen von *Didemnum cereum*, näher untersucht. Taf. 20 Fig. 57, 57 A und Fig. 60 A und 60 B sind Schnitte aus 2 einander ziemlich nahen Stadien, wo die Cloacalhöhle schon fertig und die Cloacalöffnung in der Bildung begriffen ist. In Fig. 60 A und 60 B sind 2 benachbarte Schnitte aus einem beinahe reifen Embryo abgebildet; der Schnitt Fig. 60 B geht durch den Rückentheil der Kiemensäcke und durch die ihm anliegenden Peribranchialsäcke. Diese liegen im Schnitte noch ziemlich von einander entfernt. In dem nächsten Schnitte, welchen ich hier nicht abgebildet habe, sind die beiden Säcke schon viel näher, aber noch nicht mit einander verwachsen. Dies ist erst in Fig. 60 A der Fall, wo an Stelle der beiden Säcke eine einzige Höhle liegt, die sich aber in 2 seitliche Zipfel auszieht, welche auf die Entstehung dieses Raumes (der Cloake) aus 2 symmetrischen Anlagen hinweisen.

Die Cloake ist jetzt noch nach außen geschlossen; ihre Öffnung ist zwar angelegt, steht aber noch nicht mit der Cloake in Verbindung. Sie erscheint nämlich genau vor der Mitte der Cloake als eine Einstülpung des Ektoderms (Fig. 57 *Clo*), deren Boden die Wand der Cloake berührt und damit verwächst. An der Verwachsungs-

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

stelle bricht dann die Öffnung durch, und so mündet die Cloake nach außen.

Kurz gefasst, der Peribranchialraum stellt mit der Cloake ausschließlich ein Product des Ektoderms dar, welches sich durch zweierlei Einstülpungen bildet. Die jüngsten von diesen sind die paaren Anlagen der Peribranchialsäcke, die ältere ist die mediane, unpaare Cloacaleinstülpung, die sich mit dem Derivat von jenen, nämlich der Cloake, verbindet. Die Cloacalöffnung steht demnach zu den peribranchialen Einstülpungen in keiner Beziehung und muss als eine Neubildung betrachtet werden, die sich zur Cloake eben so verhält wie die Ingestionsöffnung zum Kiemensacke.

Definitive Entwicklung des Nervensystems. Sie geht in beiden Individuen nicht gleichzeitig vor sich, jedoch haben beide am Ende der Embryonalperiode ein ziemlich gleich gebautes Gehirnganglion, und wenn auch in der Ausbildung des centralen Nervensystems solche Unterschiede bestehen, so beziehen sie sich hauptsächlich auf das Vorkommen einiger provisorischer Organe (wie der Sinnesblase) und des Rumpfmarkes beim dorsalen Individuum, welche dem ventralen fehlen. Diese Unterschiede finden ihre Erklärung in dem Entwicklungsgang des Nervensystems und in der Thatsache, dass die primäre Anlage desselben, also das Nervenrohr und seine vordere Erweiterung, die Gehirnblase, im dorsalen Individuum bleiben, während das Nervensystem des ventralen Individuums aus einer besonderen Anlage, dem lateralen Nervenrohr, seinen Ursprung nimmt. Da letzteres aber nur den primären Trichter und das definitive Gehirnganglion producirt, so ist es verständlich, dass bei dem ventralen Individuum keine Sinnesblase und kein Rumpf- und Rückenmark überhaupt angelegt werden. Demnach ist bei ihm die Entwicklung des Nervensystems viel einfacher als beim dorsalen, obwohl der Theil, welcher beiden Individuen gemein ist, nämlich der primäre Trichter, in beiden vollkommen gleiche Umwandlungen erleidet. Diese Unterschiede in der Anlage des Nervensystems beider Individuen veranlassen uns dazu, die Entwicklung derselben gesondert zu betrachten. Fangen wir mit dem Nervensystem des dorsalen Individuums an!

Der Bau des Nervensystems des dorsalen Individuums im Stadium der Bildung der Kiemenöffnungen lässt sich durch Taf. 20 Fig. 53 A erläutern. Diese stellt einen Theil der Fig. 53 bei stärkerer Vergrößerung dar. Man sieht die Ingestionsöffnung (*Igs*) und die ihr anliegenden Abtheilungen des centralen Nervensystems, nämlich den

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

Trichter (*Tr*), die Sinnesblase (*Sb*) und das Rumpfmark (*Rfm*). Letzteres, welches hinter dem Kiemensacke im Rumpfe liegt, ist ein dicker solider Strang; er zieht sich von vorn nach hinten und geht schließlich in das Rückenmark über. Die Hauptmasse des Rückenmarks, sein ganzer centraler Theil, besteht aus einer compacten, feinfibrillären Substanz; an der Peripherie liegt eine Schicht Ganglienzellen, die sich ganz gut färben lassen und in den Schnitten sehr deutlich hervortreten. Sie sind entweder birnförmig oder verästelt. Die früher so deutliche Gehirnanschwellung habe ich in diesen und auch späteren Schnitten nicht entdecken können; offenbar fließt sie mit dem Rumpfmark vollständig zusammen.

Das Rumpfmark schnürt sich nach vorn halsförmig ein (Fig. 53 A) und tritt so mit den beiden vorderen Organen, dem primären Trichter (*Tr*) und der Sinnesblase (*Sb*), in Verbindung. Diese beiden Organe, die von einem und demselben Punkte des Halses des Rumpfmarkes ausgehen, stehen gegen einander unter einem spitzen Winkel. Der Trichter liegt links von der Mediane, die Sinnesblase rechts. Jener ist spindelförmig geworden; sein mittlerer Theil ist etwas ausgebuchtet; nach vorn ist er zugespitzt und mit der vorderen Wand des Kiemensackes verwachsen, ohne aber in die Kiemenhöhle durchzubrechen. Die Sinnesblase hat bereits früher einen ziemlich hohen Entwicklungsgrad erreicht, so dass jetzt nur das Wachsthum der früher angelegten Theile zu constatiren ist. — Von den neu gebildeten Organen mag die Linse genannt werden, die sich ziemlich spät ausbildet und nun näher betrachtet werden soll.

Bei der Besprechung der früheren Stadien habe ich hervorgehoben, dass sich in der oberen Wand der Sinnesblase 3 Zellen ziemlich früh differenziren, welche wir als Linsenzellen bezeichnet haben. Sie zeichnen sich durch ihre bedeutende Länge, ihr helles Protoplasma und die Lage ihrer Kerne in ihren unteren Enden vor den übrigen Zellen der Sinnesblasenwand aus (Taf. 19 Fig. 40). In Bau und Lage erinnern sie lebhaft an die entsprechenden Zellen der Embryonen von *Distaplia*; diese Ähnlichkeit bezieht sich aber nur auf die jüngeren Stadien, denn ihre Verwandlung und die Bildung der Linse geht bei den erwähnten Species auf verschiedene Art vor sich. Während nämlich bei *Distaplia* alle 3 Linsenzellen bei der Bildung der Linse concurriren, ist bei *Diplosoma* nur eine einzige thätig, während die beiden anderen eine ganz provisorische Rolle spielen. Fig. 52 H zeigt einen Querschnitt durch die Sinnesblase des in Fig. 54 abgebildeten Embryos. Der Schnitt ist der

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

medianen Fläche der Sinnesblase parallel, so dass man ihre Elemente alle auf einmal übersehen kann. In der oberen Wand der Sinnesblase unterscheidet man zweierlei Zellen: rechts die Retinazellen (*Rt*), die nach unten in die Chorioideafalte (*Chf*) übergehen; links die 3 Linsenzellen, die man sehr leicht an der Beschaffenheit ihres Plasmas erkennt. Die 2 linken Linsenzellen liegen ganz außen, sind beinahe kugelförmig geworden und zeichnen sich besonders dadurch aus, dass ihr feinkörniges Plasma nach der Peripherie gedrängt ist, während ihr größter Theil von einer hellen Substanz eingenommen wird. Obwohl letztere ebenfalls kugelig ist und für die Linse gehalten werden könnte, so hat sie doch mit der echten Linse nichts zu thun; vielleicht könnte sie physiologisch ebenfalls als ein lichtbrechendes Medium functioniren, morphologisch aber ist sie von der echten Linse ganz verschieden. Die echte Linse bildet sich nur in einer von den 3 primären Linsenzellen, welche nach innen wandert, von den Retinazellen bedeckt wird und durch ihre viel unbedeutendere Größe sich von den übrigen Zellen unterscheidet, die ich als Linsenzellen nur wegen ihrer Homologie mit denen von *Distaplia*[1] bezeichnet habe. Die echte Linsenzelle (*L*) hat ebenfalls eine glashelle Substanz und ein feinkörniges Plasma, außerdem aber ein kleines kugelrundes Körperchen, das wegen seiner starken Lichtbrechung ins Auge fällt: es ist die Linse. In Folge ihrer Bildung im Inneren einer einzigen von den 3 Linsenzellen ist sie verhältnismäßig viel kleiner, als bei *Distaplia*, wo sich an ihrer Bildung 3 Linsenzellen betheiligen. Nach ihrer Bildung muss sie bei *Diplosoma* als eine Ausscheidung des Plasmas der Linsenzelle betrachtet werden.

Was den Rest der Sinnesblase betrifft, so ist er im Vergleich mit den früheren Stadien sehr wenig verändert. Wir können daher auf die Beschreibung verzichten und gehen zum primären Trichter über.

Obwohl dieser Theil des primären Nervenrohres dem Organ anderer Ascidien vollkommen entspricht, so weicht er in seinen weiteren Umwandlungen doch bedeutend davon ab. Er verwandelt sich nämlich bei *Distaplia* in den definitiven Trichter; desswegen habe ich ihn nicht primären Trichter, sondern einfach Trichter genannt. Bei *Diplosoma* hingegen ist er nicht nur die Anlage des

[1] Vgl. meine Morphologischen Studien etc. (s. oben pag. 412 Anm. 1) pag. 63.

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

definitiven Trichters, sondern auch des Gehirnganglions, und darum habe ich ihn auch als primären Trichter bezeichnet.

Das Gehirnganglion bildet sich aus dem primären Trichter erst sehr spät. Seine Anlage ist eine Anschwellung der Hinterwände des primären Trichters, wobei dieser im Längsschnitte birnförmig wird (Taf. 20 Fig. 65 $G + Tr'$), während sein Vorderstück cylindrisch bleibt und später in die Kiemenhöhle durchbricht. Dieses Stück belege ich mit dem Namen »definitiver Trichter«. Die eben angedeutete Anlage des Gehirnganglions, die eine geräumige Höhle enthält, buchtet sich immer weiter aus und trennt sich äußerlich durch zwei seitliche Rinnen vom definitiven Trichter ab. Seine Wände sind durch Zellvermehrung dicker geworden, dabei wird sein Lumen bedeutend verengt (Fig. 59 G, Tr'), bis es endlich vollkommen schwindet (Fig. 58 G, Tr'). Dann sitzt das Gehirnganglion als solider Knoten auf dem definitiven Trichter. (Fig. 58, ein Längsschnitt durch das dorsale Individuum, zeigt die Verhältnisse des Ganglions zum Trichter vollkommen deutlich.)

Die Verbindung des Ganglions mit den übrigen Theilen des centralen Nervensystems ist schon aus den Beziehungen seiner Anlage zum primären Trichter ersichtlich: indem dieser mit dem Rumpfmark durch seinen Hals in Verbindung steht, bleibt diese Verbindung auch für das Gehirnganglion bestehen.

Was den definitiven Trichter anlangt, so bleibt er bis zu den späten Stadien mit der Kiemenwand verwachsen. Endlich, kurz vor dem Schluss der Embryonalentwicklung, bricht er aber in die Kiemenhöhle durch und nimmt die Form eines nach vorn erweiterten Trichters an (Fig. 58 Tr').

Das Nervensystem des ventralen Individuums ist ein Product des aus dem Rückenmarkrohr sehr früh entstandenen lateralen Nervenrohres, dessen Entwicklung wir bis dahin verfolgt haben, wo es mit dem freien blinden Ende den Kiemensack erreicht und sich daselbst keulenförmig verdickt hat (Taf. 19 Fig. 40 C—F, *Lnr*). Der Embryo aus diesem Stadium ist in Fig. 39 abgebildet und, wie man sieht, noch nicht weit in seiner Entwicklung vorgeschritten. In seinem Kiemenschlauche hat die Einschnürung erst angefangen, und die Saugnäpfe treten bei ihm als kleine, halbkugelige Auftreibungen auf. Die beiden Anlagen der Kiemensäcke liegen äquatorial; diese Richtung nimmt auch das laterale Nervenrohr an.

Die weiteren Umwandlungen des lateralen Nervenrohres, speciell seines freien Endes, welches das Hauptinteresse darbietet,

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

sind mit der Änderung in der Lage des ventralen Kiemensackes verbunden. Wir haben oben pag. 431 ff. gezeigt, dass letzterer während seiner Entwicklung sich um seine Achse dreht. Das freie Ende, welches mit dem ventralen Kiemensack in derselben Weise fest verbunden ist, wie der primäre Trichter mit dem dorsalen, folgt diesen Umdrehungen des Kiemensackes. Es wächst bedeutend in die Länge, vertauscht, indem sich der ventrale Kiemensack nach vorn ausdehnt, ebenfalls seine ursprüngliche äquatoriale Lage mit einer meridionalen und liegt nun parallel der Längsachse des Kiemensackes (Taf. 19 Fig. 49). Von dieser Zeit ab ist es ziemlich schwer, das laterale Nervenrohr in seiner Länge in den ganzen Embryonen zu verfolgen, da sein hinterer und mittlerer Theil zwischen dem Kiemen- und Magenschlauch verborgen sind. Dabei verliert der mittlere Theil sein Lumen und erscheint als dünner Zellstrang, welcher sich nur unter besonders günstigen Umständen von den benachbarten Organen unterscheiden lässt. (Ein gelungenes Präparat ist in Fig. 49 dargestellt.)

Der keulenförmig verdickte Endtheil des lateralen Nervenrohres, welcher dem ventralen Kiemensack von der Rückenseite dicht anliegt, ist nun die Anlage des Gehirnganglions und des definitiven Trichters des ventralen Individuums. Er kann desswegen als Homologon des primären Trichters des dorsalen Individuums betrachtet werden und mag ventraler Primärtrichter heißen.

Während der Bildung der Kiemenöffnung, welche mit dem Schluss der Umdrehung des ventralen Kiemensackes zusammenfällt, nimmt der ventrale Primärtrichter eine axiale Stellung an. Er ist keulenförmig (Taf. 20 Fig. 53 *Trv*) und setzt sich hinten in den mittleren fadenförmigen Theil des Nervenrohres fort. Dieser kann nur eine kurze Strecke verfolgt werden, und da ich ihn weder in den totalen Präparaten noch in den Querschnitten nachweisen konnte, so glaube ich, dass jetzt die Verbindung des ventralen Primärtrichters mit der Ursprungsstelle des lateralen Nervenrohres bereits unterbrochen ist. Der Rest des mittleren Theiles des lateralen Nervenrohres bleibt jedenfalls in dem fadenförmigen hinteren Fortsatze des ventralen Primärtrichters, welchen wir oben erwähnt haben (Fig. 53 *Trv*).

Die weiteren Vorgänge im ventralen Primärtrichter, nämlich die Bildung des Ganglions und des definitiven Trichters daraus, spielen sich genau wie beim dorsalen Individuum ab und brauchen hier nur kurz berührt zu werden. Sie bestehen in der Verdickung der Rückenwand des Primärtrichters, welche die Anlage des Ganglions darstellt;

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

der übrig bleibende vordere Theil verwandelt sich in den definitiven Trichter, welcher am Schluss der Embryonalentwicklung in die Kiemenhöhle durchbricht (Taf. 20 Fig. 56 A).

Pericardium und Herz. Die Anlage des Pericardiums, welche im Stadium Fig. 48 als kleines Bläschen (Taf. 19 Fig. 51 *Ped*) unter dem pylorischen Fortsatz des Magensackes auftritt, hat ein sehr enges Lumen und ziemlich dicke Wände. In den nächsten Stadien wächst das Bläschen bedeutend, zieht sich in die Länge und wird oval. Gleichzeitig sind seine Wände viel dünner geworden und sehen schließlich wie ein Endothel aus (Fig. 60 *Ped*).

Die Entwicklung des Herzens kann hier kurz besprochen werden, da sie sich gar nicht von der schon öfter bei den Tunicaten beschriebenen Art unterscheidet. Es kommt erst spät zum Vorschein und legt sich durch Einstülpung der äußeren, dem Magen zugekehrten Wand des Pericardiums an (Taf. 20 Fig. 61 *Ped*, *Hz*). Die Wände derselben sind etwas dicker als die des Pericardiums; die Herzhöhle mündet in die primäre Leibeshöhle. Bei dem zum Ausschlüpfen reifen Embryo sind Pericardium und Herz bedeutend gewachsen und bestehen aus abgeplatteten endothelartigen Zellen.

Bildung der Knospen. Die beiden Individuen der Zwillingslarve von *Diplosoma* fangen schon vor dem Ausschlüpfen der Larve an, sich ungeschlechtlich zu vermehren. Jedes von ihnen bildet nämlich eine Knospe, die bis zum Ausschlüpfen der Larve rudimentär bleibt und erst nach dem Festsetzen sich weiter entwickelt. Die beiden Knospen (Taf. 20 Fig. 56 *Kn*) sind sehr einfach, nämlich nichts Anderes als Ausstülpungen der Wand des Ösophagus, welche sich in 2 ungleich große blinde Säcke erweitert. Keine anderen Organe des künftigen Ascidienleibes sind in diesen Knospen vorhanden. Ich habe die Entwicklung der so einfach angelegten Knospen einstweilen nicht speciell studirt, kann aber nach dem, was ich beim Überblick über die Präparate wahrgenommen habe, behaupten, dass die beiden erwähnten Aussackungen die Anlagen des ganzen Kiemendarmapparates sind. Aus der einen davon bilden sich Kiemensack und Ösophagus, aus der anderen Magen und Darm.

Meine Ergebnisse in Bezug auf die Knospenanlage stimmen nicht vollkommen mit denen der anderen, freilich wenigen Beobachter überein. Pizon[1], welcher die Knospung bei *Astellium spongiforme*

[1] A. Pizon, Sur la blastogénèse chez la larve d'*Astellium spongiforme*, in: Compt. Rend. Tome 112 1891 pag. 166—168.

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

Giard (das er für *Diplosoma Rayneri* = *Dipl. Listeri* hält) studirte, giebt an, 1) dass sich die Knospe nur an dem dorsalen Individuum (oozoïde der französischen Autoren) bildet und 2) dass sie sich als Divertikel der peribranchialen Membran anlegt. Ich kann weder die eine noch die andere von diesen Behauptungen bestätigen. Die Knospen werden in beiden Individuen gleichzeitig angelegt. In Bezug auf ihre Entstehung gehören sie unzweifelhaft wie die der Didemniden zum Typus der ösophagealen Knospen.

4. Einige Bemerkungen über die Metamorphose von Diplosoma Listeri.

Zum Schluss der Beschreibung der embryonalen Vorgänge will ich hier noch einige Beobachtungen über die Metamorphose von *Diplosoma* mittheilen. Sie beziehen sich nur auf einige Erscheinungen derselben, und zwar hauptsächlich auf die Entwicklung der gemeinschaftlichen Cloake und deren Öffnung, die sich in den ersten Tagen der Metamorphose abspielt.

Die Larve setzt sich am 1. Tage des freien Lebens fest, und zwar nach dem Typus, welcher bereits bei mehreren Ascidien, hauptsächlich den einfachen und socialen, beschrieben worden ist. Sie heftet sich nämlich mit ihren Saugnäpfen der Unterlage an und beginnt die inneren Theile ihres Schwanzes, die Muskelhülle und die Chorda, in die Leibeshöhle einzuziehen. Die Schwanzmuskeln mit der Chorda dazwischen ziehen sich zusammen und nehmen die bekannte Gestalt wie Korkzieher an. Durch diese Contractionsbewegungen geht der Schwanz allmählich in die Leibeshöhle der Larve über und zieht die epidermoidale Hülle mit sich hinein, so dass die Cellulosehülle leer am Hinterende der Larve angeheftet ist und endlich ganz schwindet. Die Einzelheiten dieses Vorganges werde ich bei der Betrachtung der Metamorphose von *Didemnum cereum*, wo ich sie genauer zu studiren Gelegenheit hatte, näher beschreiben. Die Degeneration der eingezogenen Schwanzorgane habe ich anderswo[1] genau beschrieben und kann auf diesen Aufsatz verweisen. Den Untergang anderer provisorischer Organe, namentlich der Sinnesblase, will ich ebenfalls bei der Betrachtung der Entwicklung von *D. cereum* näher beschreiben.

[1] Morphologische Studien etc. 2. Theil in: Morph. Jahrb. 20. Bd. 1893 pag. 449 ff. (pag. 506).

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

Hier begnüge ich mich mit der Beschreibung der Bildung der gemeinschaftlichen Cloake. Einige Tage nach dem Festsetzen hat die junge, nur aus 2 Individuen bestehende Colonie von *Diplosoma Listeri* eine ausgebildete Cloake mit äußerer Öffnung (Taf. 20 Fig. 63). Die junge Colonie ist dann kuchenförmig, durch ihren breiten basalen Theil an der Unterlage fixirt und hebt sich kuppelförmig hervor. Auf der Spitze der Oberfläche bemerkt man eine große rundliche Öffnung (*Clof*), die in eine geräumige, ziemlich unregelmäßige Höhle des Mantels führt. Diese ist nichts Anderes als die gemeinschaftliche Cloake, in welcher nun die beiden Individuen eingeschlossen sind. Die Untersuchung solcher in toto betrachteter junger Colonien führt also zu dem Schluss, dass die gemeinschaftliche Cloake sich im Cellulosemantel bildet und ausschließlich das Product desselben ist. Die Untersuchung von Schnitten aus verschiedenen Stadien der Metamorphose dient nur zur Bestätigung der eben ausgesprochenen Behauptung. Sie zeigt nämlich, dass von den beiden oben erwähnten Theilen des cloacalen Apparates die Höhle am frühesten angelegt ist, und dass erst, nachdem sie bereits ziemlich weit entwickelt ist, die Öffnung zum Vorschein kommt. Fig. 62 stellt einen Längsschnitt durch eine junge diontische Colonie noch ohne Cloacalöffnung dar. Die Celluloschülle ist ziemlich stark und zeichnet sich durch die oben pag. 442 beschriebene wabenförmige Structur aus. In der Substanz des Cellulosemantels bemerkt man überall unregelmäßige Lacunen, von denen einige bereits große Höhlen repräsentiren, während die anderen noch ziemlich klein sind (*Clk*). Die geräumigste von diesen Höhlen liegt unter der äußeren Oberfläche des Cellulosemantels gerade da, wo später die Cloacalöffnung auftritt, und ist offenbar durch das Zusammenfließen mehrerer kleiner Höhlen entstanden. Sie liegt ziemlich oberflächlich, so dass die Celluloseschicht über ihr nur als dünne Lamelle erscheint. Diese große Höhle ist eben die, welche später nach außen durch die Cloacalöffnung durchbricht. Obwohl die Cloacalhöhle als zerstreute kleine Lacunen auftritt, so kann man doch schon bemerken, dass die größeren von ihnen den Cellulosemantel in 2 Lamellen, eine basale und eine äußere, scheiden. Außerdem ist zu bemerken, dass um die beiden Individuen eine dünne Schicht von Cellulosesubstanz bleibt, welche eine eigene Hülle der Individuen darstellt.

Die eben hervorgehobenen Vorgänge im Cellulosemantel führen später zu der vollständigen Ausbildung der gemeinschaftlichen Cloake. Taf. 20 Fig. 64 ist ein Längsschnitt genau durch die

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

Cloacalöffnung der in Fig. 63 abgebildeten jungen Colonie. Die Öffnung ist sehr weit, ragt wie ein Schornstein hervor und führt in eine geräumige Höhle, welche bereits den ganzen Cellulosemantel durchsetzt; die Entstehung der letzteren aus den eben beschriebenen Lacunen kann keinem Zweifel unterliegen. In Folge der Ausbildung dieser Höhle spaltet sich die Cellulose in 2 dünne Lamellen, die wir bereits oben erwähnt haben. Die beiden in der gemeinschaftlichen Höhle eingeschlossenen Individuen sind an den Lamellen durch die Überreste der ursprünglich compacten Cellulose befestigt, speciell an der basalen durch einen fadenförmigen Funiculus aus Cellulose. Verfolgt man diesen Funiculus etwas genauer, so kann man sehr leicht seinen Zusammenhang mit den partiellen Cellulosehüllen beider Individuen nachweisen. Diese setzen sich nämlich nach hinten fort, ziehen sich aus und stellen so den Funiculus dar. Vergleicht man dieses Verhalten der beiden Individuen der jungen Colonie zu ihrer gemeinschaftlichen Cellulosehülle mit dem, was wir von der älteren Colonie oben pag. 376 beschrieben haben, so findet man leicht, dass in der Colonie von nur 2 Individuen bereits dieselbe Fixation ausgebildet ist, wie bei den ausgebildeten Colonien; und diese ist durch die Spaltung der zuerst soliden Cellulose entstanden.

Erklärung der Abbildungen

auf den Tafeln 17—20.

Alle beziehen sich auf die Entwicklung von *Diplosoma Listeri*. Die gleichen Buchstaben mit dem Zusatz *d* oder *v* bezeichnen die gleichen Organe des dorsalen, resp. ventralen Individuums; der Zusatz *r* oder *l* bedeutet rechtes resp. linkes von den Organen eines und desselben Individuums. Die Vergrößerung beträgt, wo nicht anders angegeben, stets 145 mal.

A, *a* vorn
Abs Augenblase (Sinnesblase)
Ano Analöffnung
Apl Sinnesplatte
B, *Bp* Blastopor
Cel Cellulosemantel
Ch Chorda
Chf Chorioidealfalte
Chh Chordahöhle
Cind Cellulosehülle der Individuen
Ckh gemeinschaftliche Cloacalhöhle
Clk Cellulosclacune
Clm obere, *Cln* untere Cellulosclamelle
Clo Cloacale Öffnung
Clof Öffnung der gemeinschaftlichen Cloacalhöhle
Cr Cornea
Crdr Magendrüse
Cz Zellen des Cellulosemantels
D, *d* dorsal
Dh primäre Darmhöhle

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

Dms Seitenschlauch der primären Darmhöhle
Dp Darmplatte
Ds Darmsack
Dz Dachzelle
Ec Ektoderm
Ei Ei
En Entoderm
Ens Endostyl
Epcr Epicardialrohr
F, Fol Follikel
Fn Funiculus
G definitives Gehirnganglion
Gb Gehirnblase
Gg provisorisches Gehirnganglion
Hz Herz
Igs Ingestionsöffnung
K Kieme
Kb Keimbläschen
Kc Kalymmocyte
Kcp Kalymmocytenpfropf
Kf Kiemenspalte oder Keimfleck
Kh Kiemenhöhle
Kn Knospe
Ks Kiemensack
Ksp Kernspindel
L echte Linsenzelle
Lnr laterales Nervenrohr
Lz Linsenzelle
Mg Magen
Mgr cardialer Theil des Magens
Mgs Magenschlauch
Ms Mesoderm
Msk Muskeln des Schwanzes
Msn Mesenchym
Nl lateraler Nerv
Np Nervenplatte oder Neuroporus
Nr Nervenrohr
Nri Nervenrinne
Oes Ösophagus
Oln obere Lippe des Nervenrohres
p hinten
Pbr Peribranchialblase
Pcd Pericardium
Pyen prägastrales Entoderm
Plt pelottenförmiges Organ
Pym Pylorus des Magens
R Rectum
Rfm Rumpfmark
Rm Rückenmark
Rt Retina
Rz Rumpftheil des Cellulosemantels
Sb Sinnesblase, *Sbh* ihre Höhle
Sn saugnapfförmiges Organ
Sw Schwanz
Sz Schwanztheil des Cellulosemantels
Tr primärer Trichter
Tr' definitiver Trichter
v ventral
Vb Verbindung zwischen den Kiemen und dem Darmsack
Vbdm Verbindung zwischen den beiden Darmsäcken
Vbmg Verbindung zwischen den Magensäcken
x hinterer hohler Fortsatz des Magenschlauches.

Taf. 17.

Fig. 1. Querschnitt durch ein geschlechtsreifes Individuum.
Fig. 2. Querschnitt durch ein geschlechtsreifes Individuum mit zwei verschieden weit entwickelten Eiern.
Fig. 3. Zweitheilung des Eies.
Fig. 4. Viertheilung des Eies.
Fig. 5, 5 A. Achttheilung des Eies im Profil (Fig. 5) und von oben (5 A).
Fig. 6, 6 A. Stadium der 10 Blastomeren von der ventralen (Fig. 6) und der dorsalen (Fig. 6 A) Seite.
Fig. 7, 7 A und B. Ventrale (Fig. 7), dorsale (Fig. 7 A) und seitliche (Fig. 7 B) Ansicht des Stadiums von 14 Blastomeren.
Fig. 8. Ektodermscheibe eines etwas weiter entwickelten Eies als das in Fig. 7 abgebildete.

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

Fig. 9, 9 A. Ventrale (Fig. 9) und dorsale (Fig. 9 A) Ansicht des Eies im Stadium von 18 Blastomeren.
Fig. 10, 10 A. Ventrale (Fig. 10) und dorsale (Fig. 10 A) Ansicht des Eies im Stadium von 24 Blastomeren.
Fig. 11, 11 A. Ventrale (Fig. 11) und dorsale (Fig. 11 A) Ansicht des Eies im Stadium von 28 Blastomeren.
Fig. 12. Profilansicht des Eies im Stadium zwischen 28—44 Blastomeren.
Fig. 12 A. Wirklicher Schnitt durch ein etwas jüngeres Ei als das in Fig. 12 abgebildete.
Fig. 13, 13 A. Ventrale (Fig. 13) und dorsale (Fig. 13 A) Ansicht des Eies im Stadium von 44 Blastomeren.
Fig. 14. Das Ei im Beginn der Quertheilung der Blastomeren.
Fig. 15. Querschnitt durch die Gastrula.
Fig. 16. Gastrula von der Rückenseite.
Fig. 17. Gastrula im optischen Frontalschnitte, um die Vertheilung der Mesodermzellen zu zeigen.
Fig. 18. Blastopor und angrenzende Theile des Ektoderms aus einem Ei unmittelbar vor dem Schluss des Blastopors.
Fig. 19. Gastrula im Profil. Nach dem Schluss des Blastopors.
Fig. 20. Profilansicht des Embryos bei der Bildung der Nervenplatte.
Fig. 21. Frontaler optischer Schnitt des Embryos bei der Bildung der Nervenrinne.
Fig. 21 A und B. Wirkliche Frontalschnitte durch das in Fig. 21 abgebildete Ei.
Fig. 22. Dorsalansicht des Embryos beim Schluss des hinteren Theiles der Nervenrinne.
Fig. 23. Dorsalansicht eines Embryos mit noch nicht ganz geschlossenem Nervenrohr.

Taf. 18.

Fig. 24—24 F. Querschnittserie durch ein Stadium, das dem in Fig. 23 abgebildeten sehr nahe steht.
Fig. 25. Profilansicht eines Embryos bei der Bildung des Schwanzes.
Fig. 26—26 B. Drei Längsschnitte durch den Embryo bei der Bildung der primitiven Darmhöhle. Vergr. 240 mal.
Fig. 27. Dorsalansicht eines Embryos mit ausgebildeter primärer Darmhöhle und mit geschlossenem Nervenrohr.
Fig. 28. Längsschnitt durch einen älteren Embryo als der in Fig. 27 abgebildete.
Fig. 29—29 D. Serie von Querschnitten durch den Embryo aus dem Stadium der Fig. 27 (Fig. 29, 29 A = 530 mal, Fig. 29 B—D = 145 mal vergr.).
Fig. 30. Profilansicht eines Embryos bei der Bildung des lateralen Nervenrohres.
Fig. 31. Profilansicht eines Embryos bei der Bildung des Kiemen- und des Darmschlauches (rechte Seite).
Fig. 32, 32 A. Profilansicht eines Embryos beim Auftreten der Saugnäpfe. Fig. 32 von der rechten, Fig. 32 A von der linken Seite.
Fig. 33. Dorsalansicht eines Embryos bei der Bildung der Sinnesblase und des primären Trichters.
Fig. 34. Dorsalansicht eines älteren Embryos als der in Fig. 33 abgebildete.

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

Fig. 35—35 E. Querschnittserie durch einen Embryo ähnlich dem in Fig. 34. Vergr. 530 mal.
Fig. 36—36 C. Querschnittserie durch die Bildungsstelle der ventralen Peribranchialblasen.

Taf. 19.

Fig. 37. Optischer Querschnitt durch den Embryo bei der Einschnürung des Kiemen- und Darmsackes.
Fig. 37 A. Ventralansicht desselben Embryos, um die Verhältnisse der Darmsäcke zu erläutern.
Fig. 38. Profilansicht eines etwas weiter vorgeschrittenen Embryos. Vergr. 240 mal.
Fig. 38 A. Querschnitt durch denselben Embryo. Vergr. 240 mal.
Fig. 39. Profilansicht eines Embryos mit ausgebildeten dorsalen und ventralen Peribranchialblasen.
Fig. 40—40 J. Querschnittserie aus dem Embryo Fig. 39. Vergr : Fig. 40—40 G = 240 mal; H und J = 530 mal.
Fig. 41. Querschnitt durch einen Embryo aus dem Stadium der Bildung des Endostyls im dorsalen Individuum.
Fig. 42. Vorderansicht eines etwas jüngeren Embryos als der in Fig. 39 und 40.
Fig. 42 A. Ventralansicht desselben Embryos.
Fig. 43—47. Vordere Ansichten des Embryos in verschiedenen Stadien des ventralen Kiemendarmapparates.
Fig. 43 A und 45 A. Querschnitte durch die Celluloseplatten der Embryonen Fig. 43 und 45. Vergrößerung 530 mal.
Fig. 48. Profilansicht des Embryos aus dem Stadium der Einschnürung des Magenschlauches (jünger als Fig. 43).
Fig. 49. Profilansicht eines Embryos aus dem Stadium der Bildung der Kiemenspalten.
Fig. 50—50 D. Querschnittserie durch das Stadium der Fig. 45.
Fig. 51—51 E. Querschnittserie durch den dorsalen Magensack aus dem Stadium der Fig. 48. Vergrößerung 530 mal.

Taf. 20.

Fig. 52—52 G. Querschnittserie durch den Embryo der Fig. 51.
Fig. 52 H. Querschnitt durch die Sinnesblase desselben Embryos. Vergrößerung 530 mal.
Fig. 53. Profilansicht des Embryos aus dem Stadium der Ausbildung des pylorischen Theiles des Magensackes und des Nervenrohres des ventralen Individuums.
Fig. 54. Vorderansicht eines Embryos mit ausgebildeten Epicardialsäcken.
Fig. 55. Ein beinahe reifer Embryo.
Fig. 56. Ein zum Ausschlüpfen fertiger Embryo (Profilansicht).
Fig. 56 A. Das ventrale Individuum desselben von der Rückenseite.
Fig. 57—57 C. Querschnittserie durch den Embryo im Stadium der Fig. 56.
Fig. 58. Längsschnitte durch das dorsale Individuum eines ausgebildeten Embryos.

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

Fig. 59. Querschnitt durch das dorsale Individuum eines etwas jüngeren Embryos als den der Fig. 58.
Fig. 60—60 B. Querschnittserie durch den Embryo aus einem Stadium zwischen den Fig. 55 und 56.
Fig. 61. Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo als den der Fig. 53.
Fig. 62. Querschnitt durch die fixirte Larve zur Zeit der Ausbildung der gemeinschaftlichen Cloake.
Fig. 63. Eine 2 Wochen alte Colonie mit der ausgebildeten Öffnung der gemeinschaftlichen Cloake.
Fig. 64. Querschnitt durch die Colonie Fig. 63 im Bereiche der Cloacalöffnung.
Fig. 65. Längsschnitt durch das dorsale Individuum aus einem etwas jüngeren Stadium als dem der Fig. 55.