

## Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien.

### 2. Über die Entwicklung von *Didemnum niveum*.

#### 3. Allgemeiner Theil.

Von

**Prof. W. Salensky**

in Odessa.

---

Mit 4 Zinkographien und Tafel 21—24.

---

### 2. Über die Entwicklung von *Didemnum niveum*.

Die Didemniden stehen den Diplosomiden im System am nächsten: sie bilden mit ihnen eine Gruppe, welche sich vor den anderen Synascidien durch viele Eigenthümlichkeiten im Bau und in der Fortpflanzung auszeichnet. Die beiden erwähnten Familien lassen sich von einander ziemlich gut durch die Zahl ihrer Stigmenreihen unterscheiden, aber der wichtigste Unterschied zwischen ihnen bezieht sich auf ihre Entwicklung. Während nämlich die Diplosomiden immer Zwillingslarven erzeugen, deren Entwicklung in dem 1. Theile dieser Abhandlung beschrieben worden ist<sup>1</sup>, schlüpfen aus der Colonie der Didemniden einfache Larven aus. Im äußeren Habitus aber und im Bau sind die Larven beider Familien einander so ähnlich, dass man von vorn herein in der Entwicklung der Didemniden mehrere Anknüpfungspunkte an die der Diplosomiden erwarten konnte. Da nun die Entwicklung von *Didemnum* schon deswegen, weil sie zur Bildung einer einfachen Larve führt, der der übrigen Aseidien viel näher stehen muss als die der Diplosomiden, so erhält sie dadurch ein besonderes Interesse. Man darf namentlich erwarten, dass

---

<sup>1</sup> S. oben pag. 368 ff.

sie gewissermaßen einen Übergang zwischen den einfachen Entwicklungsvorgängen der Ascidien überhaupt und den complicirten der Diplosomiden darstelle, welcher die letzteren etwas aufklären könnte. Diese Überlegung hat sich dann auch als vollkommen berechtigt erwiesen. Von Beginn meiner Studien über die Entwicklung von *Didemnum* an bin ich zur Überzeugung gekommen, dass diese in nächster Beziehung zu der der Diplosomiden steht, und dass durch die Vergleichung dieser beiden Ontogenesen sehr Vieles in der Entwicklung der Diplosomen aufgeklärt wird. Da meine Absicht aber hauptsächlich die Untersuchung der Organogenese von *Didemnum* war, so habe ich in meinen Studien hauptsächlich diese Vorgänge beachtet, die Furchung und Keimblätterbildung hingegen nur beiläufig untersucht, und zwar nur so weit, wie sie mir für das Verständnis der Organogenese dienen konnten.

Das Material, an dem ich arbeitete, wurde aus Villefranche bezogen. Bei meinem Aufenthalt in Villefranche habe ich eine Anzahl Colonien von einem *Didemnum* in Spiritus conservirt. Nach meiner früheren Bestimmung glaubte ich, dass diese dem *D. cereum* angehörten; es waren zwar in der That einige Exemplare von dieser Species dabei, aber die Hauptmasse der Colonien, die ich studirt habe, gehören einer anderen Species an und stehen dem *D. niveum* am nächsten.

Meine Collection der Colonien erwies sich bei der Untersuchung als sehr gut erhalten und für Schnitte gut geeignet. Die Manipulationen, die ich anwendete, sind dieselben, welche ich für *Diplosoma* angegeben habe (s. oben pag. 372 ff.). Die Eier habe ich aus den Colonien herausgeschält und theilweise in toto, theilweise auf Schnitten untersucht. Bei dem Studium der total gefärbten und aufgehellten Embryonen gewinnt man außerordentlich viel, was die Topographie der Organe in verschiedenen Stadien betrifft. Die Untersuchung der Schnitte dient einerseits zur Controlle der an den totalen Embryonen gewonnenen Resultate, andererseits zum Nachweis der feineren Structur der Organe, welche an den ganzen Eiern nicht so deutlich hervortritt. Der Bau der Embryonen ist sehr complicirt, desswegen ist es sehr schwer, sich allein an den Schnitten zu orientiren; die Untersuchung der ganzen Embryonen ist deshalb sehr wichtig, da sie uns einen allgemeinen Einblick in die Topographie des Embryos giebt und das Verständnis der Schnitte erleichtert.

In technischer Beziehung ist die Untersuchung der Eier von *Didemnum* viel bequemer als die derjenigen von *Diplosoma*.

indem jene viel weniger Dotter enthalten und desswegen nicht so bröckelig sind wie diese. Die Methode, die ich hier anwendete, ist dieselbe wie für *Diplosoma* (Herausheben der Eier aus der Colonie, Färben in toto mit Boraxcarmin, Nachfärben der Schnitte mit Hämalaun und Aufhellen durch Toluol). Man kann aber dieses Verfahren bedeutend vereinfachen, wenn man, anstatt die Eier aus der Colonie herauszuschälen — was bei *Didemnum* viel schwieriger ist als bei *Diplosoma* — die ganze Colonie in feine Schnitte zerlegt. Man bekommt dadurch eine Reihe ausgezeichneter Schnitte der verschiedenen Stadien, in denen man sich leicht orientiren kann, wenn man vorher den Bau der Embryonen an den gefärbten und total betrachteten Eiern kennen gelernt hat.

a. Allgemeine Orientirung. Entwicklung des Eies. Furchung  
(Taf. 21 Fig. 66—72).

Die Colonien von *Didemnum* zeichnen sich vor denen von *Diplosoma* dadurch beträchtlich aus, dass sie keine gemeinschaftliche Cloacalhöhle besitzen. Ihr Cellulosemantel, welcher wie der von *Diplosoma* eine wabenförmige Structur hat, enthält in seinem Innern eine Menge Lücken, worin die Individuen und auch die Eier in verschiedenen Stadien eingebettet sind. Mit der Abwesenheit der gemeinschaftlichen Cellulosehöhle hängen einige Eigenthümlichkeiten im Bau der Ascidiozoiden, wodurch sich *Didemnum* von *Diplosoma* unterscheidet, zusammen. Die Individuen von *Didemnum* nämlich haben keine Fixationsfortsätze, welche bei *Diplosoma* immer vorhanden sind und für die Befestigung der Individuen am basalen Blatt des Cellulosemantels dienen; sie haben ferner die eigene Cellulosehülle nicht, welche den Individuen von *Dipl.* eigen ist. Die Individuen von *Did.* hängen der Cellulosehülle nur mit ihren vorderen Enden an, während ihre hinteren Enden in den Celluloselacunae frei liegen. Demgemäß weicht *Did.* auch in der Brütung der Eier von *Dipl.* ab.

Der Eierstock von *Didemnum* ist in der Beziehung dem von *Diplosoma* ähnlich, dass er keinen Ausführungsgang hat. Er liegt ganz hinten im Ascidiozoid und besteht aus einer Anzahl verschieden entwickelter Eier. Die reifen Eier treiben die Haut des Ascidiozoids wie einen Sack hervor. Das Ei wird auch hier abgesehürt und fällt, in die Follikelhaut und das Ektoderm eingehüllt, in die Cellulosehöhle. Es liegt aber in dieser ganz frei, ohne an der Wand

befestigt zu werden, wie es bei *Diplosoma* der Fall ist. Desswegen fallen die Eier von *Did.* aus den Schnitten viel leichter heraus als die von *Dipl.*, und man könnte daher vermuthen, dass auch die Larve viel leichter ausschlüpfe als die von *Dipl.*, indessen begegnet sie bei ihrer Evacuation bedeutenden Hindernissen in den ziemlich complicirten Celluloselacunen.

Die Entwicklung der Eier von *Didemnum* bietet manche wichtige Eigenthümlichkeiten dar, welche mich veranlasst haben, sie genauer zu studiren. Meine Beobachtungen beziehen sich aber nur auf die mittleren und späteren Stadien, die allerjüngsten hingegen habe ich nicht speciell untersucht.

Taf. 21 Fig. 66 stellt einen Schnitt durch einen Theil des Eierstocks von *Didemnum* dar, der 3 wesentliche Stadien des Eies zusammen getroffen hat. Das jüngste von den 3 Eiern (Fig. 66  $\alpha$ ) befindet sich im Stadium der Bildung der Kalymmocyten; es enthält einen Follikel und darin die Eizelle oder Ovogonie, welche den ganzen Follikelraum einnimmt und aus einem Dotter und einem Keimbläschen besteht. Das Follikelepithel tritt als eine einzige Zellschicht auf, die sich durch ihre intensive Färbung vor der Eizelle auszeichnet. Nach außen ist es durch eine feine Cuticula begrenzt, nach innen sind die Epithelzellen von der Eioberfläche nicht abgegrenzt. Einige von diesen Zellen ragen in die Dottermasse hinein; man trifft sogar welche, die sich vollkommen vom Follikelepithel getrennt haben und ins Ei eingewandert sind. Die letzteren werden weiter unten (pag. 493) genauer besprochen. Der Dotter stellt eine scheinbar homogene, sich zu den Farben indifferent verhaltende Masse dar, in welcher sich erst bei stärkeren Vergrößerungen manche merkwürdigen Verhältnisse erkennen lassen. Bei der Betrachtung des Eies mit der Öl-immersion  $\frac{1}{12}$  von ZEISS kann man darin zwei Bestandtheile nachweisen: 1) eine homogene Masse, die als Grundsubstanz oder Deutoplasma zu deuten ist, und 2) eine reticuläre feinkörnige Substanz, welche jene in verschiedenen Richtungen durchsetzt und ein schönes Netz bildet, das vom Centrum des Eies bis zur Oberfläche reicht und als Protoplasma oder Protoleclith bezeichnet werden mag. Bau und Vertheilung dieser Substanz werden durch Fig. 66 A, welche einen Theil des Eies  $\alpha$  (Fig. 66) bei Immersion  $\frac{1}{12}$  zeigt, erläutert. Das Keimbläschen bietet in seinem Bau wenig Hervorragendes dar. Es stellt wie bei allen Ascidien eine Blase voll homogenen Kernsaftes dar, in deren Innerem ein Chromatinnetz gespannt ist, welches nach der Peripherie mit der Kernmembran

zusammenfließt (Fig. 66  $\alpha$ ,  $Kb$ ). An dem einen Pole des Keimbläschens tritt im Inneren an den gefärbten Schnitten sehr deutlich der Keimfleck ( $Kf$ ) hervor.

Das oben beschriebene Stadium werden wir als Ausgangspunkt für die Betrachtung der weiteren Vorgänge nehmen, welche sich hauptsächlich 1) in der Bildung der Kalymmocyten, 2) in den Umwandlungen des Dotters und des Keimbläschens und 3) in der Reifung des Eies äußern.

**Bildung der Kalymmocyten.** Die beiden jüngsten Stadien des Eies,  $\alpha$  und  $\beta$  (Fig. 66), weichen in ihrem Bau von einander besonders dadurch ab, dass in  $\alpha$  erst sehr wenige Kalymmocyten, in  $\beta$  hingegen eine ganze Schicht davon im Eie vorhanden sind. Untersucht man die beiden Eier bei starker Vergrößerung (Fig. 66 A und B), so trifft man verschiedene Stadien der Kalymmocyten an und darf daraus schließen, dass in dem jüngsten Ei dieser Process etwa begonnen hat und in dem älteren noch nicht vollendet ist. Die Durchmusterung des Follikelepithels beider Eier zeigt die verschiedenen Stadien der Kalymmocyten.

Ich habe schon oben bemerkt, dass in dem jüngsten Ei nicht alle Follikelzellen in einer und derselben Ebene liegen und dass manche nach innen, in die Eizelle hineinragen. Man erkennt diese Zellen an ihrer birnförmigen Gestalt, welche um so mehr ausgeprägt ist, je mehr die Zelle aus dem Verbande der Epithelschicht heraustritt und in die Eizelle hineinragt. In Fig. 66 A und 66 B sind mehrere solche Zellen abgebildet ( $a, b, d, e$ ), welche die verschiedenen Stadien der Abtrennung der Follikelzellen oder der Bildung der Kalymmocyten darstellen. Die Zelle  $a$  weicht noch am wenigsten von den übrigen Zellen des Follikelepithels ab; ihr innerer, der Eizelle zugekehrter Theil breitet sich aus, und die Zelle nimmt dadurch die Gestalt einer Birne an; in  $b$  ist diese Änderung noch mehr ausgeprägt, denn ihr im Niveau des Epithels liegender Theil ist noch dünner geworden als bei  $a$ , während sie mit ihrem inneren Theil noch mehr in die Dottermasse hineinragt. Die Zelle ist etwas gekrümmt, so dass ihr innerer Theil mit dem Kern unter die benachbarten Epithelzellen zu liegen kommt. Ein ähnliches Stadium findet man auch in  $c$  (Fig. 66  $\alpha$ ). Alle diese Änderungen zeigen den Beginn der Abtrennung der Follikelzellen und ihrer Verwandlung in die Kalymmocyten an: der im Niveau des Epithels liegende Theil der Zelle wird immer dünner, während der entgegengesetzte Theil immer mehr und mehr nach innen, in die Dottermasse hineinragt.

In Folge dessen gelangen die benachbarten Zellen immer näher zu einander, während die in Verwandlung begriffene Zelle aus dem Follikel­epithel herauskriecht, in die Dottermasse hineindringt und sich auf der Oberfläche derselben ausbreitet. Solche Zellen (*d* in Fig. 66 A und *e* in Fig. 66 B) sind schon fertige Kalymmocyten. Im Ei  $\beta$  (Fig. 66) findet man zwischen den schon ausgebildeten Kalymmocyten einige Zellen des Follikel­epithels, welche sich ebenfalls in Kalymmocyten verwandeln wollen. Die Vorgänge sind in diesem Falle denen, welche am Ei  $\alpha$  auftreten, vollkommen ähnlich; jedoch zeigen die Epithelzellen einige Eigenthümlichkeiten, auf die ich hier hinweisen will. Betrachtet man nämlich das Follikel­epithel des Eies  $\beta$  bei starker Vergrößerung, so bemerkt man zwischen den gewöhnlichen cylindrischen Follikel­zellen einige, welche dreieckig geworden sind (Fig. 66 B, *f* und *g*). Es sind in der Bildung begriffene Kalymmocyten, den birnförmigen Zellen des Eies  $\alpha$  gleichwerthig, aber davon nicht nur durch ihre Form, sondern auch dadurch verschieden, dass sie die Oberfläche des Dotters abschließen und sich mit ihren kleinen, pseudopodienartigen Fortsätzen an der Dottermasse festhalten. Diese Einrichtungen, welche ich nur in den späteren Stadien der Bildung der Kalymmocyten beobachtet habe, bewerkstelligen als Anheftungsorgane das Eindringen der Follikel­zellen in den Dotter. Man könnte ihre Bildung als eine frühe Pseudopodien­bildung betrachten, denn es ist bekannt, dass die fertigen, in der Dotterperipherie liegenden Kalymmocyten immer Pseudopodien ausschieken, die sich im Dotter ausbreiten und wahrscheinlich als Ernährungsorgane der Kalymmocyten funktionieren.

Dieses Vorkommen der pseudopodienartigen Fortsätze, welche in den jüngeren Stadien der Kalymmocyten fehlen, erklärt sich dadurch, dass in den späteren Stadien das Follikel­epithel sich von der Oberfläche des Dotters abhebt; in Folge dessen müssen die jungen Follikel­zellen, die sich in Kalymmocyten verwandeln, Vorrichtungen besitzen, die ihnen beim Eindringen in den Dotter helfen. Diese treten nun in Form von Pseudopodien auf.

Die Bildung der Kalymmocyten hört bei *Didemnum* ziemlich früh auf. Als Endstadium dieses Vorganges muss man das in Fig. 66  $\beta$  abgebildete betrachten, denn bei den älteren Eiern konnte ich keine in der Bildung begriffene Kalymmocyten mehr nachweisen. Mit dem Schluss der Kalymmocyten­bildung fängt die regressive Entwicklung des Follikel­epithels an, welche eine besondere Beachtung verdient.

In der Entwicklung des Follikelepithels kann man zwei Perioden unterscheiden. Die erste ist durch das Wachsthum seiner Zellen charakterisirt; sie dauert bis zum Stadium  $\beta$ , wo die Zellen am größten sind. Sie wachsen in dieser Periode bedeutend, wie aus der Vergleichung des Eies im Stadium  $\alpha$  (Fig. 66) mit dem des Stadium  $\beta$  ersichtlich ist. Vom Stadium  $\beta$  fängt der entgegengesetzte Vorgang an, welcher in der Abflachung der Zellen besteht und schließlich zur Verwandlung des Epithels in eine dünne Membran führt, in welcher die Zellen nicht mehr zu unterscheiden sind. Zur Zeit der Eireifung (Fig. 66  $\gamma$ ) ist das Follikelepithel bedeutend verändert. In den Schnitten treten die Grenzen zwischen den einzelnen Zellen nicht scharf hervor; die Zellen selbst sind bedeutend abgeplattet; ihr Protoplasma verhält sich nun zu den Farben indifferent, die Kerne färben sich aber sehr intensiv. Die Dicke des Epithels beträgt nun etwa  $\frac{1}{4}$  von ihrer ursprünglichen (Fig. 66  $\beta$ ), und diese Abplattung kann offenbar durch ihre starke Ausdehnung, die vom Druck der wachsenden Eizelle bedingt wird, erklärt werden.

Das Abplatten der Follikelhülle geht von nun ab sehr rasch vor sich. In dem unmittelbar folgenden Stadium (Fig. 68) ist sie bereits viel dünner geworden als im Stadium der Reifung. Noch weitere regressive Vorgänge trifft man dann in den Furchungstadien an (Fig. 69 und 70), wo die Zellen der Follikelhülle endlich einen schuppenartigen Charakter bekommen, und die Hülle selbst so dünn geworden und mit der Eizelle so innig verwachsen ist, dass man sie in den Schnitten nur da erkennt, wo sie von der Eizelle abgerissen ist (Fig. 69 *Fol*). Später ist sie überhaupt nicht mehr zu erkennen.

Allgemeines über Kalymmocyten. Die eben hervorgehobenen Vorgänge der Entwicklung der Kalymmocyten und der Verwandlung des Follikelepithels führen uns zu den folgenden Schlüssen: 1) Die Kalymmocyten sind nichts Anderes, als die immigrirten Zellen des Follikelepithels, die in das Ei eindringen und sich an seiner Peripherie ausbreiten. 2) Das Follikelepithel unterliegt, nachdem es das Material für die Bildung der Kalymmocyten geliefert hat, einer regressiven Metamorphose, welche zu seinem vollständigen Untergang führt. Vergleichen wir nun die eben an *Didemnum* erhaltenen Ergebnisse mit den Angaben anderer Beobachter, um dadurch zu ermitteln, welche von den beschriebenen Vorgängen allen Ascidien gemein, und welche als Eigenthümlichkeiten von *Didemnum* zu betrachten sind!

Die Frage nach der Entstehung und Natur der Kalymmocyten oder »Testazellen« ist bis jetzt trotz der vielen Untersuchungen noch offen. Die Ansichten darüber zerfallen in zwei Gruppen: die Einen schreiben den Kalymmocyten einen intraovulären, die Anderen einen extraovulären oder folliculären Ursprung zu. Der älteste Beobachter auf diesem Gebiete, KOWALEWSKY<sup>1</sup>, ist auch der Gründer der extraovulären Theorie. Der ihm der Zeit nach folgende Beobachter, KUPFFER<sup>2</sup>, bestätigt aber seine Angaben nicht und kommt zu dem Schluss, dass die »Testazellen« aus der Eizelle selbst ihren Ursprung nehmen. KUPFFER kann demnach als Gründer der intraovulären Theorie betrachtet werden. Nachdem diese beiden entgegengesetzten Ansichten einmal aufgestellt worden waren, haben alle folgenden Beobachter sich zu Gunsten dieser oder jener Theorie ausgesprochen. Die meisten Beobachter (METSCHNIKOFF<sup>3</sup>, ROULE<sup>4</sup>, SABATIER<sup>5</sup>, FOL<sup>6</sup>, SEMPER<sup>7</sup>, McMURRICH<sup>8</sup>, DAVIDOFF<sup>9</sup>) äußern sich als Anhänger der KUPFFER'schen intraovulären Theorie, aber es zeigt sich bei ihnen besonders ein bedeutender Unterschied in Bezug auf die Bildungsart der Kalymmocyten im Ei: Einige (KUPFFER, SABATIER, FOL, SEMPER, McMURRICH) lassen die Kalymmocyten ohne Theilnahme

<sup>1</sup> A. KOWALEWSKY, Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: Mém. Acad. Pétersbourg (7) Tome 10 1866 Nr. 15; idem: Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. in: Arch. Mikr. Anat. 7. Bd. 1871 pag. 101 ff.; idem: Über die Entwicklungsgeschichte von *Pyrosoma*. ibid. 11. Bd. 1874 pag. 597 ff.

<sup>2</sup> C. KUPFFER, Die Stammverwandschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. in: Arch. Mikr. Anat. 6. Bd. 1870 pag. 115 ff.; idem: Zur Entwicklung der einfachen Ascidien ibid. 8. Bd. 1872 pag. 358 ff.

<sup>3</sup> E. METSCHNIKOFF, Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 22. Bd. 1872 pag. 339 ff.

<sup>4</sup> L. ROULE, La structure de l'ovaire et la formation des oeufs chez les Phallusiadés. in: Compt. Rend. Tome 96 1883 pag. 1069 ff.

<sup>5</sup> A. SABATIER, Recherches sur l'oeuf des Ascidiens. in: Revue Sc. N. Montpellier Vol. 11 1883 pag. 348 ff.; idem: Sur les cellules du follicule et les cellules granuleuses chez les Tuniciers. in: Recueil Z. Suisse Tome 1 1884 pag. 423 ff.

<sup>6</sup> H. FOL, Sur l'oeuf et ses enveloppes chez les Tuniciers. in: Recueil Z. Suisse Tome 1 1883 pag. 91 ff.

<sup>7</sup> C. SEMPER, Über die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien. in: Verh. Physik. Med. Ges. Würzburg (2) 8. Bd. 1874 pag. 63 ff.

<sup>8</sup> J. P. McMURRICH, On the origin of the so called Test-Cells in the Ascidian ovum. in: Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 2 1882 pag. 147 ff.

<sup>9</sup> M. v. DAVIDOFF, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarca* 1. Abschnitt. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1889 pag. 113 ff.

des Keimbläschens entstehen; um jedoch alsdann das Erscheinen der Kerne zu erklären, müssen sie die freie Kernbildung in der Region des Dotters zulassen, wo die Kalymmocyten zum Vorschein kommen. Die Anderen (ROULE, DAVIDOFF) lassen die Kalymmocytenkerne aus der Theilung des Keimbläschens entstehen. Die genaueste Beschreibung hiervon liefert DAVIDOFF, welcher diesem Process einen bedeutenden Theil seiner Monographie über die Entwicklung von *Distaplia magnilarva* widmet. Ich darf hier bemerken, dass ich mehrmals an den Eiern von *Distaplia* Bilder gesehen habe, welche den Abbildungen von DAVIDOFF sehr ähnlich waren, ohne mich aber davon überzeugen zu können, dass die vermeintlichen Kalymmocytenkerne von DAVIDOFF (die Kerne der Abortiveier, wie er die Kalymmocyten nennt) wirklich diesen Werth haben.

Die extraovuläre oder folliculäre Entstehung der Kalymmocyten, welche zuerst von KOWALEWSKY angegeben wurde, ist später besonders durch die Untersuchungen von E. VAN BENEDEN & JULIN<sup>1</sup> und JULIN<sup>2</sup> allein bestätigt worden. Was *Pyrosoma* betrifft, so habe ich bei meinen Untersuchungen über die Embryologie<sup>3</sup> dieser Aseidien ebenfalls eine Bestätigung der Beobachtungen von KOWALEWSKY gegeben. Obwohl VAN BENEDEN & JULIN im Allgemeinen mit KOWALEWSKY übereinstimmen, so weichen sie in den Einzelheiten doch von ihm ab. Während KOWALEWSKY<sup>4</sup> die Kalymmocyten durch Immigration der Follikelzellen entstehen lässt, sollen sie sich nach VAN BENEDEN & JULIN durch Theilung der Follikelzellen bilden. In diesem Streit stelle ich mich ganz entschieden auf die Seite von KOWALEWSKY, da ich in den Follikelzellen von *Didemnum* nie Kerntheilung beobachtet habe, im Gegentheil eine Reihe ganz positiver Beweise für die Entstehung der Kalymmocyten durch die Einwanderung der Follikelzellen besitze.

Die ausgezeichneten Untersuchungen von VAN BENEDEN & JULIN über die Eibildung und Entwicklung, bei den einfachen Aseidien geben wichtige Daten für die Vergleichung dieser Vorgänge mit

<sup>1</sup> ED. VAN BENEDEN & CH. JULIN, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. in: Arch. Biol. Tome 6 1886 pag. 237 ff.

<sup>2</sup> CH. JULIN, Structure et développement des glandes sexuelles . . . . chez *Styelopsis grossularia*. in: Bull. Sc. France Belg. Tome 25 1893 pag. 93 ff.

<sup>3</sup> W. SALENSKY, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. in: Z. Jahrb. Anat. Abth. 4. Bd. 1890 pag. 424 ff.

<sup>4</sup> Weitere Studien etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1) pag. 103.

denen von *Didemnum*, und es lässt sich so die Frage, welche Vorgänge einen allgemeinen Werth für alle Ascidien haben, und welche nur eine Eigenthümlichkeit von *Didemnum* sind, einigermaßen sicher entscheiden.

Nach VAN BENEDEN & JULIN<sup>1</sup> sollen die zelligen Umhüllungen des Eies in folgender Reihenfolge entstehen. Zunächst bildet sich um die Eizelle eine Epithelhülle, die nach JULIN aus 3 gleichzeitig mit der Eizelle differenzirten Zellen ihren Ursprung nimmt. Diese Hülle wird von B. & J. als primäres Follikelepithel bezeichnet. Durch die mitotische Theilung dieser Zellschicht, welche sich in tangentialer Richtung zur Oberfläche der Eizelle oder der Ovogonie abspielt, entstehen dann 2 Schichten, eine äußere, das secundäre Follikelepithel, und eine innere, die Testazellenschicht (Kalymmocytenschicht). In der folgenden Periode theilen sich die Zellen des secundären Follikepithels wiederum in derselben Richtung wie früher, und es entstehen so 2 neue Schichten, nach JULIN das äußere und das innere Follikelepithel. Kurz vor der Reifung des Eies oder vor der Verwandlung der Ovogonie in die Oocyte 1. Ordnung trennen sich die beiden letzten Schichten von einander ab: das innere Follikelepithel bleibt an dem Ei haften und stellt seine folliculäre Umhüllung dar, das äußere hingegen verwächst mit dem Grenzepithel des Eierstocks und wird von den umgebenden Mesenchymzellen (Phagocyten) aufgezehrt.

Die sehr complicirten Entwicklungsverhältnisse der Eihüllen von *Styelopsis grossularia* und *Clavellina* sind bei *Didemnum* bedeutend vereinfacht. Vergleicht man die Entwicklung des Follikepithels und der »Testazellen« der beiden genannten Ascidien mit der von *D.*, so erscheinen sie in folgenden Punkten einander gleich oder von einander verschieden. Obwohl in beiden Fällen die Testazellen aus dem Follikelepithel (primären Follikelepithel von *Clavellina* und *Styelopsis* nach der Bezeichnung von B. & J.) entstehen, so muss man doch einen bedeutenden Unterschied in der Bildungsart dieser Zellen in beiden Fällen notiren: 1) Während sie bei *C.* und *S.* aus der mitotischen Theilung der Follikelzellen hervorgehen, entstehen sie bei *D.* durch die Immigration der Follikelzellen in die oberflächliche Schicht des Dotters, so dass sie hier aus der Verwandlung und nicht aus der Vermehrung der Follikelzellen resultiren.

<sup>1</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 272 ff.

Weder bei *D.* noch bei den anderen Synascidien habe ich die mitotische Theilung der Follikelzellen wenigstens in der Richtung beobachtet, welche auf die Entstehung der Kalymmocyten aus dieser Theilung hinweisen könnte. 2) Das Follikelepithel von *D.* spaltet sich meist in eine äußere und eine innere Schicht, wie es bei *C.* und *S.* der Fall ist; ich kann immer nur eine Schicht, und zwar die, welche dem secundären Epithel von JULIN entspricht, unterscheiden. 3) Das Schicksal des Follikelepithels von *D.* weicht von dem von *S.* bedeutend ab, und dieser Unterschied lässt sich vielleicht durch die eigenthümliche Eiablage von *D.* erklären. Während nämlich das Ei von *S.* nebst dem es umhüllenden inneren Follikelepithel in die Eierstockshöhle fällt und von dort in die Brutkammer gelangt, schnürt sich das von einem Theil der mütterlichen Haut (Ektoderm) umgebene Ei von *D.* vom Mutterleibe ab und gelangt dann außerhalb desselben in die Cellulosehülle hinein. Demgemäß wird das äußere Follikelepithel von *S.* von den umgebenden Mesenchymzellen aufgefressen, während es bei *D.* intact bleibt und allmählich einer regressiven Metamorphose unterliegt. Obwohl die Cellulosehülle von *D.* eine ansehnliche Menge freie Zellen enthält, deren phagocytäre Thätigkeit bereits von mehreren Seiten bewiesen worden ist, so habe ich doch nie eine Phagocytose in Bezug auf die Follikelzellen oder Ektodermzellen beobachtet; überhaupt habe ich nie die freien Zellen in der Nähe des Eies angetroffen, sondern die allmähliche Abplattung der Follikelzellen mit vollkommener Deutlichkeit gesehen und diesen Process bis zu dem Stadium verfolgt, wo die Zellen der beiden Hüllen (des Follikelepithels und des Ektoderms) sich in 2 äußerst feine, beinahe homogene, zusammengeklebte Hüllen verwandeln und dann vollständig verschwinden. 4) In Folge der eben hervorgehobenen Eigenthümlichkeiten von *D.*, namentlich des Fehlens des inneren Follikelepithels und des ziemlich frühzeitigen Verschwindens der äußeren Hüllen, bietet das abgelegte Ei wichtige Unterschiede von dem der anderen Ascidien dar. Es ist nämlich nackt, während es bei den anderen Ascidien von den mehr oder minder dicken Hüllen bedeckt wird. An Stelle der letzteren entwickelt sich um die Eizelle von *D.* eine Schicht Gallertsubstanz, welche die Kalymmocyten einschließt und sich später in die Grund- oder Gallertsubstanz des Cellulosemantels verwandelt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Umhüllung der Eizelle durch die Gallertsubstanz die spätere Existenz des Follikelepithels überflüssig macht. Die Eizelle scheint durch die gallertige Hülle zur Genüge geschützt zu sein.

Der Dotter. In Beschaffenheit und Bau unterscheidet sich der Dotter von *Didemnum* von dem von *Diplosoma* und der anderen Synascidien schon auf den ersten Blick dadurch, dass er fast homogen erscheint. In den gehärteten und durchschnittenen Eiern habe ich nie Dotterkörner angetroffen. Trotz der scheinbaren Homogenität des Dotters kann man doch darin bei starker Vergrößerung die schon oben erwähnten Substanzen, eine feinkörnige und eine homogene, unterscheiden. Die letztere bildet die Grundsubstanz des Dotters und stellt den eigentlichen Deutolecith oder Nahrungsdotter dar; die erstere hat die Form eines weitmaschigen Netzes, welches die Grundsubstanz nach allen Richtungen durchsetzt. Sie stellt den Protolecith oder Bildungsdotter dar und besteht aus feinen Fäden, die vom Eicentrum, d. h. von dem Keimbläschen, nach der Peripherie sich strahlenförmig ausbreiten und durch eben so feine Querfäden verbunden sind. Das in dieser Weise entstandene Netz, welches den Nahrungsdotter nach allen Richtungen durchsetzt, ist um das Keimbläschen viel enger, als an der Peripherie (vgl. Fig. 66  $\beta$  und  $\gamma$ ). Die Fäden des Protolecithes reichen bei den jungen Eiern bis zur Oberfläche und treffen hier mit den Zellen des Follikelepithels zusammen (Fig. 66 A). Sobald aber die Kalymmocyten sich zu einer regelmäßigen Schicht an der Peripherie des Dotters angeordnet haben, ziehen sich die Fäden von der Peripherie nach dem Innern zurück. In den peripheren Theilen sind dann keine Fäden mehr vorhanden, während sie im Centrum ein reiches Netz bilden. Es tritt so ein bedeutender Unterschied in dem Bau des peripherischen und des centralen Theiles des Eies hervor: jener, der die Kalymmocyten enthält, ist fast homogen (Fig. 66  $\beta$ , *Gal*), während der centrale ein feines Protolecithnetz enthält (Fig. 66  $\beta$ , *Dt*). Die Grenze zwischen den beiden Dottertheilen ist im Stadium der Fig. 66  $\beta$  nicht scharf ausgeprägt, man erkennt sie aber doch da, wo die Fäden aufhören; sonst gehen die beiden Substanzen in einander über. Die Kalymmocyten sind in diesem Stadium sternförmig und dringen mit ihren Fortsätzen in die periphere Schicht des Dotters hinein. In dem folgenden Stadium (Fig. 66  $\gamma$ ) ändert sich das Bild bedeutend: die Scheidung des Dotters in 2 Schichten ist nun ganz vollendet. Zwischen den beiden früher erwähnten vermeintlichen Dotterschichten hat sich eine feine Membran (Fig. 66  $\gamma$ , *Dtm*) gebildet, welche den centralen Theil des Dotters umhüllt und von dem peripheren vollständig trennt. Von nun ab geht die Entwicklung dieser beiden Theile verschieden vor sich: der centrale bleibt als Dotter bestehen

und lässt in sich die beiden früher erwähnten Substanzen, das Proto- und das Deutolecith, erkennen, der periphere hingegen verwandelt sich in die äußere Eihülle, wird gallertig, vollkommen homogen und nimmt in sich die Kalymmocyten auf. Diese haben inzwischen ihre verästelte Gestalt in eine ovale umgewechselt. Die eben erwähnte Gallerte um das Ei will ich als Eigallerte bezeichnen; ihr späteres Verhalten weist darauf hin, dass sie die Grundsubstanz des Cellulosemantels bildet, obwohl sie jetzt noch keine Cellulosereaction zeigt.

Aus dieser Darstellung der Differenzirung des Dotters ergibt sich, dass die Eigallerte durch die Scheidung der ursprünglichen Dottermasse in zwei Schichten, eine centrale und eine periphere, entstanden ist; deshalb muss man die Eigallerte als einen Theil des Dotters betrachten. Zu diesem Schluss kommt man in der That, wenn man ganz objectiv die Veränderungen des Dotters beobachtet, ohne sich auf die Beziehungen desselben zu den anderen Zellen, welche die Eizelle umgeben, näher einzulassen. Es ist aber eine andere Möglichkeit der Entstehung der Eigallerte vorhanden: sie könnte statt durch die Schichtung des Dotters durch eine Ausscheidung der in der Peripherie des Dotters liegenden Kalymmocyten geschehen. Dieser Process hat Vieles zu seinen Gunsten in der Entwicklungsgeschichte des Eies und ist aus folgenden Gründen sehr wahrscheinlich: 1) differenzirt sich die Gallerte erst nach der Bildung der Kalymmocyten und wird auch mit den Kalymmocyten zusammen von der Eizelle abgetrennt; 2) erkennt man bei der Bildung der Gallerte eine obwohl nicht ganz scharfe Grenze zwischen ihr und der Dottermasse; die Grenze ist namentlich dadurch angedeutet, dass die Protoplasmafäden gerade an der Grenze der Gallerte aufhören und nicht hineindringen; 3) muss ich hervorheben, dass die Gallerte im Laufe der Ontogenese wächst und an einigen Stellen verdickt, an anderen dagegen sehr dünn erscheint. Die verdickten Stellen enthalten immer die meisten Kalymmocyten. Dieser Umstand, sowie das Wachstum der Gallerte und ihre localen Verdickungen können besser durch die Thätigkeit der Kalymmocyten als durch irgend eine andere Ursache erklärt werden.

Die Umbildung des Keimbläschens. Das Keimbläschen der jungen Eizelle (Fig. 66 *a*, *Kb*) ist kugelförmig und stellt eine Blase dar, welche von einer feinen Nucleomembran begrenzt ist und im Inneren das bekannte Chromatinnetz und den Kernsaft enthält. An dem einen Pole findet man immer, als einen ziemlich bedeutenden

soliden und stark tingirbaren Körper, den Keimfleck (*Kf*). Das Chromatinnetz ist sehr reich und mit der Membran des Keimbläschens verbunden. In den gefärbten Präparaten ist die achromatische Substanz der jungen Eier ganz blass, erst später wird sie ebenfalls stark tingirbar. Was die Nucleomembran betrifft, so habe ich sie bei *Didemnum* einfach gefunden, während JULIN<sup>1</sup> bei *Styelopsis* deren zwei beschreibt. Dieser Unterschied findet vielleicht in der Verschiedenheit unserer Untersuchungsmethode seine Erklärung.

Im Stadium B (Fig. 66 *β*) ist das Keimbläschen bedeutend verändert: es hat seine ursprüngliche regelmäßige, runde Gestalt verloren und sich in einen unregelmäßigen, ovalen Körper verwandelt (*Kb*). Die Nucleomembran ist dabei geschrumpft und stellt nun einen welligen Contour des Keimbläschens dar. Diese Veränderungen stehen offenbar mit den chemischen Veränderungen der achromatischen Substanz in Zusammenhang: diese hat sich in eine dickflüssige und stark tingirbare Substanz umgewandelt; in Folge dessen ist sie sehr stark geschrumpft und hat offenbar dadurch auch die Schrumpfung der Nucleomembran hervorgerufen. Die übrigen Theile des Keimbläschens bleiben aber ziemlich unverändert. Man erkennt im Inneren den Keimfleck, der seine ursprüngliche Größe beibehält, und das Chromatinnetz, welches nur etwas spärlicher als früher entwickelt erscheint, aber ziemlich scharf hervortritt. Die Theilung des Chromatinnetzes in einzelne Chromosomen ist in diesem Stadium noch nicht geschehen, sondern tritt erst dann hervor, wenn das Keimbläschen vom Centrum der Eizelle nach der Peripherie wandert, um sich an der Bildung der Polzellen zu betheiligen. In dieser Periode, von der mir nur das Schlussstadium zur Beobachtung vorlag, muss auch die Theilung der primären Chromosomen geschehen.

Das an der Peripherie des Eies angelangte Keimbläschen ist in Fig. 67 (*Kb*) abgebildet, welche einen Theil des Eies im Beginn der Bildung der Polzellen bei starker Vergrößerung (ZEISS, Imm.  $\frac{1}{12}$  + Oc. 2) darstellt. Es nimmt dabei eine sternförmige Gestalt an und lässt an seiner Oberfläche keine Grenzmembran unterscheiden. Es besteht aus einer offenbar durch die Verwandlung des Kernsaftes entstandenen tingirbaren Substanz und aus dem Chromatin, das in 8 Chromosomen zerfallen ist. Diese, von denen einige über einander liegen, sind gekrümmt und eigentlich in zwei Reihen angeordnet, von

<sup>1</sup> Structure etc. (s. oben pag. 496 Anm. 2).

denen die äußere ihrer Lage nach vermuthlich zur Bildung des Kernes der 1. Polzelle beitragen wird.

Die Bildung der Polzellen habe ich nicht beobachtet. Das eben betrachtete Stadium, sowie das Stadium  $\gamma$  (Fig. 66) lässt aber darauf schließen, dass dieser Vorgang keine besonderen Abweichungen von dem für andere Thiere bekannten zeigt. Es bilden sich bei *Didemnum* 2 Polzellen, welche im Stadium  $\gamma$  bereits vollkommen fertig erscheinen. Diese beiden Zellen (Fig. 66  $\gamma$ , *Pz*) liegen in einer Dottergrube in der Celluloseschicht des Eies, zwischen den Kalymmocyten, und sind von der Eizelle durch die Dottermembran abgetrennt. Da die Bildung der 1. Polzelle (Fig. 67) in dem Stadium beginnt, wo noch keine Dottermembran vorhanden ist, so darf man schließen, dass die Membran nicht eher als nach der Abtrennung der 1. Polzelle, möglicherweise aber erst nach der Bildung der 2. auftritt. Die beiden Polzellen, die zwischen den Kalymmocyten liegen, lassen sich sehr gut durch die Beschaffenheit ihrer Kerne von den Kalymmocyten unterscheiden. Ihre Kerne sind nämlich bohnenförmig und treten an den Präparaten wegen ihrer stärkeren Färbung sehr deutlich hervor. Ich konnte in ihnen kein Chromatinnetz und keinen Kernsaft unterscheiden; sie erscheinen fast homogen.

Nachdem die Polzellen gebildet sind, wandert das Keimbläschen resp. der Eikern ins Innere des Eies zurück. Er nimmt im Stadium  $\gamma$  eine excentrische Lage an und stellt einen verästelten, beinahe sternförmigen, membranlosen Körper dar, in welchem man den Kernsaft und die Chromatinsubstanz leicht erkennen kann. Letztere erscheint in Form eines kleinen Knäuels, in welchem — wenigstens mit der Imm.  $\frac{1}{12}$  von ZEISS — die einzelnen Chromosomen sehr schwer zu unterscheiden sind (Fig. 66  $\gamma$ , *Wp*).

Das Ei, von dem die Rede ist, befindet sich im Stadium der Befruchtung. Der Eikern ist an den den Polzellen entgegengesetzten Pol verdrängt und bildet das Centrum, von welchem die Protecithfäden radial nach allen Seiten des Dotters sich ausbreiten. Auf der geraden Linie, welche die Polzellen mit dem Eikern verbindet, liegt ein kleines Körperchen, welches seinem Bau nach dem Eikern ähnelt, sich aber davon durch seine geringere Größe unterscheidet (Fig. 66  $\gamma$ , *Mp*). Es besteht ebenfalls aus einer homogenen Substanz, in welcher ein kleiner Knäuel von Chromatin liegt. Dieses Körperchen, welches offenbar alle Merkmale eines Kernes hat, kann nichts Anderes als der männliche Kern sein. Es ist allseitig von den Protecithfäden umgeben oder richtiger davon umspinnen. Die

Verbindung des männlichen Kernes mit dem weiblichen kam mir nicht zu Gesicht, eben so wenig das Stadium des Eindringens des Spermatozoons und seiner Verwandlung in den männlichen Kern.

Schließlich muss ich bemerken, dass ich nie ein Centrosoma neben dem Kern beobachtet habe. In dieser Beziehung stimme ich mit den Angaben von JULIN, welcher bei *Styelopsis grossularia* zu denselben Schlüssen kommt, vollkommen überein.

Furchung. Über die Furchung habe ich keine speciellen Beobachtungen angestellt, und zwar desswegen, weil die Untersuchung dieses Processes für den Hauptzweck meiner Arbeit, nämlich für die Organogenese, nicht unumgänglich nothwendig erschien, und weiter desswegen, weil die Untersuchung der gefurchten Eier in toto einige unüberwindliche Schwierigkeiten darbietet. Die Eier von *Didemnum* sind klein und färben sich während der Furchung sehr schlecht. Die Untersuchung der Schnitte aber ohne vorherige Orientirung an den ganzen Eiern giebt keine sicheren Anhaltspunkte für das Verständnis der Lage der Blastomeren. Die Stadien, die ich an Schnitten zu beobachten Gelegenheit hatte, zeigen, dass die Furchung bei *Did.* sich sehr wenig von der bei *Diplosoma* unterscheidet. Fig. 69 stellt einen Schnitt durch ein in Zweitheilung begriffenes Ei dar. Der Furchungskern hat sich bereits getheilt, und man sieht 2 ovale Kerne, die von einem Protoplasmahof umgeben sind. In den Kernen kann der intensiv gefärbte Kernsaft von den Chromatinfäden unterschieden werden. Die beiden verästelten Protoplasmahöfe sind durch einen feinen Faden mit einander verbunden. Der Nahrungsdotter ist noch nicht getheilt, und nur auf der Oberfläche des Eies zieht sich eine seichte Furche hin, die dem Verbindungsfaden der Protoplasmahöfe gegenüber liegt und die Richtung der Theilungsebene bezeichnet. Aus dem Bilde, welches der in Rede stehende Schnitt darstellt, darf man schließen, dass nach der Theilung des Furchungskernes die der Protoplasmahöfe anfängt und ihrerseits die des Nahrungsdotters hervorruft.

Das Ei ist stellenweise durch die Eigallerte mit den darin eingeschlossenen Kalymmocyten bedeckt und von der Follikelhaut eingeschlossen. Die Zellen der letzteren sind hier und da noch ziemlich groß und cubisch (Fig. 69 *Fol.*, meistens aber abgeplattet. Das unmittelbar folgende Stadium der Viertheilung (Fig. 70) bietet außer der bedeutend fortgeschrittenen regressiven Vorgänge in der Follikelhaut nichts Bemerkenswerthes dar. Die Follikelhaut und die ihr

anliegende Ektodermhülle sind sehr stark abgeplattet und lassen nur an einigen Stellen den zelligen Bau erkennen.

Die zwei weiteren Stadien, die ich hier zum Beweise der Ähnlichkeit der Furchung von *Didemnum* mit der von *Diplosoma* anführe, zeigen die Epibolie. Der Längsschnitt (Fig. 71) ist von dem Ei, bei welchem die Epibolie eben erst beginnt. Von den 7 im Längsschnitt getroffenen Zellen gehören 4 kleinere dem Ektoderm an; sie liegen den 3 entodermalen Zellen dicht an. Die Furchungshöhle fehlt bei *Did.* genau wie bei *Diplosoma*. Das Ei ist von einer Cellulosemasse bedeckt, welche sich an dem einen Pole ansammelt, an der übrigen Oberfläche hingegen nur als dünne Schicht hervortritt. Die Kalymmocyten sind nur in dem verdickten Theile der Eigallerte angehäuft. Die Vergleichung dieses Stadiums mit den folgenden weist darauf hin, dass die Ansammlung der Gallerte und der Kalymmocyten immer an den Seitentheilen und am hinteren Eipole auftritt. Das stimmt mit den Verhältnissen, welche wir bei der Entwicklung von *Diplosoma* aus einander gesetzt haben, vollkommen überein. Die Ektodermzellen sind nicht gleichmäßig auf die Entodermmasse vertheilt. Unser Längsschnitt zeigt, dass die Ektoderm-scheibe sich nach vorn weiter vorgeschoben hat, als nach hinten; die Epibolie geht hier, wie bei *Dipl.* auf dem vorderen Pole viel schneller als auf dem hinteren vor sich und bedingt auch hier die excentrische Lage des Blastopors, welche für *Dipl.* und die anderen Ascidien charakteristisch ist.

Fig. 72 stellt einen Längsschnitt durch eine weiter fortgeschrittene epibolische Gastrula dar. Das Entoderm ist beinahe vollständig von den Ektodermzellen umwachsen, welche den vorderen Theil vollständig bedecken und auf die Rückenseite des Eies übergehen. Der hintere Theil ist ebenfalls von den Ektodermzellen bedeckt, aber diese wandern nicht auf die Rückenseite, sondern halten sich an der Grenze derselben auf. Desswegen nimmt der Blastopor eine excentrische Stellung in der Nähe des hinteren Endes des Eies an, welches auch durch die Wucherung der Gallerte ausgezeichnet ist.

b. Bildung und Schluss der Nervenrinne. Entoderm und Mesoderm (Taf. 21 Fig. 73—79).

Nervenrinne. Der jüngste Embryo aus der ersten Zeit nach der Furchung ist in Fig. 73 im Längsschnitte abgebildet. Das Ei ist oval, besteht noch aus großen Zellen und lässt noch keine

Anlagen der Organe unterscheiden. Die Ektodermzellen (*Ec*) sind beinahe auf der ganzen Oberfläche ziemlich gleich groß, ausgenommen einige am hinteren Ende des Embryos. Hier nämlich unterscheidet man leicht 3 Zellen, welche durch ihre bedeutendere Größe sich vor den übrigen auszeichnen (Fig. 73 *Np*). Die Untersuchung der Querschnitte aus einem ziemlich gleichen Embryo zeigt, dass gerade an derselben Stelle die Anlage der Nervenrinne auftritt, die sich durch die bedeutendere Größe ihrer Zellen vom übrigen Ektoderm unterscheiden lässt. Desswegen werde ich diese Reihe von großen Nervenzellen als *Nervenanlage* bezeichnen. Sie nimmt im Längsschnitte einen kleinen Theil der Rückenfläche des Embryos ein und ist nach vorn ziemlich scharf abgesetzt.

Die Querschnitte Fig. 74—74 B sind einem etwas älteren Embryo entnommen. Der Unterschied in der Entwicklung scheint aber nicht allzu groß zu sein, indem die Nervenanlage ebenfalls nur einen kleinen Theil des Embryos einnimmt, obwohl sie bereits die Nervenrinne darstellt. Diese tritt nur in den beiden hintersten Schnitten (Fig. 74 *Nr*) hervor, in dem weiter vorn (Fig. 74 A, *Np*) geführten Schnitte hingegen ist die Nervenanlage flach und stellt die Nervenplatte dar, und im 6. Schnitte (Fig. 74 B) ist überhaupt keine Anlage zu unterscheiden. Die Nervenplatte (Fig. 74 A, *Np*) lässt sich durch ihre bedeutend größeren Zellen von dem umgebenden Ektoderm unterscheiden. Die Zahl ihrer Zellen ist ziemlich schwer zu bestimmen. Wahrscheinlich ist sie ursprünglich geringer, als später, und die Zellen der Nervenplatte vermehren sich wohl durch Theilung; dafür spricht wenigstens das Vorkommen von verlängerten Kernen in einigen Zellen, was auf die Vermehrung derselben hinweist. In der Nervenplatte finde ich höchstens 5 Zellen, in der Nervenrinne dagegen 6. Die Randzellen der Nervenrinne werden von den anliegenden Ektodermzellen bedeckt, und aus der Lage dieser Zellen ist es sehr wahrscheinlich, dass der Druck, welchen sie auf die Zellen der Platte ausüben, die Einstülpung der letzteren und ihre Verwandlung in die Rinne bedingt. Da die Randzellen des Ektoderms mit den Randzellen der Nervenplatte verwachsen sind, so ist es sehr wahrscheinlich, dass jene bei ihrem Wachsthum gegen die Körperachse hin auf die letzteren drücken und die Krümmung und den Verschluss der Nervenrinne veranlassen.

Die Ausbildung der Nervenrinne schreitet allmählich von hinten nach vorn zu fort. Fig. 75 stellt einen Längsschnitt durch ein Ei dar, wo die Rinne bereits bis zur Hälfte ihrer Länge geschlossen ist.

Die vordere Grenze des Nervenrohres ist durch die Einkerbung des Ektoderms angedeutet. Der Verschluss der Nervenrinne kann aber an Längsschnitten nicht genau verfolgt werden, dagegen recht gut an Querschnitten durch solche Eier, wo der vordere Theil der Rinne noch offen ist. Ein solches Stadium stellt das eben beschriebene Ei (Fig. 75) dar. Ich habe eine ziemlich ununterbrochene Serie Querschnitte von einem solchen Ei erhalten und 4 davon in Fig. 76—76 C abgebildet. Ihre Untersuchung zeigt folgenden Bau der Nervenrinne resp. des Nervenrohres. In dem vordersten der 3 Schnitte (Fig. 76) ist die Rinne (*Nr*) noch weit offen und besteht aus 5 Zellen, von welchen 4 den Boden bilden und durch ihre bedeutende Größe sich von der 5. am Rande liegenden Zelle unterscheiden. Diese ist von den angrenzenden Ektodermzellen bedeckt. Die Rinne bekommt dadurch eine asymmetrische Gestalt; die Asymmetrie ist aber nur scheinbar, denn an der entgegengesetzten Seite der Rinne trifft man eine kleine Zelle (Fig. 76 \*) an, welche zwar mit den anderen Ektodermzellen in einer Reihe liegt, aber später von ihnen überwachsen wird und in die Wand der Nervenrinne eingeht. In dem unmittelbar nach hinten folgenden Schnitte (Fig. 76 A) ist diese Zelle bereits von der anliegenden Ektodermzelle überwachsen und nach innen geschoben (Fig. 76 A \*). Ihr gegenüber liegt ein Stück der im vorhergehenden Schnitte sichtbaren Zelle, so dass der Querschnitt der Rinne hier aus 6 Zellen besteht. Die Rinne ist bedeutend verengt, aber noch nicht ganz geschlossen. Das geschlossene Rohr trifft man erst 3 Schnitte weiter nach hinten an: es ist ganz symmetrisch und besteht im Querschnitte aus 6 Zellen, welche zu je 3 die beiden Seitenhälften ausmachen (Fig. 76 B, *Nro*). Die äußeren Zellen sind kleiner als die inneren und von den abgeplatteten Ektodermzellen bedeckt. Aus der Lage dieser Zellen ist zu schließen, dass sie aus den vorher erwähnten Randzellen des Ektoderms (Fig. 76 u. 76 A) entstanden sind. Die Abflachung der das Nervenrohr bedeckenden Ektodermzellen findet darin ihre Erklärung, dass das Wachstum des Ektoderms über die Nervenrinne und folglich auch der Verschluss der letzteren nicht durch Theilung der Ektodermzellen, sondern durch ihre Ausbreitung auf der Oberfläche zu Stande kommt.

Der Verschluss der Nervenrinne weicht bei *Didemnum* von dem bei *Diplosoma* ab: hier wird sie ja<sup>1</sup> durch eine Randzelle des Ekto-

<sup>1</sup> W. SALENSKY, Beiträge etc. 1. *Diplosoma Listeri*. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 11. Bd. 1894 pag. 368ff. (pag. 403).

derms, welche ich Dachzelle genannt habe, verschlossen, bei *Did.* hingegen sind 2 Randzellen vorhanden, und in Folge davon besteht das Nervenrohr aus 6 Zellenreihen, während bei *Dipl.* nur 5 da sind. Dies beweist nur, dass die Zahl der in die Anlage des Nervensystems eingehenden Zellenreihen nicht ganz constant bleibt und bei einander nahen Arten mehr oder minder bedeutenden Schwankungen unterliegt.

Der Verschluss der Rinne führt endlich zur Bildung eines axialen geraden Nervenrohres, welches noch lange an seinem vorderen Ende durch den Neuroporus offen bleibt. Der vordere Theil desselben (Fig. 77 *Nro*) ist schon in diesem Stadium etwas weiter, als der hintere, welcher an seinem Ende des Lumens entbehrt und einen Strang darstellt.

Entoderm. Es bildet eine solide Masse, deren Zellen im Rückentheile des Embryos kleiner als im Bauchtheile und im hinteren Theile sind (Fig. 75 u. 76—76 C, *En*). Die wichtigsten Vorgänge, welche sich jetzt im Entoderm abspielen, sind mit der Bildung der Chorda verbunden. Diese ist erst im Stadium der Schwanzbildung (Fig. 77) differenzirt und tritt alsdann deutlich hervor. Früher konnte ich sie als ein gesondertes Organ nicht wahrnehmen; doch habe ich im Entoderm einige Vorgänge beobachtet, welche ganz entschieden mit der Bildung der Chorda in Zusammenhang stehen und eine besondere Besprechung verdienen. Betrachtet man die hinteren Schnitte durch das oben beschriebene Stadium (Fig. 76 C), so trifft man daselbst folgende interessante Bauverhältnisse des Entoderms an. Es stellt wie in den übrigen Körpertheilen eine solide Masse dar, die ventral aus größeren polygonalen Zellen besteht und dorsal in die beiden kleinzelligen Mesodermplatten (*Msp*) ohne deutliche Grenze übergeht. Zwischen letzteren und genau unter dem Nervenrohr, welches hier kein deutliches Lumen besitzt, ordnen sich die Entodermzellen zweireihig (*Ch*) an und stellen ein Gebilde dar, dessen Ähnlichkeit mit einem Sacke, dessen Höhlung reducirt ist, sehr stark ist. In diesem axialen Theil des Entoderms, welcher die Anlage der Chorda darstellt, lassen sich 6 in 2 Reihen angeordnete Zellen unterscheiden. Die oberen von ihnen sind kürzer als die unteren, wodurch das ganze Gebilde eine dreieckige Gestalt bekommt; die unteren liegen den Zellen des centralen Theiles des Entoderms an, welches aus verschiedenen gestalteten, größtentheils polygonalen Zellen zusammengesetzt ist.

Obwohl ich leider keine Übergangsstadien zwischen dieser an-

scheinenden Chordaanlage und den weiteren Stadien finden konnte, so halte ich diesen axialen Entodermvorsprung doch für die Anlage der Chorda, und zwar aus folgenden Gründen: 1) stimmt seine Lage mit der der Chorda vollkommen überein. Die Chorda tritt zuerst im hinteren Theile des Embryos auf; der axiale Entodermvorsprung wird ebenfalls nur dort wahrgenommen. Die axiale Lage ist für die beiden hier in Betracht stehenden Gebilde charakteristisch. 2) Stimmt der Bau der Chorda mit dem des axialen Vorsprungs ebenfalls überein. Die Chordazellen sind wie die des axialen Vorsprungs in 2 Reihen angeordnet. Allerdings sind auch Unterschiede zwischen den beiden Gebilden vorhanden und betreffen hauptsächlich die Zahl und Größe der Zellen: die Chorda besteht aus 4 Zellenreihen, welche ziemlich symmetrisch zur Längsachse derselben angeordnet sind; in dem axialen Vorsprung treffen wir 6, die zu 3 an derselben Stelle liegen. Ferner sind die Chordazellen viel größer als die des axialen Vorsprungs. Indessen kann der erste von diesen beiden Unterschieden entweder dadurch erklärt werden, dass nicht alle 6 Zellenreihen des axialen Vorsprungs zur Bildung der Chorda verbraucht werden, oder dass sich beim Wachstum der Chorda die Zellen so verschieben, dass aus der sechsreihigen Anlage der Chorda die vierreihige resultirt. Der zweite Punkt hat viel weniger Bedeutung, denn die verhältnismäßig ansehnliche Größe der Chordazellen in den späteren Stadien ist natürlich durch ihr Wachstum zu erklären. Die Chorda von *Clavellina*, welche nach SEELIGER<sup>1</sup> bereits in der Gastrula angelegt sein soll, besteht aus Zellen, die sich in Größe zuerst gar nicht von den übrigen Entodermzellen unterscheiden, später aber sie übertreffen. Das kann auch bei *Didemnum* der Fall sein, denn die Chordazellen wachsen bekanntlich bei allen Ascidien außerordentlich stark.

Die eben hervorgehobene Entwicklung der Chorda ist theoretisch von großer Bedeutung. Die Anlage der Chorda und die der Mesodermplatten bei *Did.* haben dieselbe Lage zu einander wie die Chorda und die Cölomsäcke der Wirbelthiere. Auch die Beziehungen dieser Organe zum Entoderm sind denen bei den Wirbelthieren vollkommen ähnlich. Die Ähnlichkeit des eben angeführten Querschnittes mit dem typischen Querschnitt durch den Embryo von *Amphioxus* bei der Bildung der Chorda und der Cölomsäcke ist auffällig. Stelle

---

<sup>1</sup> O. SEELIGER, Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. in: Jena. Zeit. Naturw. 18. Bd. 1885 pag. 45 ff. (pag. 54).

man sich vor, dass der Embryo von *A.* in dem entsprechenden Stadium seine Entodermhöhle verlöre, so erhielte man eine vollkommene Identität seines Querschnittes mit dem durch den Embryo von *Did.* Andererseits ist der eben citirte Querschnitt durch *D.* auch den Querschnitten durch *Clavellina*, welche VAN BENEDEN & JULIN<sup>1</sup> zur Erläuterung der Bildung der Chorda und der Cölomsäcke zeichnen, sehr ähnlich. Der Unterschied zwischen diesen und den meinigen besteht nämlich darin, dass dort Chordahöhle und Cölomhöhlen vorhanden sind, bei *D.* aber fehlen. Die Angaben von B. & J. werden bekanntlich von DAVIDOFF<sup>2</sup> nicht bestätigt, der ja die Existenz des Cöloms und der Mesodermplatten bei *Clavellina* in Zweifel zieht, indessen wird die Homologie der Mesodermplatten der Ascidien mit den Cölomsäcken der Wirbelthiere doch kaum dadurch erschüttert. Die Homologie der Chorda der Ascidien mit der der Wirbelthiere ist auch kaum zu bezweifeln.

Die Abtrennung der Chorda vom Entoderm kommt erst dann zu Stande, wenn der Embryo die Anlage des Rumpfes und des Schwanzes unterscheiden lässt. Er hat alsdann (Fig. 77) eine birnförmige Gestalt angenommen und ist in seiner inneren Organisation bedeutend fortgeschritten. Die Chorda (*Ch*) tritt als ovaler, im hinteren Drittel des Leibes liegender Körper hervor, welcher seitlich von den beiden Mesodermplatten begrenzt ist, vorn aber ohne scharfe Grenze in das Entoderm übergeht. Bei der totalen Ansicht lassen sich in der Chorda 2 Reihen von stark verbreiterten, aber ziemlich kurzen Zellen unterscheiden. Die frontalen Schnitte aus demselben Stadium (Fig. 79 *Ch*) bestätigen diese zweireihige Anordnung der Zellen. Aus der Betrachtung der Querschnitte ergiebt sich aber, dass die Chorda nicht aus 2, sondern aus 4 Zellreihen besteht, welche in einer oberen und einer unteren Schicht zu je 2 Lagen angeordnet sind. Im hinteren Theile des Embryos (Fig. 78 D, *Ch*) ist diese Anordnung ziemlich regelmäßig, so dass die Chorda aus 2 zu beiden Seiten der Längsachse verlaufenden Hälften zusammengesetzt zu sein scheint. Freilich ist diese Symmetrie nicht ganz pünktlich ausgeprägt, indem die inneren Grenzen der Zellen nicht vollkommen mit der Längsachse des Körpers zusammenfallen; jedoch bleibt die Zahl der Zellen und ihre annähernd symmetrische Anordnung zu beiden Seiten der Längsachse für die

<sup>1</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) Taf. 8 Fig. 3 d und 4 e.

<sup>2</sup> M. v. DAVIDOFF, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der *Distaplia* etc. 2. Abschnitt. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 9. Bd. 1891 pag. 533 ff. (pag. 601—611).

Chorda charakteristisch (Fig. 78 B, C u. D, *Ch*). Im vorderen Theile, wo die Chorda ins Entoderm übergeht (Fig. 78 B), hört die symmetrische Anordnung allmählich auf: einige Zellen wachsen stark aus und verschieben ihre Nachbarn. Noch weiter vorn, über die vordere Grenze der Chorda hinaus, nehmen die Entodermzellen ihre charakteristische polygonale Gestalt an.

Aus den eben aus einander gesetzten Verhältnissen wird ersichtlich, dass die Chorda nicht scharf vom Entoderm abgegrenzt ist, sondern vorn damit zusammenfließt. Dieses Verhalten tritt an den ganzen Embryonen und den frontalen Schnitten noch deutlicher hervor.

Die Grenze zwischen Rumpf und Schwanz ist in diesem Stadium äußerlich nicht angedeutet, innen aber sind beide Körpertheile schon gut gesondert, und die Grenze zwischen ihnen entspricht der Stelle, wo die beiden Mesodermplatten der Chorda anliegen, wo, wie weiter gezeigt wird, die Sonderung der Mesodermplatten in einen Rumpf- und in einen Schwanztheil beginnt. In Fig. 77 ist diese Grenze durch eine punktirte Linie angegeben. Aus der angeführten Abbildung ist ersichtlich, dass das vordere Viertel der Chorda noch im Rumpfe liegt. Das vordere Ende der Chorda ist vom Entoderm nicht scharf abgegrenzt. Die ihm anliegenden Entodermzellen unterscheiden sich durch ihre abgeplattete Form von den übrigen und stellen so einen Übergang zwischen den Chorda- und den Entodermzellen dar. Je näher sie der Chorda liegen, desto mehr ähneln sie den Chordazellen (Fig. 77 *En*, *Ch*). Offenbar liegt an der vorderen Grenze der Chorda die Stelle, wo die Verwandlung der Entodermzellen in die Chordazellen vor sich geht. Von hier aus wächst auch die Chorda wenigstens so lange, bis sie sich vom Entoderm vollständig abtrennt und als ein selbständiges Organ auftritt. Auch dieses Verhalten der Chorda zum Entoderm tritt in den frontalen Schnitten (Fig. 79) noch deutlicher hervor: im hinteren Theile des Schnittes sieht man die regelmäßig angeordneten Chordazellen (*Ch*); vor dem Chordaende sind die axialen Entodermzellen (*En*) zwar größer als die seitlichen und den Chordazellen ähnlich, aber nicht so regelmäßig angeordnet, wie die letzteren.

Mit der Abgrenzung des Rumpfes vom Schwanz bildet sich auch das Schwanzentoderm. Es ist ein kurzer, nur im Schwanze liegender und aus 2 Zellenreihen bestehender Strang. In den Querschnitten (Fig. 78 D) erscheint es als 2 unter der Chorda liegende, cubische Zellen, die durch ihre eigenthümlichen zackigen Kerne sich

von den angrenzenden Zellen unterscheiden (Fig. 75 D, *Sven*). Es ist in diesem Stadium mit dem Rumpfentoderm verbunden.

Mesoderm. Meine Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms beziehen sich nur auf die Vorgänge im gefurchten Ei. Ob man bei *Didemnum* schon während der Furchung die Zellen unterscheiden kann, welche die Anlage des Mesoderms darstellen, wie es bei *Diplosoma* der Fall ist, kann ich nicht entscheiden, da ich nur einzelne Furchungsstadien beobachtet habe, wo noch keine Mesodermzellen zu sehen waren. In den jüngsten von mir beobachteten Stadien ist das Mesoderm mit dem Entoderm ganz innig verbunden, so dass keine Grenze zwischen diesen beiden Keimblättern nachzuweisen ist, und das Mesoderm erscheint als ein Theil des Entoderms. Dies schließt aber die Möglichkeit nicht aus, dass das Mesoderm viel früher, schon bei der Furchung, in Form von besonderen Zellen angelegt wird, und dass die Abkömmlinge dieser Zellen sich später dem Entoderm dicht anschließen. Das jüngste Stadium, in dem ich das Mesoderm vom Entoderm zu unterscheiden vermag, ist das, wo die Nervenrinne bereits beinahe die Hälfte ihrer Länge erreicht hat. Seitlich von ihr liegt ein Haufen Zellen (Fig. 75 *Msp*), welche sich durch ihre geringere Größe von den Entodermzellen unterscheiden. Dieser Haufen ist aber äußerlich vom Entoderm nicht scharf abgegrenzt. Die Querschnitte durch einen etwas jüngeren Embryo lassen jedoch erkennen, dass das Mesoderm aus 2 symmetrischen Zellenhaufen besteht, die zu beiden Seiten der Nervenrinne liegen (Fig. 74 A, *Msp*) und nur im hinteren Theile des Embryos vorhanden sind. Ihre vordere Grenze fällt mit der vorderen Grenze des Nervenrohres zusammen, und ihr weiteres Wachstum nach vorn geht auch mit dem des Nervenrohres parallel vor sich. In dem vor der Nervenrinne geführten Schnitte (Fig. 74 B) sind keine Mesodermzellen sichtbar. Was den Bau der Mesodermplatten betrifft, so ist er dem des Entoderms vollkommen ähnlich: sie bestehen aus denselben polygonalen Zellen, die sich aber durch ihre Kleinheit von den Entodermzellen unterscheiden. Dorsalwärts und seitlich sind die Mesodermplatten vom Entoderm ziemlich deutlich abgegrenzt; ventral hingegen ist ihre Grenze sehr schwer zu erkennen, denn hier gehen die Platten allmählich ins Entoderm über. Es ist auch schwer anzugeben, aus wie vielen Schichten die Platten zusammengesetzt sind: auf der linken Seite des Schnittes (Fig. 74 A) kann man 2, auf der rechten stellenweise 3, stellenweise nur eine einzige unterscheiden.

Die beiden Mesodermplatten sind im nächsten Stadium sehr wenig verändert. Sie sind nämlich vom Entoderm immer nur seitlich getrennt und gehen ventral ununterbrochen darin über (Fig. 76, 76A, B, *Msp*). Ihre vordere Grenze fällt wiederum mit der des Nervenrohres zusammen: an den Querschnitten trifft man die Platten nur in der Region des Nervenrohres an. In dem vordersten Schnitte (Fig. 76), welcher in der Höhe der Nervenrinne geführt ist, sind die Platten undeutlicher als im mittleren und im hinteren Leibestheile. In Folge der wahrscheinlich nicht vollständig senkrechten Richtung des Schnittes fand ich die Platten nur links entwickelt; auf der entsprechenden rechten Seite liegen die großen Entodermzellen. Die Untersuchung der vor der Nervenrinne geführten Schnitte, in denen die Platten fehlen, zeigt, dass in dem Schnitte (Fig. 76) ihre vordere Grenze getroffen ist. Was den inneren Bau der Platten betrifft, so muss man eine ziemlich bedeutende Zellvermehrung notiren, in Folge deren die Platten schärfer als früher hervortreten. Sie sind aber ziemlich dünn und bestehen größtentheils nur aus 2 Zellschichten, die aber nicht überall gleichmäßig vertheilt sind. Die ventrale Grenze der Platten tritt erst nach der Bildung des Nervenrohres und nach der Differenzirung der Chorda dorsalis, nämlich im Stadium der Fig. 77 deutlich hervor. Die beiden Platten (Fig. 77 *Msp*) sind nun auch in den ganzen Embryonen leicht zu erkennen; sie liegen zu beiden Seiten des Entoderms von hinten ab bis ungefähr zu dem vorderen Ende des Nervenrohres. Bei der Betrachtung der ganzen Embryonen sieht man schon, wie die Platten in einen vorderen (*Rms*) und einen hinteren (*Sms*) Theil zerfallen. Jener, welchen ich als Rumpfmesoderm bezeichne, liegt zu beiden Seiten des Entoderms; dieser ist nur im Schwanztheile verbreitet und mag desswegen Schwanzmesoderm genannt werden; er liegt zu beiden Seiten der Chorda dicht an (vgl. Fig. 77, wo die Grenze zwischen den beiden durch eine punktirte Linie angegeben ist). Die Untersuchung der Querschnitte lässt aber erkennen, dass die Mesodermplatten die Chorda seitlich bedecken und nur ventral frei lassen.

Der Bau der Mesodermplatten, so weit er sich aus der Untersuchung von Querschnitten erkennen lässt, kann folgendermaßen gefasst werden. In den vordersten, durch den vorderen Rand der Platten geführten Schnitten liegen sie an den Seitentheilen des Entoderms und sind vom Nervenrohr durch eine ziemlich bedeutende Strecke der Entodermzellen getrennt (Fig. 78 A, *Rms* + *Sms*). In dem weiter nach hinten geführten Schnitte (Fig. 78 B), wo das

vordere Ende der Chorda getroffen ist, sind die Muskelplatten dorsalwärts gewachsen: sie nehmen nicht nur die Seitentheile, sondern auch den Rückenthail des Embryos ein und schließen sich daselbst dem Nervenrohr an, umfassen von den Seiten die Chorda dorsalis und breiten sich nach der Bauchseite aus, bis sie medioventral zusammenfließen. Das Entoderm ist also auf diesem Schnitte vollständig von den Platten umwachsen. An der unteren Grenze der Chorda tritt eine Verdickung (Fig. 78 B) der Platten auf, welche auch eine kleine Strecke weit den unteren Theil der Chorda umfaßt. Diese Verdickung theilt die beiden Platten in eine dorsale und eine ventrale Abtheilung. Die letztere, welche eine bedeutende Länge erreicht und ventral mit ihrem Antimer zusammenfließt, erscheint in dem darauffolgenden Schnitte (Fig. 78 C) bedeutend verkürzt und kommt weiter hinten überhaupt nicht mehr vor. Die dorsale Abtheilung der Platten setzt sich nach hinten fort und geht in das Schwanzmesoderm über. Jede von den beiden Platten, welche hinten nur aus der dorsalen Abtheilung bestehen, krümmt sich im Schwanztheile um die Chorda herum und umfaßt sie vollständig. Dies ist für die Platten charakteristisch.

Fassen wir alle Resultate der Untersuchung der Querschnittserie zusammen, so können wir die Form des Mesoderms in dem jetzigen Stadium uns wie folgt vorstellen. Das Rumpf- und das Schwanzmesoderm sind nur die Theile einer und derselben gemeinschaftlichen Anlage, welche die Form von 2 seitlichen, vom Entoderm getrennten Platten annimmt. Jede Platte ist birnförmig, nämlich im Rumpfteile weit, im Schwanztheile plötzlich schmal. Die beiden Platten treffen ventral zusammen und verwachsen daselbst.

c. Bildung der Seitenschläuche, der axialen Darmhöhle und des Kiemenschlauches. Prägastrales Entoderm. Anlage der Gehirnblase. Bildung der peribranchialen Einstülpungen. Umwandlung der Mesodermplatten (Taf. 21 und 22, Fig. 80—88).

Bildung der primären Darmhöhle. Das Vorkommen einer epibolischen Gastrula bei *Didemnum* weist schon darauf hin, dass die Darmhöhle durch Spaltung des soliden Entoderms entstehen muss. Die ersten Spuren der Differenzirung des Entoderms, welche zur Bildung der Darmanlage führt, können schon vor der Bildung des Schwanzes nachgewiesen werden. Sie bestehen in der eigenthümlichen Anordnung der Entodermzellen da, wo später die

Darmhöhle zum Vorschein kommt. Die Entodermzellen unmittelbar unter dem Nervenrohr werden nämlich cylindrisch und ordnen sich in eine Reihe, so dass unter dem Nervenrohr eine epithelartige Entodermplatte entsteht, die ich Darmplatte nenne; sie stellt die Anlage des Darmepithels dar (Fig. 80 *Dp*). Zwischen dem eben erwähnten Epithel und den übrigen Entodermzellen ist noch keine Höhle vorhanden. Diese tritt in dem nächsten Stadium auf, und zwar zuerst nicht axial, unter dem Darmepithel, sondern in den lateralen Theilen des Entoderms. Fig. 81 ist ein frontaler Längsschnitt durch den Embryo, wo die Bildung dieser lateralen Theile der Darmhöhle begonnen hat. Der Schnitt ist nicht ganz symmetrisch geführt, so dass nur eine von beiden Höhlen getroffen ist. Man sieht im axialen Theil des Embryos die Darmplatte (Fig. 81 *Dp*), die sich weiter nach den Seiten des Entoderms verfolgen lässt. Auf der einen Seite (Fig. 81 *Dsh*) erhebt sich die Darmplatte kuppelförmig und begrenzt von oben eine kleine Höhle, deren Boden noch durch die undifferenzierte Entodermmasse gebildet wird. Obwohl auf der anderen Seite diese Höhle nicht getroffen ist, so tritt doch die epithelartige Anordnung der Entodermzellen auch hier sehr deutlich hervor. Die beiden Höhlen sind die Anlagen der beiden Seitenschläuche der primären Darmhöhle, welche die Anlagen des Kiemendarmapparates repräsentiren. Nach dem eben beschriebenen Präparat ist es nicht schwer zu entscheiden, ob die beiden Seitenhöhlen durch Spaltung der Entodermmasse oder durch die Erhebung der epithelartigen Entodermsschicht, eine Art Faltung der Darmplatte entstanden sind. Letztere Entwicklungsart scheint desshalb die richtige zu sein, weil das Epithel der Seitenschläuche in continuirlichem Zusammenhange mit der Darmplatte steht, und weil die Seitenschläuche nur von der Rückenseite durch epitheliale Zellen begrenzt sind. Sind die beiden Seitenhöhlen einmal gebildet, so stellen sie die Ausgangspunkte dar, von denen aus die Bildung der Darmhöhle weiter, und zwar zunächst axialwärts, fortschreitet. Obwohl im nächsten Stadium (Fig. 82) die beiden lateralen Höhlen (*Dsh*) noch nicht axial verbunden sind, so kann man aus ihrer Richtung gegen die Längsachse des Körpers, sowie aus der Anordnung der axialen Zellen der Darmanlage (*Dat*) doch schließen, dass die Vereinigung der Höhlen bald geschehen wird. Die beiden Seitenhöhlen sind nämlich mit ihren Spitzen axialwärts gerichtet; diese gehen unmittelbar in die Grenzlinie des axialen Darmepithels und des Entoderms über, so dass, wenn wir uns nur vorstellen, dass die Seitenhöhlen sich etwas weiter axialwärts ver-

breiteten, ihre Vereinigung im axialen Theile des Embryos und die Bildung der axialen Darmhöhle die Folge sein würde. Dieser Process scheint aber ziemlich langsam vor sich zu gehen, da die axiale Darmhöhle erst bei Embryonen mit ziemlich langem Schwanze auftritt.

Die Untersuchung der ersten Stadien der primären Darmhöhle bietet bedeutende technische Schwierigkeiten dar, die hauptsächlich dadurch bedingt sind, dass die Höhle im compacten Entoderm entsteht und schon in ihrer Anlage eine complicirte Gestalt hat. Die Form der Seitenschläuche und ihr Verhältnis zur axialen Darmhöhle könnte am besten aus den Längsschnitten erkannt werden, jedoch ist es immer ziemlich schwierig, die Grenzen der Darmanlage von der sie umgebenden Entodermmasse zu bestimmen. Ist aber einmal die Höhle ausgebildet, so werden die Präparate vollkommen deutlich. Fig. 83 stellt einen sagittalen Schnitt durch einen Embryo dar, wo der Schwanz bis zum hinteren Drittel der Bauchfläche reicht. Der Schnitt hat den rechten Seitenschlauch und die axiale Darmhöhle getroffen. Letztere (Fig. 83 *Dat*) liegt dorsal unter dem Ektoderm und ist nur ganz vorn hohl. Nach hinten zu setzt sie sich in eine feine Spalte fort, welche nur stellenweise erweitert ist. Ihr hinteres Ende schließt sich dem vorderen Ende der Chorda an. Die Verbindungsstelle der axialen Darmhöhle mit dem Seitenschlauche (Fig. 83 *Mgs*) ist im Schnitte nicht getroffen, so dass der Seitenschlauch als eine der axialen Darmhöhle anliegende Zellengruppe erscheint. Diese ist dorsal etwas erweitert, ventral schmal und abgerundet. In ihrem erweiterten hinteren Ende erkennt man eine kleine lückenförmige Höhle, die axialwärts in eine feine, in die axiale Darmhöhle mündende Spalte übergeht. Der vordere Theil des Seitenschlauches lässt keine Höhle erkennen, jedoch weist die epithelartige Anordnung seiner Zellen auf die begonnene Spaltung hin.

Vergleicht man nun diese Form der Darmhöhle mit der Form des Entoderms aus dem Stadium, wo noch keine Höhle darin entwickelt war, so kann man leicht in letzterem die Stellen auffinden, welche als Anlagen für die einzelnen Abtheilungen der Darmhöhle dienen. Im Stadium der Fig. 77 ist das Entoderm birnförmig; nach vorn ist es stark erweitert, nach hinten verengt und geht ganz hinten unmittelbar in die Chordaanlage über. Der vordere Theil des Entoderms stellt nun die Anlage der beiden Seitenschläuche und der axialen Darmhöhle, welche aus der Vereinigung dieser beiden

entsteht, dar. Der hintere Theil wird von der Chordaanlage abgesetzt, bleibt aber noch lange als besonderer, ziemlich geräumiger Sack bestehen, welcher der Chorda dicht anliegt und desshalb als Chordasack (Fig. 83 *Chs*) bezeichnet werden mag. Topographisch ist er nichts Anderes als der hintere Fortsatz der axialen Darmhöhle.

Die beiden Seitenschläuche, ein rechter und ein linker, treten zunächst in dem Rückentheile des Embryos auf und sind anfänglich einander ziemlich gleich. Etwas später (Fig. 83) breiten sie sich etwas nach den Seiten und unten aus und stellen eigentlich die Anlagen des Darmcanals dar. Sie sind denen von *Diplosoma* vollkommen homolog, und desshalb werde ich sie mit den gleichen Namen bezeichnen. Der rechte Schlauch bildet nämlich die Anlage des Magens, der linke die des Darmes; desshalb werde ich den ersten Magenschlauch (Fig. 83 *Mgs*), den zweiten Darmschlauch nennen (Fig. 84 *Ds*).

In den jüngeren Stadien, wo die Höhlen des primären Kiemen-darmapparates noch sehr klein sind, kann man die einzelnen Theile desselben an den ganzen Embryonen nur schwer unterscheiden. Sie treten am schärfsten auf den Querschnitten hervor, während sie auf den Längsschnitten meistens nur theilweise getroffen sind. Bei der Betrachtung der etwas weiter ausgebildeten Embryonen (Fig. 85) kann man schon von außen her die Theile der primären Darmhöhle sehr deutlich unterscheiden. Ein solcher Embryo ist in Fig. 85 und 85 A von der rechten und von der linken Seite abgebildet. Die Form der Darmhöhle erscheint nun ganz symmetrisch. Von beiden Seiten sieht man zunächst die axiale Darmhöhle (Fig. 85, 85 A, *Dat*), die nach hinten in den Chordasack (*Chs*) übergeht. Rechts ist dann der Magenschlauch (*Mgs*), links der Darmschlauch (*Ds*) zu sehen, welche beide eine ziemlich gleiche Gestalt besitzen; der Darmschlauch ist offenbar schon jetzt etwas kürzer als der Magenschlauch, ihm aber vollkommen gleich gebaut.

Die Untersuchung der Schnitte aus den bis jetzt betrachteten, sowie auch aus den älteren Embryonen lässt die Verhältnisse der primären Darmhöhle zum Entoderm näher bestimmen. Die beiden Seitenhöhlen des primären Darmes sind von Anfang an nur dorsal von einer distincten Epithelschicht begrenzt; ihre vordere oder ventrale Wand ist noch gar nicht differenzirt, da sie aus einer Masse polygonaler Zellen besteht, welche das Entoderm zusammensetzen. Je mehr die Seitenschläuche wachsen, desto mehr breitet sich ihre

Epithelschicht lateral- und ventralwärts aus, und so ist ihre äußere Wand immer ein Epithel. Ihre innere Wand hingegen behält ziemlich lange (Fig. 97, 98) ihr früheres Verhältnis zum Entoderm bei und ist durch die undifferenzierte Entodermmasse gebildet. Diese bleibt also mit der Darmhöhle lange Zeit verbunden, hängt ihr von der Bauchseite gerade zwischen den beiden Seitenschläuchen an und setzt sich nach vorn, unter der axialen Darmhöhle in einen bedeutenden Zellenklumpen fort. Die primäre Darmhöhle scheint dieser undifferenzierten Entodermmasse wie aufgesetzt und damit fest verwachsen zu sein. Nachdem nun die Differenzirung der unteren Wand in den verschiedenen Abtheilungen der Darmhöhle eingetreten ist, trennt sich das Entoderm von der Darmhöhle ab und liegt in der Leibeshöhle des Embryos frei. Diesen bei der Bildung der Darmhöhle unverbrauchten Theil des Entoderms werde ich prägastrales Entoderm nennen (Fig. 85, 87 etc., *Pgen*). Es stellt einen soliden Klumpen dotterreicher Zellen dar, welcher keine active Rolle bei der Bildung der Organe spielt und später in Zellen zerfällt.

Nachdem die beiden Seitenschläuche der primären Darmhöhle gebildet sind, treten in ihnen wichtige Vorgänge auf, welche zur Bildung eines Paares neuer Schläuche führen, die ich als Kiemenschläuche bezeichnen will, und zwar desswegen, weil sie ihrer Lage nach dem Kiemenschlauch der *Diplosoma*-Embryonen vollkommen entsprechen. Bei *Didemnum* bilden sich 2 Kiemenschläuche, anstatt des einen, der bei *Dipl.* beschrieben wurde, und sie bieten auch in ihrer Entwicklung einige nicht unwesentliche Abweichungen von ihm dar. Während bei *Dipl.* nämlich der Kiemenschlauch ziemlich früh erscheint und aus dem vorderen Theile der axialen Darmhöhle entspringt, kommen die Kiemenschläuche bei *Did.* später als die beiden Seitenschläuche zum Vorschein, nämlich erst dann, wenn diese bereits ziemlich weit entwickelt sind. Dies stört aber die Homologie der beiden in Betracht stehenden Organe durchaus nicht, indem die Kiemenschläuche von *Did.* trotz ihres verhältnismäßig späteren Auftretens sich aus denselben (oder wenigstens aus nahestehenden) Theilen der primären Leibeshöhle wie bei *Dipl.* bilden.

Ich konnte nicht genau ermitteln, ob die beiden Kiemenschläuche von *Did.* gleichzeitig oder nach einander angelegt werden. Die Präparate, nach denen ich darüber urtheilen könnte, weisen mehr darauf hin, dass zuerst der eine, nämlich der rechte, zum Vorschein kommt. Damit stimmt auch die ungleiche Größe der beiden Schläuche in den etwas späteren Stadien überein. Der rechte Kiemenschlauch

(Fig. 87 *Kschr*) ist zunächst eine kleine Ausstülpung der Wand der primären Darmhöhle gerade an der Grenze der axialen Darmhöhle und des Magenschlauches. Durch die Größe der Zellen dieser Ausstülpung lässt sich ziemlich leicht die Frage beantworten, von welchem der beiden angrenzenden Theile, der axialen Darmhöhle oder dem Magenschlauch, sie gebildet wird. Die Zellen des erstgenannten Theiles sind klein, die des Magenschlauches hoch und cylindrisch; die Anlage des Kiemenschlauches besteht aus kleinen cubischen Zellen und muss deswegen der axialen Darmhöhle angehören. Die Ausstülpung, aus der sich der rechte Kiemenschlauch bildet, ist kuppelförmig und enthält eine kleine Höhle, die sich in den Magenschlauch öffnet. Etwas später (Fig. 88 *Kschr*) wächst der Kiemenschlauch bedeutend aus, liegt dem Magenschlauch dicht an und ist ein krummer Blindschlauch mit sehr enger, spaltförmiger Höhle. Seine Spitze reicht schon bis zur Spitze des Magenschlauches, in dessen Höhle er durch eine etwas weitere Öffnung mündet.

Anlage der Gehirnblase. Wir haben die Anlage des Nervensystems in dem Zustande verlassen, wo es ein gerades, vorn etwas erweitertes Rohr darstellt. Die vordere Erweiterung ist die Anlage der Gehirnblase und öffnet sich nach außen. Die weitere Entwicklung besteht in dem Wachsthum der Gehirnblase, welche am Ende dieser Periode schon einen bedeutenden Umfang erreicht (Fig. 85 *Gb*). Es ist bemerkenswerth, dass der Schluss des Neuroporus erst in das Stadium der Bildung der Gehirnblase fällt. Bei den Embryonen, welche bereits einen langen Schwanz haben, ist die Stelle, wo der Neuroporus geschlossen ist, noch sehr deutlich (Fig. 86 A, *Npr*); es ergibt sich ferner aus dieser Figur, dass der Neuroporus nicht genau am vordersten Ende der Gehirnblase, sondern dass vor ihm noch ein Stück des Nervenrohres liegt. Die vordere Fortsetzung des Nervenrohres (Fig. 86 A, *Tr*) ist die Anlage des Trichters. Die Lage des Neuroporus hinter dem vorderen Ende der Gehirnblase habe ich nicht nur bei *Didemnum*, sondern auch bei *Diplosoma* angetroffen<sup>1</sup>, wo die Gehirnblase ebenfalls einen kleinen Blindsack, die Anlage des primären Trichters, nach vorn schiebt.

Von den anderen Vorgängen in dieser Periode sei das Auftreten der ersten Pigmentzelle in der Wand der Gehirn- oder Sinnesblase erwähnt. Sie kommt eigentlich sehr früh, nämlich wenn noch keine Darmhöhle gebildet ist, zum Vorschein. Im Stadium der Fig. 80

<sup>1</sup> Beiträge etc. (s. oben pag. 506 Anm. 1) pag. 411.

zeichnet sich schon eine der Zellen der Gehirnblase durch ihre bedeutende Größe (*Chz*) vor den anderen aus; sie enthält dann aber noch kein Pigment, erweist sich jedoch aus dem Vergleich mit den späteren Stadien als die Anlage der Pigmentzelle. Im Stadium der Bildung der peribranchialen Einstülpungen ist sie bedeutend gewachsen (Taf. 22 Fig. 90 A, *Chz*). Sie ist birnförmig und ragt mit ihrem ausgebuchteten Theil in die Höhle der Gehirnblase. Auch ihr Kern liegt nicht in der Reihe der Kerne der übrigen Zellen, sondern ist ebenfalls gegen die Höhle der Gehirnblase verschoben. Er ist von den im Protoplasma angesammelten Pigmentkörnern umhüllt. Diese Zelle ist die Anlage der Chorioidea, und desswegen will ich sie Chorioideazelle nennen. Ihr gegenüber tritt in der unteren Wand der Gehirnblase eine andere Zelle hervor, welche ebenfalls durch ihre Größe ausgezeichnet ist und die Otolithenzelle (Fig. 90 *Otz*) darstellt. Dies sind die einzigen histologischen Vorgänge, die sich in dieser Periode abspielen. Wegen der unbedeutenden Entwicklung des Pigmentes ist die Gehirnblase von außen noch nicht bemerkbar.

**Bildung der peribranchialen Einstülpungen.** Die Anlagen der Peribranchialsäcke treten bei *Didemnum* als 2 Einstülpungen des Ektoderms, die peribranchialen Einstülpungen, in dem Stadium auf, wo die primäre Darmhöhle einen bedeutenden Umfang erreicht hat, und können wegen ihrer bedeutenden Größe in den ganzen Embryonen sehr gut erkannt werden (Fig. 89 *Pben*). Sie liegen am hinteren Leibesende zu beiden Seiten des Nervenrohres, der Austrittsstelle der Seitenschläuche von dem axialen Darmschlauche gegenüber, und stellen zwei kuppelförmige (Fig. 89, 90 *Pben*), weit geöffnete Einstülpungen dar. Ihre Wand ist sehr dick und aus cylindrischen Ektodermzellen zusammengesetzt. Ihr Boden wird von sehr großen, säulenförmigen Zellen gebildet, welche nach dem Rande zu in kleinere übergehen, die sich allmählich mit den Ektodermzellen der Leibeswand ausgleichen. Es ergiebt sich bei aufmerksamer Betrachtung der ganzen Embryonen, dass die peribranchialen Einstülpungen bereits früh etwas nach vorn gerichtet sind. Später spricht sich diese Richtung noch schärfer aus, und durch sie wird die hintere Stellung ihrer Verschlussöffnungen bedingt.

Die beiden peribranchialen Einstülpungen liegen der Wand der primären Darmhöhle dicht an; da sie bei ihrem Wachsthum einen gewissen Druck auf sie ausüben, so erscheint die Darmwand, die ihrem Boden anliegt, grubenförmig vertieft; vor jeder peribranchialen

Einstülpung bildet sie eine Aussackung (Fig. 89 *Kr*), welche der vorderen Wand derselben anliegt. Diese Aussackungen, die jetzt noch ziemlich flach sind, nehmen mit dem Wachsthum der peribranchialen Einstülpungen immer zu und sind eben diejenigen Theile des Kiemensackes, die später mit den Peribranchialsäcken verwachsen und in sie durch die primären Kiemenspalten oder Kiemenstigmen durchbrechen. Ich werde sie als Kiemenrohre bezeichnen.

Umbildung der Mesodermplatten. Nachdem durch das Auftreten des Schwanzes die beiden Mesodermplatten sich in den Rumpf- und den Schwanztheil getrennt haben, geht die weitere Entwicklung in beiden ganz verschieden vor sich. Das Schwanzmesoderm, welches als 2 einschichtige Zellplatten die Chorda umgiebt, verwandelt sich ausschließlich in die Muskelzellen, und diese Umbildung kommt erst später zu Stande. Das Rumpfmesoderm stellt ebenfalls 2 Platten dar, die zu den Seiten der Darmhöhle liegen; diese Platten sind aber mehrschichtig, und ihre weitere Umwandlung ist ganz verschieden von der der Schwanzmuskelplatten. Wenn die Darmhöhle noch unbedeutend entwickelt ist, und der Schwanz als kleiner plumper Anhang auftritt, ist die Verbindung zwischen den Zellen der Rumpfmesodermplatten bereits ziemlich lose geworden. Man trifft schon einige Zellengruppen (Fig. 84 *Rms*) an, die sich von der übrigen Mesodermmasse abzutrennen beginnen. Dies ist das erste Zeichen des Zerfalls in den Mesodermplatten, welcher ziemlich schnell vor sich zu gehen scheint, da bei den etwas älteren Embryonen, bei denen die Bildung der primären Darmhöhle bereits vollendet ist, an Stelle der Mesodermplatten nur noch einzelne Mesenchymzellen vorhanden sind, die sich frei in der Leibeshöhle bewegen (Fig. 88A, *Ms*). Sie sammeln sich stellenweise in kleinen Gruppen an, größtentheils aber sind sie zwischen den Organen des Embryonalleibes zerstreut.

d. Verschluss der peribranchialen Einstülpungen; Bildung der primären Kiemenspalten. Veränderungen in der primären Darmhöhle. Differenzirung des Nervenrohres. Saugnapfförmige Organe (Taf. 22 Fig. 91—97).

Verschluss der peribranchialen Einstülpungen und Bildung der primären Kiemenspalten. Die peribranchialen Einstülpungen bleiben nur während verhältnismäßig kurzer Zeit offen; ihre Öffnungen werden ziemlich früh verschlossen, und sie verwandeln sich in die Peribranchialsäcke. Dieser Vorgang ist morphologisch sehr

wichtig, indem er mit der Bildung der ersten Kiemenspalten in Zusammenhang steht.

Bei der Beschreibung der jungen Stadien der peribranchialen Einstülpungen habe ich besonders auf die Richtung derselben aufmerksam gemacht. Von Anfang an stehen die Achsen der Einstülpungen etwas schief zu der sagittalen Achse des Embryos: sie sind nach vorn und seitwärts gerichtet. Indem sie in dieser Richtung weiter wachsen, werden ihre nach hinten gewandten Öffnungen in Folge der Annäherung ihrer Lippen immer kleiner, bis endlich die Lippen zusammentreffen, und die Öffnungen sich schließen. Jede Öffnung schließt sich selbständig; sie verschmelzen also bei *Didemnum* nicht und bilden daher auch nicht wie sonst bei den einfachen und socialen Ascidien die Cloacalhöhle. Die Cloacalöffnung entsteht hier ganz selbständig und steht zu den Öffnungen beider Einstülpungen in keiner Beziehung.

Fig. 90—95 erläutern den ganzen Entwicklungsgang der peribranchialen Säcke. Die beste Vorstellung von der Lage beider Einstülpungen gewinnt man durch die Betrachtung der ganzen Embryonen von unten (Fig. 94 *Pbenr*, *Pbenl*). Sie erscheinen hier als birnförmige, gegen einander unter einem spitzen Winkel stehende offene Blasen, die nach vorn erweitert sind und hinten durch kleine Öffnungen ausmünden (Fig. 94 *Pbro*). Die beiden Öffnungen stehen ziemlich weit von einander ab. Es ergibt sich aus der Betrachtung der Längsschnitte und der ganzen Embryonen, dass die Wand der peribranchialen Einstülpungen aus cylindrischen Zellen besteht, die bedeutend kleiner als in den früheren Stadien sind. An der Einmündungsstelle derselben (Fig. 91, 93 *Pbro*) treffen ihre Randzellen zusammen, so dass sie nur zu verwachsen brauchen, um die Einstülpungen vom Ektoderm zu trennen und in die Peribranchialsäcke umzubilden.

Das Wichtigste, was die peribranchialen Einstülpungen in diesem Stadium zeigen, ist offenbar ihre Beziehung zur Darmhöhle. Ich habe schon oben pag. 520 die Aussackungen der Seitenwand der Darmhöhle (Fig. 89 *Kr*) notirt und sie als Kiemenrohre bezeichnet; sie liegen der vorderen Wand der peribranchialen Einstülpungen dicht an. Im Stadium der Fig. 94 sind sie stark gewachsen (Fig. 94 *Kr*) und können nicht nur in den Längsschnitten, sondern auch von außen her wahrgenommen werden. Sie erscheinen nämlich als conische Aussackungen des axialen Darmschlauches, die sich nach den beiden Seiten zu den entsprechenden Peribranchialsäcken hin richten. Indem

sie diese erreichen, liegen sie ihnen mit ihren etwas abgestumpften Spitzen dicht an. Die Stelle, wo die beiden Organe sich treffen, ist ungefähr in der Mitte der Länge jedes Peribranchialsackes und theilt ihn in einen vorderen und einen hinteren Theil, welche jeder für sich die Anlagen von zwei verschiedenen Abtheilungen des Peribranchialapparates zu bilden scheinen. Ich meine nämlich, dass der Theil des Peribranchialsackes nach vorn von der Berührungsstelle zum Kiementheil desselben wird, der nach hinten dagegen zur Ausbildung der Cloacalhöhle dient. Als ein Grund für diese Schlüsse dient mir die Lage der beiden Kiemenrohre, die offenbar der hinteren Grenze des axialen Darmschlauches resp. des Kiemensackes entspricht. Diese Stellung ist am besten aus dem Längsschnitte zu ersehen (Fig. 93). Die peribranchiale Einstülpung (*Pben*) liegt mit ihrem blinden Ende gerade dem hinteren Theile des axialen Darmschlauches an (*Dat*). Nach hinten von dem Berührungspunkte beider Organe liegt schon der Chordasack (*Chs*), welcher, wie oben bemerkt wurde, keinen Antheil an der Bildung des Kiemensackes nimmt und später obliterirt, so dass die Berührungsstelle der peribranchialen Einstülpungen mit dem Kiemensacke dem hinteren Rand desselben entspricht. Es folgt daraus, dass die beiden Ausstülpungen des Kiemensackes, welche wir als primäre Kiemenrohre bezeichnet haben, sich am hinteren Ende des Kiemensackes bilden, und dass die später aus ihnen entstehenden Kiemenspalten, die als primäre Kiemenspalten den übrigen gegenübergestellt werden müssen, auch am hinteren Theil des Kiemensackes liegen.

Wir haben in dem eben betrachteten Stadium die Vorbereitungen zu zwei wichtigen Vorgängen: zum Verschluss der peribranchialen Einstülpungen und zur Bildung des 1. Kiemenspaltenpaares. Beide treten ziemlich gleichzeitig auf. In dem ein wenig älteren Embryo, wo die peribranchialen Einstülpungen eben verschlossen sind (auf dem Präparate sieht man noch deutlich die Stelle, wo dies geschehen ist, Fig. 95\*), brechen die Kiemenrohre in die neugebildeten Peribranchialsäcke durch. Fig. 95, 95 A, 95 B stellen 3 Längsschnitte durch einen solchen Embryo dar. Auf dem ersten Schnitte (Fig. 95) ist nur der Peribranchialsack getroffen, welcher eine von epithelialen Zellen begrenzte längliche Blase ist. Auf dem zweiten (Fig. 95 A) sind Peribranchialsack (*Pbsr*) und Kiemenrohr zusammen durchschnitten, doch sieht man die Verbindung ihrer Höhlen nicht. Der Schnitt Fig. 95 B ist gerade durch die Communicationsstelle beider Höhlen gegangen. Das kleine Stück des Peribranchialsackes (*Pbsr*)

ist theilweise vom entsprechenden Kiemenrohr bedeckt. Man sieht oben die Höhle des Kiemenrohres, unten die des Peribranchialsackes, und bei der richtigen Einstellung des Mikroskops schimmert die Communicationsstelle beider Höhlen durch, welche die 1. (primäre) Kiemenspalte darstellt.

Die Communication beider in Rede stehenden Organe sowohl wie die Form der letzten tritt am deutlichsten an den Querschnitten hervor, die in Fig. 97, 97 A und 96 abgebildet sind. Die beiden erstgenannten Figuren sind einem, die dritte einem anderen Embryo entnommen, die aber beide ziemlich mit einander übereinstimmen. Fig. 96 ist mit dem Immersionssystem abgebildet, um die Lage der Zellen, so wie die Betheiligung beider Organe bei der Bildung des 1. Kiemenspaltenpaares zu erläutern. Die Schnitte Fig. 97 und 97 A sind nicht ganz senkrecht durch den Leib des Embryos geführt. Auf dem ersten Schnitte liegen die beiden Peribranchialsäcke (*Pbsl*, *Pbsr*) in der Leibeshöhle frei; auf dem anderen ist nur am rechten die Stelle getroffen, wo er mit dem Kiemenrohr in Verbindung steht (Fig. 97 A, *Ksp*). Aus der Betrachtung von Fig. 96 ist ersichtlich, dass bei der Bildung dieser Kiemenspalte das Kiemenrohr die Hauptrolle spielt. Es wächst nämlich zum Peribranchialsacke hin, verlöthet sich damit und bricht endlich in seine Höhle durch. Das passive Verhalten des Peribranchialsackes, welches auch sonst schon aus den früher citirten Abbildungen ziemlich deutlich hervortritt, ist durch seine Form in dem jetzt in Betracht stehenden Schnitte klar genug. Die untere Wand des Peribranchialsackes liegt nämlich eine bedeutende Strecke der Wand des Kiemenrohres dicht an; das Kiemenrohr selbst setzt sich ziemlich scharf vom Peribranchialsacke ab, so dass zwischen beiden eine scharfe Grenze besteht, welche genau der Lage der 1. Kiemenspalte entspricht (in der Figur durch den Pfeil angedeutet).

Aus den eben betrachteten Erscheinungen geht hervor, 1) dass bei *Didemnum* ein Zustand vorkommt, wo der Embryo nur ein einziges Kiemenspaltenpaar besitzt, 2) dass dieser Zustand früh eintritt und, wie ich voraussetze, durch eine Reihe von Stadien von dem Erscheinen der übrigen Kiemenspalten getrennt ist, und 3) dass dieses 1. Paar sich durch seine Entstehung vor den übrigen, später erscheinenden Kiemenspalten auszeichnet und in Form von 2 geräumigen Aussackungen der Pharyngealhöhle angelegt wird. Die Wichtigkeit dieser Vorgänge für die Morphologie der Kiemen, so wie für die Phylogenese der Tunicaten, auf die ich später zurückkomme,

ist schon daraus ersichtlich, dass diese Erscheinungen an die Bildung der Kiemen der Appendicularien anknüpfen, welche als die der Urform der Tunicaten am nächsten stehenden Repräsentanten dieser Thiergruppe allerseits anerkannt werden.

Entwicklung der primären Darmhöhle während des Verschlusses der peribranchialen Säcke. Die wichtigsten Vorgänge, die sich jetzt in der Darmhöhle abspielen, beziehen sich hauptsächlich auf 1) die weitere Ausbildung des Kiemenschlauches und 2) die Annäherung des Magen- und des Darmschlauches, welche als der Anfang der späteren Verwachsung dieser beiden Theile betrachtet werden muss.

Was den Kiemenschlauch betrifft, so bleibt er während des Auftretens der peribranchialen Einstülpungen noch wie er war. Zur Zeit des Verschlusses dieser Organe hingegen wächst er etwas aus und kann bei den in toto betrachteten Embryonen (Fig. 92) sehr deutlich unterschieden werden. Er ist alsdann aber viel kürzer als der Magenschlauch, dem er anliegt, und weicht schon jetzt durch seine dünnen Wände davon ab.

Der Magen- und der Darmschlauch sind zur Zeit des Schlusses der peribranchialen Einstülpungen noch nicht ganz ausgebildet. Der Magenschlauch ist ein geräumiger Sack (Fig. 92, 93, 97 *Mgs*), der mit weiter Öffnung von der axialen Darmhöhle beginnt und nach unten wächst. Bei der Betrachtung der ersten Stadien der peribranchialen Einstülpungen habe ich schon bemerkt, dass die beiden erwähnten Seitenschläuche asymmetrisch sind, und dass der Magenschlauch viel mehr als der Darmschlauch entwickelt ist. Dieser Unterschied zwischen den beiden Schläuchen ist auch jetzt scharf ausgeprägt. Der Darmschlauch (*Ds*) ist viel kleiner als der Magenschlauch und von viel dünneren Wänden als dieser begrenzt. In beiden Schläuchen sind aber nur die äußeren Wände vollkommen differenzirt: die des Magenschlauches besteht aus hohen cylindrischen, die des Darmschlauches aus cubischen Zellen. Obwohl die inneren Wände beider Schläuche noch mit dem prägastralen Entoderm verschmolzen sind, so lassen sie sich doch schon von den Zellen desselben ziemlich deutlich unterscheiden (Fig. 97).

Differenzirung des Nervenrohres. Die wesentlichsten Fortschritte in der Entwicklung des Nervenrohres äußern sich in der weiteren Ausbildung der Sinnesblase und in der Anlage des Rumpfmарkes. Letzteres differenzirt sich aus dem Nervenrohr

dadurch, dass die ventrale Wand desselben sich zu verdicken beginnt. Die Verdickung wird durch die Vermehrung der Zellen des Nervenrohres hervorgerufen, wobei die Zellen von Anfang an sich in Fortsätze ausziehen und größtentheils eine spindelförmige Gestalt annehmen. Die Zellen des Rumpfmарkes liegen ziemlich dicht an einander und haben zwischen sich noch keine Punktsubstanz ausgebildet. Diese tritt aber schon im nächsten Stadium auf.

Wir haben die Sinnesblase verlassen, als sie sich zur Bildung der Chorioideafalte vorbereitet hatte; als Anlage derselben hatte sich eine Pigmentzelle an der Wand der Sinnesblase gebildet. Diese Zelle, die nun immer dunkler wird, ist der Ausgangspunkt für die Bildung der Chorioidea. Von der Stelle aus, wo sie sich in den eben betrachteten Stadien befand, stülpt sich jetzt die Wand der Sinnesblase ein, es bildet sich eine Falte, die ich bei den anderen Ascidien (*Distaplia*, *Diplosoma*) als Chorioideafalte bezeichnet habe. In keinem der von uns früher untersuchten Fälle konnte ich aber die Bildung dieser Anlage der Chorioidea so nett beobachten, wie bei *Didemnum*. Hier habe ich die ersten Stadien der Falte angetroffen und bin nun im Stande, meine damalige Behauptung von der Entstehung der Chorioidea in Form einer Falte mit voller Sicherheit zu bestätigen. Fig. 97 B stellt einen Querschnitt durch die Sinnesblase von demselben Embryo dar, von dem die Querschnitte Fig. 97 und 97 A herrühren. Vergleicht man diesen Querschnitt mit dem früher beschriebenen Stadium der Sinnesblase (Fig. 90 A), so kann man sich leicht über die Lage orientiren. Die in der Bildung begriffene Pigmentzelle der oberen Wand der Sinnesblase, die früher im Niveau der übrigen Wandzellen lag, ist nun nach innen eingestülpt (Fig. 97 B, *Chz*), ziemlich bedeutend gewachsen, oval geworden und mit Pigmentkörnern so stark gefüllt, dass ihr Kern nicht mehr erkannt werden kann. Mit dieser Zelle zusammen wandern einige benachbarte Zellen der Sinnesblase nach innen, bleiben aber ganz blass und durchsichtig und werden etwas kleiner als früher. Es bildet sich so die Chorioideafalte, welche die Anlage der Chorioidea darstellt (*Chf*) und aus 2 Blättern, einem pigmentirten und einem pigmentlosen, besteht. Nach Analogie mit den anderen Ascidien zu urtheilen, ist nur jenes die Anlage der Chorioidea, während dieses später feiner wird und wahrscheinlich zuletzt ganz schwindet. Die sich über die Chorioideafalte wie eine Kapsel erhebende Wand der Sinnesblase (Fig. 97 B, *Rt*) ist theilweise die Anlage der Retina (*Rt*), theilweise die der linsenbildenden Zellen (*Lz*).

Am Schluss der Beschreibung dieser Periode möchte ich noch die Bildung der saugnapfförmigen Organe erwähnen, die in derselben Weise wie bei *Diplosoma* angelegt werden. Sie erscheinen nämlich ziemlich früh als 3 kleine Gruben im Ektoderm und verweilen in diesem Zustande bis zum Schluss der beschriebenen Periode.

e. Die äusseren Veränderungen des Embryos. Bildung der Anhänge der Larve. Seitliche Ektodermgruben. Bildung des Darmcanals durch Verwachsung des Magen- und Darmschlauches. Verwandlung des Kiemenschlauches. Bildung des Pericardiums. Regressive Metamorphose des Chordasackes. Bildung der Cloacalhöhle und der cloacalen Einstülpung. Bildung der Kiemenstigten. Definitive Entwicklung des Nervensystems. Anlagen der Knospen (Taf. 23 u. 24).

Die äußeren Veränderungen des Embryos. Bildung der Anhänge der Larve. Seitliche Ektodermgruben. Was die Form des Embryos betrifft, so sind ihre Veränderungen während der definitiven Entwicklung sehr einfach und stehen mit der Entwicklung einiger inneren Organe, hauptsächlich mit der des Darmcanals in Zusammenhang. Ich werde die Beschreibung mit dem Stadium beginnen, wo die saugnapfförmigen Organe bereits ziemlich bedeutend hervortreten und als 3 knopfförmige Auswüchse am vorderen Körperrande erscheinen (Taf. 23 Fig. 102, 102 A). Der Rumpftheil lässt einen vorderen und einen hinteren Abschnitt unterscheiden. Der letztere enthält die inneren Organe und stellt nun den eigentlichen Rumpf dar (Fig. 102 *Rf*), der erstere hat in seinem Inneren nur die Mesenchymzellen, die entweder zerstreut oder zu kleinen Gruppen vereinigt sind (*Ms*). Diesen Abschnitt werde ich nach dem Beispiel von WILLEY<sup>1</sup> als präoralen Lappen bezeichnen (Fig. 102 *PrL*). Er ist von dem eigentlichen Rumpfe durch eine Furche abgegrenzt und an seinem Vorderrande mit den oben erwähnten Saugnapfen versehen. Er liegt über dem Endostyl und dem Kiemenschlauch und behält während seiner weiteren Verwandlungen dieselbe Lage bei, so dass, wenn der Endostyl später auf die Bauchseite des Embryos übergeht, ihm der präorale Lappen folgt und ebenfalls auf die Bauchseite zu liegen kommt.

<sup>1</sup> A. WILLEY, Studies on the Protochordata. 1. Part. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 34 1893 pag. 317 ff. (pag. 332—334).

Die weiteren Vorgänge im präoralen Lappen führen allmählich zur Verwandlung desselben in die verschiedenen Auswüchse, die theils als Anheftungsorgane, theils als Stolonen funktionieren. Die erst genannten Organe werden von den Saugnäpfen dargestellt, deren Entwicklung genau so verläuft wie bei *Diplosoma*. Sie erscheinen zuerst als Ektodermgrübchen, die sich später vom präoralen Lappen differenzieren und eine schalenförmige Gestalt annehmen. Sehr bald ziehen sich ihre Basaltheile zu Stielen aus, und in diesem Zustande treffen wir sie namentlich in dem Stadium der Fig. 102 und 102A (*Sn*). Später wachsen ihre Stiele (Fig. 107) bedeutend aus und sind von den Köpfchen scharf abgesetzt. Jedes Köpfchen ist schalenförmig eingestülpt und trägt innen eine kleine Warze aus cylindrischen Zellen, die allmählich fast die ganze Höhle des Köpfchens ausfüllt. Wenn die Saugnäpfe bedeutend gewachsen sind, kommen die Anlagen der pelottenförmigen Organe zum Vorschein (Fig. 107 *Pt*). Sie treten als 4 ziemlich dicke, hohle und cylindrische Auswüchse des Ektoderms an der Basis der Saugnäpfe hervor und lassen ebenfalls einen Stiel und eine vordere Auftreibung erkennen. Letztere ist birnförmig und an ihrer Oberfläche wie ein Hufeisen eingestülpt. Sie entwickeln sich im Übrigen ähnlich weiter wie die Saugnäpfe: der Stiel verlängert sich und das Köpfchen bildet sich aus.

Die Entwicklung dieser beiden Anhänge des präoralen Lappens geht auf Kosten desselben vor sich. Je mehr sie wachsen, desto kleiner wird er, bis er endlich sich in 2 kleine hügelartige Auftreibungen verwandelt, welche als Wurzel für die beiderlei erwähnten Anhänge dienen. Dabei verändert der Lappen mit den von ihm gebildeten Organen seine Lage: er rückt allmählich von vorn nach unten und kommt endlich an die Bauchseite, zwischen den später wie ein Hügel aufgetriebenen Kiemen- und Darmtheil des Embryonalleibes zu liegen (Fig. 109 *Pt, Sn*).

Außer den beiden hier erwähnten Organen, die bei *Didemnum* genau in derselben Weise wie bei *Diplosoma* angelegt werden und sich entwickeln, bildet sich bei *Did.* noch ein eigenthümlicher ektodermaler Anhang, welcher *Dipl.* fehlt. Er tritt ziemlich spät hervor und ist den pelottenförmigen Organen ähnlich angelegt. Bei einem ziemlich alten Embryo, der bereits die cloacale Einstülpung angelegt zeigt, tritt links im Ektoderm ein Hügel hervor (Fig. 108 *Lp*), der weiter nach oben wächst und sich in einen dreieckigen hohlen Lappen verwandelt (Fig. 109 *Lp*). Er ist mit seinem zugespitzten

Ende dem Leibe angeheftet und mit dem äußeren ausgebreiteten Theil nach hinten gebogen. Ich habe dies lappenförmige Organ auch bei den fixirten Larven aufgefunden, sein weiteres Schicksal ist mir aber unbekannt geblieben. Wahrscheinlich wandelt es sich in einen Stolo um.

Im larvalen sowohl als im ausgebildeten *Didemnum* kommen noch 2 Organe vor, die eine besondere Erwähnung verdienen. Es sind nämlich 2 am Kiementheile lateral gelegene Ektodermeinstülpungen, denen LAHILLE<sup>1</sup> eine hohe morphologische Bedeutung zuschreiben will. Er sagt: »Dans le développement des Didemnidae, on voit se produire latéralement au niveau du milieu du pharynx une invagination ectodermique, paire et symétrique, qui correspond aux fentes branchiales des Appendiculaires.« Er meint weiter, dass diese Einstülpungen sich bedeutend erweitern und die peribranchialen Höhlen ausbilden; aber statt sich auf der Rückenseite zu vereinigen, obliteriren sie, während die cloacale Höhle unabhängig von ihnen aus einer anderen Ektodermeinstülpung entsteht. Dadurch will LAHILLE die angebliche Abtrennung der peribranchialen Säcke erklären. Diese Ansicht beruht aber auf einer ganz falschen Vorstellung von der Entwicklung der Peribranchialsäcke, deren Anlage LAHILLE sicherlich übersehen hat. Denn 1) sind die Peribranchialsäcke, wie oben gezeigt ist, viel früher als die vermeintlichen Ektodermeinstülpungen angelegt; 2) sei bemerkt, dass die cloacale Höhle durchaus nicht aus der cloacalen Einstülpung allein, sondern durch die Verschmelzung der beiden Peribranchialsäcke entsteht. Daraus folgt, dass diese Säcke nicht getrennt, wie LAHILLE meint, sondern durch die Cloacalhöhle vereinigt sind; 3) muss ich hervorheben, dass die beiden Ektodermeinstülpungen selbst nicht auf den Stellen der peribranchialen Einstülpungen, sondern viel weiter rückwärts davon auftreten. Dies Alles beweist die vollkommene Unabhängigkeit dieser Organe vom peribranchialen Apparat, mit dem sie in der That nichts zu thun haben.

Die lateralen Ektodermeinstülpungen, die ich als laterale Gruben bezeichnen will, treten erst spät auf. Sie erscheinen nämlich bei den Embryonen, wo bereits die Kiemenspalten ausgebildet sind, und die cloacale Einstülpung bedeutend gewachsen ist. Ihre Entwicklung geht sehr einfach vor sich: zunächst zeigen sich im

<sup>1</sup> F. LAHILLE, Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890 (pag. 74—75).

Ektoderm ein paar Verdickungen (Fig. 111 *Lg*), und dann stülpen diese sich ein (Fig. 114A, 115 *Lg*). Die Wand dieser Einstülpungen besteht aus großen cylindrischen Zellen, die am Rande an Größe abnehmen. Damit schließt die ganze Entwicklung dieser Organe ab. Was ihre Rolle betrifft, so ist sie für mich vollkommen dunkel: sie stehen eigentlich in keiner Beziehung zu den inneren Organen des Embryonalleibes, kommen nur bei den Didemniden vor und bieten in ihrem Bau keine Anknüpfungspunkte an die Organe der übrigen Ascidien dar.

Verwachsung des Magens und Darmschlauches. Bildung des Darmeanals. Verwandlung des Kiemenschlauches. Bildung des Pericardiums. Regressive Metamorphose des Chordasackes. Ich habe schon oben pag. 515 hervorgehoben, dass nicht alle Theile der complicirten primären Darmhöhle bei der Ausbildung des Kiemendarmapparates thätig sind. Einer davon, der Chordasack, unterliegt einer regressiven Metamorphose und zerfällt schon am Ende der Embryogenese in seine Zellen; der andere, der Kiemenschlauch, nimmt keinen Antheil an der Bildung des Darmcanals, sondern an der des Pericardiums. Von allen Theilen der primären Darmhöhle bleiben nur der axiale Darmschlauch, welcher gänzlich bei der Bildung des Kiemensackes verbraucht wird, und der Magen- und Darmschlauch, welche beide als die eigentlichen Anlagen des Darmtractus betrachtet werden müssen. Diese verschiedenen Schicksale der Abtheilungen der primären Darmhöhle veranlassen uns dazu, die Beschreibung der Verwandlungen derselben in einige Abschnitte zu theilen, je nach den Organen, welche daraus hervorgehen. Wenden wir uns zunächst zur Bildung des Darmcanals!

Die primäre Darmhöhle besteht in dem Stadium, wo wir sie verlassen haben, aus einer axialen und 2 lateralen Abtheilungen. Letztere wachsen ventral gegen einander und schließen sich daselbst einander an. Die nächsten Veränderungen der Darmhöhle beziehen sich auf den vorderen Abschnitt ihres axialen Theiles, welcher, wie oben bemerkt wurde, sich später in den Kiemensack verwandelt, und bestehen in der Bildung des Endostyls. Wenn die saugnapfförmigen Organe sich bereits vom präoralen Lappen getrennt haben und als knopfförmige Fortsätze derselben erscheinen, ist die vordere Wand des Kiemensackes bedeutend verdickt (Fig. 102, 102 A); diese Verdickung ist die Anlage des Endostyls (*Es*). Aus den Querschnitten (Fig. 100) ergibt sich, dass die Verdickung auf beiden Seiten von

den Endostylfalten begrenzt ist. Die Lage des Endostyls ist der bei den anderen Ascidienembryonen gleich: sie steht senkrecht auf der Längsachse des Embryonalleibes, und erst später wird diese Lage in Folge der Umdrehung des Kiemensackes verändert.

Die beiden Seitenschläuche (Magen- und Darmschlauch) sieht man am besten in ihrer natürlichen Lage an den ganzen Embryonen (Fig. 102 u. 102 A). Bei der Betrachtung des Embryos von rechts (Fig. 102) trifft man den Magenschlauch (*Mgs*), welcher mit dem Kiemenschlauch (*Kschr*) verbunden ist und durch seine verdickten Wände vor den übrigen Theilen der primären Darmhöhle hervortritt. Er hat seine ursprüngliche Lage beibehalten und ist nur etwas nach der Bauchseite ausgewachsen. Links trifft man den Darmschlauch, der in seiner Form und in seinen Beziehungen zu dem Kiemenschlauch bedeutend verändert erscheint: er ist gekrümmt (Fig. 102 A, *Ds*), stark ausgewachsen und lässt einen absteigenden proximalen (*Re*) und einen aufsteigenden distalen Theil (*Ds*) unterscheiden. Jener ist noch mit dem Kiemensack verbunden, aber schon viel dünner als der distale; bei näherer Betrachtung kann man sich davon überzeugen, dass der proximale schon seine Höhle verloren hat und zu einem soliden Strang geworden ist. Die Grenze, bis zu welcher er noch die Höhlung behält, ist auf der Abbildung (Fig. 102 A) durch \* angedeutet. An den Schnitten treten diese Veränderungen im Bau des Darmschlauches noch schärfer hervor. Im Schnitte Fig. 100 B ist er conisch: im unteren Theile des Schnittes ist er erweitert, nach oben zum Kiemensacke hin verengt; seine Höhle hört schon weit vor seinem proximalen Ende auf (Fig. 100 B \*); sein proximaler, solider Theil (*Re*) ist mit der etwas ausgestülpten Wand des Kiemensackes verbunden. Natürlich hört dabei seine frühere Verbindung mit der Höhle des Kiemensackes vollständig auf; diese beiden Theile der primären Darmhöhle sind schon jetzt eigentlich von einander geschieden, obwohl die vollständige Trennung erst etwas später erfolgt. Auf den Querschnitten durch einen kaum älteren Embryo (Fig. 101) steht der proximale Theil schon nicht mehr mit dem Kiemensack in Verbindung, sondern ist an der linken Peribranchialblase befestigt (Fig. 101 *Rc*). Diese Änderung der Fixationsstelle ist aus der Lage der Peribranchialsäcke zum Kiemensack leicht verständlich (Fig. 104 A). Der Darmschlauch war im letzten Stadium (Fig. 102) an der dorsalen Wand des Kiemensackes aufgehängt und lag schon damals der Wand des linken Peribranchialsackes ziemlich nahe. Letzterer wächst nun weiter über den Kiemensack hinaus und kommt bald

an der Stelle an, wo der Darmschlauch befestigt ist. Wir haben oben bemerkt, dass der proximale Theil des Darmschlauches sich in einen soliden Strang verwandelt. Dieser ist sehr dünn, wird aber noch dünner, und wenn der Peribranchialsack zu ihm gelangt, so reißt er vom Kiemensacke ab und schließt sich der Wand des Peribranchialsackes an (Fig. 101 *Rc*).

Während dieser Vorgänge im proximalen Theile des Darmschlauches verwächst der distale Theil mit dem Magenschlauche. Die beiden Schläuche liegen schon im Stadium Fig. 102 einander dicht an, wie aus den Längsschnitten (Fig. 103—103 C) ersichtlich ist. Der Schnitt Fig. 103 ist durch den Magen und den rechten Kiemenschlauch geführt und hat die beiden Theile der Darmhöhle in ihrer ganzen Länge getroffen. Im folgenden Schnitte (Fig. 103 A) sind nur die inneren Randtheile durchschnitten; desswegen kommt die Höhle des Kiemenschlauches nicht mehr zum Vorschein. Am distalen Ende des dickwandigen Magenschlauches sieht man eine kleine Erweiterung, die offenbar die Stelle bezeichnet, wo er mit dem Darmschlauche verwächst. Auf dem nächsten Schnitte (Fig. 103 B) ist schon der distale Theil des Darmsackes (Fig. 103 B, *Ds*) getroffen, welcher dem Magenschlauch dicht anliegt. Letzterer ist in diesem Schnitte nicht mehr zu sehen. An seiner Stelle zeigt sich in den Schnitten ein anderer Sack (*Kschl*), welcher in der Form ihm ähnlich ist, sich aber durch seine dünnen Wände davon leicht unterscheidet. Das ist der linke Kiemenschlauch, von dem später die Rede sein wird. In den letzten Schnitten endlich (Fig. 103 C und D) ist der Darmschlauch der Länge nach aufgeschnitten; man sieht aber nur den distalen Theil (*Ds*), denn der proximale liegt etwas weiter nach außen.

Die Verwachsung des Magen- und des Darmschlauches tritt noch deutlicher in den Quer- und in den Frontalschnitten, oder selbst bei der Betrachtung der Embryonen von der Bauchseite hervor. Eine solche Bauchansicht ist in Fig. 104 dargestellt. Man sieht die beiden Schläuche der Darmhöhle (*Mgs*, *Ds*) ventral genau hinter der Verbindungsstelle der beiden Kiemenschläuche verbunden (Fig. 104\*). Aus den Querschnitten (Fig. 100 A) ersieht man, dass die beiden Schläuche *Mgs* und *Ds* sich mit ihren etwas zugespitzten Enden berühren und dann verwachsen. Nach ihrer Verwachsung verschmelzen ihre Höhlen. In dem Schnitte Fig. 100 A ist eben der Moment getroffen, wo die beiden Schläuche verwachsen sind, wo ihre Höhlen zusammenfließen. Gerade oberhalb der Verwachsungsstelle (Fig. 100 A\*) bildet der Magen-

schlauch eine kleine Ausstülpung (*Mdr*), die Anlage der Magen- oder Cardialdrüse. Sie ist auf dem folgenden Schnitte noch deutlicher zu sehen.

Die eben beschriebene Verwachsung ist auch in der frontalen Schnittreihe Fig. 105—105 F dargestellt. Die Abbildungen sind schon aus der eben gegebenen Beschreibung der Querschnitte verständlich, so dass ich mich dabei nicht aufzuhalten brauche.

Wenn die Verbindung des Magen- und des Darmschlauches eingetreten ist, stellt der Darmcanal des Embryos einen hohlen Halbring dar, dessen eines Ende durch eine weite Öffnung in die axiale Darmhöhle resp. in den Darmsack mündet, während das andere am linken Peribranchialsack durch den solid gewordenen proximalen Theil des Darmschlauches aufgehängt ist. In diesem Stadium ist der Darmcanal von *Didemnum* dem anderer Ascidienembryonen vollkommen ähnlich. Auch entwickelt er sich in ähnlicher Art weiter wie bei den anderen Ascidien und differenzirt sich in die Organe, wie dies hauptsächlich durch das ungleichmäßige Wachstum des Darmrohres bedingt ist. Aus der rechten Abtheilung, welche aus dem ursprünglichen Magenschlauch entstanden ist, bilden sich Ösophagus und Magen; die linke, aus dem Darmschlauche entstandene Abtheilung liefert den Darm.

Ösophagus und Magen differenziren sich erst spät, obwohl die Grenzen dieser beiden Theile des Vorderdarmes schon bald nach der Verwachsung des Magen- und des Darmschlauches erkennbar sind. Der Magenschlauch mündet nämlich in den Kiemensack durch eine weite Öffnung; dieser proximale Theil ist vom distalen abgesetzt und an seinen dünnen Wänden kenntlich. Er ist die Anlage des Ösophagus (Fig. 107 *Oes*), behält noch eine Zeit lang seine trichterförmige Gestalt (Fig. 108 *Oes*), zieht sich aber später aus und wird zu einem gebogenen Rohr (Fig. 109 *Oes*). Der Magen (Fig. 107, 108 u. 109 *Mg*), welcher aus dem dickwandigen distalen Theile des Magenschlauches entsteht, hat lange die Gestalt eines Rohres (Fig. 107 u. 108) und setzt sich erst ganz spät vom Ösophagus deutlich ab und wird dann zu einem ovalen Sack (Fig. 109 *Mg*).

Die Vorgänge, die sich in der Darmanlage abspielen, bestehen in ihrem Wachstum und in der Bildung des Afters. Der Darmschlauch ändert seine Form nur unbedeutend. In den Stadien gleich nach seiner Verwachsung mit dem Magensack ist er ein gerades, äquatorial auf der linken Seite des Embryos verlaufendes Rohr. Nur gegen das Ende der embryonalen Entwicklung wächst er bedeutend

und wird im vorderen Theile krumm. Seine Verhältnisse zum Peribranchialsack bleiben unverändert: er ist immer am linken Sacke, gerade da, wo dieser resp. die Cloacalhöhle der cloacalen Einstülpung anliegt (Fig. 109 und 110 A, *Ds*), befestigt. Aus der Untersuchung der frontalen Schnitte durch die ältesten Embryonen (Fig. 112 A) ergibt sich, dass diese Verlöthungsstelle des Darmes mit dem Peribranchialsacke nach der Bildung der cloacalen Höhle sich etwas ändert, indem das blinde Ende des Darmes nicht auf der linken Seite, sondern an dem axialen Theile der Wand der cloacalen Höhle angewachsen ist. Hier bildet die cloacale Höhle einen kleinen Vorsprung (Fig. 112 A), mit welchem das blinde Ende des Darmes verwächst. Hier tritt denn auch endlich, offenbar durch den Durchbruch der verwachsenen Wände, der Anus auf.

Endlich muss ich der Ingestions- oder Mundöffnung (*Md*) erwähnen, welche ziemlich früh, nämlich im Stadium Fig. 102, als eine kleine Ektodermeinstülpung angelegt ist (Fig. 100 B, 103 D, *Md*). Später wächst sie bedeutend aus und verlöthet sich mit der Wand des Kiemensackes. Auch diese verlötheten Wände brechen erst später durch.

Entwicklung der Kiemenschläuche und des Pericardiums. Wir haben den rechten Kiemenschlauch in einem jungen Stadium verlassen. Ob dabei gleichzeitig auch der linke angelegt wurde, konnte ich nicht ermitteln, habe aber etwas später auf den Querschnitten schon beide Schläuche angetroffen (Fig. 98 *Kschr*, *Kschl*). Sie erscheinen beide zusammen erst bei den Embryonen, wo die Peribranchialsäcke schon geschlossen sind, haben dann eine sehr enge Höhle und sind im Vergleich mit den beiden Seitenschläuchen der Darmhöhle (Fig. 98 A, *Mys* und *Ds*) klein. Im Stadium der Fig. 102 erreichen sie eine bedeutende Größe und können nicht nur auf den Schnitten, sondern auch in den ganzen Embryonen genau untersucht werden. Man erkennt dabei auch, dass sie ungleich entwickelt sind: der rechte (Fig. 102 *Kschr*) ist kleiner als der linke (Fig. 102 A, *Kschl*). Jener trifft vor dem Kiemensacke mit dem Magensack zusammen und liegt ihm an. Er ist abgeplattet, hat eine ziemlich gleichmäßige Höhle und ist an seinem vorderen blinden Ende etwas ausgebuchtet. Der linke Kiemenschlauch (Fig. 102 A, *Kschl*) ist dagegen conisch, steht mit dem Kiemensack durch eine weite Öffnung in Verbindung und ist proximal stark erweitert, nimmt aber allmählich nach vorn ab. Sein vorderes Ende ist abgerundet.

Aus der Untersuchung der Querschnitte (Fig. 100) ergibt sich, dass die beiden Schläuche nicht in einer und derselben Ebene und unsymmetrisch liegen: der rechte (*Kschr*) liegt ein wenig vor dem linken und krümmt sich nach links, so dass seine Spitze auf der linken Seite des Embryos liegt. Der linke Schlauch ist ebenfalls gekrümmt, bleibt aber immer auf der linken Seite und kommt mit seiner Spitze unter den rechten Schlauch zu liegen. Beide sind sie durch ihre blinden Enden mit einander verwachsen. Man kann sich davon aus der Betrachtung des angeführten Querschnittes überzeugen; eine noch genauere Auskunft über diese Verhältnisse gewinnt man aber aus den frontalen Schnitten durch einen etwas älteren Embryo (Fig. 105 A—G). In dem dorsalen Schnitte (Fig. 105) sieht man den Kiemen-sack nebst Endostyl (*Ks*, *Es*), Chordasack (*Chs*) und Darmschlauch (*Ds*); dieselben Organe, ausgenommen den Chordasack, sind auch im folgenden Schnitte (Fig. 105 A) enthalten. Der Schnitt Fig. 105 B ist gerade durch die Anfangsstelle der beiden Kiemenschläuche und des Magenschlauches gegangen: man sieht 2 weite Höhlen (*Kschr* + *Mgs*, *Kschl*), die durch eine Scheidewand — die Wand des Kiemensackes — von einander getrennt sind. Die größte der beiden Höhlen (in der Figur links) ist die gemeinsame Anfangsstelle des rechten Kiemenschlauches und des Magenschlauches (der Schnitt war umgedreht, deswegen kommt diese Höhle auf die linke Seite zu liegen), die kleine ist die Öffnung des Darmsackes. Auf dem folgenden, weiter ventralwärts geführten Schnitte (Fig. 105 C) sind schon Kiemen- und Magenschlauch von einander getrennt. Man sieht zugleich, dass der rechte Kiemenschlauch bedeutend enger als der linke ist. Diese Größenunterschiede beziehen sich aber nur auf den Anfang der beiden Schläuche, denn auf dem folgenden Schnitte (Fig. 105 D, *Kschr* u. *Kschl*) sind schon die Querschnitte beider Schläuche einander gleich. Der Schnitt 105 E zeigt, dass sie sich ventral einander nähern und schließlich verschmelzen (Fig. 105 F und G, *Kschl*). An der Stelle des linken Kiemenschlauches liegt eine ovale Blase (*Pc*), der rechte ist stark abgeplattet und an seiner Spitze viel breiter als der linke. Auf dem letzten Schnitte (Fig. 105 G) ist nur die Blase getroffen, welche ihrer Lage nach dem linken Schlauch entspricht. Daraus kann man schließen, dass der linke etwas weiter als der rechte nach unten wächst und an seiner Spitze zu einer Blase erweitert ist. Dieser Schluss ist sehr wichtig, weil er uns erkennen lässt, aus welchem der beiden verwachsenen Kiemenschläuche das Pericardium entsteht. Wenn man sich in der Entscheidung dieser Frage auf die

Profilansicht der ganzen Embryonen stützt, so scheint es unzweifelhaft, dass der rechte Kiemenschlauch das Pericardium liefert. In den Schnitten sind aber diese Verhältnisse etwas complicirter als an den ganzen Embryonen.

Ich habe schon bei der Betrachtung der Querschnitte durch einen jüngeren Embryo (Fig. 100) darauf hingewiesen, dass die beiden Kiemenschläuche mit ihren blinden Enden mit einander verwachsen und an dieser Stelle zu einer Blase erweitert sind. Dieselbe Blase zeigt sich jetzt auch (Fig. 105 F u. G, *Pe*), scheint dem linken Kiemenschlauch anzugehören und mit dem rechten verbunden zu sein. Bei noch etwas älteren Embryonen (Fig. 107, 107 A) ist der rechte Schlauch in ein ziemlich feines Rohr verwandelt, dessen blindem (Fig. 107 *Kschr*) Ende eine große Blase (*Pe*) anhängt. Der linke ist vom rechten getrennt (Fig. 107 A) und bildet jetzt ein bogiges feines Rohr, welches unten in eine feine Spitze ausläuft. Aus der Zusammenstellung aller dieser Bilder kann erschlossen werden, dass die beiden Schläuche, nachdem sie mit ihren blinden Enden verwachsen sind und zusammen eine Blase gebildet haben, sich von einander derart trennen, dass die Blase vom linken Schlauche abreißt, dagegen mit dem rechten in Verbindung bleibt; der linke läuft deswegen spitz aus. Die Trennung beider Schläuche kann aber auch unmittelbar beobachtet werden, nämlich an den Embryonen, welche in einem Stadium zwischen dem der Fig. 102 und dem der Fig. 107 sind. Ein solcher Embryo ist in Fig. 104 von der Bauchseite dargestellt. Man sieht die beiden Schläuche mit ihren Enden einander anliegen (*Kschl*, *Kschr*), und zwar genau da, wo sie im Stadium der Fig. 100 verwachsen. Die Blase, welche früher beiden Schläuchen angehörte, steht nun mit dem rechten Schlauch in Verbindung; der linke Schlauch liegt noch dem rechten an, ist aber schon davon getrennt.

Die Blase, von der eben die Rede war, ist nichts Anderes, als die Anlage des Pericardiums. Nach Allem, was hier über ihre Entstehung erörtert wurde, muss sie als ein Derivat der beiden Kiemenschläuche betrachtet werden, obwohl sie mit dem rechten in Verbindung bleibt. Diese Verbindung hält sich aber nicht lange. Die Pericardialblase wächst bedeutend (Fig. 113 *Pe*), und ihre Höhle communicirt noch eine Zeit lang mit der des rechten Kiemenschlauches. Bald aber bildet sich das Verbindungsstück zurück: seine Höhle schwindet, und die Pericardialblase bleibt nun an dem Kiemenschlauche durch einen soliden Strang befestigt. Dann reißt sie von dem Kiemenschlauche vollkommen ab und liegt frei in der Leibeshöhle.

Bei den zum Auschlüpfen bereiten Embryonen ist keine Spur mehr von der früheren Verbindung zu sehen.

Bevor das Pericardium von dem Kiemenschlauch abreißt, kommt in ihm die Anlage des Herzens zum Vorschein. Das Herz bildet sich auch bei *Didemnum* als eine Einstülpung der dorsalen Wand der Pericardialblase (Fig. 117 *Pc, Hz*). Später (Fig. 118 A) wird diese Einstülpung immer tiefer, ihre Ränder wachsen gegen einander, und sie verwandelt sich schließlich in ein Rohr (Fig. 119 *Pc, Hz*), das aber auch am Schluss der embryonalen Entwicklung noch nicht geschlossen ist.

Die beiden Kiemenschläuche unterliegen, nachdem sie das Pericardium erzeugt haben, einer regressiven Metamorphose. Der rechte bleibt noch eine Zeit als Schlauch bestehen (Fig. 118 *Kschw*), der linke verliert seine Höhle und wird zu einem geschrumpften soliden Strang (Fig. 110 B, *Kschl*). Sein weiteres Schicksal konnte ich nicht verfolgen; da aber die beiden Kiemenschläuche bei den ganz alten Embryonen nicht mehr vorhanden sind, so müssen sie wohl vollkommen verschwunden sein.

Rückbildung des Chordasackes. Der Chordasack erreicht seine höchste Ausbildung im Stadium der Fig. 102 und 102 A. Von da ab hört sein Wachsthum auf; er wird im Gegentheil kleiner und plattet sich an den Seiten bedeutend ab (Fig. 105 *Chs*). Seine Wände sind ungleich entwickelt: auf einer Seite sind sie dicker als auf der anderen. Es scheint, dass er, bevor seine Höhle vollkommen verschwindet, schon hinten in Zellen zerfällt. Jedenfalls schließt die Entwicklung des Chordasackes mit seiner Schrumpfung und seinem Zerfall ab, die mehr oder minder spät eintreten. Zuletzt verwandelt er sich in einen soliden, etwas gekrümmten Strang, dessen Zellen nur vorn sich gut färben lassen, hinten dagegen blass bleiben, was meiner Ansicht nach auf ihren Zerfall deutet. In den ausgeschlüpften Larven konnte ich keine Spur vom Chordasack mehr nachweisen.

Bildung der Kiemenstigmen, der Cloacalhöhle und der cloacalen Einstülpung. Wir haben oben pag. 522 gezeigt, dass das 1. Paar der Kiemenöffnungen zu den frühesten Organen gehört. Es tritt nämlich bald, nachdem die Peribranchialeinstülpungen sich vom Ektoderm abgetrennt haben und als Peribranchialsäcke in die Leibeshöhle gelangt sind, auf. Zwischen der Bildung dieser Stigmen, welche ich als primäre Kiemenspalten zum Unterschied von den anderen, späteren bezeichnet habe, und der Bildung der übrigen giebt es eine lange Pause, während welcher die übrigen

Organe des Embryos in ihrer Entwicklung bedeutend fortschreiten. Die primären Stigmen oder Kiemenspalten lassen sich aber durch ihre Lage von den späteren unterscheiden, obwohl ihre Bildungsweise von der der secundären Stigmen im Allgemeinen nur wenig verschieden ist.

Jedes Stigma bildet sich aus der Vereinigung von zwei Anlagen: einer Ausstülpung der Kiemenhöhle, welche ich als Kiemenrohr bezeichne, und der Wand des Peribranchialsackes, mit der sie verschmilzt und in dessen Höhle sie später durchbricht. Dies bezieht sich sowohl auf das 1. Kiemenstigmenpaar, als auch auf alle übrigen und hat einen bedeutenden morphologischen Werth, auf den ich im allgemeinen Theile zurückkommen will. Die ersten Kiemenstigmen (meine primären Kiemenspalten) lassen sich in den jüngeren Embryonen von den übrigen ziemlich deutlich unterscheiden. Sie besitzen nämlich längere Kiemenrohre, die auch nach den Seiten gekrümmt sind, während alle übrigen sich aus kürzeren und geraden Rohren bilden. Zur Erläuterung dieses Satzes können uns die Querschnitte (Fig. 99, 99 A, 100 A, B) dienen, bei denen die ersten und die späteren zusammen getroffen sind. Die Form der ersten ist bei diesem Embryo noch ziemlich dieselbe, wie wir sie früher getroffen haben. Das Kiemenrohr (Fig. 99 A,  $Kr$ ) hat hier noch seine trichterförmige Gestalt (vgl. Fig. 97), mündet durch eine ziemlich weite Öffnung in die Kiemenhöhle und ist jetzt nur etwas verlängert und stark nach auswärts gebogen. Auf der rechten Seite desselben Schnittes (Fig. 99 A) sieht man auch die primäre Spalte des anderen Antimeres, deren Mündung in den Peribranchialsack auf dem Schnitte nicht getroffen ist; daneben ist das Rohr einer von den späteren Spalten oder Stigmen getroffen, welches sich durch seine gerade Form und seine Kürze von jenem leicht unterscheiden lässt. Natürlich bleiben diese Größenunterschiede nicht dauernd erhalten, denn die Röhren der secundären Stigmen wachsen später und gleichen sich mit denen der primären Spalten so aus, dass sie, wenn der ganze Kiemenapparat vollkommen entwickelt ist, sich nicht mehr von einander unterscheiden.

Es ist bekannt, dass *Didemnum* sich durch 3 Reihen Kiemenstigmen vor den übrigen Didemniden auszeichnet. Diese treten zunächst hinten am Kiemensack hervor, wie man schon aus dem Querschnitt (Fig. 99) leicht ersieht. Der Schnitt hat die hinteren Stigmen aller 3 Reihen ( $Kr'$ ,  $Kr''$ ,  $Kr'''$ ) getroffen. Die dorsale Reihe ( $Kr'$ ) wird später zur vordersten Spaltenreihe, da sie der Ingestions-

öffnung am nächsten liegt. Wenn man in der Lage der Organe des Kiemensackes (des Endostyls und der Ingestionsöffnung) sich gut orientirt hat, so kann man die primären Spalten selbst im ausgebildeten Kiemensacke zwischen den anderen Stigmen auf Grund ihrer Lage erkennen. Hält man nämlich daran fest, dass 1) die Peribranchialsäcke dem hinteren Theile der primären Darmhöhle anliegen, später aber nach vorn und hinten wachsen, und 2) dass ihre hintere Verlängerung zur Ausbildung der Cloacalhöhle dient, mit dem Kiemensacke nicht verwächst, also keine Stigmen bildet, so ist es sehr wahrscheinlich, dass die hintersten Stigmen der vorderen Reihe eben diejenigen sind, welche aus den primären Spalten entstehen.

Gehen wir nun zu den Peribranchialsäcken und zu der aus ihnen sich bildenden Cloacalhöhle über!

Die Peribranchialsäcke wachsen eine Zeit lang sehr unbedeutend und liegen dabei dem hinteren Theil des Kiemensackes an. Erst nach der Bildung der ersten, dorsalen Stigmen wachsen sie nach vorn und nach hinten, wobei ihre Wände bedeutend dünner werden, was von der Abflachung und Ausbreitung ihrer Zellen herrührt. Je mehr sie nach vorn wachsen, desto mehr Stigmen bilden sich. Die Zahl der Stigmen nimmt von hinten (der späteren dorsalen Seite des Kiemensackes) nach vorn (zu der Endostylseite desselben) zu. Im Stadium der Fig. 107 sind schon alle 3 Reihen fertig. Man sieht, dass die Peribranchialsäcke weiter nach hinten über die Grenze des Kiemensackes hinaus wachsen und als 2 hohle Fortsätze der dorsalen Leibeshöhle anliegen (Fig. 107 *Cll*). Dieser hintere Theil der Peribranchialsäcke, welcher der Wand des Kiemensackes nicht anliegt, also keine Stigmen bildet, stellt nun die Anlage der Cloacalhöhle dar. Die eben erwähnten Fortsätze der Peribranchialsäcke, die ich als Cloacalsäcke bezeichnen will, liegen einander ziemlich nahe, so dass sie gleich nach ihrer Ausbildung zu einer gemeinschaftlichen Höhle verwachsen. Dies geschieht mediodorsal; man erkennt schon bei ziemlich alten Embryonen die Verwachsungsstelle dadurch, dass die Cloacalhöhle hier viel enger als sonst ist (Fig. 115\*).

Die Cloacalhöhle (oder die vereinigten Cloacalsäcke) steht von der Kiemenwand ziemlich weit ab. Sie ist nämlich davon durch eine große, canalartige Abtheilung der Leibeshöhle (Fig. 115 *ScI*) geschieden, welche als Raum für das Rumpfmak dient (Fig. 110 A u. B, *ScI*). Diese Abtheilung, eigentlich eine Art Blutsinus, will ich als subcloacalen Blutsinus bezeichnen und schon jetzt hervorheben, dass er bei der Beurtheilung der Morphologie der Kiemen der Tunicaten eine wich-

tige Rolle spielt, worauf ich aber genauer erst in dem allgemeinen Theil zu sprechen komme. Hier will ich nur seine Lage, so weit sie aus den Schnitten hervorgeht, näher aus einander setzen. Sie ist auf einer Reihe von Quer-, Längs- und Frontalschnitten angegeben (Fig. 110 A, 110 B, 112, 112 A, 113, 115 *ScI*). Den besten Anschluss über den Bau des subeloacalen Sinus erhält man aus der Betrachtung der Querschnitte (Fig. 115), wo das Verhältnis der Cloacalhöhle zum Kiemensack am deutlichsten hervortritt: man sieht zu beiden Seiten des in der Mitte liegenden Kiemensackes die beiden Peribranchialsäcke, die von unten nach oben reichen und dort verschmelzen. Die so entstandene Cloacalhöhle ist in ihrem axialen Theile sehr eng, was offenbar darauf beruht, dass die beiden Peribranchialsäcke sich mit ihren zugespitzten Rückenenden vereinigen. Nach den Seiten zu breitet sich die Cloacalhöhle bedeutend aus, hat somit im Querschnitte die Gestalt eines Hufeisens. Ihre Grenze nach der Peribranchialhöhle zu wird durch die letzte dorsale Stigmenreihe angegeben. Zwischen den beiden Stigmenplatten, welche die lateralen Theile des Kiemensackes einnehmen, sieht man ein Stück der dorsalen Wand des Kiemensackes (Fig. 115 *Ksw*), welches von den Kiemenstigmen frei ist und mit der unteren Wand der Cloacalhöhle zusammen einen Raum begrenzt (*ScI*), welcher vom Rumpfmärke (*Rfm*) vollständig ausgefüllt erscheint. Dieser Raum ist eben der, welchen ich subeloacalen Blut sinus genannt habe. Er ist also von außen durch die Wand der cloacalen Höhle, von innen durch die Wand des Kiemensackes begrenzt. Seine canalförmige Gestalt ist aus den Längsschnitten (Fig. 110 A, 110 B) und aus den frontalen Schnitten (Fig. 112, 112 A) ersichtlich: er verläuft etwas schräg von oben nach unten, reicht von der hinteren Grenze der Sinnesblase bis zum vorderen Ende der Chorda (vgl. Fig. 110 A u. B, *ScI*) und geht hier in die Leibeshöhle über. In den frontalen Schnitten (Fig. 112, 112 A) tritt dies sehr deutlich hervor: in Fig. 112, wo der Schnitt gerade durch die Mitte des Canals gegangen ist, sieht man seine Verbindung mit der Leibeshöhle; in Fig. 112 A ist die Cloacalhöhle so durchschnitten, dass ihre innere Wand noch in dem Schnitte geblieben ist, während die subeloacale Leibeshöhle und das Rumpfmärke durch die Cloacalwand hindurchschimmern.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Cloacalhöhle entsteht auch die cloacale Einstülpung, und zwar ganz unabhängig von den peribranchialen Einstülpungen, von denen nach ihrem Verschluss keine Spur im Ektoderm übrig bleibt. In dieser Beziehung bieten

*Didemnum* und vielleicht auch mehrere Synascidien einen bedeutenden Unterschied von den einfachen Ascidien dar. Die Anlage der cloacalen Öffnung ist im Stadium der Fig. 107 eine seichte Einstülpung des Ektoderms, welches gerade an dieser Stelle etwas verdickt erscheint (*Cl*). Etwas später (Fig. 108) reicht sie etwas tiefer und wird zu einem kleinen Blindsäckchen, dessen Lippen mehr und mehr nach außen hervortreten. Bei der schon zum Ausschlüpfen bereiten Larve ist die Einstülpung bedeutend gewachsen und bildet einen trichterförmigen Sack, welcher mit kleiner Öffnung nach außen mündet, nach innen aber sich ausbreitet und mit seiner unteren Wand der Cloacalhöhle dicht anliegt (Fig. 115 *Cl*). Aus den Längsschnitten ergibt sich, dass die Wände der cloacalen Einstülpung mit denen der Höhle so fest verwachsen sind, dass die Grenze zwischen ihnen schwer zu erkennen ist. Ich habe aber bei diesen so weit entwickelten Embryonen noch keine Durchbrechung der Wände, also keine innere cloacale Öffnung beobachtet. Diese scheint, wie auch der After, erst in der letzten Zeit vor dem Ausschlüpfen gebildet zu werden.

Definitive Entwicklung des Nervensystems. Die Vorgänge der definitiven Ausbildung des Nervensystems sind denen bei *Distaplia* und besonders bei *Diplosoma* so ähnlich, dass ich mich nicht lange dabei aufhalte. Nach der Bildung der Sinnesblase zerfällt das Nervenrohr bei *Didemnum*, wie bei den übrigen Ascidien, in 4 Abschnitte: 1) den vorderen, welcher links von der Sinnesblase liegt und die Anlage des primären Trichters darstellt, 2) die Sinnesblase, 3) das Rumpfmak und 4) das Rückenmark. Alle diese Abschnitte, ausgenommen das Rückenmark, welches dazu zu dünn ist, können sehr gut schon an den ganzen Embryonen (Fig. 94, 104A) unterschieden werden. Der primäre Trichter (*Tr*) ist ein blindes Rohr, welches vorn über die Sinnesblase hinwächst und der Wand des Kiemensackes dicht anliegt. Er enthält eine ziemlich geräumige Höhle, die sich nach unten in die Höhle der Sinnesblase (*Sb*) fortsetzt (Fig. 106).

Die Sinnesblase wurde von uns in dem Stadium verlassen, wo sie eine Falte bildet, die als Anlage der Chorioidea dient, die Chorioidealfalte (Fig. 97B). Diese bestand damals aus 2 Blättern, von denen das eine aus 2 großen Pigmentzellen, das andere aus kleinen hellen Zellen zusammengesetzt war. Die Pigmentzellen breiten sich nun unter der oberen Wand der Sinnesblase aus, bekommen immer mehr Pigmentkörner und bilden die Scheidewand, welche die eigentliche

Höhle der Sinnesblase von der übrigen Höhle der Gehirnblase trennt (Fig. 97 *Chf*). Die obere Wand der Sinnesblase ist die Anlage der Retina und der linsenbildenden Zellen (Fig. 97 B, *Rt*, *Lz*). Schon früher hat sich auch die Otolithenzelle angelegt, von der oben die Rede war.

Die weitere Differenzirung der Sinnesblase ist bei *Didemnum* überhaupt der bei *Diplosoma* so ähnlich, dass ich auf die detaillirte Beschreibung verzichten kann.

Das Rumpfmarm bildet sich aus dem Theile des Nervenrohres, welcher zwischen der Sinnesblase und dem Rückenmarke liegt. Er zeichnet sich schon früh (Fig. 103 *Rfm*) durch die Verdickung seiner Wände aus, welche schließlich die Höhle ausfüllen und in eine längliche, gangliöse Anschwellung verwandeln. Später bildet sich im centralen Theile des Rumpfmarmes die Punktsubstanz, während seine Zellen eine periphere Stellung annehmen (Fig. 110, A, *Rfm*). Im Ganzen spielt sich die Entwicklung des Rumpfmarmes bei *Didemnum* in derselben Weise ab wie bei *Diplosoma*; von der Lage dieses Theiles des Nervensystems im subcloacalen Leibeshöhlencanal war schon oben pag. 538 die Rede.

Was das Rückenmark betrifft, so behält es, wie bei allen übrigen Ascidien, die Gestalt eines feinen epithelialen Rohres bei und bietet nichts Hervorragendes dar.

Eines der wichtigsten Momente in der Entwicklung des Nervensystems von *Didemnum* ist die Bildung des Gehirnganglions. In dieser Beziehung stimmt *Did.* mit *Diplosoma* vollkommen überein, nicht aber mit *Distaplia*. Es bildet sich nämlich bei *Did.* aus der Anschwellung der hinteren Wand des Trichters, und zwar erst dann, wenn die Kiemenstigmen bereits ausgebildet sind. Zu derselben Zeit verwächst der Trichter mit der Wand des Kiemensackes und öffnet sich. Fig. 107 stellt einen Querschnitt durch den Kiemensack in der Ebene der Trichteröffnung dar. Rechts sieht man die Sinnesblase, in der bereits die Linse ausgebildet ist; links davon ist der in den Kiemensack mündende Trichter getroffen. Er ist hohl, aber seine Höhle steht nicht mehr mit der der Sinnesblase in Verbindung, sondern ist davon abgeschlossen; seine Hinterwand ist angeschwollen, und diese Anschwellung ist die Anlage des Gehirnganglions (Fig. 111 *Gg*). Die Trichterhöhle setzt sich auch ins Gehirnganglion fort, erscheint aber dort äußerst klein. Das folgende Stadium der Entwicklung des Gehirnganglions ist in Fig. 110 A und 114 dargestellt. Auf der 1. der beiden Figuren kommt es im

Längsschnitte, auf der 2. im Querschnitte zum Vorschein. Der Längsschnitt ist für die Orientirung in der Topographie des Nervensystems und in der Entwicklung des Gehirnganglions besonders instructiv: im vorderen Theile, gerade hinter der Ingestionsöffnung (*Mad*), sieht man den Trichter mit seiner Mündung in den Kiemensack (Fig. 110 A, *Tr*). Er verläuft etwas schräg nach der Rückenseite des Embryos und ist trichterförmig geworden. Auf seiner hinteren Abtheilung liegt das ovale Gehirnganglion, das noch an seiner unteren Fläche mit ihm in Verbindung steht. Im feineren Bau ist das Ganglion dem Rumpfmarm sehr ähnlich: es besteht ebenfalls aus einer peripheren Ganglienzellenlage und der centralen Punktsubstanz. Weiter nach hinten geht der Trichter in einen dünnen Nervenfasern über, welcher die Verbindung des Ganglions resp. des Trichters mit dem vollkommen ausgebildeten Rumpfmarm (*Rfm*) vermittelt. Der vordere, nach der Bildung des Ganglions übrigbleibende Theil des primären Trichters (*Tr'*) functionirt als definitiver Trichter, und wir wollen ihn zum Unterschied von dem primären als secundären bezeichnen. Der Bau des auf dem Querschnitte Fig. 114 dargestellten Trichters und Gehirnganglions ist schon aus der Beschreibung des Längsschnittes verständlich.

Zum Schluss dieser Übersicht der Entwicklung des Nervensystems muss ich bemerken, dass ich, obwohl es bei *Didemnum* in vielen Beziehungen dem von *Distaplia* ontogenetisch sehr ähnlich ist, bei *Did.* doch keine Spur des lateralen Nerven angetroffen habe und daraus entnehme, dass dieser eine specielle, mit der eigenthümlichen Fortpflanzung der Larve von *Dipl.* in Zusammenhang stehende Einrichtung darstellt.

**Bildung der Knospen.** Zum Schluss der Betrachtung der definitiven Entwicklung von *Didemnum* will ich noch erwähnen, dass die zum Ausschlüpfen fertigen Larven bereits zu Knospen beginnen. Die Bildung der ersten Knospen fällt bei *Did.* in dieselbe Periode, wie bei *Diplosoma*; nämlich die schon vollkommen entwickelten Embryonen haben die ersten Knospen. Die Knospung ist wie bei *Dipl.* ösophageal: als Anlage der Knospe bilden sich 2 Aussackungen des Ösophagus (Fig. 114A, *Kn*); wie sie sich weiter entwickeln, und was für Organe daraus hervorgehen, kann ich einstweilen nicht sagen, da bei den festgesetzten Larven, die mir zur Ansicht kamen, die Entwicklung der Knospen nur sehr wenig fortgeschritten war. Hier sei indess bemerkt, dass LAHILLE's Abbildung eines Embryos von *Didemnum cereum*, wo bereits die Knospe so weit entwickelt sein

muss, dass sie die ausgebildete Kieme besitzt<sup>1</sup>, ganz entschieden unrichtig ist.

#### f. Bildung des Cellulosemantels.

Die scheinbare Gleichartigkeit im Bau und in der Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten erscheint um so illusorischer, je besser man die einzelnen Fälle kennt. Es giebt da nämlich Verschiedenheiten, welche nicht etwa nur Einzelheiten der Entwicklung betreffen, sondern in das Wesentliche eingreifen. Selbst zwischen so nahe stehenden Formen, wie den Diplosomiden und Didemniden, können hierin doch schon wesentliche Unterschiede nachgewiesen werden. Noch schärfer werden sie zwischen den entfernteren Repräsentanten der Tunicaten bestehen.

Der Cellulosemantel des fertigen Embryos zeichnet sich, wie der von *Distaplia* und *Diplosoma*, im Ganzen durch eine wabenförmige Structur aus, die jedoch nicht in der ganzen Dicke des Mantels ausgeprägt ist. Vielmehr kann man im Mantel von *Didemnum* 2 Schichten unterscheiden: eine untere, von faserigem Bau, die als Faserschicht bezeichnet werden möge (Fig. 127 *Clef*), und eine obere, wabenförmige, die Wabenschicht (Fig. 127 *Clew*). Letztere ist der von *Diplosoma* ziemlich gleich; was aber erstere betrifft, so besteht sie aus dichten Fasern mit Kernen dazwischen. Die Faserschicht ist gegen Farben empfindlicher als die Wabenschicht und tritt desswegen schon bei schwacher Vergrößerung (Fig. 115, 117, 118 etc.) sehr scharf hervor.

Die beiden Schichten sind verschiedenen Ursprunges, wie aus den folgenden Darlegungen hervorgeht.

Bei der Beschreibung der Reifung und Befruchtung des Eies habe ich pag. 499 hervorgehoben, dass während dieser frühesten Vorgänge um den Eidotter eine Schicht ausgeschieden wird, welche die Kalymmocyten enthält und später, nach dem Verschwinden des Follikelepithels und der Ektodermhülle, die einzige Umhüllung des Eies ist. Diese Eigallerte steht zur Bildung des Cellulosemantels in nächster Beziehung und ist eigentlich die Grundsubstanz desselben. Sie ist auf der Oberfläche des Eies nicht gleichmäßig vertheilt, sondern erscheint an einigen Stellen dicker, an anderen dünner. Sie besteht aus einer homogenen Substanz, die aber in den ersten Stadien keine Reaction auf Cellulose giebt.

<sup>1</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 528 Anm. 1) pag. 79 u. 114 Fig. 54 u. 63.

Aus diesen Beobachtungen resultirt, dass die Anlage des Cellulosemantels bei *Didemnum* schon zu der Zeit auftritt, wo die Entwicklung des Embryonalkörpers noch gar nicht begonnen hat. In diesem jüngsten Zustande besteht der Mantel aus einer Grundsubstanz, in welcher die Kalymmocyten eingeschlossen sind (Fig. 66, 68, 69, 70, 71, 72 *Gal*). Die Grundsubstanz (Fig. 66 *Gal*) ist homogen, dickflüssig, erhärtet in verschiedenen Härtungsmitteln genau so, wie das Protoplasma der Eizelle und der Embryonalzellen, und lässt sich ganz gut schneiden. Sie färbt sich mit den verschiedenen Farben viel intensiver als das Protoplasma, was für die Untersuchung der Kalymmocyten (*Kc*) darin ziemlich nachtheilig ist. Diese sind ziemlich große Zellen, größtentheils kugelförmig und mit großem, ovalem, an dem einen Pole der Zelle liegendem Kern. Ihr Protoplasma ist während der Furchung des Eies hell und enthält keine Pigmentkörner; desswegen treten ihre Kerne, so wie überhaupt ihre innere Structur viel deutlicher als später hervor. Die kugelförmige Form der Kalymmocyten, die sich in den Schnitten beobachten lässt, weist aber durchaus nicht auf ihre Unbeweglichkeit hin: die Vertheilung der Kalymmocyten ändert sich in verschiedenen Stadien bedeutend, und daraus ist schon zu schließen, dass sie der Fähigkeit der Bewegung nicht entbehren.

Die nächsten Veränderungen, die in den Kalymmocyten nach dem Ablauf der Eifurchung eintreten, bestehen darin, dass in ihnen kleine, sich stark färbende Körnchen auftreten, allmählich das Protoplasma ausfüllen und den Kern undeutlich machen (Fig. 121 *Kc*). Manchmal habe ich auf der Oberfläche der Celluloseschicht einige Fortsätze beobachtet, die scheinbar von den Kalymmocyten ausgingen (Fig. 121); sie sind aber ziemlich selten und können eher für Kunstproducte erklärt werden. Die Kalymmocyten liegen besonders in der peripheren Schicht der Grundsubstanz des Cellulosemantels, bleiben dort aber nur bis zu einem gewissen Stadium bestehen. Ungefähr nämlich, wenn die Darmhöhle bereits in ihren Theilen angelegt erscheint (Fig. 92, 93), fängt in der Bildung des Cellulosemantels eine neue Periode an. Diese besteht in dem Heraustreten der Kalymmocyten aus der Celluloseschicht und ist um so mehr von großer Bedeutung für die weitere Entwicklung des Mantels, als damit auch die Bildung der ersten Cellulosewaben verbunden ist. Die Kalymmocyten treten entweder vereinzelt oder gruppenweise aus der Cellulose aus (Fig. 122, 123); sie gehen durch die periphere Lage derselben hindurch, ohne auf der Oberfläche irgend eine Verletzung zu

hinterlassen. Wenn solche überhaupt vorkommen, so sind sie vielmehr als Kunstproducte beim Schneiden zu betrachten. Die aus der Cellulose ausgetretenen Kalymmocyten gelangen entweder an die Oberfläche derselben oder verlassen sie gänzlich und fallen in den Raum des Mantels der Colonie, wo das betreffende Ei seine Entwicklung durchläuft. Es scheint, dass sie sich außerhalb des Embryos nur temporär aufhalten und schließlich doch der Oberfläche der Celluloseschicht anhängen. Die, welche den Embryo nicht verlassen, heften sich der Oberfläche der Celluloseschicht resp. der Eigallerte an und betheiligen sich an der Bildung des Cellulosemantels.

Untersucht man die Schnitte durch den Mantel, wenn die Kalymmocyten zum Theil bereits herausgetreten sind, theilweise aber noch darin stecken, so findet man, dass die ursprüngliche homogene Beschaffenheit der Cellulosesubstanz bedeutend verändert ist. In ihrem Innern sind nämlich schon die vacuolenartigen Höhlen aufgetreten, die den Kalymmocyten anliegen (Fig. 123). Diese sind offenbar von einer mehr dünnflüssigen, hellen und sich nicht färbenden Substanz erfüllt. Die Vacuolen sind die Anlagen der späteren Waben, und ihr Erscheinen kann nur der Thätigkeit der Kalymmocyten zugeschrieben werden. Wir haben für diese Annahme in den späteren Stadien ziemlich feste Gründe.

Fig. 123, 124 und 125 zeigen Schnitte von Stadien des Cellulosemantels, wo die Veränderungen der Kalymmocyten nach ihrem Austreten aus der Cellulose ziemlich klar erscheinen. In Fig. 123 sieht man auf der Oberfläche der Cellulose die Kalymmocyten, von denen einige ihre ursprüngliche Form noch beibehalten haben ( $Kc$ ) und in Gruppen liegen. Bei den anderen (Fig. 123  $Kcw$ ) sind schon wesentliche Veränderungen im Bau eingetreten: im Inneren hat sich eine große Vacuole gebildet, die den unteren Theil der Zelle einnimmt und das Protoplasma sammt dem Kern nach der Peripherie drängt, so dass es einen feinen Saum um die Vacuole bildet. Es sind dabei wesentliche Änderungen in dem Bau des Protoplasmas eingetreten, die sich hauptsächlich in dem allmählichen Verschwinden der früher hervorgebobenen Körnchen äußern, von welchen jetzt nur noch einige vorhanden sind. Eine solche Kalymmocyte stellt nun die Anlage der Cellulosewabe dar. Sie ist in eine Blase umgewandelt, welche von einer homogenen, klaren Flüssigkeit erfüllt und von dem Protoplasma nebst einem Theil der Grundsubstanz begrenzt ist.

Später wachsen die wabenförmigen Kalymmocyten bedeutend (Fig. 124); manche von ihnen erreichen eine bedeutende Größe, be-

halten aber immer ihren früheren Bau bei. Die einzige Veränderung, die bei ihnen manchmal vorkommt, ist die faserige Structur ihres Protoplasmas, die aber durchaus nicht für alle Zellen charakteristisch ist (Fig. 124). Im Allgemeinen ist das periphere Protoplasma der Cellulosewaben feinkörnig. Ich muss ferner hervorheben, dass die Körnchen, deren Zahl ja bei der Umwandlung der Kalymmocyten bedeutend abnimmt, doch bis ganz zuletzt noch in den Waben vorkommen und auch beweisen, dass diese aus den Kalymmocyten und nicht aus irgend welchen anderen Zellen entstanden sind.

Die Bildung der Cellulosewaben geht bei *Didemnum*, wie auch bei *Diplosoma* schichtenweise vor sich. Nachdem die untere Schicht gebildet ist, sitzen schon auf der Oberfläche derselben die Kalymmocyten, die sich als Candidaten für die Bildung der neuen Schicht außerhalb der alten erweisen (Fig. 121). Diese sind so innig mit einander verbunden, dass sie eine zusammenhängende feine Schicht bilden, worin die einzelnen Kalymmocyten nur schwer unterschieden werden können. Sie enthalten immer viele Körnchen und treten in Folge dessen an den Schnitten sehr deutlich hervor.

Die bis jetzt betrachteten Vorgänge führen zur Bildung des wabenförmigen äußeren Theiles des Cellulosemantels; sie dauern ungefähr bis zum Stadium der Fig. 98. Von da ab fängt die Bildung der unteren oder Faserschicht an. Hieran nehmen die Kalymmocyten keinen Antheil, und man könnte schon aus der Verschiedenheit der Zellkerne der Waben- und der Faserschicht schließen, dass die beiden Schichten verschiedenen Ursprungs sind. Die Faserschicht bildet sich ausschließlich auf Kosten der Ektodermzellen. Sie wird im Stadium der Fig. 102 angelegt. Fig. 126 stellt einen Schnitt aus diesem Stadium dar. Die äußere Schicht des Mantels wird von den großen Waben eingenommen, die stellenweise bis zum Ektoderm reichen, stellenweise aber davon durch die in der Bildung begriffene Faserschicht getrennt sind. Da die Faserschicht alsdann noch unbedeutend ist, so tritt ihr Verhältnis zum Ektoderm viel deutlicher als später hervor. Betrachtet man das Ektoderm (*Ec*) genauer, so sieht man, dass von mehreren Ektodermzellen ein Bündel von Fasern ausgeht und sich gegen das Innere des Cellulosemantels richtet. Diese Faserbündel treten aus den oberen Theilen der Ektodermzellen hervor, wo das Protoplasma angehäuft ist und die Kerne liegen. Das Bündel in jeder Zelle ist von dem der benachbarten getrennt; man erkennt aber oberhalb des Ektoderms eine ganze Schicht von Fasern, die stellenweise mit den Faserbündeln des Ektoderms in Zusammen-

hang stehen. Offenbar entsteht diese Schicht aus den Faserbündeln der Ektodermzellen, die zu einer gemeinsamen Masse vereinigt sind.

Später, wenn die Faserschicht sich stark entwickelt hat, tritt sie schon bei schwacher Vergrößerung scharf hervor. Fig. 127 stellt einen Schnitt durch einen weit entwickelten Cellulosemantel dar. Hier lassen sich die beiden Schichten und das Ektoderm wohl unterscheiden. Letzteres besteht aus kleinen Zellen, die stellenweise cubisch, stellenweise spindelförmig sind. Ihre Kerne sind oval, ziemlich durchsichtig und enthalten je ein kleines Kernkörperchen. Sie liegen in mehreren Reihen, was offenbar dadurch bedingt ist, dass auch die Zellen, denen sie angehören, in verschiedenem Grade ausgezogen sind. Geht man von der Ektodermis nach innen zum Cellulosemantel über, so trifft man in der Faserschicht mehrere Zellkerne, die in den Fasern eingebettet sind und eine große Ähnlichkeit mit den Kernen des Ektoderms zeigen. Einige von ihnen liegen noch ganz nahe bei der Ektodermis, andere sind weiter davon entfernt. Ihre Zugehörigkeit zum Ektoderm geht nicht nur aus ihrer Ähnlichkeit mit den Kernen der Ektodermzellen, sondern auch aus ihrem Verhältnis zu den Fasern und aus ihrer eben angedeuteten Lage hervor.

Die Richtung der Fasern in der Faserschicht ist sehr verwickelt. Im Ganzen sind sie in Bündeln angehäuft, aber diese liegen der Ektodermfläche nicht parallel, sondern sind vielfach gebogen, so dass sie den Eindruck von complicirten Strömen machen. Die eben erwähnten Kerne sind auf die einzelnen Bündel vertheilt und nach der Richtung derselben angeordnet.

Auf Grund des eben geschilderten Baues der Faserschicht kann man sich ihre Bildung in folgender Weise vorstellen. Sie geht aus den Ektodermzellen hervor, indem diese wachsen und sich in Fäden ausziehen, welche sich zu Bündeln vereinigen und in verschiedener Richtung krümmen. Nach der Bildung der Fasern beginnt dann die Einwanderung von Ektodermzellen in die Faserschicht. Die Körper derselben werden von den Fasern eingehüllt und spalten sich, wie es scheint, ebenfalls in Fasern; ihre Kerne bleiben in den Fasern eingebettet und immer sichtbar.

Meine Untersuchungen über die Bildung der Faserschicht haben mich zu dem Schluss von der Betheiligung der Ektodermzellen bei diesem Process geführt. Sie betheiligen sich aber nur an der Bildung der Faserschicht, und ich habe nie eine Ektodermzelle in einer anderen Form, z. B. in einer amöboiden angetroffen. Es kommen

aber in dem Cellulosemantel auch amöboide Zellen vor; indessen entstammen diese offenbar den eingewanderten Mesenchymzellen. Die Einwanderung habe ich an meinen Präparaten öfters gesehen, am besten von der Bildung der Faserschicht.

Schließlich will ich einige Worte über die Beziehung der Faserschicht zur Wabenschicht hinzufügen. Die Faserschicht bildet nicht nur die Unterlage, worauf die Wabenschicht ruht, sondern ist damit innig verbunden. Der Zusammenhang beider Schichten wird, wie man aus Fig. 127 ersieht, dadurch vermittelt, dass die Faserbündel mit den Wänden der Waben fest verwachsen. Sie dringen in diese hinein, können in den Basalstücken leicht erkannt werden und schmelzen mit der Substanz der Wände zusammen. Dadurch wird eine feste Verbindung der beiden Schichten zur Bildung eines einzigen Organs erreicht.

Was die Wabenschicht in den letzten Stadien anbetrifft, so will ich darüber hervorheben, dass sie noch immer eine kleine Menge Kalymmoeytenkörner enthält; diese sind um die Kerne der Wabenzellen angesammelt und bilden so einen Unterschied derselben von den Kernen der Faserschicht.

#### g. Die Festsetzung der Larve und die regressive Metamorphose einiger von ihren Organen.

Die Metamorphose der Larve von *Didemnum* bietet keine eigenthümlichen Erscheinungen dar; sie verläuft in derselben Weise wie bei den anderen Ascidien, und ihre Beschreibung würde nicht der Mühe lohnen, wenn es nicht in der Metamorphose der Ascidien überhaupt einige noch wenig bekannte Vorgänge gäbe, die einer nochmaligen Untersuchung bedürfen. Zunächst weiß man bis jetzt sehr wenig über die mechanischen Bedingungen der so allgemein verbreiteten Einziehung des Schwanzes, womit die Metamorphose der Ascidien beginnt. Weiter bedürfen die Vorgänge der Anheftung der Larve einer genauen Beschreibung, und zwar um so mehr, als bei *Didemnum*, wie bei *Diplosoma*, die Larve mannigfaltige Anhänge besitzt (Saugnäpfe, pelottenförmige Organe, das lappenförmige Organ), die sich bei der Fixation der Larve in verschiedener Weise verhalten können. Endlich kommen bei der Metamorphose in einigen Organen regressive Vorgänge vor, die aber in der letzten Zeit nur in Bezug auf den Schwanz genau untersucht worden sind, während der regressiven Metamorphose doch auch die Sinnesblase unterliegt, die hierin

noch wenig erforscht ist. Diese Punkte will ich nun hauptsächlich berücksichtigen, so weit sie sich an den festgesetzten Larven von *Dilemmum* erkennen lassen.

Die Festsetzung der Larve wurde bis jetzt hauptsächlich an den einfachen oder socialen Ascidien untersucht. Bei den zusammengesetzten Ascidien geht dieser Process so vor sich, wie bei den einfachen, wie auch schon von vorn herein zu erwarten war. Nur einige Synascidien zeichnen sich durch das eigenthümliche Verhalten ihres Schwanzes aus, z. B. die Larven von *Distaplia magnilarva*<sup>1</sup>, wo er nicht eingezogen, sondern einfach abgeworfen wird. Die Larven der von mir beobachteten Synascidien kleben sich an irgend einen Gegenstand fest, ziehen dann ihren Schwanz in die Leibeshöhle hinein, und damit ist ihre Metamorphose eingeleitet. Der ganze Process wird auch hier in  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  Stunde abgeschlossen.

Über die Einziehung des Schwanzes wurden in der letzten Zeit einige wichtige Angaben veröffentlicht, die ich hier besprechen will. Sie beziehen sich auf die Entwicklung von *Clavellina* und *Phallusia* und rühren von SEELIGER und KOWALEWSKY her. SEELIGER<sup>2</sup> äußert sich darüber folgendermaßen:

»Der Process beginnt damit, dass die inneren Schichten des Schwanzes sich aus dem ektodermalen Hautrohr herausziehen, wie ein Finger aus einem Handschuh, und sich dorsal vom verdauenden Theile des Darmtractus spiralförmig aufrollen. Auch der Ektodermschlauch des Schwanzes wird verkürzt und seine Plattenzellen verkürzen und verdicken sich dabei«. Nach KOWALEWSKY<sup>3</sup> sollen die ersten Veränderungen des Schwanzes in der Verkürzung der Chorda bestehen, welche »aus dem Hinterende des Schwanzes gewissermaßen ausgepresst (verdrängt) wurde« (pag. 11). Die Ursache davon liegt in der Veränderung der Epithelzellen, welche kürzer, gedrungener, mehr den cylindrischen Zellen ähnlich werden, nach innen ragen und die Chorda von hier verdrängen. Die Chorda und die Muskelzellen des Schwanzes gehen allmählich in die Leibeshöhle der Larve hinein, bilden daselbst einige Windungen, behalten aber noch lange ihre respective Lage bei. Wenn die letzten Reste der inneren Organe des Schwanzes in den Rumpfteil eingezogen sind und die

<sup>1</sup> W. SALENSKY, Morphologische Studien an Tunicaten. 1. u. 2. in: Morph. Jahrb. 20. Bd. 1893 pag. 48 ff. u. 449 ff.

<sup>2</sup> Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 508 Anm. 1) pag. 53.

<sup>3</sup> A. KOWALEWSKY, Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. in: Mém. Acad. Pétersbourg Tome 38 1892 No. 10.

Gestalt eines Korkziehers angenommen haben, dann »beginnt eine Einstülpung der verdickten ektodermalen Wandung des Schwanzendes, welches ganz wie ein Handschuhfinger sich nach innen einstülpt, so dass der ganze Schwanz der Larve ins Innere des Rumpftheiles eingezogen ist«.

Die beiden eben angeführten Schilderungen lassen mehrere mechanische Verhältnisse dieses Vorganges unaufgeklärt. Aus beiden geht hervor, dass die inneren Organe des Schwanzes: Chorda, Muskelplatten, Nervensystem und Schwanzentoderm, zu einer gemeinsamen Masse vereinigt und von der ektodermalen Schwanzhülle getrennt sind. Wenn sich nun auch bei diesem Bau die korkzieherförmige Gestalt der inneren Organe durch die Contraction der Muskelzellen erklären lässt, so bleibt doch unverständlich, warum die Ektodermhülle, welche von ihnen getrennt ist, ebenfalls eingezogen oder eingestülpt wird. Man muss dann den Ektodermzellen eine bedeutende Contractilität zuschreiben, welche nicht schwächer als die der Muskelzellen sein darf, aber weder aus dem Bau, noch aus dem Verhalten dieser Zellen erschlossen werden kann. Weder in der Beschreibung noch in den Abbildungen von KOWALEWSKY findet man einen Beweis dafür, dass die Kraft, welche die inneren Theile des Schwanzes zur Einziehung in die Leibeshöhle bringt, wirklich in der Verdickung der Ektodermzellen liegt, und dass die inneren Theile des Schwanzes sich dabei passiv verhalten. Viel natürlicher ist die Annahme, dass die contractilen Elemente des Schwanzes bei seiner Zusammenziehung die Hauptrolle spielen, und dass die Veränderungen, die man in den Ektodermzellen bei der Einziehung des Schwanzes wahrnimmt, nicht die Ursache dieser Einziehung, sondern ihre Folgen darstellen. Meiner Meinung nach wird aber der Mechanismus der Einziehung des Schwanzes durch die beiden angeführten Beschreibungen nicht vollkommen aufgeklärt, und der Grund davon liegt in der Annahme, dass die inneren Organe des Schwanzes von der Hülle vollkommen getrennt seien. Sie sind es ja in der That auf der ganzen Länge, nicht aber auch an der Schwanzspitze, wo die Ektodermhülle auf das innigste mit den inneren Theilen verbunden ist. Hier liegt eben die Ursache davon, dass die Hülle den Bewegungen der inneren Schwanztheile folgt und in den Rumpftheil eingezogen wird. Ich stelle mir also den ganzen Vorgang folgendermaßen vor.

Nachdem sich die Larve durch ihre Haftpapillen oder saugnapfförmigen Organe an irgend welcher Unterlage fixirt hat (Fig. 128), contrahiren sich die Muskeln im vorderen Theile des Schwanzes,

welcher bei den Embryonen ziemlich weit im Rumpftheile liegt. In Folge dieser Contractionen wird 1) das vordere Ende der Chorda mit den anliegenden Muskeln von der axialen Lage abwärts gekrümmt, und dies stellt den Beginn der spiraligen oder korkzieherförmigen Krümmung der inneren Organe des Schwanzes dar (*Sms + Ch*); 2) verkürzen sich durch diese Contraction die Chorda und die ihr anliegenden Organe, und da das hintere Ende der Chorda an der Schwanzspitze der Ektodermhülle angewachsen ist (Fig. 128 *Vw*), so wird diese natürlich durch die Contraction der Muskeln etwas eingezogen; in Folge dessen werden auch ihre Zellen zusammengepresst, etwas abgeflacht und gehen aus ihrer ursprünglichen cubischen Form in eine cylindrische über. Diese Formänderung wurde in der That von allen Beobachtern, die die Einziehung des Schwanzes studirt haben, nachgewiesen. Schreitet die Contraction der Muskelplatten weiter nach hinten fort, so tritt der eben angegebene Effect in der Ektodermhülle immer schärfer hervor. Die inneren Theile des Schwanzes gehen weiter in den Rumpftheil hinein, werden in Folge der Contraction gebogen und nehmen eine spiralige Gestalt an. Die Ektodermhülle wird immer mehr eingezogen, und da sie der im Schwanze noch gebliebenen Chorda und den Muskelplatten anhängt, am hinteren Ende sogar angewachsen ist, wird sie verkürzt und legt sich in Falten (Fig. 128). Die Verkürzung der Hülle ruft die Verdickung ihrer Wände hervor, die eigentlich durch die Abplattung ihrer Zellen bedingt ist. In Folge dessen bemerkt man an den in der Einziehung begriffenen Schwänzen, dass ihre Ektodermhülle am meisten an dem Wurzeltheil des Schwanzes gefaltet ist (Fig. 128).

Die eben hervorgehobenen Vorgänge werden sich natürlich so lange abspielen, bis das hintere Ende der Chorda in den Rumpftheil gelangt. Kommen die inneren Theile des Schwanzes ganz in die Leibeshöhle hinein, so ziehen sie natürlich bei ihren fortwährenden Bewegungen auch die mit ihnen verbundene Hülle in die Leibeshöhle ein. Eine natürliche Folge dieses Einziehens ist endlich die Einstülpung der Hülle: sie darf durchaus nicht als ein activer Vorgang betrachtet werden, denn die Hülle folgt nur den Bewegungen der inneren contractilen Elemente des Schwanzes und wird eigentlich nicht eingestülpt, sondern von den Schwanzmuskeln ins Innere des Rumpfes eingezogen. Der Ausdruck korkzieherförmig, womit man die eingezogenen inneren Organe des Schwanzes bezeichnet, passt sehr gut: die Muskeln nehmen nicht nur eine solche Gestalt an, sondern wirken auch wie Korkzieher, indem sie die Entoderm-

hülle in derselben Weise in die Leibeshöhle einziehen, wie der Korkzieher den Kork auszieht.

Von allen Anhängen der Larve sind nur die saugnapfförmigen Organe bei der Fixation der Larve thätig. Die pelottenförmigen und das lappenförmige Organ erleiden dabei gar keine Veränderung. Was die Saugnäpfe betrifft, so zerfallen sie außerordentlich schnell. Bei einer Larve, deren Schwanz noch nicht ganz eingezogen ist (Fig. 128), sind die Saugnäpfe bereits bedeutend verändert. Sie verlieren ihre Zapfen, die am Boden jedes Organs lagen, und verwandeln sich in trichterförmige Körper, in denen die einzelnen Zellen losgelöst erscheinen, aber noch durch eine schleimige Masse verbunden sind, welche die Kittsubstanz darstellt, womit sich die Larve anheftet. Da die weitere Entwicklung in einem vollständigen Schwinden dieser Zellen und der Saugnäpfe selbst besteht, so ist diese Kittsubstanz sehr wahrscheinlich nicht etwa eine Absonderung der Zellen, sondern das Product ihres Zerfalls. Einige Tage nach der Fixation habe ich keine Spur von den Saugnäpfen mehr gefunden (Fig. 129). Die pelottenförmigen Organe und das lappenförmige sind hingegen bei solchen jungen Didemnen wohl entwickelt (Fig. 129 *Pt*); jene verwandeln sich in die Nährstolonen, das Schicksal des lappenförmigen Organs ist mir unbekannt geblieben.

Die regressive Metamorphose der Sinnesblase wurde von mir nicht Schritt für Schritt verfolgt. Ich habe nur einige Stadien beobachtet und gebe hier die Abbildung (Fig. 130) von einem besonders charakteristischen Stadium. Es ergibt sich daraus, dass die Sinnesblase bei der festgesetzten Larve in ihre Elemente zerfällt. Man erkennt nämlich eine Linsenzelle (Fig. 130 *Lz*), die in der Höhle der Sinnesblase liegt, dann die Chorioideazellen (*Chz*), die losgetrennt sind, die eigenthümlichen Pigmentkörner, deren Ursprung ich nicht ermittelt habe, endlich die dreieckigen Kerne, welche offenbar den Zellen der Wände der Sinnesblase angehören. Alle diese Elemente sind von einander getrennt und mit einander vermischt.

Da ich die Pigmentkörner in demselben Stadium auch in verschiedenen Organen (im Nervensystem, in der Leibeshöhle) angetroffen habe, so ist es sehr wahrscheinlich, dass sie von den Phagoeyten aufgefressen und in die verschiedenen Organe übertragen sind. Ich habe selbst um einige Kerne einen schmalen Protoplasmahof gesehen, welcher an phagoeytäre Vorgänge erinnert. Das Schicksal der anderen Elemente der zerfallenen Sinnesblase ist mir unbekannt geblieben.

### 3. Allgemeiner Theil.

Seit den berühmten Untersuchungen von KOWALEWSKY<sup>1</sup>, welche bereits vor 30 Jahren publicirt worden sind und das besondere Interesse für die Entwicklungsgeschichte der Tunicaten erweckt haben, sind sehr viele tüchtige Arbeiten im Gebiete der Embryologie der Tunicaten erschienen. Man könnte sogar glauben, die Morphologie dieser Gruppe sei vollkommen aufgeklärt, und die Organisation verschiedener Repräsentanten derselben könne auf eine gemeinschaftliche Urform zurückgeführt werden. Die Durchmusterung der Litteratur zeigt aber, dass wir diesen Höhepunkt unseres Wissens noch lange nicht erreicht haben. Es bleibt noch Vieles zu thun, um für die mannigfaltigen Erscheinungen des Baues und der Entwicklung dieser verhältnismäßig kleinen Thiergruppe das richtige Verständniß zu gewinnen. Es gibt eigentlich kein Organ im Leibe der Tunicaten, von dem wir sagen können, dass wir seine Geschichte kennen und seine mannigfaltigen Entwicklungsformen aus einer gemeinsamen Urform abzuleiten verstehen. Immerhin bringt uns die Entwicklungsgeschichte der verschiedenen Tunicatenclassen die Beweise dafür, dass diese in einem genetischen Zusammenhang mit einander stehen, und dass unser Bestreben, aus den Beobachtungen die Phylogenie des Tunicatenstammes zu enthüllen, keineswegs unerreichbar ist. Man kann schon jetzt als einen sicheren Satz hinstellen, dass die Appendicularien der problematischen Urform der Tunicaten am nächsten stehen und die älteste Gruppe der Ascidien repräsentiren werden. Es sind im Laufe der Zeit, wo die Embryologie der Tunicaten eifrig studirt worden ist, auch mehrere andere anatomische und embryologische Thatsachen bekannt geworden, die als Basis für die phylogenetischen Deductionen dienen können. Ich will mich jedoch dabei nicht aufhalten, da es nicht mein Zweck ist, die Phylogenie der Tunicaten zu schreiben, sondern auf Grund meiner eigenen Erfahrungen und der Arbeiten meiner Vorgänger die anatomischen und embryologischen Befunde zusammenzustellen und das Material für die künftige Bearbeitung der Phylogenie der Tunicaten zu geben. Um diese Aufgabe besser zu erfüllen, musste ich mich der Untersuchung der Appendicularien zuwenden, denn obwohl ihre Anatomie in dem classischen Werke von FOL<sup>2</sup> sehr vollständig gegeben

<sup>1</sup> Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1).

<sup>2</sup> H. FOL, Etudes sur les Appendiculaires du détroit de Messine. in: Mém. Soc. Physiq. H. N. Genève Tome 21 1872.

worden ist, so wollte ich sie doch aus eigener Erfahrung kennen lernen. Meine Untersuchungen beziehen sich auf 2 Oikopleuren (*O. cophocerca* und *fusiformis*), die ich theilweise durch die Güte von Prof. A. KOROTNEFF und von Dr. WEBER — denen ich hier meinen größten Dank ausspreche — aus Villefranche bekommen, theilweise hier in Odessa gesammelt habe.

Bevor ich mich aber zur Übersicht der Organogenese der Tunicaten wende, will ich hier eine kurze Zusammenstellung der Hauptergebnisse meiner embryologischen Untersuchungen an Diplosomiden und Didemniden geben. Zum Schluss werde ich zur Beurtheilung der eigenthümlichen Fortpflanzung von *Diplosoma Listeri* übergehen, um die Frage nach dem Wesen dieser Fortpflanzung und nach der Beziehung derselben zu den anderen Fortpflanzungsarten der Tunicaten entscheiden zu können.

#### a. Zusammenstellung der Ergebnisse über die Entwicklung der Didemniden und Diplosomiden.

1) Die Eierstöcke der Diplosomiden und der Didemniden zeichnen sich durch die Abwesenheit der Eileiter vor denen der anderen Ascidien aus. In Folge dessen wird das Ei, nachdem es zur Reife gelangt ist, nicht durch den Eileiter evacuirt, sondern treibt die mütterlichen Körperbedeckungen nach außen hervor, wird davon umhüllt und schnürt sich sammt diesen vom Mutterleibe ab. Es gelangt in die Cellulosehöhle und wird hier entweder am Fixationsfortsatze (*Diplosoma*) befestigt oder liegt frei (*Didemnum*).

2) Das Ei ist sehr dotterreich. Es wird von den Kalymmocyten umgeben und von der Follikelhaut und dem mütterlichen Ektoderm umhüllt. Die Kalymmocyten liegen zwischen der Eizelle und der Follikelhaut entweder frei (*Diplosoma*) oder in einer besonderen gallertigen Substanz »Eigallerte« eingeschlossen.

3) Die Furchung ist inäqual und führt zur Bildung einer epibolischen Gastrula. Die beiden ersten Furchen sind meridional; die 3. ist äquatorial, theilt das Ei in 2 aus je 4 Zellen bestehende Gruppen und entspricht der frontalen Körperebene. Von den beiden Gruppen ist die ventrale die Anlage des Ektoderms, die dorsale die des Mesoentoderms. Das Mesoderm differenzirt sich bei *Diplosoma* früh in Form von 2 Zellen am hinteren Körperende, welche durch weitere Theilung die beiden symmetrischen Mesodermplatten hervorbringen.

4) Die beiden Mesodermplatten stellen die gemeinschaftliche Anlage des Rumpf- und des Schwanzmesoderms dar, die sich ziemlich früh, mit dem Auftreten des Schwanzes von einander abtrennen. Das Rumpfmesoderm zerfällt dann in Mesenchymzellen, das Schwanzmesoderm wird gänzlich zur Bildung der Schwanzmusculatur verbraucht.

5) Die Entwicklung des Nervensystems fängt mit der Bildung der Nervenplatte am hinteren Ende der dorsalen Fläche des Embryos an. Die weiteren Vorgänge in der Nervenanlage bestehen in der rinneförmigen Krümmung der Nervenplatte und im Verschluss der Nervenrinne zum Nervenrohr, welcher hinten beginnt und allmählich nach vorn schreitet. Der vordere Neuroporus bleibt bei *Didemnum* ziemlich lange offen. Einen Canalis neurentericus habe ich weder bei *Diplosoma*, noch bei *Didemnum* beobachtet.

6) Nach vorn, vor dem Neuroporus endet das Nervenrohr in einen Blindsack, welcher die Anlage des primären Trichters darstellt. Rechts davon bildet sich eine Erweiterung des Nervenrohres, die sich später in die Sinnesblase verwandelt. Der Abschnitt des Nervenrohres hinter dieser liegt theilweise im Rumpf, theilweise im Schwanz des Embryos. Der Rumpfteil des Nervenrohres verdickt sich beträchtlich, verliert seine Höhle und verwandelt sich in das Rumpfmak; der Schwanztheil bleibt dünn und stellt das Rückenmark dar.

7) Bei den Embryonen von *Diplosoma* bildet sich auf der rechten Seite des Nervenrohres ein röhrenförmiger Fortsatz — das laterale Nervenrohr —, welcher sich ventral verlängert und zur Anlage des Nervensystems des ventralen Individuums wird. Er fehlt bei *Didemnum* gänzlich.

8) Die Ausbildung der verschiedenen Theile des Nervenrohres geht in folgender Weise vor sich. Der primäre Trichter verdickt sich hinten zu einer ganglionären Anschwellung, welche sich in das Gehirnganglion verwandelt. Der vordere Theil des Trichters tritt in offene Verbindung mit dem Kiemensack und functionirt weiter als Trichter (Infundibulum), den ich als secundären Trichter bezeichne. In der Sinnesblase bildet sich die Chorioideafalte als Anlage der Chorioidea. Die äußere Wand der Sinnesblase differenzirt sich in Retina- und Linsenzellen. Von letzteren, deren 3 sind, scheidet nur eine einzige den Linsenkörper aus. Das Rumpfmak persistirt bei den verwandelten Larven als Visceralnerv. Das Rückenmark unterliegt einer regressiven Metamorphose. Bei dem

ventralen Individuum von *Diplosoma* scheinen nur der secundäre Trichter und das Gehirnganglion aus dem lateralen Nervenrohr gebildet zu werden, dagegen die übrigen Theile des Nervensystems (Sinnesblase, Rumpf- und Rückenmark) gänzlich zu fehlen.

9) Die primäre Darmhöhle wird bei *Diplosoma* und *Didemnum* in übereinstimmender Weise angelegt. Sie tritt zunächst als epithelartige Platte — Darmplatte — auf, die sich aus dem Entoderm differenzirt. Durch 2 seitliche Hervorwölbungen der Darmplatte entstehen die beiden Seitenschläuche der primären Darmhöhle, die axialwärts wachsen, dort verschmelzen und die axiale Darmhöhle bilden. Nach der Vollendung dieses Processes besteht die primäre Darmhöhle aus 3 Theilen: der axialen Darmhöhle und dem rechten und dem linken Seitenschlauche. Aus der axialen Darmhöhle bildet sich bei *Didemnum* der Kiemensack, bei *Diplosoma* nur der des dorsalen Individuums. Die Seitenschläuche sind theilweise die Anlagen des Darmcanals, theilweise bilden sie die Kiemenschläuche, welche in keiner Beziehung zum Darmcanal stehen.

10) Die Differenzirung der Seitenschläuche geht bei *Diplosoma* und *Didemnum* in abweichender Weise vor sich. Bei *Dipl.* theilt sich der rechte Seitenschlauch in den vorderen Kiemenschlauch, welcher als Anlage für den Kiemensack des ventralen Individuums dient, und den hinteren Magenschlauch, woraus die Mägen der beiden Individuen entstehen. Der linke Seitenschlauch — Darm-schlauch oder die Anlage der Därme beider Individuen — bleibt hingegen ungetheilt. Bei *Did.* bildet sich an der Grenze des rechten Seitenschlauches und der axialen Darmhöhle ein Blindsack, welcher seiner Lage und Entwicklung nach dem Kiemenschlauch von *Dipl.* entspricht und als rechter Kiemenschlauch zu bezeichnen ist. Der rechte Seitenschlauch selbst stellt den Magenschlauch dar und verwandelt sich später in den Magensack. Es bildet sich aber auch ein entsprechender linker Kiemenschlauch, welcher vor dem linken Seitenschlauch — Darm-schlauch — aus dem Kiemensacke entsteht. Bei *Did.* ist demnach die primäre Darmhöhle symmetrisch angelegt.

11) Die weiteren Verwandlungen der Seitenschläuche von *Didemnum* gehen in folgender Weise vor sich. Die beiden Kiemenschläuche wachsen ventral gegen einander, verlöthen sich mit ihren blinden Enden und bilden eine Blase, die sich davon trennt und die Pericardiumblase bildet. Der Magenschlauch verschmilzt auf der Bauchseite des Embryos mit dem Darm-schlauche, und beide zu-

sammen liefern den Darmeanal. Der Darmschlauch trennt sich vom Kiemensack ab, tritt mit dem linken Peribranchialsacke in Verbindung und bricht endlich durch den Anus in die Cloacalhöhle durch.

12) Die Verwandlungen der Seitenschläuche von *Diplosoma* sind viel complicirter als bei *Did.* Jeder von den 3 Seitenschläuchen schnürt sich in der Mitte seiner Länge so ein, dass ein dorsales und ein ventrales Stück entsteht. Die dorsalen dienen als Anlagen des Darmeanals des dorsalen Individuums, die ventralen als die des ventralen, mit Ausnahme des Kiemenschlauches, dessen dorsaler Theil sich in einen Verbindungscanal zwischen den Kiemensäcken des dorsalen und ventralen Individuums verwandelt. Nach der Theilung der Seitenschläuche verbinden sich die entsprechenden Stücke des Magenschlauches mit denen des Darmschlauches, und so bildet sich der Kiemendarmapparat beider Individuen. Die dorsalen Stücke des Magenschlauches und des Darmschlauches verwachsen an ihren distalen Enden und bilden den Darmeanal (Magen und Darm) des dorsalen Individuums, wobei das proximale Ende des Darmschlauches sich vom Kiemensacke trennt. Die blinden Enden der ventralen Stücke des Magen- und des Darmschlauches verwachsen ebenfalls und bilden die entsprechenden Theile des Darmeanals des ventralen Individuums, wobei das hintere Ende des Darmschlauches mit dem linken Peribranchialsack des ventralen Individuums in Verbindung tritt. Der Kiemenschlauch wächst zum Kiemensack des ventralen Individuums aus, welcher hinten eine Ausstülpung zum entsprechenden Magensacke schickt, nämlich die Anlage des Ösophagus des ventralen Individuums. Eine ähnliche Ausstülpung bildet sich auch vom dorsalen Kiemensacke und wird zum Ösophagus des dorsalen Individuums.

13) Die Peribranchialsäcke entstehen als Ektodermeinstülpungen. Bei *Did.* giebt es nur 1 Paar dieser peribranchialen Einstülpungen, bei *Dipl.* dagegen 2 Paare, ein dorsales und ein ventrales, von denen jenes die Anlage der Peribranchialsäcke des dorsalen, dieses die des ventralen Individuums ist. Die peribranchialen Einstülpungen schließen sich in beiden Familien ziemlich früh.

14) Die Bildung der Kiemenstigmen, der Cloacalhöhle und der Cloacalöffnung tritt am deutlichsten bei *Did.* hervor. Vor dem Schluss der peribranchialen Einstülpungen bilden sich aus dem Kiemensacke 2 seitliche Ausstülpungen, die den Peribranchialsäcken entgegenwachsen, sich damit verlöthen und, indem sie in die Höhle

derselben durchbrechen, das 1. Paar der Kiemenspalten — die primären Kiemenspalten bilden. Alle anderen Kiemenspalten resp. Kiemensstigmata, die ich als secundär bezeichne, kommen viel später zum Vorschein. Die dorsalen Theile beider Peribranchialsäcke wachsen gegen einander, fließen zusammen und bilden die Cloacalhöhle, welche vom Kiemensacke durch eine canalförmige Abtheilung der Leibeshöhle, den subcloacalen Blutsinus, getrennt ist. Nach der Entstehung der Cloacalhöhle bildet sich hinter der Sinnesblase die ektodermale cloacale Einstülpung, die in die Cloacalhöhle durchbricht und die Cloacalöffnung so wie den äußeren Theil der Cloacalhöhle liefert.

15) Der Cellulosemantel bildet sich auf Kosten der Kalymmocyten. Bei *Dipl.* sammeln sich diese zu beiden Seiten des Rumpfes und Schwanzes des Embryos an und bilden 2 symmetrische Kalymmocytenplatten, die später durch Ausbildung der Cellulosesubstanz und Verflüssigung des Zellinhaltes der Kalymmocyten wabenförmig werden und sich in die Celluloseplatten verwandeln. Diese breiten sich allmählich über die ganze Oberfläche des Embryos aus. Bei *Did.* sind die Kalymmocyten von Anfang an in die gallertige Umhüllung des Eies — Eigallerte — eingeschlossen, treten aber später hervor, heften sich an ihre Oberfläche und verwandeln sich schließlich in die Waben des Cellulosemantels. Bei *Did.* ist unter der Wabenschicht, welche die äußere Schicht des Cellulosemantels bildet, noch eine Faserschicht vorhanden. Diese bildet sich auf Kosten der Ektodermzellen, welche faserige Fortsätze ausschicken und schließlich selbst in den Cellulosemantel einwandern.

16) Die Embryonen fangen schon vor dem Ausschlüpfen an, sich durch Knospung fortzupflanzen. Es bilden sich nämlich kleine Ausstülpungen des Ösophagus, welche während der Metamorphose (bei *Did.* noch später) zu neuen Individuen werden. Bei *Dipl.* treten die Knospen an beiden Individuen auf.

Es fragt sich nun: kann man nach den eben angegebenen Entwicklungsvorgängen die nähere Verwandtschaft der Diplosomiden und Didemniden mit irgend einer der Tunicatengruppen bestimmen? Die Entwicklung der meisten Organe der beiden erwähnten Familien zeigt keine hervorragenden Eigentümlichkeiten, nach denen man die Frage nach der speciellen Verwandtschaft entscheiden könnte. Nur die Entwicklung des Darmcanals weicht von der der meisten Ascidien ab und hat große Ähnlichkeit mit der bei *Pyrosoma*, wo wie bei jenen der Darm ursprünglich mit dem Kiemensack verbunden ist.

Diese Entwicklung des Darmcanals ist jedenfalls von der der anderen Ascidien so weit verschieden, dass sie in der That als ein Hinweis auf die Verwandtschaft der beiden Familien mit *Pyrosoma* angesehen werden kann. In diesem Schlusse stimme ich mit GIARD<sup>1</sup> überein, obwohl er ihn auf andere Gründe basirt, die ich nicht anerkenne.

#### b. Zur Organogenese der Tunicaten.

Bei den Ascidien trifft man sowohl Formen an, die sich durch eine starke Condensirung ihrer ontogenetischen Vorgänge auszeichnen, als auch solche, welche in ihrer Ontogenese die vollständige Reihe der mannigfaltigen Entwicklungserscheinungen beibehalten haben. Die Condensirung tritt in der Ontogenese anderer Tunicaten noch schärfer hervor. Die cenogenetischen Vorgänge haben die Entwicklung dieser Thiere so modificirt, dass es manchmal sehr schwer ist, den Zusammenhang einzelner embryologischer Vorgänge mit denen bei anderen Tunicaten zu verstehen. Auf Grund des anatomischen Baues, der Fortpflanzung und der Embryogenese ist man daran gewöhnt, in den systematischen Thiergruppen primäre Entwicklungsformen und secundäre, die von jenen durch cenogenetische Veränderungen abweichen, zu unterscheiden. Bei der Beurtheilung der phylogenetischen Fragen legt man ein großes Gewicht auf diese primären Formen und nimmt dabei stillschweigend an, dass bei ihnen die Entwicklung aller Organe die ursprünglichsten Verhältnisse darbiete. Dagegen haben die condensirten Formen insofern für die Embryologen ein Interesse, als sie ein Bild von der cenogenetischen Entwicklung — deren Ursache wir meistens nicht kennen — entwerfen. Man lässt dabei die principielle Frage unentschieden, wie weit die Cenogenesis in die Entwicklung einzelner Organe eingreift und sie modificirt, sowie ob wir in der That die primären Entwicklungsvorgänge nur bei den sogenannten primären Formen einer gegebenen Thiergruppe antreffen, oder ob nicht im Gegentheil bei den sogenannten secundären (condensirten) Formen die primären Entwicklungsvorgänge einzelner Organe noch schärfer hervortreten können, als bei den primären. Theoretisch bietet die Möglichkeit eines solchen Vorkommens der primären Entwicklungsvorgänge bei den condensirten Formen keine Schwierigkeit

<sup>1</sup> GIARD, Note sur l'embryogénie des Tuniciers du groupe des Luciae. in: Compt. Rend. Tome 81 1875 pag. 1214 ff.

dar. Warum sollen die Bedingungen, welche den Entwicklungsgang im cenogenetischen Sinne modificirt haben, auf die Entwicklung aller Organe ihren Einfluss ausüben? Können nicht einzelne Organe von diesem Einfluss verschont werden? Woher wissen wir, dass bei den sogen. primären Entwicklungsformen die Entwicklung einzelner Organe den cenogenetischen Einflüssen unterlag, während die der anderen Organe frei davon geblieben ist? Unsere Kenntnisse von der correlativen Veränderlichkeit der Organismen befinden sich auf einer ziemlich niedrigen Stufe. Unsere Bezeichnung der oder jener Form als primär oder secundär hat keinen absoluten Werth und gründet sich in den meisten Fällen auf das Gutdünken dieses oder jenes Beobachters. Wenn wir auch aus der Summe der Beobachtungen über Bau und Entwicklung des Organismus sichere Schlüsse auf den primären oder secundären Charakter desselben ziehen können und die eine Form als primär, die andere als secundär bezeichnen, so ist damit noch nicht gesagt, dass nun auch alle Organe in einem solchen Organismus einen primären Bau und eine primäre Entwicklung darbieten müssen, und dass dieser Organismus der Urform am nächsten gestellt werden muss. In dieser Beziehung kann ich die nicht genug geschätzten Worte von DAVIDOFF<sup>1</sup> anführen, welcher sagt: »Eigenthümlich bleibt es immer, dass gerade bei *Distaplia*, die in ihrer Entwicklung am meisten von den Urformen abweicht, der Schwanzdarm primitivere Verhältnisse darbietet. Dies zeugt wiederum dafür, dass bei vielfachen Um- und Rückbildungen einer Form ihre verschiedenen Organe nicht gleichen Schritt halten: die einen gestalten sich derart um, dass sie kaum noch die ursprünglichen Verhältnisse erkennen lassen (bei *Distaplia* die Chorda); die anderen hingegen verhalten sich so primitiv, dass sie über die jetzt lebenden Formen hinaus auf Zustände, welche man erst bei den gemeinsamen Vorfahren vorausgesetzt hat, bezogen werden müssen (Schwanzdarm von *Distaplia*). Deshalb halte ich es nicht für richtig, wenn man bei vergleichend-morphologischen Beobachtungen allein von den sogenannten primitiven Formen ausgeht«.

Die Organogenese der Tunicaten bietet die mannigfaltigsten Erscheinungen von hervorragender theoretischer Bedeutung dar, und zwar geben nicht nur die primären, sondern auch die secundär umgebildeten Repräsentanten in ihrer Ontogenese die wichtigsten Aufschlüsse für die Entscheidung allgemeiner morphologischer Fragen.

---

<sup>1</sup> Untersuch. etc. (s. oben pag. 509 Ann. 1) pag. 632.

Wir treffen hier Organe von secundärem Ursprung, welche die verschwundenen primären ersetzen und doch diesen ziemlich gleich gebaut sind, wie z. B. die Augenblasen der Salpen. Wir treffen ferner bei Formen, die allem Anschein nach den condensirten Entwicklungszyclus durchlaufen, die primitivste Entwicklung einiger Organe an, die bei Formen mit sogen. primärem Entwicklungszyclus nicht zum Vorschein kommen, z. B. die primären Kiemenspalten; endlich sehen wir, wie Organe, die aus complicirten Anlagen entstehen, im Laufe der Organogenese hinter einander in mehreren Formationen auftreten und die mannigfaltigste Ausbildung zeigen: durch das Verschwinden der einen, durch die enorme Entwicklung der anderen von diesen Anlagen treten die verschiedensten Modificationen dieser Organe auf, deren Zusammenhang nur auf Grund der Entwicklungsgeschichte erklärt werden kann. Fangen wir mit der Betrachtung des Nervensystems an!

### 1. Das Nervensystem

ist in seinem ausgebildeten Zustande bei allen Tunicaten ziemlich gleich entwickelt. Es besteht bei den Ascidien so gut wie bei den Salpen und Dolioliden aus einem soliden Ganglion, welches man als Gehirnganglion zu bezeichnen pflegt und welches ein Paar Nerven zu den Organen schickt. Nach dem anatomischen Bau desselben ist nicht zu bezweifeln, dass es bei allen Tunicaten durchaus homolog ist. Die Aufgabe der Entwicklungsgeschichte ist es nun, diese Homologie näher zu prüfen, zu begründen oder in Abrede zu stellen. Diese Aufgabe kann durch die Vergleichung der Entwicklung des Nervensystems verschiedener Tunicaten und durch die Zurückführung derselben auf eine gemeinschaftliche Urform gelöst werden. Die grobe Vergleichung der Entwicklung zeigt schon einen bedeutenden Unterschied in der Anlage dieses Organs bei den geschwänzten Ascidienlarven einerseits und den schwanzlosen Embryonen von Pyrosomen und Salpen andererseits. Da letztere auch in manchen anderen Beziehungen auf die Abkürzung der Entwicklung hinweisen, so können wir unfehlbar die embryonale resp. larvale Form des Nervensystems der Ascidien als die der Urform dieses Organs nächste betrachten und davon die anderen Formen, wie die der Pyrosomen und Salpen, ableiten. Sie steht auch dem Nervensystem der Appendicularien am nächsten.

Bei den Ascidien tritt bekanntlich zuerst eine Nervenrinne auf, welche sich von hinten nach vorn allmählich schließt und in ein Nervenrohr verwandelt. Dieses ist eine Zeit lang nach außen durch den vorderen Neuporus geöffnet, welcher sich später ebenfalls schließt. Der im Rumpfe liegende vordere Theil des Nervensystems unterliegt sofort den wichtigen Umwandlungen, welche zur Differenzirung der speciellen Organe, nämlich des Trichters, der Sinnesblase und des Rumpfmарkes führen und folgendermaßen verlaufen. Der Theil des Nervenrohres, welcher später zwischen die beiden Öffnungen des Embryonalleibes zu liegen kommt — der interosculare Theil, wie man ihn nennen kann — wird blasenförmig, und diese Blase stellt nun die Anlage der Sinnesblase dar, welche bei den meisten embryologisch untersuchten Ascidien rechts von dem Trichter liegt. Der Rest des interoscularen Theiles des Nervenrohres behält seine röhrenförmige Gestalt bei und ist die Anlage des Trichters. Weiter hinten verdickt sich das Nervenrohr ventral beträchtlich, wird später von den beiden Peribranchialsäcken überwachsen und stellt das Rumpfmарk dar. Den caudalen Theil des Nervenrohres, welcher bei der Metamorphose am frühesten verschwindet, kann man als Rückenmark bezeichnen. Diese typische Differenzirung des Nervenrohres wird durch die Textfigur 2 A erläutert. Die weitere Differenzirung bezieht sich zunächst auf die Umwandlung der Sinnesblase und die Bildung des Gehirnganglions. Bei den meisten Ascidien — *Ciona*<sup>1</sup>, *Clavellina*<sup>2</sup> und *Distaplia*<sup>3</sup> — bildet sich letzteres aus der Wand der Sinnesblase als eine Verdickung, oder sogar wie bei *Distaplia* als besondere Blase, die von mir als Gehirnblase bezeichnet wurde. Die eben hervorgehobene Bildung des Gehirnganglions und seine Lage an der Seite und im hinteren Theile der Sinnesblase mögen als primär betrachtet werden, und zwar 1) desswegen, weil sie bei den meisten Ascidien auftritt, und 2) weil sie dem Bau der Appendicularien (Textfigur 2 C) entspricht. Das interosculare oder vordere Ganglion von *Oikopleura* (Taf. 24 Fig. 131, 132, 133 Gg), welches dem Gehirnganglion anderer Ascidien gleichkommt, nimmt auch dieselbe Stellung zur Sinnesblase ein, welche für die Ascidienlarven charakteristisch ist. Es ist ein wulstförmig verlängerter, solider Körper, der (Fig. 132 Gg) der Wand der

<sup>1</sup> Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 300—316.

<sup>2</sup> ED. VAN BENEDEN & CH. JULIN, Le système nerveux central des Ascidies etc. in: Bull. Acad. Belg. (3) Tome 8 1884 pag. 13 ff. (pag. 35—62).

<sup>3</sup> Morph. Studien etc. (s. oben pag. 549 Anm. 1) pag. 57.

Sinnesblase angewachsen ist und auf den Querschnitten (Fig. 133 *Gg*) zwischen der letzteren und dem Trichter liegt.

Eine andere Bildungsart des Gehirnganglions kommt den Didemniden und Diplosomiden zu (Textfigur 2 B). Das Gehirnganglion (*Gg*) dieser Ascidien kommt viel später als bei jener Gruppe zum Vorschein und steht in keiner Beziehung zur Sinnesblase, sondern ist eine Verdickung der Trichterwand. In Folge dieser Differenzirung des Trichters in Ganglion und definitiven Trichter habe ich den ur-

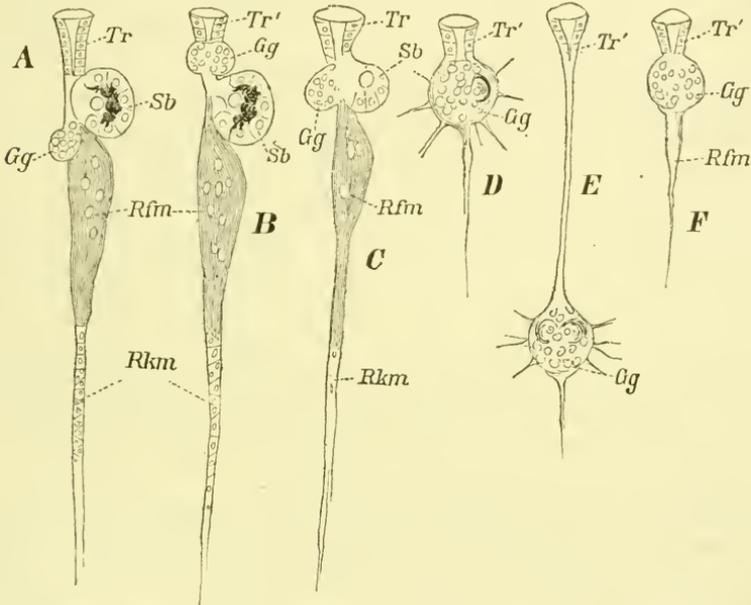


Fig. 2. Schematische Darstellung des Nervensystems der Tunicaten: A der Ascidienlarve; B der Larve von Didemniden und Diplosomiden; C der Appendicularien; D des Embryos von *Pyrosoma*; E des Salpenembryos; F von *Dolioleum*. — *Tr* und *Tr'* Trichter; *Sb* Sinnesblase; *Gg* Gehirnganglion; *Rfm* Rumpfm; *Rkm* Rückenmark.

sprünglichen Trichter der Didemniden und Diplosomiden als primär, den bleibenden als sekundär bezeichnet. Der primäre Trichter der Didemniden und der Diplosomiden ist demgemäß dem definitiven anderer Ascidien homolog, während der definitive Trichter der ersteren nur dem vorderen Theile des letzteren entspricht.

Die eben beschriebene Bildung des Gehirnganglions der Didemniden und Diplosomiden bekommt einen besonderen Werth, wenn wir die Entwicklung dieses Organs bei den anderen Tunicaten, namentlich bei den Pyrosomen und Salpen kennen lernen. Es ist bekannt,

dass die Anlage des Gehirnganglions und des Trichters bei den letztgenannten Tunicaten eine geschlossene Blase ist, welche an Länge hinter dem Nervenrohr der Ascidienlarven bedeutend zurücksteht. Diese Nervenblase hat eine Lage, welche der des interoscularen Theiles des Nervenrohres der Ascidienlarven entspricht. Ihre Umwandlungen sind denen des primären Trichters der Didemniden und Diplosomiden sehr ähnlich. Sie bestehen nämlich in der Verdickung der Hinterwand der Blase, wodurch ihre Höhle allmählich verdrängt und ihr verdickter Theil in ein solides Ganglion verwandelt wird. Der vordere Theil der Nervenblase tritt dann in offene Communication mit der Kiemenhöhle und verwandelt sich in den Trichter, welcher bei den Salpen als solcher bestehen bleibt, während er bei den Pyrosomen durch die spätere Ausstülpung der Schlundwand verdrängt wird<sup>1</sup>. Die eben besprochene Entwicklung des Gehirns und Trichters der Pyrosomen und Salpen sind in der Textfigur Fig. 2 D und E dargestellt. Der Vergleich dieser Abbildung mit denen, welche das Nervensystem der Ascidienlarven und der Appendicularien darstellen (Fig. 2 A, B u. C), weist direkt auf die starke Reduction der Anlage des Nervensystems der Pyrosomen und Salpen hin: es fehlt der größte Theil des differenzirten Nervenrohres der Ascidienlarven und der Appendicularien; Sinnesblase, Rumpf- und Rückenmark sind bei ihnen gar nicht angelegt, und der vordere, interosculare Theil der Nervenanlage ist bei ihnen der einzige.

Wenn wir nun die Frage nach der Homologie des Nervensystems der verschiedenen Tunicatengruppen aufstellen, so haben wir in den obigen Thatsachen hinreichendes Material, um diese Frage richtig zu entscheiden. In meiner ersten Arbeit über die Embryologie der Tunicaten<sup>2</sup> habe ich eine Ansicht ausgesprochen, die ich jetzt nicht mehr aufrecht halten kann, nämlich dass die Nervenblase der Salpen dem ganzen Nervensystem der Ascidienlarven entspreche. Zu einem solchen Schluss bin ich damals durch eine nicht zutreffende Deutung der 3 Erweiterungen der Nervenblase der Salpen geführt worden, die ich für die Homologa der 3 Theile des Nervensystems der Ascidienlarven hielt. METCALF<sup>3</sup>, welcher meine Ansicht nicht

<sup>1</sup> W. SALENSKY, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. in: Z. Jahrb. Abth. Morph. 5. Bd. 1891 pag. 1 ff. (pag. 24).

<sup>2</sup> W. SALENSKY, Über die embryonale Entwicklung der Salpen. in: Zeit. Wiss. Z. 27. Bd. 1877 pag. 217.

<sup>3</sup> M. METCALF, On the Eyes and Subneural Gland of *Salpa*. in: (Brooks, The Genus *Salpa*. in:) Mem. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 2 pag. 305 ff.

theilt, schlägt eine andere vor, nach welcher »the ganglion of the Salpa is homologous with only the visceral [also Gehirnganglion und Rumpfmack] portion of the larval ascidian nervous system« (pag. 355). METCALF stützt sich in seinen Äußerungen auf die Topographie der Anlage des Visceralganglions der Ascidien: »in favor of this homology there are the followings points: 1) It is only in the visceral portion of the larval ascidian nervous system that the ventral wall of the neural canal is thickened. Only that portion of the embryonic Salpa's neural canal which has a thickened ventral wall persists to form the adult ganglion. 2) The adult ascidian ganglion is formed from the dorsal cells of the visceral portion of the larval nervous system. The main portion (dorsal two thirds or three fourths) of the adult Salpa ganglion is derived from the dorsal cells of that portion of the embryonic nervous system which has a thickened ventral wall. The remainder is formed from this thickened portion of the ventral wall of the neural canal. The dorsal part of the ganglion would seem, then, to be certainly homologous with the ganglion of ascidians and Pyrosoma« (pag. 356). Diese Argumentation von METCALF scheint mir schon aus dem Grunde nicht ganz zuzutreffen, weil sie sich hauptsächlich auf die Lage der Verdickung des Nervenrohres stützt. Diese kann aber in bedeutendem Grade modificirt werden. Wir wissen, dass in den einander ganz ähnlichen Anlagen des Gehirnganglions, wie es die Nervenblasen von *Pyrosoma*- und von *Salpa*-Embryonen sind, in dem einen Falle (*Pyrosoma*) das Gehirnganglion aus einer dorsalen, im anderen aus einer ventralen Verdickung entsteht. Sie können also einander nicht homolog sein, obwohl sie in den ersten Stadien vollkommen identisch sind. Das Ganglion von *Pyrosoma* ist demnach dem Gehirnganglion der Ascidienlarven, das der Salpen dem Gehirnganglion + Visceralganglion derselben homolog; ferner verlieren die Pyrosomen, welche überhaupt den Ascidien viel näher als die Salpen stehen, das Visceralganglion, während die Salpen es bewahrt haben. Dieser Schluss stimmt nun mit dem phylogenetischen Verhalten, welches wir aus der Entwicklungsgeschichte kennen, nicht überein. Die Pyrosomen sind jedenfalls eine Gruppe, die von der Ascidienstammform viel weniger abweicht als die Salpen. Weiter muss ich notiren, dass METCALF in seinen Deductionen die wichtigen topographischen Verhältnisse der Nervenanlage zu den anderen Organen sehr wenig beachtet hat, während sie doch bei der Beurtheilung der morphologischen Verhältnisse der Nervenorgane nicht ohne Bedeutung sind.

Die 3 oben hervorgehobenen Theile des differenzirten Nervenrohres der Ascidienlarve (Trichter, Rumpf- und Rückenmark) nehmen immer eine gewisse und ganz bestimmte Lage in Bezug auf die anderen Organe ein. Trichter und Sinnesblase liegen nämlich bei allen Ascidienlarven interoscular, und dies ist so charakteristisch, dass man diese Theile selbst beim Verschwinden des Restes des Nervenrohres ohne Weiteres hieran erkennen kann. In derselben Weise ist auch die Lage des Rumpfmakes in einer Höhle zwischen der Cloacalhöhle und dem Kiemensack, nämlich im subcloacalen Blutsinus, bei den Ascidienlarven, und die Lage des Rückenmarkes im Inneren des Schwanzes für diese beiden Nervenorgane sehr charakteristisch. Wenn wir ein stark reducirtes Nervensystem, wie das der Pyrosomen und Salpen, aus dem Typus der Ascidienlarven ableiten wollen, so müssen wir jedenfalls diese charakteristische Lage seiner Theile beachten, besonders dann, wenn wir keine anderen ernststen Anhaltspunkte mehr für unseren Vergleich besitzen. Dagegen ist die von METCALF als charakteristisch für die Beurtheilung des Nervensystems der Pyrosomen und Salpen angeführte Lage der Verdickung des primären Nervenrohres (dorsal für das Gehirnganglion, ventral für das Rumpfmak) schon deshalb nicht besonders stichhaltig, weil das Gehirnganglion bei den verschiedenen Ascidienlarven an verschiedenen Stellen des Nervenrohres angelegt werden kann. Bei *Distaplia* entsteht es aus der Verdickung der lateralen und der ventralen Wand der Sinnesblase, bei den Didemniden und den Diplosomiden liegt dagegen die nämliche Verdickung vor der Sinnesblase, am hinteren Theile des Trichters, tritt zunächst an der dorsalen Wand des letzteren auf und breitet sich später nach den Seiten gleichmäßig aus, so dass das Lumen des Nerven- resp. Trichterrohres seine centrale Lage bewahrt (Taf. 20 Fig. 59, 58, 65).

Genau dasselbe Verhalten bietet die Entwicklung des Gehirnganglions der Pyrosomen und Salpen dar. In beiden Fällen ist die Anlage des Gehirnganglions und des Trichters eine geschlossene Blase, welche interoscular d. h. zwischen der späteren Einfuhr- und Auswurfsöffnung liegt. Diese Blase aber ist die einzige Anlage des ganzen Nervensystems, und da wir nirgend im Embryo etwas antreffen, was der Sinnesblase, dem Rumpf- und Rückenmark entsprechen könnte, so dürfen wir annehmen, dass die Nervenblase der Pyrosomen und Salpen nur dem vorderen, interoscularen Theile des Nervenrohres der Ascidienlarve, nämlich dem primären Trichter homolog ist. Da ferner

bei den Pyrosomen und Salpen keine Anlage der Sinnesblase, des Rumpf- und Rückenmarkes vorhanden ist, so dürfen wir daraus schließen, dass ihre Nervenanlage stark reducirt ist, und dass diese Reduction in dem Mangel der Rumpf- und Schwanztheile des larvalen Nervensystems der Ascidien besteht.

Aus diesen Überlegungen ergibt sich, dass das Nervensystem der Ascidienlarven als Ausgangspunkt für die Entwicklung desselben bei allen anderen Tunicaten betrachtet werden darf. Zwischen dem Nervensystem der Ascidienlarven und der reducirten Nervenanlage der Pyrosomen und Salpen besteht aber eine große Kluft, welche durch eine Zwischenform ausgefüllt sein muss. Eine solche Zwischenform ist bei den Tunicaten zu suchen, welche einerseits in ihrem Entwicklungscyclus noch die geschwänzte Larvenform beibehalten, andererseits den Übergang zu den metagenetischen Tunicaten darstellen. Solche Tunicaten treffen wir in der That in den Dolioliden an. *Doliolum*, der einzige Repräsentant dieser Gruppe, dessen Entwicklungscyclus genau bekannt ist, schlüpft bekanntlich als geschwänzte Larve aus, welche den Ascidienlarven sehr ähnlich ist, hat aber als Larve bereits einen Stolo prolifer, welcher für die metagenetischen Tunicaten charakteristisch ist. Leider kennt man die Entwicklung des Nervensystems von *Doliolum* nur ziemlich oberflächlich. Die einzigen genaueren Untersuchungen von ULIANIN<sup>1</sup> lassen mehrere Fragen hierüber unentschieden. So wird darin nicht angegeben, ob bei den Larven ein Rückenmark vorhanden ist oder nicht. Seine Anwesenheit ist schon aus der vollkommenen Ähnlichkeit des Schwanzes der Larve von *Doliolum* mit dem bei den Ascidien sehr wahrscheinlich. Aus den positiven Befunden von ULIANIN ergibt sich, dass die Anlage des Nervensystems sich durch einen enormen Umfang und den Mangel einer Höhle auszeichnet. Sie liegt nicht nur interocular, sondern setzt sich auch nach hinten unter die Cloacaleinstülpung fort. In ziemlich späten Stadien wird dieser hintere Theil der Nervenanlage immer feiner und verwandelt sich zuletzt in einen Nerven, welchen ULIANIN als N. branchialis bezeichnet. Die Lage dieses Nerven weist darauf hin, dass er dem Rumpfmarm homolog sein muss (ULIANIN Taf. 6 Fig. 14). Natürlich können wir diese Homologie nur auf Grund des Verlaufes des N. branchialis

---

<sup>1</sup> B. ULIANIN, Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel und den angrenzenden Meeresabschnitten. in: Fauna Flora Golf. Neapel 10. Monographie 1854.

und seines Verhaltens zur Cloacaleinstülpung annehmen, da die anderen Organe, welche bei den Ascidienlarven die Topographie des Rumpfmakes bestimmen, nämlich die Peribranchialblasen, bei den Dolioliden gar nicht angelegt sind. Ist diese Homologie richtig, so finden wir bei der *Doliolum*-Larve zwei wichtige Bestandtheile des Nervensystems der Ascidienlarven, den primären Trichter und das Rumpfmak, wieder, die aber bedeutend verändert erscheinen. Der primäre Trichter, woraus das Gehirnganglion nebst dem secundären Trichter und dem subganglionären Körper entsteht, ist ein sehr großer, solider Körper, welcher sich später aushöhlt. Dagegen ist das Rumpfmak sehr unansehnlich (Holzschnitt 2 F). Die Sinnesblase, einer der constantesten Theile des larvalen Nervensystems der Ascidien, ist bei *Doliolum* gar nicht angelegt. Daraus darf man offenbar schließen, dass das larvale Nervensystem von *Doliolum*, obwohl es viele Ähnlichkeit mit dem der Ascidienlarven zeigt, doch stark reducirt ist, und dass seine Reduction gerade in demselben Sinne, obwohl in geringerem Grade, wie bei den Salpen vor sich geht. Bei *Doliolum* sind nämlich diejenigen Theile des Nervensystems reducirt, welche bei den Salpen nicht mehr zur Entwicklung kommen. Desswegen darf man jenes als eine Übergangsform zwischen dem Nervensystem der Ascidienlarven und dem der Salpenembryonen betrachten.

Bringt man nun alle diese Thatsachen zusammen, so kann man die Modificationen im Entwicklungsplan des Nervensystems tabelarisch folgendermaßen darstellen.

	Appendicularien	Ascidiae simplices, social. et comp. (ex parte)	Didemnidae et Diplosomidae	Pyrosomen	<i>Doliolum</i>	Salpae
Primärer Trichter	Trichter	Trichter	Secundärer Trichter + Gehirnganglion	Primärer Trichter	Secundärer ? Trichter + Gehirnganglion	Secund. Trichter + Gehirnganglion
Sinnesblase	Sinnesblase + Gehirnganglion	Sinnesblase + Gehirnganglion	Sinnesblase	fehlt	fehlt	fehlt
Rumpfmak	Rumpfmak. (n. visceralis)	Rumpfmak (n. visceralis)	Rumpfmak (n. visceralis)	fehlt	Rumpfmak (n. branchialis)	fehlt
Rückenmark	Rückenmark	Rückenmark	Rückenmark	fehlt	fehlt?	fehlt

Die eben erörterten Homologien, welche ich auf die Befunde über die Entwicklung des Gehirnganglions der Didemniden und Diplosomiden gründe, geben zu einigen neuen Fragen Anlass. Zunächst ist es die Frage nach der Homologie des Auges der verschiedenen Tunicaten, welche eine genaue Besprechung verdient. Sie tritt uns jetzt in einem anderen Lichte als früher entgegen. In meinen morphologischen Studien an Tunicaten<sup>1</sup> habe ich nämlich die Homologie des Auges der Salpen und Ascidienlarven gegen GÖPPERT<sup>2</sup> vertheidigt. Zu derselben Ansicht wie ich ist auch TODARO<sup>3</sup> gekommen. Damals war mir aber die Entwicklung des Nervensystems der Didemniden und Diplosomiden nicht genau bekannt. Nun bin ich gezwungen, von dieser meiner Ansicht mich abzuwenden und die Deductionen von GÖPPERT, die im Ganzen mit denen von METCALF<sup>4</sup> übereinstimmen, als richtig anzuerkennen. Die vergleichend embryologische Untersuchung der Entwicklung des Auges weist darauf hin, dass bei den Salpen der Theil des Nervensystems nicht angelegt wird, der als Homologon der Sinnesblase der Ascidien angenommen werden könnte. Die Sinnesblase scheint schon bei den Dolioliden verschwunden zu sein, da wir bei ihnen weder in der Larve noch im ausgebildeten Zustande ein Auge antreffen. Das Auge der Salpen muss deswegen als eine Neubildung betrachtet werden, welche sich erst nach dem Verschwinden der Sinnesblase phylogenetisch entwickelt hat.

Die Seh- und Hörorgane haben sich bei verschiedenen Tunicaten selbständig entwickelt. Die Formen derselben, die wir bei den ausgebildeten Ascidien, Pyrosomen, Salpen und Dolioliden antreffen, haben mit der ursprünglichen Form, welche bei den Appendicularien und den Ascidienlarven vorkommt, nichts zu thun. Man kann wenigstens 4 Arten dieser Organe unterscheiden, die auch eine verschiedene Entstehung aufweisen: 1) die Sinnesblase der Ascidienlarven und der Appendicularien, die entweder ein Hörorgan (Appendicularien) oder dieses nebst dem Sehorgan (Ascidienlarven) darstellt; 2) das Sehorgan einiger ausgewachsenen Ascidien (*Phallusia*, *Cynthia*, *Clavellina*, *Amauroecium*), welches am Rande der Einfuhr- resp. Aus-

<sup>1</sup> Morph. Studien etc. (s. oben pag. 549 Anm. 1) pag. 70.

<sup>2</sup> E. GÖPPERT, Untersuchungen über das Sehorgan der Salpen. in: Morph. Jahrb. 19. Bd. 1892 pag. 250 ff.

<sup>3</sup> F. TODARO, Sull' organo visivo delle Salpe. in: Atti Accad. Lincei Rend. (5) Vol. 2 Sem. 2 pag. 374 ff. (pag. 381).

<sup>4</sup> Eyes etc. (s. oben pag. 564 Anm. 3) pag. 357.

wurfsöffnung in Form von Pigmentflecken auftritt; 3) das Sehorgan der Pyrosomen und Salpen, welches auf der Oberfläche des Gehirnganglions sitzt, und 4) das Hörorgan der Dolioliden, welches ektodermalen Ursprungs ist und sich ganz unabhängig vom Gehirnganglion bildet.

Die 4 eben citirten Arten der Seh- und Hörorgane lassen sich ihrem Ursprung nach sehr gut in 2 Gruppen theilen. Die eine enthält die Organe neuralen Ursprungs, und zu diesen gehört die Sinnesblase der Appendicularien und Ascidienlarven. In die 2. Gruppe muss man die Sehorgane der ausgebildeten Ascidien und die Hörorgane von *Doliolum* bringen, welche beide ektodermalen Ursprungs sind.

Die beiden zur 1. Kategorie gehörigen Organe weichen von einander, wie oben gezeigt wurde, dadurch ab, dass die Sinnesblase aus der primären Nervenanlage, dem Nervenrohr, das Sehorgan der Salpen hingegen aus dem secundären Nervenorgan, nämlich aus dem Gehirnganglion entsteht. Jenes hat einen viel bedeutenderen morphologischen Werth als dieses, indem wir in ihm die überaus primäre Form der Seh- resp. Hörorgane der Tunicaten finden; außerdem hat es noch eine hohe Bedeutung durch seine Beziehung zum epiphysalen Auge der Wirbelthiere. Auf diese Homologie habe ich schon anderswo<sup>1</sup> hingewiesen und will hier nicht darauf zurückkommen, sondern nur hervorheben, dass die primäre Art der Sinnesblase, welche man bei den Appendicularien antrifft, die Function eines Hörorgans erfüllt und den Namen Hörblase verdient, während die Sinnesblase der Ascidienlarven beide Arten Sinnesorgane zugleich darstellt. Ob man daraus schließen darf, dass die Sehfunction erst bei den Ascidienlarven secundär entstanden ist, oder dass die Appendicularien ihre Sehfunction mit der Zeit eingebüßt haben, kann ich nicht entscheiden, neige mich aber mehr der ersten von diesen Hypothesen zu, und zwar desswegen, weil ich in unserem Falle mir keinen Grund vorstellen kann, um das Verschwinden des Sehorgans, wenn ein solches schon dagewesen war, zu erklären. Die beiden Gruppen von Tunicaten, von denen hier die Rede ist, führen ein pelagisches Leben und bedürfen in gleichem Maße eines Sehorgans.

Die Sinnesorgane der 2. Kategorie, nämlich die Sehorgane der ausgebildeten Ascidien und das Hörorgan von *Doliolum*, sind ganz entschieden Organe secundärer Bildung, da sie weder bei den Appen-

<sup>1</sup> Morph. Studien etc. (s. oben pag. 549 Anm. 1) pag. 71—72.

dicularien, noch bei den Ascidienlarven vorkommen. Dem Bau und Ursprung nach sind sie nichts Anderes als modificirte epitheliale Sinneszellen. Über die Entwicklung der Augenflecken der ausgebildeten Ascidien haben wir leider keine Angaben; nach dem Bau dieser Organe aber, dessen genaue Beschreibung wir Ussow<sup>1</sup> verdanken, ist ihre Beziehung zu den Epithelzellen sehr klar. Jeder Augenfleck stellt nämlich eine hügelartige Auftreibung von pigmentirten Epithelzellen dar, welche einen centralen Krystallkörper umgeben. Dieser steht nach Ussow in unmittelbarer Verbindung mit einem feinen Nerven. Über die Entwicklung der Hörgrube von *Doliolum* hat man sehr genaue Angaben von ULIANIN<sup>2</sup>, welcher gezeigt hat, dass sie aus Ektodermzellen, und zwar unter Bildung einer Einstülpung hervorgeht.

Als Ergebnis meiner theoretischen Betrachtungen über das Nervensystem der Tunicaten will ich folgende Thesen aufstellen:

1. Das aus dem primären Trichter, der Sinnesblase, dem Rumpf- und Rückenmark bestehende Nervensystem der Appendicularien und Ascidienlarven muss als eine primäre Form des Nervensystems der Tunicaten betrachtet werden, wovon die anderen Formen dieses Organsystems abgeleitet werden können.

2. Das Gehirnganglion der Tunicaten ist ein secundäres Organ des Nervensystems und kann entweder aus der Wand der Sinnesblase oder aus der hinteren Wand des primären Trichters entstehen.

3. Das Nervensystem der Pyrosomen und Salpen entbehrt der Anlagen der Sinnesblase, des Rumpf- und Rückenmarkes und ist nur dem primären Trichter der Ascidienlarven homolog.

4. Die ursprüngliche Form der Sinnesorgane der Tunicaten (Seh- und Hörorgan), die Sinnesblase der Appendicularien und Ascidienlarven, scheint in der Entwicklung anderer Tunicaten längst verschwunden zu sein. Sie bleibt nur bei den Appendicularien zeitlich erhalten. Alle übrigen Arten der Seh- und Hörorgane sind secundär auf verschiedenem Wege entstanden.

## 2. Das Mesoderm.

Die Entwicklung des Mesoderms bei den Tunicaten zeichnet sich bekanntlich vor der bei den übrigen Chordaten bedeutend aus. Die

<sup>1</sup> M. USSOW, Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Tunicaten. in: Schrift. Ges. Freunde Naturw. Moskau 18. Bd. 2. Liefg. 1876 pag. 44 (Russisch).

<sup>2</sup> ULIANIN, Die Arten etc. (s. oben pag. 567 Anm. 1) pag. 54.

Haupterscheinungen derselben, welche bei den Cephalochorden und Vertebraten auf den cölomaten und metameren Charakter ihres Baues hinweisen, fehlen in der Ontogenese der Tunicaten gänzlich. Man betrachtet desswegen die Tunicaten als stark reducirte Chordaten, wobei man voraussetzt, dass bei ihren Vorfahren die Cölomdivertikel und die Myomeren gerade in derselben Weise wie bei den übrigen Chordaten entwickelt waren. Offenbar haben VAN BENEDEEN & JULIN<sup>1</sup> bei der Entwicklung von *Clavelina* die Cölomdivertikel entdeckt und die nähere Verwandtschaft der Urochorden mit den übrigen Classen der Chordaten festzustellen geglaubt, doch sind diese Befunde von DAVIDOFF<sup>2</sup> nicht bestätigt worden. Man muss daher nach dem gegenwärtigen Stand dieser Frage das Cölom und die Metamerie des Körpers bei den Tunicaten in Abrede stellen. Es tritt dann die Frage hervor: hat die Abwesenheit dieser wichtigsten Vorgänge in der Bildung des Mesoderms den Werth einer primären Erscheinung oder muss sie als Resultat secundärer Umbildungen aufgefasst werden? Die meisten Embryologen schließen sich letzterer Ansicht an, ohne aber ernsthafte Gründe dafür zu haben. In der Ontogenese der Tunicaten trifft man keinen Hinweis auf die ursprüngliche Metamerie des Körpers oder auf die ursprüngliche Existenz des Cöloms an. Die Voraussetzung derselben bei den Vorfahren der Tunicaten stützt sich offenbar auf die Übereinstimmung des allgemeinen Entwicklungsplanes der Tunicaten mit dem der anderen Chordaten, welche auf den gemeinsamen Ursprung aller Chordaten schließen lässt. Die beiden hervorgehobenen Erscheinungen in der Entwicklung des Mesoderms stellen aber für die Beurtheilung der Verwandtschaft der Chordatenclassen unter einander so wichtige Stützpunkte dar, dass sie allein den Grund für diese oder jene Ansicht über die phylogenetischen Verhältnisse der Chordatenclassen begründen können. Wenn sie in Bezug auf die Verwandtschaft der letzteren sich negativ verhalten, so können wir sie doch nicht ganz vernachlässigen, müssen die Abweichungen in der Entwicklung vielmehr auf Grund des tatsächlichen Bestandes unseres Wissens zu erklären versuchen. Diesen Versuch will ich in dem letzten Capitel des allgemeinen Theiles machen; hier möchte ich nur bemerken, dass auf Grund der tatsächlichen Befunde der Entwicklung des Mesoderms man schließen muss, dass 1) das Mesoderm der Tunicaten sich aus 2 Zellplatten

<sup>1</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 268, 271—272, 383—385.

<sup>2</sup> Untersuchungen etc. (s. oben pag. 509 Anm. 1) pag. 601—611.

bildet, die aus dem Entoderm früher oder später entstehen; 2) die Mesodermplatten sich in 2 Abschnitte trennen: einen prächordalen (Rumpf-) und einen chordalen (Schwanzplatten), die in den entsprechenden Körperregionen ihre weitere Ausbildung erreichen; 3) die prächordalen Mesodermplatten in Mesenchymzellen zerfallen, ohne vorher die Cölohmöhle zu bilden, die Schwanzplatten aber sich ausschließlich in die Schwanzmuskeln verwandeln.

Eine merkwürdige Umbildung des Mesoderms bieten die Appendicularien dar. FOL<sup>1</sup> sagt, dass die Schwanzmuskeln die einzigen Muskeln sind, welche im Leibe der Appendicularien vorkommen. Nach den übereinstimmenden Angaben von R. LEUCKART<sup>2</sup>, GEGENBAUR<sup>3</sup> und FOL (pag. 13) soll die Blutflüssigkeit der Appendicularien der geformten Bestandtheile vollkommen entbehren. GEGENBAUR und FOL bemerken, dass dadurch die Beobachtung der Blutcirculation bedeutend erschwert werde. Indem ich diese Angaben an den von mir untersuchten *Oikopleura* vollkommen bestätige, will ich hervorheben, dass bei diesen Appendicularien überhaupt keine Mesodermzelle in der Rumpfhöhle vorhanden ist. Es scheint aber, dass doch einige andere Appendicularien, z. B. *Megaloceercus abyssorum* nach CHUN<sup>4</sup>, eine ziemlich reiche Musculatur im Rumpfe besitzen. Die vollständige Abwesenheit von Mesodermzellen in der Leibeshöhle eines so hoch organisirten Wesens, wie eine Appendicularie es ist, stellt jedenfalls eine merkwürdige Erscheinung dar. Sie überrascht um so mehr, als man weiß, dass 1) alle übrigen Tunicaten eine ungeheure Menge Mesenchymzellen in ihrer Leibeshöhle enthalten und außerdem ein mehr oder weniger hoch differenzirtes Muskelsystem besitzen; 2) dass bei ihnen die Mesenchymzellen eine bedeutende Thätigkeit, nämlich bei der Bildung des Cellulosemantels, entwickeln und als Blutkörperchen functioniren. Durch den Mangel der Rumpfmesodermzellen bei den Appendicularien lässt sich die Eigenthümlichkeit in der Bildung ihrer Cellulosezellen, nämlich ihre Abstammung von dem ektodermalen Hautepithel, erklären<sup>5</sup>.

<sup>1</sup> Etudes etc. (s. oben pag. 553 Anm. 2) pag. 14.

<sup>2</sup> R. LEUCKART, Zoologische Untersuchungen. 2. Heft 1854 pag. 87.

<sup>3</sup> C. GEGENBAUR, Bemerkungen über die Organisation der Appendicularien. in: Zeit. Wiss. Z. 6. Bd. 1855 pag. 406 ff. (pag. 419—420).

<sup>4</sup> C. CHUN, Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen etc. in: Biblioth. Z. CHUN & LEUCKART 1. Heft 1888.

<sup>5</sup> O. SEELIGER, Einige Beobachtungen über die Bildung des äußeren Mantels der Tunicaten. in: Zeit. Wiss. Z. 56. Bd. 1893 pag. 488 ff. (pag. 501—503).

Die Appendicularien sind die einzigen Tunicaten, von deren Entwicklung wir leider bis jetzt keine Kenntnisse besitzen. Bei diesem Mangel kann die eben hervorgehobene Eigenthümlichkeit ihres Baues nur aprioristisch behandelt werden. Es ist kaum zu vermuthen, dass bei ihnen ein Rumpfmesoderm gar nicht angelegt werde. Vielmehr müssen wir annehmen, dass es in den Schwanztheil des Mesoderms übergehe und ganz und gar zur Entwicklung der Muskelzellen des ungeheuren Schwanzes verbraucht werde. Es ist möglich, dass die gemeinschaftliche Anlage des Rumpf- und Schwanzmesoderms sich gar nicht differenzirt und nur in dem Schwanz des Embryos bleibt. Natürlich bedürfen diese Vermuthungen einer Bestätigung durch positive Beobachtungen.

### 3. Die Peribranchialsäcke und die Cloake.

Wir kommen nun zu den Organen, welche gerade in der letzten Zeit am meisten discutirt werden. Die Verschiedenheit der Ansichten in Bezug auf die Morphologie des ganzen Peribranchialapparates der Tunicaten hängt mehr von seiner mannigfaltigen Entwicklung als vom Mangel an genauen Untersuchungen ab. Leider trifft man auch in Bezug auf diese Organe manchmal voreilige Schlüsse, welche auf die Beobachtung der Entwicklung irgend einer einzigen Species gegründet sind, ohne auf die Modificationen des gemeinschaftlichen Entwicklungsplanes Rücksicht zu nehmen. Die vergleichende Methode leistet auch hier, wie überall, wesentliche Dienste, indem sie uns einen allgemeinen Entwicklungsplan dieser Organe finden hilft und die Zurückführung auf eine gemeinschaftliche Urform ermöglicht.

Seit den Untersuchungen von KOWALEWSKY<sup>1</sup> ist bekannt geworden, dass die Peribranchialsäcke der Ascidien als Ektodermeinstülpungen angelegt erscheinen. Schon ein Jahr darauf hat aber KOWALEWSKY die Entwicklung derselben Organe bei den Knospen von *Perophora*<sup>2</sup> untersucht und dort eine ganz verschiedene Bildungsart gefunden. Es hat sich bekanntlich gezeigt, dass sie bei den Ascidienknospen nicht aus dem Ektoderm, sondern aus dem Entoderm entstehen und als Ausstülpungen angelegt werden. Durch diese Befunde sind also zwei von einander beträchtlich abweichende Bil-

<sup>1</sup> Weitere Studien etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1).

<sup>2</sup> A. KOWALEWSKY, Sur le bourgeonnement du *Perophora Listeri*; traduit par A. GIARD. in: Revue Sc. Nat. 1874 pag. 6 u. 7.

dungsarten der Peribranchialsäcke bekannt geworden, die mit einander nicht in Zusammenhang gebracht werden können. Dies ist um so erstaunlicher, als sie bei einer und derselben Thierart, nur in verschiedenen Generationen derselben, zusammen auftreten.

Die Untersuchungen der letzten Jahre haben nun die Angaben von KOWALEWSKY im Großen und Ganzen bestätigt; die Sache bleibt aber bis jetzt ebenfalls unaufgeklärt, wie sie vor zwanzig Jahren bestand. VAN BENEDEN & JULIN<sup>1</sup> haben versucht, den Unterschied zwischen der Entwicklung der Peribranchialsäcke der Embryonen und der Knospen der Ascidien durch den Nachweis der Betheiligung des Entoderms an der Bildung der peribranchialen Höhlen der Ascidienembryonen auszugleichen; die Peribranchialsäcke der letzteren sollen theils aus dem Ektoderm, theils aus dem Entoderm entstehen. Diese Angaben sind aber von SEELIGER<sup>2</sup> und WILLEY<sup>3</sup> nicht bestätigt worden. Ich kann auch aus meinen eigenen Beobachtungen über die Synascidien keine einzige Thatsache zu Gunsten der Ansicht von B. & J. beibringen: die Peribranchialsäcke von *Didemnum* und *Diplosoma* sind ausschließlich ektodermal.

Die Bildung der Cloacalhöhle und der Cloacalöffnung bei den verschiedenen, selbst bei einander nahe stehenden Tunicaten bietet ebenfalls mehrfache Abweichungen dar, die einer Zusammenstellung und Erklärung bedürfen.

Wir sehen daraus, dass selbst in dem engen Kreise der Ascidien bedeutende Unterschiede in der Entwicklung des Peribranchialapparates obwalten. Die Homologie der Theile dieses Apparates ruht bis jetzt noch auf schwankenden Füßen, und unsere nächste Aufgabe wird es sein, die bekannten Thatsachen zusammenzustellen und die verschiedenen Bildungsarten des Peribranchialapparates, so gut es geht, zu erklären. Fangen wir mit den Appendicularien an!

Der Peribranchialapparat der Appendicularien zeigt bekanntlich in seinem Bau wesentliche Unterschiede von dem der Ascidien. Die Appendicularien haben keine Kieme im Sinne der Ascidien und besitzen dafür 2 Öffnungen an der Bauchseite des Körpers, die in den Pharynx führen und als Kiemenspalten bezeichnet werden. FOL<sup>4</sup> beschreibt sie mit folgenden Worten: »Les fentes branchiales, au nombre de deux, sont des canaux à peu près cylindriques, qui

<sup>1</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1).

<sup>2</sup> Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 508 Anm. 1).

<sup>3</sup> Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1).

<sup>4</sup> Etudes etc. (s. oben pag. 553 Anm. 2) pag. 5.

font communiquer le pharynx avec l'extérieur. Le milieu du canal présente un étranglement, un anneau composé de cellules fortement réfringentes, et qui portent de longs cils vibratiles. Ces fentes se forment chez la larve par deux invaginations, croissant de l'extérieur à la rencontre du pharynx. Le pharynx produit lui-même deux culs-de-sac; les invaginations se rencontrent chacune avec un des culs-

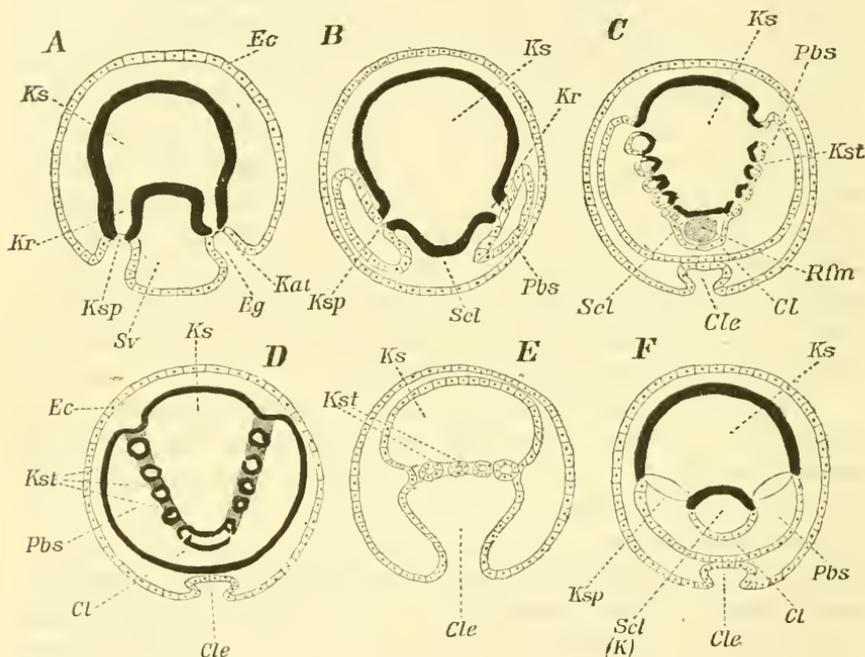


Fig. 3. Schematische Querschnitte, welche die Bildung des Kiemen-Peribranchialapparates der Tunicaten erläutern. Schwarz das Entoderm, hell das Ektoderm. A Appendicularie; B Ascidienembryo im Stadium der Bildung der primären Kiemenpalten; C Ascidienlarve; D Ascidienknospe; E *Doliolum*; F Salpe. — *Ks* Kiemen- resp. Pharyngealsack; *Kr* Kiemenrohr; *Ksp* primäre Kiemenpalte; *Kat* Kiemenatrium; *Kst* Kiemenstigma; *Sv* Sinus ventralis; *Eg* Egestionsöffnung der Appendicularien; *Scl* subelocaler Blutsinns; *Cl* Cloacalhöhle; *Cle* cloacale Einstülpung; *Pbs* Peribranchialsack; *Scl* (*K*) Kieme der Salpe; *Rfm* Rumpfmarm.

de-sac, se soudent, la soudure se perce dans son centre, et l'anneau vibratile marque le point où le percement a eu lieu.» Diese Angaben kann ich durch meine eigenen Beobachtungen vollkommen bestätigen und verweise nur auf Taf. 24 Fig. 135 und auf die Textfigur Fig. 3 A, welche einen Schnitt durch *Oikopleura* in der Ebene der beiden Kiemen darstellen. Jede Kieme, die durch eine Egestionsöffnung

(Fig. 135, Textfigur 3 A, *Eg*) nach außen mündet, führt in ein Rohr, worin man 2 durch einen Wimperring getrennte Theile unterscheiden kann. Der äußere Theil, welchen ich als Kiemenatrium bezeichnen will (*Kat*), ist ein etwas gekrümmtes, von platten Epithelzellen begrenztes Rohr, das dicht beim Rectum nach außen mündet. Der innere Theil der Kieme, den ich Kiemenrohr (*Kr*) nenne, ist auch von flachen Zellen begrenzt und geht nach oben in den Kiemensack über. Die Wand des Kiemensackes ist zwischen den beiden Kiemenrohren eingestülpt, so dass die Grenze der letzteren auf den Querschnitten sehr deutlich wird. Die Öffnung zwischen den beiden beschriebenen Theilen in jeder Kieme, welche durch einen Wimperring begrenzt ist und offenbar der Stelle entspricht, wo die beiden Theile zusammengelöthet worden sind, ist die eigentliche Kiemenpalte (*Ksp*), die, wie wir sehen werden, den Kiemenpalten der anderen Tunicaten homolog ist.

Obwohl die beiden Kiemen der Appendicularien ventral, also entgegengesetzt den Peribranchialsäcken der Ascidien liegen, so hält man sie doch mit vollem Rechte den letzteren für homolog. Der einzige Unterschied zwischen beiden Organen ist in der That ihre verschiedene Lage; sonst entsprechen sie einander im Bau und wahrscheinlich auch in der Entwicklung vollkommen. Ihre Homologie wird noch dadurch verstärkt, dass das Rectum dieselbe Stellung zu ihnen einnimmt wie das der Ascidienlarven zu den Peribranchialblasen. Wenn man sich denkt, dass alle diese Organe etwas dorsalwärts rücken, so bekommt man die Verhältnisse, welche mit denen des Peribranchialapparates und des Rectums der Ascidienlarven vollkommen identisch sind. Über die Entwicklung des Kiemenapparates der Appendicularien hat man bis jetzt keine Beobachtungen. Die Angaben von FOL beruhen wahrscheinlich nicht auf ontogenetischen Untersuchungen, da er sie nicht genau anführt, nichtsdestoweniger kommen sie der Wahrheit nahe, da sie mit dem, was wir über die Entwicklung dieses Apparates bei den anderen Tunicaten wissen, übereinstimmen.

Der Peribranchialapparat der Ascidienembryonen tritt als 2 dorsale Ektodermeinstülpungen auf, die man Peribranchialeinstülpungen zu nennen pflegt. Die Vorgänge, die sich in diesen Einstülpungen abspielen, sind von zweierlei Art. Einerseits wachsen sie zu beiden Seiten des Pharyngealsackes aus, legen sich der Wand des letzteren an und brechen in die Pharyngealhöhle oder in deren Ausstülpungen mittels der sogenannten Kiemenöffnungen durch.

Andererseits verschmelzen sie auf der Rückenseite des Embryos zur Cloacalhöhle, welche später durch die Cloacalöffnung nach außen durchbricht. Die Angaben der verschiedenen Beobachter über diese beiden Vorgänge stimmen aber nicht überein.

Zunächst über die Cloacalöffnung! Sie soll nach VAN BENEDEN & JULIN<sup>1</sup> bei *Phallusia scabroides* anders als nach SEELIGER und WILLEY bei *Clavelina lepadiformis* entstehen. Nach B. & J. ist sie eine Neubildung, welche mit den früher erscheinenden Peribranchialeinstülpungen nichts zu thun hat und am Orte ihres Verschlusses entsteht<sup>2</sup>. B. & J. behaupten selbst, dass sie nichts Anderes als eine Depression der Körperwände sei, worin die Peribranchialsäcke münden. Dieser Ansicht stehen die Angaben von SEELIGER<sup>3</sup> und WILLEY<sup>4</sup> gegenüber, welche behaupten, dass sie aus der Vereinigung der beiden Egestionsöffnungen entstehe. SEELIGER sagt: »Von dem medialen Rande der beiden Einstülpungsstellen nimmt jederseits selbständig eine Rinne ihren Ursprung, verlängert sich dorsal zu, bis in der Medianebene oder nahe dieser die Vereinigung erfolgt (pag. 372) . . . Nach der Festsetzung der Larve verkürzt sich gewöhnlich sehr rasch die schlitzförmige Egestionsöffnung, wo sie in dieser Gestalt überhaupt noch bestanden hat, und erscheint als eine sehr feine kreisförmige Perforation mit einem nach außen zu vorspringenden Rande.« Theoretisch ist das Vorkommen dieser beiden Bildungsarten in einer und derselben Gruppe zulässig. Es ist nämlich möglich, dass die Cloacaleinstülpung bei *Clavelina* früher angelegt wird, als die beiden peribranchialen Einstülpungen sich schließen. Dann verschmilzt sie mit den Egestionsöffnungen der peribranchialen Einstülpungen, und es scheint so, als ob die Cloacalöffnung durch die Verschmelzung der beiden Egestionsöffnungen entstanden wäre. Die von SEELIGER beschriebene, sich selbständig bildende Rinne kann nichts Anderes als die rudimentäre Cloacaleinstülpung sein, welche in Folge des verhältnismäßig späten Verschlusses der Egestionsöffnungen mit diesen zusammenfließt. Bei *Phallusia*, wo die peribranchialen Einstülpungen sich früher schließen, tritt die Cloacalöffnung als eine

<sup>1</sup> E. VAN BENEDEN & CH. JULIN, Recherches sur le développement post-embryonnaire d'une Phallusie (*Phallusia scabroides* nov. sp.). in: Arch. Biol. Tome 5 1885 pag. 611 ff.

<sup>2</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 425.

<sup>3</sup> O. SEELIGER, Über die Entstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien. in: Zeit. Wiss. Z. 56. Bd. pag. 365 ff. (pag. 372—373).

<sup>4</sup> Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 338—343.

selbständige Einstülpung auf. Sie wird bei allen Tunicaten selbständig angelegt und trägt nur zur Bildung eines mehr oder minder kleinen Theiles der Cloacalhöhle bei, deren Haupttheil ja aus der peribranchialen Einstülpung hervorgeht. Ich kann demnach die Angaben von B. & J. über die vom Peribranchialsacke unabhängige Entstehung der ganzen Cloacalhöhle nicht bestätigen.

Aus meinen eigenen Erfahrungen kann ich den Schluss ziehen, dass 1) die Cloacalhöhle der Ascidien aus 2 Anlagen, nämlich a) aus den dorsalen Abschnitten der verschmolzenen Peribranchialsäcke und b) aus einer Cloacaleinstülpung entsteht, und 2) dass die Cloacaleinstülpung sich verschieden stark (bei *Didemnum* viel mehr als bei *Diplosoma*) entwickelt und einen verschieden großen Theil der Cloacalhöhle ausmacht. Gehen wir nun zu den oberen oder ventralen Theilen der Peribranchialsäcke über, die sich an der Bildung der Kiemenpalten und Kiemenstigmata betheiligen!

Aus der obigen Beschreibung von FOL geht hervor, dass die beiden Kiemenöffnungen der Appendicularien durch die Verlöthung der Pharyngealsäcke mit den Branchialsäcken und durch die offene Verbindung derselben zu Stande kommen. Die Kiemenpalten der Ascidien treten eigentlich in ähnlicher Weise auf. Bei den von mir untersuchten Ascidien (*Didemnum*, *Diplosoma*, *Pyrosoma*) werden sie als kleine Ausstülpungen der Pharyngealhöhle angelegt, welche sich mit der Wand des anliegenden Peribranchialsackes verlöthen und in die Peribranchialhöhle durchbrechen. Die scheinbar abweichende Entwicklung der Kiemenpalten bei *Ciona intestinalis*<sup>1</sup> kann eigentlich auf denselben Typus zurückgeführt werden. Der Unterschied in der Bildung der Kiemenpalten der Ascidien von der der Appendicularien liegt mehr in der Zahl derselben, als in dem Wesen ihrer Bildungsart. Bei den Ascidien giebt es Hunderte von Kiemenpalten, während bei den Appendicularien nur 2 vorhanden sind. Es ist sehr wichtig zu entscheiden, ob bei den Ascidien vor der Bildung ihrer vielen Kiemenpalten auch zuerst 2 auftreten, welche den beiden der Appendicularien homolog sind. Diese Frage wurde positiv von VAN BENEDEN & JULIN<sup>2</sup> entschieden. Ich erlaube mir, diese wichtige Angabe hier wörtlich anzuführen: »L'étude du développement des Ascidies permet de comprendre les liens qui rattachent l'appareil branchial de ces Tuniciers aux dispositions anatomiques réalisées

<sup>1</sup> Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 325.

<sup>2</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 402.

chez les Appendiculaires. Indépendamment des invaginations épiblastiques connues depuis les travaux de METSCHNIKOW et de KOWALEWSKY et désignées à tort sous le nom de vésicules cloacales, il se forme, chez la Claveline, comme chez les Appendiculaires, des culs de sac hypoblastiques qui procèdent de la voûte du sac branchial, se soudent aux invaginations épiblastiques et se mettent en communication avec elles, après la résorption de la cloison de séparation entre les culs de sac accolés, puis soudés entre eux . . . . . Les culs de sac épiblastiques et les diverticules hypoblastiques interviennent concurremment dans la formation des canaux branchiaux de la larve urodèle. « Der spätere Beobachter auf demselben Gebiete, WILLEY<sup>1</sup>, stellt die Existenz dieser primären Branchialcanäle in Abrede. Dagegen habe ich sie bei *Didemnum* mit voller Sicherheit nachgewiesen und stimme den Deductionen der belgischen Forscher, so weit sie die Homologie dieses primären Kiemenapparates von *Didemnum* mit dem der Appendicularien betreffen, vollkommen bei. Die ersten Kiemenpalten von *Did.* sind dem Kiemenapparat der Appendicularien homolog. Ich nenne sie deswegen primäre Kiemenpalten. Die darauf weiter folgenden Kiemenstümmen sind als secundär im Vergleich mit den Kiemenpalten der Appendicularien bezeichnet worden. Das negative Resultat, zu dem WILLEY kommt, beruht vielmehr auf einer abweichenden Interpretation der gleichen Thatsachen, als auf einer Verschiedenheit der Beobachtungen.

Das Verhältnis des eben betrachteten primären Stümmenpaares der Ascidienembryonen zum Kiemenapparat der Appendicularien wird in der Textfigur 3 (oben pag. 576) verdeutlicht, wo A den Kiemenapparat der Appendicularien, B den des Embryos von *Didemnum* in dem Stadium schematisch darstellt, wo er erst 1 Paar Kiemenpalten besitzt.

Während ich die Ansichten von B. & J. in Bezug auf die Bedeutung des 1. Stümmenpaares vollkommen theile, kann ich ihre Angaben über die Bethheiligung der entodermalen Blindschläuche an der Bildung der Peribranchialsäcke nicht bestätigen. Sie meinen nämlich, dass mit der Bildung der Peribranchialhöhlen sowohl die Ausstülpungen des Kiemensackes resp. der Pharyngealhöhle als auch die peribranchialen Einstülpungen zu thun haben. Ich weiß vollkommen sicher, dass wenigstens bei allen von mir untersuchten Ascidien (*Didemniden*, *Diplosomiden* und *Pyrosomen*) die Peribranchial-

<sup>1</sup> Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 340.

säcke ausschließlich auf Kosten der ektodermalen (peribranchialen) Einstülpungen entstehen.

Wenn wir uns jetzt mit den aus den Ascidienembryonen gewonnenen Resultaten zur Entwicklung des Peribranchialapparates bei den Ascidienknospen wenden, so treffen wir dort bedeutende, noch dazu schwer zu erklärende Abweichungen von diesem primären Typus an. Es ist jetzt festgestellt, dass bei den Ascidienknospen die Peribranchialsäcke aus dem Entoderm als Divertikel der Pharyngealhöhle entstehen. Die ektodermalen Einstülpungen, die für die embryonale Entwicklung so charakteristisch erscheinen, fehlen bei der Knospung vollständig. Es ist daraus ersichtlich, dass von einer vollständigen Homologie zwischen dem Peribranchialapparat eines durch Knospung und eines durch geschlechtliche Fortpflanzung entstandenen Individuums — wenn die Homologie sich auf die Entwicklungsgeschichte stützen muss — keine Rede sein kann. Die Peribranchialsäcke der Ascidienknospen sind denen der Ascidienembryonen analog und nicht homolog, obwohl sie in ihrem Bau damit identisch sind. Unsere Bestrebungen, zwischen diesen Organen eine Homologie aufzustellen, müssen als hoffnungslos betrachtet werden, und unsere nächste Aufgabe besteht vielmehr in der Bestimmung des richtigen Werthes des peribranchialen Apparates der Ascidienknospen, die auf Grund der Vergleichung der ontogenetischen Vorgänge erzielt werden kann.

Ich habe schon oben hervorgehoben, dass der Kiemenapparat resp. die Kiemenstigmen der Ascidien aus 2 Theilen: aus den Ausstülpungen der Pharyngealhöhle — den Kiemenrohren — und aus den Peribranchialsäcken entsteht. Wenn einer von diesen Theilen fehlt, so kann der andere sich wohl entwickeln und selbst den fehlenden Theil ersetzen. Die peribranchialen Einstülpungen fehlen bei den Knospen gänzlich, jedoch sind die Peribranchialsäcke vorhanden; sie nehmen selbst im Leibe der Knospe dieselbe Stellung wie die echten, aus den ektodermalen Einstülpungen entstandenen Peribranchialsäcke ein. Für die Bestimmung der Homologie dieser Organe ist es besonders wichtig, die Reihenfolge ihrer Stadien bei den Knospen mit der bei den Embryonen zu vergleichen. Bei letzteren kann man folgende wichtigsten Stufen unterscheiden: 1) Bildung und Verschluss der peribranchialen Einstülpungen; 2) Bildung der Kiemenrohre, ihre Verwachsung mit den Peribranchialsäcken und Durchbruch in diese hinein durch die primären Kiemenspalten; 3) Verwachsung der

Peribranchialsäcke auf der dorsalen Seite des Embryos und Entstehung der Cloacalhöhle; 4) Bildung der Cloacaleinstülpung, ihr Verwachsen mit der Cloacalhöhle und Durchbruch ins Innere derselben, wodurch die Cloacalöffnung entsteht. Die 1. Stufe fehlt bei den Knospen gänzlich. Wir sehen aber, dass die Pharyngealhöhle der Knospen ziemlich früh 2 symmetrische Ausstülpungen bildet, die gerade in derselben Weise, wie die primären Kiemenrohre in der Ontogenese der Ascidien entstehen. Dieser Process entspricht vollkommen der 2. Stufe der embryonalen Bildung des Kiemenperibranchialapparates, führt aber nicht zur Bildung der Kiemenrohre, wie bei den Ascidienembryonen, sondern zur Bildung von 2 weiten Säcken, die die Function der Peribranchialsäcke auf sich nehmen und sich demnach in entsprechender Weise weiter entwickeln. Sie wachsen nämlich dorsalwärts, verschmelzen daselbst und bilden eine Höhle, welche der Cloacalhöhle vollkommen entspricht und durch die aus der Cloacaleinstülpung entstehende Cloacalöffnung nach außen mündet. Die Entwicklung der Peribranchialsäcke der Knospe stimmt mit der der primären Kiemenrohre der Embryonen so überein, dass ich eben in dieser Übereinstimmung den festen Grund dafür ersehe, diese Organe als Homologa zu erklären. Die Peribranchialsäcke der Ascidienknospen sind die vom Kiemensack abgetrennten Kiemenrohre. Ihre Entwicklung zeigt uns ein Beispiel von der in der Organogenese der Thiere vorkommenden Ersetzung oder Substitution eines Theiles des Organs durch einen anderen: die Kiemenrohre übernehmen die Rolle der Peribranchialsäcke in Folge der mangelhaften Entwicklung derselben und bieten in ihrer weiteren Entwicklung eine vollständige Übereinstimmung mit der Entwicklung der letzteren dar. Die eingehende Vergleichung der Entwicklung des Kiemenperibranchialapparates im Tunicatenstamme weist darauf hin, dass die Substitutionserscheinungen bei einigen Tunicaten einen noch viel höheren Grad erreichen können, dass die complicirten Anlagen dieses Apparates durch eine einzige Anlage substituiert werden können. Eine solche eigenthümliche Entwicklung des Kiemenperibranchialapparates zeigt *Doliolum*.

Trotz vieler Ähnlichkeit, welche *Doliolum* und die Ascidien in ihrem Larvenzustande besitzen, ist sein Peribranchialapparat (Cloake) von dem der Ascidien verschieden. Es ist bekannt, dass die geräumige innere Höhle von *Doliolum* von einer schrägen Kiemenlamelle durchschnitten wird, die sie in eine pharyngeale und eine cloacale Höhle theilt. Die lamellenförmige Kieme besteht aus zusammenge-

löhethen Epithelschichten, von denen die vordere der pharyngealen, die hintere der cloacalen Höhle angehört.

Über die Bildung der Cloacalhöhle von *Doliolum* haben wir zwei verschiedene Angaben. Nach der kurzen Bemerkung von FOL<sup>1</sup> soll sie der bei den Ascidien ähnlich verlaufen. FOL erwähnt nämlich 2 dorsolaterale Ektodermeinstülpungen und 2 Pharyngealsäcke, die einander entgegenwachsen, verschmelzen und in dieser Weise die Kieme bilden. Nach den viel genaueren Angaben von ULIANIN<sup>2</sup>, die ich durch meine eigenen Beobachtungen bestätigen kann, bildet sich die Cloacalhöhle als einfache Ektodermeinstülpung, die von hinten nach vorn wächst, bis sie der Wand des Pharynx begegnet und sich damit verbindet. Durch die Verschmelzung der Wände beider Organe entsteht die Kiemenlamelle, worin dann die Kiemenstigmen durchbrechen. Es bilden sich dabei keine Ausstülpungen der Pharyngealhöhle, die als Homologa der Kiemenrohre angesehen werden könnten.

Diese Angaben von ULIANIN gestatten mir folgende Schlüsse über die Morphologie der Cloacalhöhle. *Doliolum* entbehrt sowohl der Peribranchialsäcke, als der Kiemenrohre, welche bei ihm nicht einmal angelegt werden. Von allen Theilen des Peribranchialapparates der Ascidien bleibt bei ihm nur die Cloacalhöhle bestehen. Oben pag. 579 wurde mitgetheilt, dass sie sich bei den Ascidien aus dem medianen Theil der verschmolzenen Peribranchialsäcke und der ektodermalen Cloacaleinstülpung bildet. Da die Peribranchialsäcke hier gar nicht angelegt werden, so kann auch vom medialen Theil der Cloake keine Rede sein; die Einstülpung, aus welcher die Cloacalhöhle von *Doliolum* sich bildet, stimmt ihrer Lage und Entstehung nach mit der Cloacaleinstülpung der Ascidienlarven überein. Demnach ist die Cloacalhöhle von *Dol.* nichts Anderes als eine enorme Cloacaleinstülpung, die in Folge der Abwesenheit der Peribranchialsäcke sich an der Bildung der Kieme beteiligt.

Die Salpen zeichnen sich durch ihre eigenthümliche Kieme aus. Diese ist ein hohles Band, welches von vorn schräg nach hinten durch die große innere Höhle verläuft. Anstatt des pharyngealen und des cloacalen Raumes, welche bei den übrigen Tunicaten vorhanden sind, besitzen die Salpen nur einen einzigen Raum, welcher durch eine Ingestions- und eine Cloacalöffnung nach außen mündet. Anatomisch ist dieser Raum ungetheilt, und ich habe ihn auf Grund meiner

<sup>1</sup> Etudes etc. (s. oben pag. 553 Anm. 2) pag. 6 Anm.

<sup>2</sup> Die Arten etc. (s. oben pag. 567 Anm. 1) pag. 58.

embryologischen Untersuchungen<sup>1</sup> als Pharyngealhöhle betrachtet. Die neuen Untersuchungen von TODARO<sup>2</sup>, BROOKS<sup>3</sup> und K. HEIDER<sup>4</sup> haben aber gezeigt, dass bei den Embryonen sich 2 Höhlen bilden, von denen die eine aus einer ektodermalen Einstülpung entsteht und demnach der Peribranchialhöhle homolog ist, während die andere durch das Hohlwerden des Entoderms zu Stande kommt. Es wurde dadurch die Verwandtschaft des Peribranchialapparates der Salpen mit dem der anderen Tunicaten bewiesen. TODARO, der den Kiemenapparat der Salpen zuerst genauer untersucht hat, betrachtet als Homologa der Kiemenpalten die 2 weiten Öffnungen, die zur Seite der sogenannten Kieme liegen. Diese Ansicht wurde von den anderen Forschern als richtig angenommen und von BROOKS durch genaue embryologische Untersuchungen begründet.

TODARO findet in dem Peribranchialapparate der Salpen die meiste Ähnlichkeit mit dem der Appendicularien. Was die Morphologie des Apparates betrifft, so stimme ich dieser Ansicht vollkommen bei. Die Kiemenpalten der Salpen bieten offenbar eine unzweifelhafte Homologie mit denen der Appendicularien dar. Phylogenetisch kann man aber den Peribranchialapparat der Salpen nicht direct von dem Kiemenapparat der Appendicularien ableiten. Es ist unzweifelhaft, dass jener viele Verwandlungen durchgemacht hat, bevor er den gegenwärtigen Zustand erreichte. Dafür spricht die ganze Organisation der Salpen, welche von der der Appendicularien verschieden ist, und noch mehr die Anwesenheit der Cloake, der Cloacaleinstülpung und der Kieme, welche auf die Abstammung der Salpen von solchen Tunicaten hinweist, welche diese Organe bereits besaßen, z. B. von den Ascidien. Obwohl ich somit die Homologie der Kiemenpalten der Salpen mit denen der Appendicularien anerkenne, so finde ich doch, dass sie nicht direct von den letzteren, sondern von den ihnen homologen primären Kiemenpalten der Ascidien entstanden sind.

Aus diesen Speculationen über die Entwicklung des Peribranchialkiemenapparates der Tunicaten geht hervor, dass er aus folgenden Anlagen entsteht: 1) aus den Peribranchialeinstülpungen, 2) aus den

<sup>1</sup> W. SALENSKY, Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 4. Bd. 1883 pag. 90 ff. und 327 ff.

<sup>2</sup> F. TODARO, Sull' omologia della branchia delle Salpe con quella degli altri Tunicati. in: Atti Accad. Lincei Rend. (4) Vol. 4. Sem. 2. 1889 pag. 437 ff.

<sup>3</sup> W. K. BROOKS, The genus *Salpa*. in: Mem. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 2 1893 pag. 29—35, 292—299.

<sup>4</sup> K. HEIDER, Mittheilungen über die Embryonalentwicklung der Salpen. in: Verh. D. Z. Ges. 3. Vers. 1894 pag. 38 ff.

Kiemenrohren und 3) aus der Cloacaleinstülpung. Alle genannten Anlagen kommen bei den Tunicaten in verschiedener Entwicklung vor. Die enorme Ausbildung eines Theiles oder die Abwesenheit der anderen führt zu den mannigfaltigen Entwicklungs- und Bauverhältnissen dieses Apparates, welche tabellarisch folgendermaßen dargestellt werden können.

	Appendicularien	Ascidien-embryonen	Ascidienknospen	<i>Doliolum</i>	Salpen
Die peribranchial. Einstülpungen	persistiren als Kiemenatrien	verwandeln sich in die Cloacalhöhle und in die Peribranchialsäcke	fehlen	fehlen	verwandeln sich in die Cloacalhöhle und in die peribranchialen Säcke
Die pharyngealen Säcke	persistiren als Kiemenrohre	bilden mit den peribranchial. Säcken 2 primäre Kiemen-spalten	verwandeln sich in die peribranchialen Säcke und die Cloacalhöhle	fehlen	bilden mit den Peribranchialsäcken die beiden Kiemen-spalten
Die Cloacaleinstülpung	fehlt	verwandelt sich in die Cloacalöffnung und den äußern Theil der Cloacalhöhle	verwandelt sich in die Cloacalöffnung und den äußern Theil der Cloacalhöhle	bildet die ganze Cloacalhöhle und die Cloacalöffnung	verwandelt sich in die Cloacalöffnung und den äußern Theil der Cloacalhöhle

Entodermale Organe. Die Differenzirung des Entoderms geht in den beiden Repräsentanten der Didemniden und Diplosomiden ziemlich gleich vor sich. Der Haupttheil des Entoderms wird zur Bildung des Kiemendarmapparates verbraucht; der hintere Theil des Entoderms verwandelt sich oben in die Chorda, unten in den caudalen Entodermstrang, welche beide den Schwanztheil des Entoderms bilden und eine provisorische Rolle spielen. Im Wesentlichen wiederholt sich in der Entwicklung der Ascidien ein gemeinschaftlicher Typus, nur tritt er bei den Didemniden und Diplosomiden in einer von den einfachen Ascidien abweichenden Form auf.

Wenden wir uns zunächst zur Vergleichung des Kiemendarmapparates der Tunicatenklassen!

#### 4. Der Kiemendarmapparat

besteht 1) aus einem Kiemen- resp. Pharyngealsack, welcher mit dem Peribranchialapparat zusammen eine Kieme bildet; 2) aus dem Darmcanal, welcher bei allen Tunicaten in Zusammenhang mit dem

Kiemensack steht und gemeinschaftlich angelegt wird. Bei den Didemnidern und Diplosomiden zeichnet sich diese Anlage vor der der anderen Ascidien bedeutend aus; davon wird später die Rede sein. Hier wollen wir zunächst die verschiedenen Formen der Tunicatentkiesen mit einander vergleichen.

Kieme. Bei der Betrachtung der Peribranchialsäcke habe ich beiläufig auch die Kieme besprochen. Die beiden Organe sind anatomisch so innig mit einander verbunden, dass gewisse Eigenthümlichkeiten in der Entwicklung des einen das andere beeinflusst. Aus der Vergleichung der Entwicklung des Peribranchialapparates und der Cloacalhöhle sind wir zu dem Schluss gelangt, dass diese Organe durchaus nicht so einander homolog sind, wie es überhaupt angenommen wurde. Zu einem ganz ähnlichen Schluss müssen wir nun auf Grund der schon mitgetheilten Thatsachen und des so innigen Zusammenhanges der Kieme mit dem Peribranchialapparate kommen.

Die ursprünglichsten anatomischen und ontogenetischen Verhältnisse der Kieme bieten uns die Appendicularien dar, welche nur 2 innere und vom Wimperepithel begrenzte Kiemenspalten besitzen. Die primären 2 Kiemenspalten der Ascidienembryonen, deren Existenz bei den Didemnidern ich bestätigen kann, sind denen der Appendicularien homolog. In dieser Beziehung stimme ich mit VAN BENEDEK & JULIN gegen WILLEY und SEELIGER überein und will hier bemerken, dass der Bildungstypus der Kiemenspalten bei den von den letztgenannten Autoren beobachteten Ascidien überhaupt von dem der anderen Ascidien bedeutend abweicht und keineswegs als primär betrachtet werden darf. Die Bildung der secundären Kiemenspalten geht nur an den Stellen der Pharyngealwände vor sich, welche die Peribranchialsäcke berühren. Sie kommen nur an den Seitenwänden des Pharyngealsackes vor, während die Bauch- und die Rückenwand undurchbohrt bleiben. Dieses Verhalten ist für alle Ascidien charakteristisch, unabhängig davon, ob sie ektodermale oder entodermale Peribranchialsäcke besitzen. Die Kieme der beiden anderen Tunicatengruppen, nämlich der Salpen und der Dolioliden, weicht anatomisch von der der Ascidien bedeutend ab. Die Kieme der Salpen ist bekanntlich ein in der Athemhöhle schräg verlaufendes Rohr, welches in seinem Inneren einen an beiden Enden offenen Blutsinus enthält. Ihre Lage und Beziehungen zu der Athemhöhle unterscheiden sich vom Bau der Ascidienkieme derart, dass schon von vorn herein keine Homologie zwischen diesen beiden Organen

zu erwarten ist. Oben pag. 584 habe ich die Untersuchungen von TODARO, BROOKS und HEIDER erwähnt, aus denen man die echten Kiemenspalten der Salpen kennen gelernt hat, welche dem gleichnamigen Organe der Appendicularien und den primären Kiemenspalten der Ascidienlarven homolog sind (Textfigur 3 A, B, *Ksp*). Die Zahl der Kiemenspalten, ihre ansehnliche Größe und ihre Beziehungen zum Peribranchialapparat bieten Ähnlichkeiten mit denen der Appendicularienkieme dar. TODARO hat zuerst auf die Homologie der Kiemenspalten der Salpen und Appendicularien hingewiesen. Ich habe schon oben bemerkt, dass, obwohl diese Homologie unzweifelhaft existirt, die Kiemenspalten der Salpen doch nicht direct von denen der Appendicularien, sondern von den primären Kiemenspalten der Ascidienlarven abzuleiten sind.

Nachdem die echten Kiemenspalten der Salpen aufgefunden worden sind, tritt nun die Frage nach der Homologie der angeblichen Kieme der Salpen hervor. Ist im Leibe der Ascidienlarven oder irgend einer anderen Tunicate ein Organ vorhanden, welches als homolog der Salpenkieme anerkannt werden könnte? Diese Frage ist ziemlich leicht zu beantworten, wenn man die Entwicklung der Kiemenspalten der Salpen mit der bei den Ascidien vergleicht. Die Ontogenese dieser Organe ist in beiden Gruppen ziemlich dieselbe. Es bilden sich nämlich zunächst 2 peribranchiale Einstülpungen, die sich bei den Salpen, wie bei den Ascidien (wenigstens bei mehreren) schließen und durch die spätere Verlöthung mit den Kiemenrohren und den Durchbruch in den Kiemensack die primären Kiemenspalten bilden. Während bei den Ascidien bald darauf mehrere Kiemenstigmen entstehen, hört bei den Salpen die Stigmenbildung mit dem Auftreten des 1. Paares auf. Die secundären Stigmen bilden sich bei den Ascidien nur in den Seitentheilen des Kiemensackes; die primären Spalten der Salpen treten ebenfalls in den Seitentheilen des Kiemensackes auf und liegen zu beiden Seiten der angeblichen Kieme. Auf der Rückenseite der Ascidienlarven bleiben die Peribranchialsäcke resp. die daraus entstehende Cloacalhöhle vom Kiemensacke durch einen canalartigen Abschnitt der Leibeshöhle getrennt. Diesen haben wir bei den Ascidienembryonen als subcloacalen Blut sinus bezeichnet. Er ist in der That ein runder Canal, welcher dorsalwärts von der Cloacalwand, ventralwärts von der Wand des Kiemensackes begrenzt wird und an seinen Enden in die gemeinschaftliche Leibeshöhle mündet. Genau denselben Bau zeigt die angebliche Kieme der Salpen: sie ist ebenfalls eine canalartige Ab-

theilung der Leibeshöhle, die unter der Cloacalhöhle liegt und dorsal von der Cloacalwand, ventral von der Wand des Pharyngeal- resp. Kiemensackes begrenzt wird. Diese Übereinstimmung in der Lage und Entwicklung beider Organe, des subcloacalen Sinus der Ascidienlarven und der Salpenkieme, wird aus der Vergleichung der Textfiguren 3 C und F (s. oben pag. 576) und 4 A und B ersichtlich. Nach dem, was man nun aus den neuen Untersuchungen über die

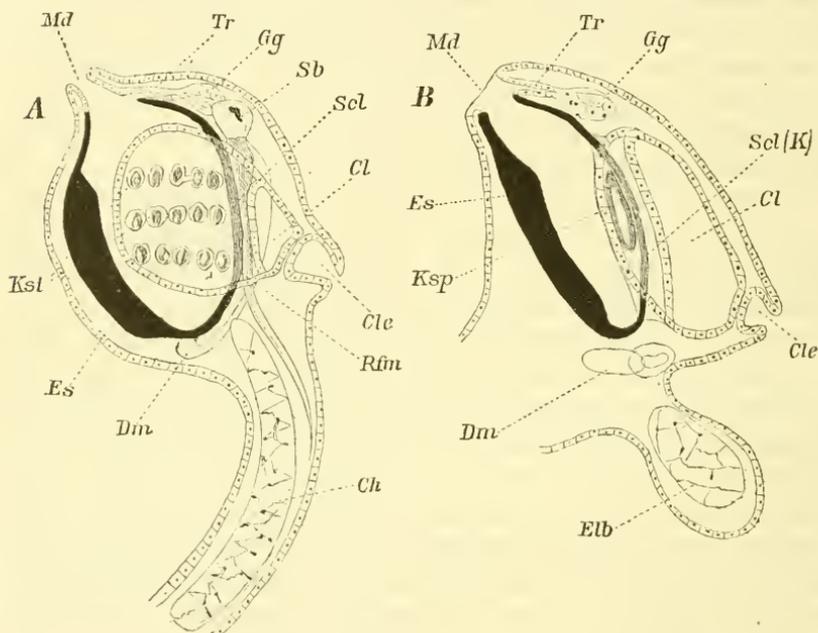


Fig. 4. Schematische Profilansichten A einer Ascidienlarve, B eines Salpenembryos. Schwarz das Entoderm, hell das Ektoderm. *Md* Mund; *Tr* Trichter; *Gg* Gehirnganglion; *Es* Endostyl; *Ksp* primäre Kiemenspalte; *Kst* Kiemensack; *Dm* Darm; *Cl* Cloacalhöhle; *Cle* Cloacaleinstülpung; *Sb* Sinnesblase; *Scl* subcloacaler Blutsinus; *Scl (K)* Kieme; *Ch* Chorda; *Elb* Eläoblast; *Rfm* Rumpfm.

Entwicklung der Kiemenspalten der Salpen kennt, stellt die angebliche Kieme der Salpen nichts Anderes als einen Raum dar, welcher zwischen der Cloacalhöhle und dem Kiemensack, nach der Verwachsung dieser beiden Organe und nach der Bildung der beiden Kiemenspalten, übrig bleibt. Die eben gegebene Darstellung der Entwicklung der Salpenkieme zeigt, dass die angebliche Kieme der Salpen keine Kieme, sondern ein Blutsinus ist, homolog dem subcloacalen Blutsinus der Ascidienlarven.

Der subeloacale Blutsinus der Ascidien ist eigentlich ein Theil des reich entwickelten Sinussystems der Kieme und steht mit den Sinusen zwischen den Kiemenstigmen in Verbindung. Er zeichnet sich vor diesen nur durch seinen bedeutenden Umfang aus, sonst scheint er ihnen gleichwerthig zu sein. Phylogenetisch bietet er aber viel wesentlichere Unterschiede von den Blutsinusen der Kieme dar, als aus seinen anatomischen Beziehungen hervorgeht. Er ist nämlich eins der ältesten Circulationsorgane der Tunicaten. Er existirt bei den Appendicularien, ist aber dort in Folge der Abwesenheit der Cloacalhöhle etwas anders als bei den Ascidien gebaut. Nach FOL<sup>1</sup> liegt bei den Appendicularien zwischen den beiden Kiemenpalten ein Blutsinus, welchen er als Sinus ventral bezeichnet; er soll die Hauptbahn der Bluteirculation darstellen. Die eben angegebene Lage des ventralen Sinus stimmt mit der des subeloacalen Blutsinus vollkommen überein, wie aus dem Vergleich der Textfiguren 3 A und 3 C (*Sv, Scl*) ersichtlich ist (oben pag. 576). Er bildet nämlich einen Abschnitt der Leibeshöhle, welcher bei den Appendicularien zwischen den beiden Kiemen, bei den Ascidien zwischen den ihnen homologen Organen (den Peribranchialsäcken und dem Kiemensack) liegt. Diese primäre Form des Circulationsorgans der Kieme konnte natürlich den Bedürfnissen der Blutzufuhr zu den Athmungsorganen nur dann genügen, wenn die Kieme nur 2 Spalten besaß. Hatte aber einmal die Kieme durch das Auftreten der secundären Stigmen eine höhere Stufe erreicht, so konnte der subeloacale Sinus allein der Circulation in der Kieme nicht mehr vorstehen; es kam ihm zu Hilfe ein ganzes Netz von Blutsinusen, welche sich zwischen den secundären Stigmen gebildet und die Circulation in der Kieme aufgenommen hatten. Reducirt sich — wie bei den Salpen — die Zahl der Stigmen auf 2, so verschwindet auch das Netz der Kiemenblutsinuse, und dann tritt der subeloacale Blutsinus wiederum in den Vordergrund. Auf Grund dieser seiner Beziehungen zu den primären Kiemenpalten ist er als Circulationsorgan der primären Spalten, die Blutsinuse der Kieme hingegen als die der secundären Stigmen aufzufassen.

Bei der Besprechung der Salpenkieme will ich bemerken, dass das Organ, welches bei den Ascidiozoiden der Pyrosomen vorkommt, von mir<sup>2</sup> als pharyngealer Blutsinus bezeichnet wurde und eine Ähnlichkeit mit der Kieme der Salpen zeigt, nachdem jetzt die Ent-

<sup>1</sup> Etudes etc. (s. oben pag. 553 Anm. 2) pag. 12.

<sup>2</sup> Beiträge etc. (s. oben pag. 496 Anm. 3) pag. 64—66.

wicklung der Salpenkieme genau bekannt geworden ist, der letzteren nicht homolog, sondern nur analog sein kann.

Die Kieme der Dolioliden (Textfigur 3 E, oben pag. 576), weicht von der der anderen Tunicaten am meisten ab. Die Eigenthümlichkeiten in Entwicklung und Bau dieses Organs werden durch die abweichende Bildung des Peribranchialapparates resp. der Cloacalhöhle der Dolioliden bedingt. Wir haben oben pag. 583 gesehen, dass von den Anlagen, welche den complicirten Peribranchialapparat der Tunicaten zusammensetzen, bei *Doliolum* nur die Cloacaleinstülpung angelegt wird und sich später in die Cloacalhöhle verwandelt. Das blinde Ende dieser Höhle theiligt sich nun an der Bildung der Kiemenspalten, welche als kleine Löcher in der Scheidewand zwischen der Cloacal- und Pharyngealhöhle auftreten. Eine solche Kieme ist weder ihrer Entstehung, noch ihrer Lage nach der Kieme der übrigen Tunicaten homolog und muss als ein secundäres Organ betrachtet werden.

Schließlich will ich hier ein paar Worte über die Beziehung des Kiemenapparates der Tunicaten zu dem der Wirbelthiere hinzufügen. Die beiden Formen der Athmungsorgane weisen unzweifelhaft auf einen gemeinschaftlichen Ursprung hin, und zwar nicht nur deshalb, weil in beiden der Kiemenapparat durch die Umwandlung der Pharyngealhöhle entsteht, sondern auch weil die Spalten in beiden Fällen aus den gleichartigen Elementen entstehen, nämlich den paarigen Ausstülpungen der Pharyngealhöhle (Kiemenrohren) und aus den diesen entsprechenden Ektodermeinstülpungen (Peribranchialsäcken), die mit ihnen verwachsen und in ihre Höhlen durchbrechen. Bei den Wirbelthieren sind die sogenannten Kiemenöffnungen metamer angeordnet; eine ähnliche metamere Vertheilung lässt sich auch bei einigen Tunicaten, wenn nicht in Bezug auf die einzelnen Stigmen, so doch wenigstens in Bezug auf deren Reihen nachweisen. Es fragt sich nun, wie verhalten sich die Stigmata der Tunicaten zu den Spalten der Wirbelthiere? Diese Frage wurde früher in verschiedener Weise beantwortet. VAN BENEDEN & JULIN<sup>1</sup> sind der Ansicht, dass die Ascidien sowohl wie die Appendicularien Chordaten sind, welche nur ein Paar Kiemenspalten haben. Dadurch wird die Homologie zwischen den Stigmen der Ascidien und den Spalten der Vertebraten ganz in Abrede gestellt. Dieser Ansicht

<sup>1</sup> E. VAN BENEDEN & CH. JULIN, Le système nerveux central des Ascidies adultes etc. in: Bull. Acad. Belg. (3) Tome 8 1884 pag. 13 ff. (pag. 54—55).

gegenüber behauptet WILLEY<sup>1</sup>, dass das 1. Spaltenpaar von *Ciona*, welches aus den 4 ersten Stigmen besteht, dem 1. Spaltenpaar von *Amphioxus* homolog sei. Die Ansicht von B. & J. stützt sich auf die Identität der Genese der peribranchialen Säcke der Ascidien und der Kiemenspalten der Vertebraten. Wenn wir in der That bei der Entwicklung der Kieme der Wirbelthiere beobachten, dass jede Spalte aus der Vereinigung der Ausstülpung der Pharyngealhöhle und der Einstülpung des Ektoderms entsteht, und wenn wir die Zahl der Spalten nach der Zahl der Ektodermeinstülpungen bestimmen, so müssen wir dasselbe Princip auch bei der Bestimmung der Zahl der Spalten der Tunicaten anwenden. Bei den Ascidien kommt nur 1 Paar solcher Einstülpungen vor, die sich später in die Peribranchialsäcke umwandeln; demnach darf man bei den Tunicaten nur 1 Paar der den Wirbelthieren entsprechenden Spalten annehmen. Diesem Paar Peribranchialsäcke entspricht ein Paar Kiemenrohre, welches zuerst von B. & J. bei *Clavelina* entdeckt und jetzt von mir in der Ontogenese von *Didemnum* wiedergefunden wurde. Mit B. & J. halte ich nur dieses einzige Paar für das Homologon der Kiemenspalten der Wirbelthiere. Alle übrigen Spalten resp. Stigmen können bei den Tunicaten in verschiedener Weise entstehen: entweder durch Theilung der primären Spalten, wie es bei den einfachen und socialen Ascidien der Fall ist, oder als kleine Ausstülpungen des Pharyngealsackes; jedenfalls unterscheiden sie sich von den primären Kiemenspalten dadurch, dass sie keine ihnen entsprechende Ektodermeinstülpungen haben, und desswegen müssen sie als secundäre, nur den Tunicaten eigene Einrichtungen der Kieme betrachtet werden. Auf Grund dieser Überlegung halte ich die Ansicht von B. & J. für die einzig richtige und betrachte die Tunicaten als Chordaten mit nur einem einzigen Kiemenspaltenpaar. Für alle übrigen Stigmen der Ascidien giebt es bei den Vertebraten keine Homologa.

Darmcanal. Die Entwicklung des Darmcanals bei den Tunicaten ist sehr mannigfaltig. Selbst bei den Ascidien treffen wir 3 verschiedene Modi an. Der einfachste findet sich bei den einfachen Ascidien<sup>2</sup>, wo der Darm aus einem nach oben und hinten gerichteten Vorsprung der primären Darmhöhle entsteht. In derselben Weise soll sich auch nach SEELIGER<sup>3</sup> der Darmcanal bei *Clavelina* ent-

<sup>1</sup> Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 335.

<sup>2</sup> Weitere Studien etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1) pag. 124.

<sup>3</sup> Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 508 Anm. 1) pag. 32—33, 61.

wickeln. In beiden Fällen wächst dieser »nach abwärts gekrümmte blindgeschlossene Sack eine Strecke in der nämlichen Richtung vor, biegt dann aber nach links um und wächst dorsalwärts und ein wenig nach vorn zu. So erscheint der verdauende Darmtheil hufeisenförmig gekrümmt, aus einer ab- und einer aufsteigenden Röhre gebildet. Erstere gliedert sich in Ösophagus und Magen, letztere wird zum Enddarm, während aus dem Mittelstück der Mitteldarm sich bildet« (pag. 33). Etwas anders soll nach VAN BENEDEN & JULIN<sup>1</sup> der Darmcanal bei einer anderen *Clavelina* entstehen. Ich betrachte diesen Entwicklungstypus als den zweiten, unter der Voraussetzung, dass die Angaben von SEELIGER und von B. & J. überhaupt vollkommen richtig seien. Der Unterschied dieses Typus von dem vorigen ist aber wohl nicht so groß, wie er erscheint. Er besteht nämlich darin, dass der aufsteigende hintere Theil des primären blinden Darmsackes (der eigentliche Darm), anstatt als unmittelbarer Fortsatz des absteigenden Theiles (des Ösophagus und des Magens) weiter zu wachsen, secundär als ein Diverticulum des letzteren entsteht. B. & J. halten dieses Divertikel für homolog mit der kolbenförmigen Drüse von *Amphioxus*, doch scheint mir diese Homologie des festen Bodens zu entbehren. Der 3. Typus des Darmcanals ist bei den Didemniden und Diplosomiden vertreten, wo die Anlagen des Darmcanals ziemlich gleichzeitig mit dem Kiemensack oder selbst früher angelegt werden und außerdem in ganz abweichender Form erscheinen: sie treten nämlich als 2 Blindsäcke zu beiden Seiten des centralen Theiles auf, von denen der rechte die Anlage des Magens, der linke die des Darmes ist. Der Hinterdarm steht anfänglich mit dem Kiemensacke in Verbindung, und der anale Theil desselben (das Rectum), welcher später mit dem linken Peribranchialsack verwächst, mündet ursprünglich in den Kiemensack und schnürt sich erst später davon ab. Diese Entwicklungsart des Darmcanals scheint nicht allein den beiden erwähnten Ascidienfamilien, sondern auch den Pyrosomen<sup>2</sup> eigen zu sein.

Das Vorkommen dieser so verschiedenen Entwicklungstypen des Darmcanals bei so verwandten Thieren, wie es die Ascidien sind, weist jedenfalls auf bedeutende cenogenetische Vorgänge in der Phylogenie dieses Organs hin. Wenn wir noch daran denken, dass 1) ein Theil der Darmanlage, nämlich der Schwanztheil, ganz cut-

<sup>1</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 322—327.

<sup>2</sup> Beiträge etc. (s. oben pag. 564 Anm. 1) pag. 69—72.

schieden auf die Degenerationsvorgänge des primären Darmeanals hinweist, und dass 2) einige Tunicaten, nämlich die Appendicularien, einen nach außen mündenden After haben<sup>1</sup>, so tritt uns die Phylogeneese dieses Organs noch complicirter entgegen. Dies Alles kann jedenfalls den Beweis dafür liefern, dass die primäre Form des Darmeanals ontogenetisch bei keiner Tunicate mehr erhalten ist. Wir müssen also den Versuch machen, diese primäre Form aus den ontogenetischen Thatsachen zu reconstituiren.

Von allen oben betrachteten Entwicklungsarten des Darmeanals steht offenbar die der einfachen Ascidien der hypothetischen Urform am nächsten. Sie ist die einfachste, indem die Entwicklung des Darmeanals hier nur in einem Wachsthum und in einer Krümmung der blindsackartigen Anlage desselben besteht; am Schluss der Entwicklung erreicht die geschlossene Darmanlage den Peribranchialapparat, verwächst mit ihm und mündet schließlich in seine Höhle ein. Bei der Beurtheilung der Phylogeneese des Darmeanals müssen wir deshalb von dieser primären Form ausgehen.

VAN BENEDEN & JULIN<sup>2</sup> kommen durch Vergleichung des Darmeanals der Ascidienlarven und von *Amphioxus* zum Schluss, dass der prächordale Theil der Darmanlage beider Thiere einander homolog ist. Der subchordale Theil oder Schwanztheil der Ascidienlarven soll nach B. & J. dem ganzen Rumpffheil des Darmeanals von *Amphioxus* entsprechen. Hiernach stellt der Schwanz der Ascidienlarven eine dem Rumpf von *Amphioxus* homologe Leibesabtheilung dar. Sie bemerken darauf (pag. 357), es sei sehr wahrscheinlich, dass der primordiale Anus bei den gemeinschaftlichen Vorfahren der Tunicaten und Cephalochorden an der hinteren Rumpfspitze lag. Das Schwanzentoderm, oder wie man es nennt, das subchordale Entoderm soll ein degenerirtes Darmrohr sein, welches bei den Vorfahren der Ascidien als Darmeanal functionirte und später durch einen secundären Darmeanal ersetzt wurde.

Dieser Auffassung tritt in der letzten Zeit WILLEY<sup>3</sup> mit der Ansicht entgegen, dass der Schwanz der Ascidienlarven bloß ein Locomotionsorgan sei, homolog dem Schwanze der Wirbelthiere und

<sup>1</sup> Die Angabe von LAHILLE (Recherches sur les Tuniciers des côtes de France. Toulouse 1890 pag. 137), dass bei den Didemniden »l'an us vient déboucher primitivement à la surface même de l'ectoderme«, ist eben so falsch, wie seine weitere Angabe, er münde in die cloacale Einstülpung (»dépression«).

<sup>2</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 355.

<sup>3</sup> Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 344.

der postanalen Leibesregion von *Amphioxus*. WILLEY hält den Darmcanal der Ascidielarven für ein Homologon desselben von *A.* und stützt sich dabei auf die von A. LANG<sup>1</sup> entwickelten Principien von der Verwandlung der gestreckten Form des Darmcanals in eine U-förmige durch den Wechsel des freien Lebens in ein sessiles. Er führt als ein Analogon für diese Umänderungen *Cephalodiscus* und *Phoronis* an, wo in Folge des sessilen Lebens die ursprünglich gestreckte Gestalt des Darmcanals in eine U-förmige umgewandelt werden musste. Es ist kaum zu bezweifeln, dass solche Änderungen des Darmcanals in mehreren Fällen vorkommen und mit den Bedingungen des sessilen Lebens leicht in Zusammenhang gebracht werden können, aber sie dürfen nicht als eine unumgängliche Folge eines solchen Wechsels betrachtet werden. Wir kennen Thiere, welche ein freies Leben führen und dennoch einen U-förmigen Darm haben, so unter Anderen die Appendicularien, welche ja bei der Discussion unserer Frage am wichtigsten sind. Die Appendicularien besitzen bekanntlich einen Darmcanal, welcher dem der Ascidielarven wenigstens durch seine U-förmige Gestalt sehr ähnlich ist. Und doch setzen sich die Appendicularien nie fest. Andererseits giebt es auch freischwimmende Tunicaten, wie Pyrosomen, Salpen und Dolioliden, die aller Wahrscheinlichkeit nach von den sessilen Tunicaten abstammen und ihr ursprüngliches Leben gegen das freie eingetauscht haben, jedoch einen Darmcanal aufweisen, der in nichts von dem der sessilen Tunicaten abweicht. Sie haben also bei ihrer Umwandlung in freie Wesen die Form ihres Darmcanals gar nicht gewechselt. Daraus folgt, dass, obwohl bei manchen sessilen Thieren ein U-förmiger, bei den freischwimmenden aber ein gerader Darmcanal vorkommt, wir doch diese beiden Formen durchaus nicht als absolut charakteristisch für diese oder jene Lebensweise betrachten dürfen. Wenn wir aber selbst die Richtigkeit von WILLEY's Deductionen anerkennen, so ist dadurch keineswegs die directe Umwandlung des geraden Darmcanals in einen U-förmigen bewiesen, denn die letztere Form kann nicht nur durch die Krümmung des geraden Darmcanals, sondern auch als eine Neubildung entstehen, was eben für die Tunicaten sehr wahrscheinlich ist.

WILLEY stützt sich in seinen Äußerungen über den ausschließlichen Werth des Ascidienschwanzes als Locomotionsorgan und über die nicht vorhandene Homologie zwischen ihm und dem Rumpfe von

---

<sup>1</sup> A. LANG, Zum Verständnis der Organisation von *Cephalodiscus* etc. in: Jena. Zeit. Naturw. 25. Bd. 1890 pag. 1 ff.

*Amphioxus* auf folgende Worte von O. HERTWIG, die er anführt<sup>1</sup>: »Ob wir von einem wirklichen Schwanzdarm reden dürfen, erscheint mir fraglich. Allerdings verlängert sich das innere Keimblatt als ein Strang in die Schwanzanlage hinein, als eine Ausstülpung der Beckendarmwand. Es scheint aber meist nicht zur Ausbildung einer Höhlung zu kommen und später schwindet der Strang und löst sich in andere Gewebe auf. Bei keinem Wirbelthier wird er wohl je als Darm functionirt haben, so dass ich vorschlage, den Namen Schwanzdarm ganz fallen zu lassen und ihn durch die zu keinen falschen Vorstellungen führende Bezeichnung ‚Entodermstrang des Schwanzes‘ zu ersetzen.« Der angeführte Passus kann kaum auf die Ascidien angewendet werden. Es handelt sich offenbar um den Schwanzdarm, welcher sich als eine Ausstülpung der Beckendarmwand bei den Wirbelthieren bildet, und nicht um den Schwanzdarm, welcher, wie bei der Ascidienlarve, mit dem übrigen Theile der primären Darmhöhle, mit der prächordalen Blase (vésicule préchordale von B. & J.) angelegt wird. Offenbar ist dieser ein integrierender Theil des ganzen Kiemendarmapparates, welcher aber functionslos bleibt und mit vollkommenem Recht als ein rudimentäres Organ betrachtet werden muss.

Die Ontogenese der Ascidien bringt auch directe Beweise dafür, dass das Schwanzentoderm ursprünglich einen Darm darstellte. Nach den Angaben von DAVIDOFF<sup>2</sup>, die WILLEY unberücksichtigt gelassen hat, tritt das Schwanzentoderm der Embryonen von *Distaplia magnilarva* als geschlossenes Rohr auf, indem es vorn eine Höhle enthält, die offenbar später verschwindet.

Dass der Schwanz der Ascidienlarven physiologisch ein Locomotionsorgan ist, unterliegt keinem Zweifel. Daraus folgt aber nicht, dass er von Anfang an nur als ein Ruderorgan functionirt hat. In der Ontogenese der Ascidien finden wir wenigstens keine Beweise dafür. Im Gegentheil, die Anlage des Schwanzes verräth eine vollkommene Homologie resp. Homodynamie mit der des Rumpfes, indem sie nicht nur aus denselben Theilen wie der letztere besteht, sondern auch in den frühesten Stadien gar nicht davon abgegrenzt ist. Der Haupttheil des Schwanzes, die Schwanzmuskeln, werden mit dem Mesoderm des Rumpfes gemeinschaftlich angelegt und trennen sich erst später, nach der Ausbildung der Chorda, davon. Das Entoderm des

<sup>1</sup> O. HERTWIG, Urmund und Spina bifida etc. in: Arch. Mikr. Anat. 39. Bd. 1892 pag. 353 ff. (pag. 457).

<sup>2</sup> Untersuchungen etc. (s. oben pag. 509 Anm. 1) pag. 625 u. 632.

Schwanzes ist ebenfalls nur das hintere Stück des Entoderms des Embryos, von welchem es sich erst nach der Bildung der zur Anlage des Darmeanals dienenden Ausstülpung trennt.

Auf Grund dieser ontogenetischen Vorgänge stimme ich der Ansicht von B. & J. vollkommen bei. Es ist jedenfalls viel richtiger, den Schwanz der Ascidienlarven für einen umgewandelten Rumpf, als für eine Neubildung zu halten. Denn erst bei dieser Ansicht können die Eigenthümlichkeiten des Ascidiendarmes richtig erklärt werden. Die Embryologie zeigt, dass der U-förmige Darmcanal der Ascidienlarven nicht durch die Krümmung des ursprünglich geraden Darmes entsteht. Er tritt bei den Ascidien zu verschiedenen Zeiten ihrer Entwicklung auf: bei den einfachen kommt er viel später als z. B. bei den Didemniden und den Diplosomiden zum Vorschein. Immerhin steht er nur mit dem vorderen Theile der primären Darmhöhle in Zusammenhang und ist als eine Art Ausstülpung derselben zu betrachten. Beim Vergleich des Darmes der Ascidienlarven mit dem von *Amphioxus* darf er nicht in Betracht gezogen werden. Man darf nur den geraden Darm der Ascidienembryonen vor der Bildung des U-förmigen Darmeanals mit dem von *Amphioxus* in dem entsprechenden Stadium als homolog betrachten. Der definitive Darmeanal bildet sich in den beiden Chordatengruppen in verschiedener Weise: bei *Amphioxus* durch Differenzirung der röhrenförmigen geraden Darmanlage, bei den Ascidien durch Bildung eines Vorsprunges, der pharyngealen Höhle, welcher als Blindsack wächst, sich krümmt und endlich entweder einfach nach außen (Appendicularien) oder in die Peribranchialhöhle (Ascidien) durchbricht. Daraus folgt, dass in dem Entwicklungszyclus der Ascidien zwei Zustände des Darmeanals zu erkennen sind: ein primärer, welcher ein gerades, vorn erweitertes Rohr gewesen und dem Darmeanal von *Amphioxus* homolog ist, und ein secundärer, welcher als eine Neubildung entstand. Die Umwandlung des ersten von diesen Zuständen in den anderen und die Atrophie des ganzen hinteren Theiles des ursprünglich geraden Darmeanals der Ascidien musste gleichzeitig mit der Umwandlung des ganzen hinteren Leibestheiles der Ascidienlarven in ein Locomotionsorgan (Schwanz) geschehen; ontogenetisch entspricht diese Zeit dem Stadium, wo der secundäre Darmeanal angelegt wird.

Nimmt man an, dass der Schwanz der Ascidienlarven durch die Umwandlung des Rumpftheiles entstanden ist, so kann man auch die Atrophie des ursprünglichen Darmes leicht verstehen. Sie ist nämlich durch die Specialisirung des Schwanz-

theiles zur Locomotion hervorgerufen; bei der Verwandlung des Hinterleibes der Ascidienvorfahren in einen Ruderschwanz wird natürlich die ursprüngliche digestive Function des Darmes für das Thier nachtheilig, und dies giebt nun den Grund dafür ab, dass der Schwanzdarm atrophirt ist, und der Rumpfabschnitt des Darmcanals die Verdauung allein übernommen hat.

Der Kiemendarmapparat der Dolioliden weicht anatomisch sowie ontogenetisch von dem der anderen Tunicaten am meisten ab. Nach ULIANIN<sup>1</sup> soll das Archenteron, welches als Einstülpung bei der Gastrulation entsteht, sich keineswegs an der Bildung der Kieme und des Darmcanals betheiligen. Die Pharyngealhöhle entsteht dann als eine Ektodermeinstülpung, welche von vorn nach hinten wächst, der Wand der Cloacalhöhle begegnet und durch Verwachsung damit die Kiemenlamelle bildet. »Alle Theile des Darmcanals (Ösophagus, Magen und Darm) bilden sich aus einer soliden zelligen Auftreibung des unteren Theiles der Hinterwand der Pharyngealhöhle« (pag. 58). Der ganze Kiemendarmapparat von *Doliolum* soll demnach ausschließlich ektodermal sein; das Entoderm verhält sich dabei ganz passiv. Diese eigenthümliche Entwicklung sucht ULIANIN durch folgende Hypothese zu erklären: das Archenteron ist hier »demselben Schicksal unterworfen, wie der Hinter-(Schwanz)theil des Archenterons der Ascidienlarve. Der Chordastrang entsteht wahrscheinlich eben so wie bei den Ascidien aus der Rückwand des Archenterons der Gastrula; eben so wie im Schwanze des Ascidienembryos wird die übrig gebliebene Wand des Archenterons wahrscheinlich zum Mesoderm umgebildet« (pag. 50). Solche Fälle, wo das Entoderm bei der Bildung des Darmcanals durch das Ektoderm ersetzt wird und sich nur in geringem Maße an der Bildung des Darmcanals betheiligt, kennt man aus der Ontogenese anderer Thiere, z. B. der Isopoden unter den Crustaceen, wo der ganze Darmcanal aus 2 Ektodermeinstülpungen, einer hinteren und einer vorderen, entsteht. *Doliolum* verhält sich hierin vollkommen analog.

##### 5. Die Kiemenschläuche. Das Procardium und die Entwicklung des Pericardiums und des Herzens.

Es ist keine leichte Aufgabe, die Morphogenie und Morphologie dieser Organe darzustellen, und wenn ich über die Entwicklung des

<sup>1</sup> Die Arten etc. (s. oben pag. 567 Anm. 1) pag. 52 und 57—58.

Herzens und der Procardialrohre hier reden will, so verfolge ich keineswegs den Zweck, die controversen Angaben der Beobachter in Einklang zu bringen, sondern nur die morphologische Bedeutung der Kiemenschläuche aufzuklären. Ich betrachte alle oben aufgezählten Organe zusammen, weil sie ihrer Entwicklung nach in nächster Beziehung zu einander stehen, und beginne mit der Entwicklung des Pericardiums.

Es existirt im Leibe der Tunicaten kein anderes Organ, über dessen Entwicklung die Angaben einander so widersprechen, wie über das Pericardium und das Herz. Nach einigen Beobachtern soll das Pericardium aus dem Mesoderm, nach anderen aus dem Entoderm entstehen. Bei meinen eigenen Untersuchungen bin ich sowohl der ersten, als auch der zweiten von den beiden Bildungsarten begegnet und kann desswegen weder der einen, noch der anderen von beiden Ansichten anhängen. Bei *Distaplia*, *Diplosoma* und *Pyrosoma* habe ich eine mesodermale Entstehung des Herzens angetroffen, für *Didemnum* hingegen muss ich mich ganz entschieden zu Gunsten des entodermalen Ursprungs dieses Organs aussprechen. Zur Zeit will ich keinen Versuch machen, diese so verschiedenen Entwicklungsarten in Zusammenhang zu bringen, sondern bemerke nur, dass die meisten Embryologen der letzten Jahre sich zu Gunsten des entodermalen Ursprungs des Tunicatenherzens ausgesprochen haben. Sie stützen sich freilich alle auf die Beobachtungen an einer und derselben Ascidie, nämlich an *Clavelina*, die in dieser Beziehung genauer als die anderen Tunicaten untersucht wurde.

Der Erste, welcher die entodermale Entstehung des Herzens bei den Ascidien nachgewiesen hat, war SEELIGER<sup>1</sup>. Seine Untersuchungen beziehen sich auf *Clavelina*. Er sah das Pericardium »als eine kleine Ausstülpung der ventralen Wand des Kiemendarmes dicht hinter dem Ende des Endostyls« auftreten. »Der hintere Theil dieses Entodermfortsatzes beginnt sich dann von dem vorderen abzuschneiden. Auf diese Weise entsteht ein allseitig geschlossener Zellsack, der an der hinteren Wand seines vorderen Endes durch eine Röhre an dem Kiemendarm befestigt ist. Bald löst sich der Zusammenhang zwischen dem entodermalen Säckchen und der Röhre, die vorn stets mit der Kiemendarmhöhle communicirt, vollkommen. Das Säckchen bildet weiterhin Pericardium und Herz.« Über das weitere Schicksal der Röhre kann SEELIGER keine sicheren Mittheilungen machen. Er

<sup>1</sup> Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 508 Anm. 1) pag. 34.

sagt nur: »während des Larvenlebens scheint dieser entodermale Fortsatz bei den Ascidien zurückgebildet zu werden«.

Ein Jahr später haben VAN BENEDEEN & JULIN<sup>1</sup> die entodermale Entstehung des Herzens an einer anderen *Clavelina* bestätigt und die Angaben von SEELIGER bedeutend ergänzt. Die Ergebnisse der Untersuchungen von B. & J. stimmen mit denen von SEELIGER in so fern überein, als sie ebenfalls die Entwicklung des Pericardiums zur Bildung eines Entodermfortsatzes, welchen sie als Procardium bezeichnen, in nächste Beziehung stellen. Sie fassen ihre Resultate in folgenden Worten zusammen<sup>2</sup>: »Le péricarde, dont une partie constitue le tube cardiaque, et l'épicarde naissent d'une même ébauche et constituent des parties différenciées d'une même formation embryonnaire que nous désignons sous le nom de procarde. Le procarde se constitue de deux portions latérales non seulement distinctes, mais séparées l'une de l'autre, de deux bourrelets procardiques, qui naissent l'un et l'autre de l'hypoblaste, au plancher de la cavité branchiale, vers la limite entre le sac branchial et l'oesophage. Ces deux bourrelets cellulaires pleins d'abord, adhérents à l'hypoblaste dont ils proviennent, s'en détachent bientôt vers le milieu de leur longueur, puis à leur extrémité postérieure; ils constituent alors deux cylindres procardiques, fixés seulement par leur extrémité antérieure. . . . Bientôt une cavité apparaît dans chacun des organes, et presque aussitôt après, les deux cylindres s'étant soudés entre eux, les deux cavités se mettent en communication l'une avec l'autre. Les portions terminales des cylindres soudés entre eux donnent ainsi naissance à une vésicule unique, dont la cavité est délimitée par un épithélium formé d'une assise unique de cellules. Cette vésicule se rattache à l'hypoblaste branchial par deux cordons pleins, les restes des deux cylindres procardiques. Mais bientôt ces cordons s'excavent à leur tour; il en résulte la formation de deux tubes ou canaux par lesquels la cavité de la vésicule se met en communication avec la cavité branchiale. La vésicule terminale constitue l'ébauche du sac péricardique; les deux tubes qui le rattachent au sac branchial sont les premiers rudiments de l'épicarde.«

In der letzten Zeit hat WILLEY<sup>3</sup> die Entwicklung des Pericardiums bei *Clavelina* und *Ciona* untersucht und die Angaben von

<sup>1</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1).

<sup>2</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 303—304.

<sup>3</sup> Studies etc. (s. oben pag. 526 Anm. 1) pag. 337.

B. & J. zum Theil bestätigt. Seine Untersuchungen beziehen sich aber nur auf die ersten Stadien des Procardiums. Anstatt der von B. & J. angegebenen paarigen Anlagen des Procardiums hat er nur eine einzige unpaare gefunden. Es ist bemerkenswerth, dass bei *Ciona* WILLEY kein Procardium finden konnte.

Durch die Untersuchungen von B. & J. haben unsere Kenntnisse auf diesem Gebiete einen bedeutenden Fortschritt gemacht. Die beiden Forscher haben nicht nur die Entwicklung des Pericardiums aus den Darm-Ausstülpungen nachgewiesen, sondern auch die sehr complicirte Entwicklung dieses Organs aufgeklärt. Sie haben gezeigt, dass das Pericardium nicht aus einem Entodermfortsatz, wie SEELIGER meinte, sondern aus der Verbindung zweier Fortsätze entsteht, welche sie als Procardium bezeichnen. Weiter haben sie auch ermittelt, dass diese Fortsätze nach der Abtrennung des Pericardiums nicht verschwinden, sondern als Epicardialrohre bestehen bleiben. Unsere Kenntnisse über die Epicardialrohre resp. über das Procardium der Ascidien sind aber bis jetzt zu ungenügend, um allgemeine Schlüsse über das Vorkommen dieser Organe und ihre verschiedenen Modifikationen ziehen zu können. Die Vorgänge, die ich bei meinen Untersuchungen an den Diplosomiden und Didemnidern kennen gelernt habe, haben mich davon überzeugt, dass die Umwandlungen des Procardiums resp. Epicardiums sehr mannigfaltig sind.

Die entodermale Entstehung des Herzens habe ich nur bei *Didemnum* beobachtet. Meine Untersuchungen an den Embryonen und Knospen von *Diplosoma*, *Distaplia* und *Pyrosoma* haben mich zur Annahme eines mesodermalen Ursprungs dieses Organs geführt. Wie man diese widersprechenden Angaben in Zusammenhang bringen muss, das kann ich einstweilen nicht erklären; ich werde aber die nächste Gelegenheit benutzen, um meine Untersuchungen in dieser Beziehung nochmals zu prüfen und das Räthsel, so weit wie es möglich ist, zu lösen. Die Entwicklung des Pericardiums von *Didemnum* stimmt mit der von VAN BENEDEEN & JULIN angegebenen vollkommen überein. Es bilden sich nämlich 2 hohle Fortsätze des Kiemensackes, die ich als Kiemenschläuche bezeichnet habe, und die auf der Bauchseite durch ihre blinden und blasenförmig aufgetriebenen Enden mit einander verwachsen. Aus dieser Verwachsung entsteht ein Bläschen, das vom linken Kiemenschlauch abreißt, mit dem rechten aber vorläufig in Zusammenhang bleibt. Dann trennt es sich auch von diesem ab, geräth in die Leibeshöhle, stülpt sich ein und stellt das Peri-

cardium und das Herz dar. Diese kurzgefasste Entwicklungsgeschichte des Pericardiums von *Didemnum* ist beinahe eine wörtliche Wiederholung der Angaben von B. & J., welche sich ja auf *Clavelina* beziehen.

Die Übereinstimmung der Ergebnisse meiner Untersuchungen mit denen von B. & J. führt mich zum Schluss, dass 1) die beiden Kiemenschläuche von *Didemnum* nichts Anderes als Procardialrohre darstellen; ich hätte sie von Anfang an mit diesem Namen belegen können und habe ich es nur nicht gethan, um die Homologie dieser Organe mit dem Kiemenschlauch von *Diplosoma*, welcher eine ganz andere Rolle spielt, hervorzuheben. 2) Da der Kiemenschlauch von *Diplosoma* mit dem von *Didemnum* vollständig übereinstimmt, so ist er auch nichts Anderes, als das rechte Procardialrohr. Das linke Procardialrohr kommt bei *Diplosoma* gar nicht zur Entwicklung. 3) Das Schicksal der Procardialrohre von *Didemnum* und *Diplosoma* ist ganz verschieden. Während sie bei *Didemnum* zur Bildung des Pericardiums und der Epicardialrohre dienen, verwandelt sich der einzige Kiemenschlauch von *Diplosoma* in einen Kiemensack des ventralen Individuums, stellt also gewissermaßen ein Proliferationsorgan dar. 4) Da das Procardium von *Diplosoma* bei der Bildung des ventralen Individuums verbraucht wird, so theiligt es sich weder bei der Bildung des Pericardiums, noch des Epicardialrohres. Die beiden letzten Organe bilden sich in jedem der beiden Individuen der *Diplosomalarve* selbständig. Sie gehören also den Organen der 2. Generation an.

Es ist bei dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens von der Ontogenese der Synascidien schwer, die eben erörterten Erscheinungen zu erklären. Wenn man erst die Embryologie mehrerer Repräsentanten dieser interessanten Thiergruppe besser kennt, werden auch natürlich die Übergangsformen aufgefunden, welche diese sonderbaren Erscheinungen mit den gewöhnlichen Entwicklungsformen verbinden. Die allgemeine Discussion der Frage nach der Natur der eben beschriebenen Organe ist um so schwieriger, als man bis jetzt nicht nur die Funktion der anscheinend sehr wichtigen Pro- resp. Epicardialrohre, sondern auch ihre Verbreitung in der Ontogenese der Tunicaten nicht kennt. Hier will ich nur bemerken, dass die Bildung des Kiemensackes des ventralen Individuums aus dem rechten Procardialrohr bei *Diplosoma* mehr auf die Theilung als auf die Knospung dieses Rohres zurückgeführt werden muss, worauf ich

etwas genauer weiter unten pag. 625 zu sprechen komme. Gehen wir nun zur Entwicklung des Herzens über!

Das Herz der Tunicaten ist ein Product des Pericardiums. Bei allen entsteht es durch die Einstülpung der dorsalen Wand des Pericardiums, und zwar derart, dass die Ränder dieser Einstülpung gegen einander wachsen und sich mit einander verlöthen. Es bildet sich an der Berührungsstelle der Ränder eine Naht, die bei manchen Tunicaten zeitlebens besteht. Die Einstülpung verwandelt sich schließlich in ein nach beiden Enden offenes Rohr, dessen Höhle mit der Leibeshöhle oder den Blutsinusen in Verbindung steht, während die des Pericardiums geschlossen ist. Aus dieser Entwicklung muss man schließen, dass das Herz phylogenetisch später entstanden ist, als das Pericardium. Man könnte erwarten, einige Tunicaten zu finden, die noch kein geschlossenes Herz, sondern nur ein der Bluteirculation angepasstes Pericardium besitzen. Diese Vermuthungen sind eigentlich im sogenannten Herzen der Appendicularien realisirt.

Das Herz der Appendicularien zeichnet sich vor dem der anderen Tunicaten bedeutend aus. Es stellt nämlich eine einfache Blase dar, in welcher Pericardium und Herzschlauch nicht von einander gesondert sind. FOL<sup>1</sup> unterscheidet an ihm 3 Theile: 1) zwei laterale Massen, die als Anheftungspunkte für die Muskeln dienen, 2) eine feine Membran und 3) eine halbcylindrische, Muskelfibrillen enthaltende Membran, welche an den beiden lateralen Massen befestigt ist und die beiden entgegengesetzten Öffnungen begrenzt. Diese Angaben FOL's an *Fritillaria* kann ich an *Oikopleura* in einigen Punkten bestätigen; ich habe mich aber von der Existenz der beiden Öffnungen nicht überzeugt, und es scheint mir immer, dass der Blutstrom nicht durch den Herzschlauch, sondern zwischen dem Darm und der Muskellamelle läuft.

Die Lage des Herzens von *Oikopleura* ist der bei anderen Tunicaten analog. Es liegt unter der Magenerweiterung und stellt einen weiten Sack dar, welcher durch die erwähnten sogenannten lateralen Zellplatten (Taf. 24 Fig. 134, *Msl* *Zl*) einerseits an der Magenwand, andererseits an der Körperwand befestigt ist. Die Zellplatten, welche nach FOL bei *Fritillaria* nur aus je 1 Zelle bestehen sollen, sind hier aus mehreren Zellen zusammengesetzt und eigentlich nicht lateral, sondern ventral resp. dorsal gelegen; ich will sie als Bauch- resp. Rückenplatte des Herzens bezeichnen. Sie dienen offen-

<sup>1</sup> Etudes etc. (s. oben pag. 553 Anm. 2) pag. 11.

bar zur Fixation des Herzens und sind gewiss dazu bestimmt, das Herz während seiner Contraction in einer gewissen Stellung festzuhalten. Die beiden von FOL angegebenen Membranen, wovon die eine musculös, die andere sehr fein ist, bilden die eigentlichen Wände des Herzens, und da sie verschieden gebaut sind, so ist es schon von vorn herein klar, dass sie sich nicht gleich bei der Herzcontraction verhalten. Als echter Contractionsapparat des Herzens muss natürlich die Muskelmembran (Fig. 134 *Ms!*) fungiren; die ihr entgegenstehende Zellenmembran (*Zl*) muss sich bei der Blutbewegung passiv verhalten. Die erstere schließt sich der Magenwand an, die andere liegt in der Leibeshöhle frei. Ich will diese topographischen Verhältnisse besonders hervorheben, da sie beim Vergleich des Herzens der Appendicularien mit dem der anderen Tunicaten sehr wichtig erscheinen.

Das Herz der Appendicularien unterscheidet sich von dem der anderen Tunicaten hauptsächlich dadurch, dass es einen einzigen Schlauch darstellt und sich nicht in Pericard- und Herzschlauch sondert. Es fragt sich nun, wie verhält sich das Herz der Appendicularien zu dem der anderen Tunicaten? Es fehlen uns leider die wichtigsten Grundlagen für die Discussion dieser Frage, da wir von der Embryologie der Appendicularien so gut wie gar nichts wissen. Nach den anatomischen Verhältnissen dieses Organs zu urtheilen, zeigt es eine Reihe von Unterschieden von dem Herzen der übrigen Tunicaten, hat aber genau dieselbe Lage zu den übrigen Organen des Leibes wie jenes. Daraus können wir jedenfalls schließen, dass es auch in einer verwandtschaftlichen Beziehung dazu steht. Das Herz der Appendicularien liegt nämlich in dem Raume der Leibeshöhle, der vom Magen und Darm begrenzt wird. Es ist auch mit seiner musculösen Wand dem Darm zugewendet und liegt ihm sogar dicht an. Dies stimmt mit dem eines jungen Pericardiums, worin das Herz eben erst eingestülpt ist, vollkommen überein. Die Einstülpung des Herzens tritt auch bei diesem an der dem Darmcanal zugewandten Wand auf. Der histologische Bau der Pericardialwand und der Herzwand ist verschieden: jene stellt eine zellige Membran dar, diese ist musculös. Dieselben Unterschiede im Bau finden wir auch zwischen der äußeren und der inneren, nämlich der Darmwand anliegenden Wand des Appendicularienherzens. Wenn wir ferner das junge Pericardium der Tunicaten mit eben begonnener Herzeinstülpung zum Vergleich heranziehen, so tritt uns die Ähnlichkeit im Bau des Pericardiumherzens und des Appendicularienherzens

noch schärfer entgegen, indem dort das Pericardium noch einen einzigen Schlauch darstellt, dessen innere, dem Darmcanal zugekehrte, und dessen äußere, dem Ektoderm zugekehrte Wand differenzirt sind. Jene ist die Anlage der Muskelschicht, welche später zum Herzen wird, diese die Anlage der Pericardiumwand. Diese Übereinstimmung in Lage und Bau zwischen dem Appendicularienherz und dem Pericardiumherz der Tunicaten veranlasst mich zu dem Schluss, dass das sog. Herz der Appendicularien ein Pericardium mit einer schwach ausgebildeten Herzeinstülpung ist, und dass seine zellige Membran der Pericardium-Wand, seine muskulöse Wand der Herzeinstülpung entspricht.

Gegen eine solche Auffassung spricht offenbar die von FOL angegebene Existenz von 2 Öffnungen im Pericardium, die zum Eintritt und zum Austritt des Blutes dienen sollen. Ich habe mich weder an den Schnitten noch an den lebendigen Appendicularien von der Existenz dieser Öffnungen überzeugt. GEGENBAUR<sup>1</sup> war in dieser Beziehung nicht glücklicher als ich, indem er sagt: »Die Schnelligkeit der Actionen erlaubt keine Erkennung der nothwendigerweise vorhandenen Öffnungen des Herzens.« Beim Fehlen der Öffnungen kann natürlich der angebliche Herzschlauch der Appendicularien nicht als ein Rohr fungiren, durch welches das Blut in einer oder der anderen Richtung getrieben werden kann. Er fungirt meiner Meinung nach in dieser Weise nicht. Der Blutstrom, welcher aus der ventralen Hauptbahn kommt und in das Herz strömt, kann zwischen der muskulösen Membran und der Wand des Darmcanals gehen; die muskulöse Membran arbeitet dabei in derselben Weise, wie die Muskeln des Herzens der anderen Tunicaten, mit dem Unterschied jedoch, dass sie kein Rohr bildet. Darum ist auch diese muskulöse Höhle des Appendicularienherzens der Darmwand angeschlossen, welche in physiologischer Beziehung das fehlende Stück der Herzhöhle ersetzt. Es ist freilich sehr schwer, sich direct von diesen Verhältnissen bei den Appendicularien zu überzeugen, da ihr Blut ungefärbt und ohne Blutkörperchen ist, aber der Bau des Herzens steht mit diesen Vorstellungen vollkommen im Einklang. Wäre das angebliche Herz ein Pumprohr, durch welches das Blut strömen soll, so hätte es jedenfalls überall, auf seiner ganzen Oberfläche muskulöse Wände, wie das Herz der übrigen Thiere gehabt. Die Existenz

<sup>1</sup> Bemerkungen etc. (s. oben pag. 573 Anm. 3) pag. 419.

der Muskeln nur auf einer Wand der Herzhöhle spricht jedenfalls dafür, dass nur diese Wand als Herz fungirt.

## 6. Die Chorda dorsalis und die Vorfahren der Chordaten.

Die Angaben über die Entwicklung der Chorda bei den Ascidien lauten ziemlich einstimmig dahin, dass sie sich aus dem hinteren Theile der Rückenwand der primären Darmhöhle bilde. Die erste Angabe darüber, welche von KOWALEWSKY<sup>1</sup> herrührt, wurde von SEELIGER<sup>2</sup> und VAN BENEDEN & JULIN<sup>3</sup> bestätigt und bedeutend ergänzt. Nach SEELIGER bildet sich die Chorda aus den beiden hintersten Entodermzellen. »Mit der Verengung des Gastrulamundes erscheinen zu beiden Seiten desselben immer mehr die Chorda bildende Zellen. Ursprünglich gehen die Chordazellen auf dem optischen Längsschnitt nach vorn zu continuirlich in die darmbildenden Entodermzellen über. Bald aber beginnen sie sich von diesen deutlich abzusetzen, und das Darmblatt fängt an, am vorderen Ende der Chorda ventralwärts unter dieser fort zu wachsen, so dass endlich die Chorda zu einem vollkommen isolirten Gebilde geworden ist, das sich aus zwei Zellenreihen zusammensetzt.« Einen bedeutenden Fortschritt machten unsere Kenntnisse durch VAN BENEDEN & JULIN. Diese zeigten, dass die Chorda als eine Platte unter der Nervenrinne entsteht, die sich dann zu einer Rinne krümmt, schließlich aber durch die Vereinigung ihrer Ränder sich in einen soliden Strang verwandelt und vom Entoderm trennt. Der Schluss der Chordarinne schreitet allmählich von hinten nach vorn fort. Die Anlage der Chorda bleibt aber ziemlich lange vorn mit dem Darmentoderm verbunden, und zwar selbst dann, wenn sie im optischen Längsschnitt schon davon getrennt zu sein scheint. Die Chorda liegt dem Schwanzdarme parallel, und daraus kann man schon schließen, dass sie, wenigstens so lange sie mit der primären Darmhöhle noch verbunden ist, eigentlich einen hinteren Blindsack derselben darstellt. Sehr wichtig erscheint weiter, dass nach B. & J., denen auch die früheren Beobachter (SEELIGER und KOWALEWSKY) beistimmen, die Chorda ein paariges Organ ist. Nach K. und S. soll sie aus 2 Zellreihen entstehen; nach B. & J. (pag. 274) ist offenbar die Zahl dieser Zellreihen größer,

<sup>1</sup> Weitere Studien etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1) pag. 106.

<sup>2</sup> Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 505 Anm. 1) pag. 54.

<sup>3</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 260 ff.

aber die Anlage der Chorda soll von Anfang an aus zwei Seitenhälften bestehen.

Die Entwicklung der Chorda bei den Synascidien ist im Vergleich mit der der einfachen Ascidien, wie schon von vorn herein zu erwarten war, bedeutend modificirt. Sie hat keine Höhle, und das hängt damit zusammen, dass die primäre Darmhöhle bei den Synascidien erst nach der Bildung der Chorda zu Tage tritt. DAVIDOFF<sup>1</sup> theilt mit, »dass die ganze Anlage der Chorda [von *Distaplia*] von Anfang an nach hinten gedrängt wird, so dass sie nur die hintere Wand des Vorderdarmes begrenzt und also von Hause aus über dem caudalen Darm liegt«. Die Anlage der Chorda bei *Didemnum* stimmt mit der von *Distaplia* in so fern überein, als sie ebenfalls von Hause aus über dem caudalen Darm liegt. Sie bleibt aber mit dem Entoderm ziemlich lange verbunden und besteht aus 2 ziemlich symmetrischen Hälften, von denen jede wiederum 2 Zellenreihen umfasst. In dieser Beziehung wiederholt sie die wichtigsten Stadien der Chorda der socialen Ascidien und weicht davon nur darin ab, dass sie keine Höhle enthält. Bei *Diplosoma* habe ich aber die Höhle am ganzen hinteren Ende auch beobachtet; sie ist wahrscheinlich der Höhle bei *Clavelina* homolog, obwohl sie hinten auftritt, während der Schluss der Chordahöhle bei *Clavelina* vom hinteren Leibesende des Embryos anfängt.

Auf Grund dieser Vorgänge sind wir zu den folgenden Schlüssen berechtigt: 1) die Chorda ist ursprünglich ein Theil der Darmhöhle; 2) sie entsteht aus dem hinteren Blindsacke derselben, welcher vorn sich in die Darmhöhle öffnet, hinten seine Höhle verliert und zu einem soliden Strang wird; 3) der Blindsack, woraus die Chorda entsteht, liegt dem Schwanzdarm parallel. Diese Sätze veranlassen uns weiter dazu, in der primären Darmhöhle der Tunicaten einen Rumpf- und einen Schwanztheil zu unterscheiden, wovon der erste durch den Kiemensack und die Kiemenrohre, der zweite durch den Schwanzdarm und den Chordablindsack dargestellt wird. Die Kiemenrohre sind symmetrische Ausstülpungen des Kiemensackes und unterscheiden sich angeblich durch die Lage von der Chorda, die median ist; wir haben aber gesehen, dass die meisten Beobachter auch in der Chordaanlage eine Symmetrie nachgewiesen haben. Wenn die Chorda in der That aus 2 symmetrischen Blindsäcken der primären Darmhöhle entstanden ist — wofür freilich nur die sym-

<sup>1</sup> Untersuchungen etc. (s. oben pag. 509 Anm. 1) pag. 623—632.

metrische Gestalt ihrer Anlage spricht — so sind die Chordaschläuche und die Kiemenrohre als homodynamische Gebilde aufzufassen, welche vom centralen Theile resp. von dem Kiemensack herrühren. Der Schwanzdarm ist die unmittelbare Fortsetzung des Kiemensackes nach hinten; er muss, wie aus den Angaben von DAVIDOFF hervorgeht, vormalig hohl gewesen sein. Auf Grund seiner Lage und der eben hervorgehobenen Homodynamie der Chorda mit den Kiemenrohren muss er als dem Kiemensacke homodynamisch bezeichnet werden.

Wenn wir nun diese Scheidung der primären Darmhöhle in einen Rumpf- und einen Schwanztheil mit der Differenzirung des Mesoderms und des Nervensystems vergleichen, so treffen wir eine unzweifelhafte Analogie in beiden an. Wir haben oben pag. 512 darauf hingewiesen, dass das Rumpf- und das Schwanzmesoderm aus einer gemeinschaftlichen Anlage, nämlich aus den Mesodermplatten, entstehen, welche schon ziemlich früh in diese Theile zerfallen. Die Lage dieser beiden Mesodermabschnitte stimmt mit der der beiden Theile der primären Darmhöhle vollkommen überein. Was das Nervensystem betrifft, so ist ebenfalls die Übereinstimmung in der Differenzirung dieses Organs mit der der Darmhöhle und des Mesoderms ersichtlich: das ursprünglich gleichartig angelegte Nervenrohr des Ascidienembryos scheidet sich später in einen Rumpf- und einen Schwanztheil, wovon der erstere sich in Trichter, Sinnesblase und Rumpfmarm, der letztere in das Rückenmark umbildet. Alle diese Theile sind aber ursprünglich vollkommen gleich gebaut, und ihre weitere Ausbildung muss ihrer Differenzirung zugerechnet werden.

Die Zusammensetzung des Körpers der Ascidienlarven wird von den Forschern in verschiedener Weise aufgefasst. Von den neuesten Embryologen, die sich mit der Ontogenese der Ascidien beschäftigt haben, findet SEELIGER<sup>1</sup> bei ihnen 3 Segmente, die er als Kopf-, Rumpf- und Schwanzsegment bezeichnet. Dieser Ansicht entgegen betrachten VAN BENEDEN & JULIN<sup>2</sup> die Ascidienlarven als segmentirte Thiere, die aus einem unsegmentirten vorderen und einem segmentirten hinteren Theile bestehen. Diese Auffassung stützt sich auf die angebliche Metamerie des Schwanzes der Ascidienlarven, welche aus der Existenz der paarigen, vom Rückenmark ausgehenden Nerven und aus der Vertheilung der Muskeln im Schwanz erschlossen wurde. Die Nerven im Schwanz der Appendicularien kennt

<sup>1</sup> Entwicklungsgeschichte (s. oben pag. 508 pag. 1) pag. 119.

<sup>2</sup> Recherches etc. (s. oben pag. 496 Anm. 1) pag. 392—401.

man seit HUXLEY<sup>1</sup>; sie sind später eingehend und, wie es scheint, ganz correct von LEUCKART<sup>2</sup> beschrieben worden, der gefunden hat, dass sie »bald isolirt, bald paarweise, im letzteren Falle aus einer kleinen Verdickung, die einer Ganglienanschwellung nicht unähnlich sieht, austreten«. Weiter wurden sie von GEGENBAUR<sup>3</sup> und KOWALEWSKY<sup>4</sup> aufgefunden und schließlich von LANGERHANS<sup>5</sup> genau beschrieben. Letzterer unterscheidet im Schwanze 10 Segmente; jedes davon entspricht einem Paar motorischer Spinalnerven, welche keine Ganglien haben, während die sensiblen Äste, welche mit Ganglien in Verbindung stehen, ganz unregelmäßig vertheilt sind. Gegen diese Auffassung der Metamerie tritt jüngst SEELIGER<sup>6</sup> auf, welcher behauptet, dass 1) die motorischen Fasern direct aus einer Ganglienzelle entspringen, 2) das »Muskelsegment« jederseits nur von 1 Muskelzelle dargestellt wird, und 3) Zahl und Vertheilung der Ganglien von jenen »Segmenten« völlig unabhängig und variabel sind.

Durch diese Angaben darf man kaum den metameren Bau des Schwanzes der Appendicularien als bewiesen betrachten. Noch weniger günstig für die Auffassung der Metamerie ist die Entwicklung der Schwanzmuskeln, wie sie aus den übereinstimmenden Angaben von KOWALEWSKY und SEELIGER hervorgeht. Die Zellen der Schwanzmuskelpplatten nehmen bekanntlich schon ziemlich früh die Gestalt von seckseckigen Platten an; diese Form ist aller Wahrscheinlichkeit nach von ihrem gegenseitigen Druck bedingt: die Zellen schließen sich nämlich dicht einander an<sup>7</sup>. Sie behalten diese Form auch dann noch bei, wenn ihr Inhalt in Muskelfibrillen zerfällt. Bei solcher Anordnung ist die Bestimmung der Grenze zwischen den Metameren beinahe unmöglich; auf die Metamerie der Schwanzmuskeln könnte man freilich nach der Zahl der in jedem Muskelband

<sup>1</sup> TH. H. HUXLEY, Remarks upon *Appendicularia* and *Doliolum* etc. in: Phil. Trans. 1851 pag. 595 ff.

<sup>2</sup> Untersuchungen (s. oben pag. 573 Anm. 2) pag. 85.

<sup>3</sup> Bemerkungen (s. oben pag. 573 Anm. 3) pag. 406.

<sup>4</sup> Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1) pag. 13.

<sup>5</sup> P. LANGERHANS, Zur Anatomie der Appendicularien. in: Monatsber. Akad. Berlin f. 1877, 1878 pag. 561 ff.; über Madeiras Appendicularien. in: Zeit. Wiss. Z. 34. Bd. 1880 pag. 144 ff. (pag. 145).

<sup>6</sup> O. SEELIGER, Die Bedeutung der »Segmentation« des Ruderschwanzes der Appendicularien. in: Z. Anzeiger 17. Jahrg. 1894 pag. 162 ff.

<sup>7</sup> Vergl. SEELIGER (Entwicklungsgeschichte etc., s. oben pag. 508 Anm. 1) Fig. 34, 35 und KOWALEWSKY (Weitere Studien etc., s. oben pag. 495 Anm. 1) Fig. 25, 29.

vorhandenen Muskelzellen schließen, und wenn diese Zahl für alle Ascidienlarven beständig wäre, so hätte man wenigstens darin einen Hinweis auf die Wahrscheinlichkeit der Metamerie des Schwanzes gefunden. Man könnte dann wenigstens sagen, nach der Anordnung der Muskelzellen sei es wahrscheinlich, dass der Schwanz der Ascidienlarven aus einer bestimmten Zahl metamerer Zellen bestehe, und es wäre auch möglich, diese Zellen auf die Metameren anderer Chordaten zurückzuführen. Eine solche Beständigkeit in der Zahl der Muskelzellen ist aber meines Wissens nicht festgestellt worden. Die von KUPFFER<sup>1</sup> entdeckten paarigen gangliösen Anschwellungen im Schwanze der Larve von *Ascidia mentula*, worauf man sich bei dem Beweise der Metamerie des Schwanzes gewöhnlich stützt, sind nur im vorderen Theile des Schwanzes zu 3 Paaren vorhanden und geben desswegen keinen festen Grund für die Auffassung der metameren Zusammensetzung des Schwanzes ab.

Aus den angeführten Untersuchungen über die Vertheilung der Muskeln und Nerven im Schwanze der Appendicularien und Ascidienlarven darf man jedenfalls den Schluss ziehen, dass weder bei den Appendicularien, noch bei den Ascidienlarven die metamere Anordnung der Schwanzorgane nachgewiesen ist. Daraus folgt aber nicht, dass sie bei den Vorfahren der Tunicaten nicht existirt habe. Im Gegentheil, die nahe Verwandtschaft der Ascidienlarven mit *Amphioxus* spricht zu Gunsten ihrer gemeinschaftlichen Abstammung, und da *Amphioxus* ein metameres Wesen ist, so stammen sehr wahrscheinlich auch die Tunicaten von metameren Vorfahren ab. Wir gerathen da in das dunkle Gebiet der Phylogenie der Chordaten, die bis jetzt auf lauter Hypothesen beruht. Die Hypothesen führen aber schließlich doch zur Wahrheit, und desswegen will ich die über die Phylogenie der Chordaten hier noch einmal betrachten und meine eigenen Speculationen daran knüpfen.

Alle Hypothesen, welche die Phylogenie der Chordaten aufzuklären sich bestreben, lassen sich in 2 Gruppen scheiden. Die eine führt die Chordaten auf einen unsegmentirten Vorfahren zurück (BALFOUR, HUBRECHT, BATESON), die andere nimmt als Urform ein segmentirtes Wesen an (DOHRN, SEMPER). Nach jener Ansicht erwarben die Chordaten die Segmentation ihres Leibes nach der Abtrennung von ihrer Stammform, nach der zweiten haben sie sie bereits von ihrer Stammform erhalten. Letztere Meinung wurde früher

<sup>1</sup> Zur Entwicklung etc. (s. oben pag. 495 Anm. 2) pag. 393.

als die andere ausgesprochen, und zwar desswegen, weil man natürlich zuerst auf die Übereinstimmung des metameren Baues des Vertebratenkörpers mit dem der anderen segmentirten Thiere geachtet hat. DOHRN<sup>1</sup> und SEMPER<sup>2</sup> haben auf die Verwandtschaft der Wirbelthiere mit den Anneliden hingewiesen; sie fanden eine gute Stütze dafür in den Untersuchungen von KOWALEWSKY<sup>3</sup> über die Entwicklung der Würmer und Arthropoden, wo zum ersten Mal mit aller erwünschten Genauigkeit eine gewisse Übereinstimmung in den ontogenetischen Vorgängen bei den Anneliden und den Wirbelthieren, und zwar was namentlich die Entwicklung des Nervensystems, der Körpersegmentirung und der Entwicklung der Cölomhöhlen angeht, aus einander gesetzt wurde. Gegenüber dieser Hypothese hat BALFOUR<sup>4</sup> die Ansicht ausgesprochen, die Wirbelthiere seien von solchen segmentirten Thieren abzuleiten, welche aus demselben unsegmentirten Typus wie die Anneliden entstanden seien, aber ein nach dem Typus der Nemertinen gebautes Nervensystem gehabt haben müssten. Durch die Vereinigung der beiden Seitennerven der Nemertinen auf der Rückenseite wollte BALFOUR die dorsale Lage des Nervensystems der Wirbelthiere erklären und die Ableitung des Wirbelthiermarkes von den Seitennerven der Nemertinen beweisen. BALFOUR'S Ansicht von der Verwandtschaft der Wirbelthiere mit den Nemertinen wurde dann von HUBRECHT<sup>5</sup> weiter ausgeführt, welcher den Versuch gemacht hat, die Chorda von der Rüsselscheide, die Hypophysis vom Rüssel und die Kiemenspalten von den Seitengruben abzuleiten. Die weiteren embryologischen Untersuchungen über die Nemertinen haben aber die Unzulässigkeit solcher Homologien zur Genüge bewiesen. In der neuesten Zeit hat BATESON<sup>6</sup> die Verwandtschaft der Entero-  
pneusten mit den Chordaten hervorgehoben und die Ansicht ausge-

<sup>1</sup> A. DOHRN, Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig 1875.

<sup>2</sup> C. SEMPER, Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen. in: Arb. Z. Inst. Würzburg 2. Bd. 1875 pag. 25 ff.

<sup>3</sup> A. KOWALEWSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. in: Mém. Acad. Pétersbourg Tome 16 1871.

<sup>4</sup> F. BALFOUR, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878 pag. 171; auch: Treatise on comparative Embryology in: Memor. Edit. Vol. 3 pag. 311.

<sup>5</sup> A. A. W. HUBRECHT, The Relation of the Nemertea to the Vertebrata. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 27 1887 pag. 605 ff.

<sup>6</sup> W. BATESON, The Ancestry of the Chordata. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 26 1886 pag. 535 ff.

sprochen, dass die Chordaten aus einer unsegmentirten Form entstanden sein müssen. Er stützt sich dabei auf den unsegmentirten Charakter der Chorda und schließt daraus auf unsegmentirte Verfahren der Chordaten.

Alle erwähnten Hypothesen, wie zutreffend sie auch sein könnten, haben doch die Phylogenese der Hauptorgane, durch welche sich der Chordatenstamm von den Wirbellosen unterscheidet, nämlich der Chorda und der Kiemenspalten, nicht weiter zu erklären versucht. Desswegen bleibt die Kluft zwischen den Chordaten und den übrigen achordaten Stämmen des Thierreichs in derselben Weise unüberbrückt, wie sie es früher war. Es hat aber nicht an Versuchen gefehlt, die Urformen dieser Organe bei den chordalosen Thieren aufzufinden, und hier will ich diese näher betrachten, um dann meine eigene Ansicht darüber aus einander zu setzen. Fangen wir mit der Chorda an!

Durch den Nachweis, dass die Chorda bei den Vertebraten als eine Ausstülpung der primären Darmhöhle entsteht, wurden unsere Kenntnisse von der Morphologie und theilweise auch von der Phylogenese dieses Organs bedeutend gefördert. Die Chorda stellt nichts Anderes als eine dorsale Ausstülpung der primären Darmhöhle dar. Aus der Entwicklung dieses Organs kann man auch sein Verhalten zu den anderen Abschnitten des Darmes ziemlich genau bestimmen, und das macht schon einen bedeutenden Fortschritt aus, welcher den Grund für die weitere Vergleichung der Chorda mit den verschiedenen Darmbildungen der chordalosen Thiere darbietet. Der Darm der Wirbellosen, besonders der zu den Chordaten in engster Beziehung stehenden Anneliden, zeigt die mannigfaltigsten Ausstülpungen, die entweder paarweise und metamer liegen oder dorsal in den Darm mündende Rohre sind. Zu den ersten gehören die Seitentaschen des Darmes, welche man bei manchen Chätopoden und *Hirudo* kennt; zu den zweiten gehört der sogenannte Nebendarm, welcher bei einigen Chätopoden als ein Rohr auftritt, das vorn und hinten in den Hauptdarm mündet. Die dorsale Lage dieses Organs und seine Beziehungen zum Hauptdarm haben EISEG<sup>1</sup> als Grund dafür gedient, es als ein Homologon der Chorda aufzufassen. Er meint nämlich, der Nebendarm habe seine ursprüngliche respiratorische Function abgegeben und die Nebenfunction als Stützorgan weiter entwickelt. Zur Begründung dieser Ansicht fehlt uns aber offenbar die Kenntnis

---

<sup>1</sup> H. EISEG, Monographie der Capitelliden etc. in: Fauna Flora Golf. Neapel 16. Monographie 1857 pag. 443—449.

von seiner Entwicklung, worauf man bei der Beurtheilung der Verwandtschaft der Organe ein großes Gewicht legen muss. Wäre durch die Ontogenese der Capitelliden eine Übereinstimmung in der Anlage ihres Nebendarmes mit der der Chorda bewiesen, so könnte man diese für einen Beweis der verwandtschaftlichen Beziehungen beider Organe halten. Dies ist aber nicht der Fall. Die einzigen Beobachtungen von KLEINENBERG<sup>1</sup>, die aber auch nicht ganz sichergestellt sind, führen nämlich zu dem Schluss, dass der Nebendarm sich ganz anders als die Chorda bildet. KLEINENBERG hat bei den Larven der Capitelliden ein Divertikel gefunden, welches vom hintersten Theil des Archenterons nach vorn wächst, und worin er die Anlage des Nebendarmes vermuthet. Wenn es in der That die Anlage des Nebendarmes ist, so ist sie von der der Chorda verschieden, denn diese tritt niemals an ihren beiden Enden mit dem Darne in Verbindung, was ja für den Nebendarm charakteristisch ist.

In der letzten Zeit hat LWOFF<sup>2</sup> ein Organ im Annelidenleibe nachgewiesen, welches der Chorda homolog sein soll. Es ist nämlich ein blasiges Epithel, welches bei *Sigalion squamatum* unter der Bauchganglienkette liegt und zu den Fasern des Bauchmarkes in denselben Beziehungen steht wie die Chorda zu denen des Rückenmarkes. Er stützt sich dabei auf seine Ansicht über den ektodermalen Ursprung der Wirbelthier-Chorda<sup>3</sup> und auf die Ähnlichkeit, welche das blasige Gewebe mit der Chorda hat. Über die Entstehung der vermeintlichen Chorda von *Sigalion* findet man bei LWOFF keine Angaben; die von ihm hervorgehobene Homologie zwischen diesem Gewebe und dem von KLEINENBERG beschriebenen ektodermalen Bauch- und Kopfschild bei *Lopadorhynchus* ist noch fraglich, da letztere Organe nicht zwischen dem Bauchmark und dem Darmcanal, sondern nach außen vom Bauchmark liegen, also eine Lage einnehmen, welche von der der Chorda überaus verschieden ist. Eben so wenig kann ich der Vermuthung von LWOFF über den ektodermalen Ursprung der Chorda der Ascidien beipflichten, da

<sup>1</sup> N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus* etc. in: Zeit. Wiss. Z. 44. Bd. 1886 pag. 1 ff.

<sup>2</sup> B. LWOFF, Über den Zusammenhang von Markrohr und Chorda etc. in: Zeit. Wiss. Z. 56. Bd. 1893 pag. 299 ff.

<sup>3</sup> B. LWOFF, Über einige wichtige Punkte in der Entwicklung des *Amphioxus*. in: Biol. Centralbl. 12. Bd. 1892 pag. 729 ff. Über die Keimblätterbildung bei den Wirbelthieren. in: Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893 pag. 40 ff. u. 76 ff.

ihre entodermale Entstehung bei den Ascidien deutlicher als irgendwo bewiesen werden kann.

Die Chorda der Ascidien und der Wirbelthiere ist ihrem Ursprung nach ein Theil der primären Darmhöhle, und zwar stellt sie, wie aus den übereinstimmenden oben angeführten Angaben hervorgeht, eine von vorn nach hinten wachsende Ausstülpung der Darmhöhle dar. Dies bleibt sie auch bei den socialen und wahrscheinlich bei den einfachen Ascidien, indem sie bei *Clavelina* nach B. & J. (pag. 381 ff.) in den jüngeren Stadien ihre Höhle beibehält und sich nach Art der übrigen Chordaten von der primären Darmhöhle abtrennt. Für die Beurtheilung ihrer Homologie mit den ähnlichen Ausstülpungen der Darmhöhle, welche wir bei den chordalosen Thieren antreffen, ist ihre Lagerung zum Schwanzentoderm resp. zum Schwanzdarm besonders wichtig. Dabei müssen wir hauptsächlich die oben pag. 605 ff hervorgehobenen wichtigsten Punkte aus der Entwicklungsgeschichte der Chorda berücksichtigen. Für die Erläuterung der Hauptvorgänge der Chordabildung sei hier auf die Textfiguren 5 B und C verwiesen. Fig. 5 B ist eine schematische Profilansicht des Embryos, hauptsächlich der primären Darmhöhle mit ihren Annexen (der Chorda und dem Schwanzdarme) vor der Abtrennung, Fig. 5 C hingegen nach der Abtrennung der letzteren (*Vd* [*Ks*], *Ch*, *Hd* [*Schd*]).

Wollen wir die Ergebnisse der ontogenetischen Forschung auf den phylogenetischen Boden übertragen und die Wahrscheinlichkeit der Abstammung der Chorda näher präcisiren, so müssen wir annehmen, dass die Chorda auch phylogenetisch aus den Blindsäcken des Darmeanals entstanden ist. Wird diese Ansicht als richtig angenommen, so ist es schon ziemlich leicht, die Urformen der Chorda bei den Anneliden und manchen anderen Würmern aufzufinden. Seitliche Blindschläuche des Darmeanals sind bei den Anneliden und den Turbellarien keine Seltenheit. In den meisten Fällen sind diese Organe paarig und metamer angeordnet. Ihre Länge und Form ist verschieden. Bei einigen Würmern, z. B. beim Blutegel nehmen die blinden Darmaussackungen von vorn nach hinten an Größe zu, und die hintersten übertreffen an Länge alle übrigen. Sie liegen zu beiden Seiten des Hinterdarmes und sind (Textfigur 5 A, *Dsk'*) etwas neural- oder bauchwärts abgelenkt. Ich habe den Blutegel für die Erläuterung meiner Ansicht über die Entstehung der Chorda deswegen gewählt, weil der Bau seines Darmeanals am besten dazu passt. Um die Beziehungen seiner Darmschläuche zur Chorda der

Ascidienembryonen deutlicher vorzustellen, habe ich alle drei Textfiguren in ziemlich entsprechender Lage gezeichnet. Der Längsschnitt des Blutegels (Fig. 5A) so wie die beiden schematischen Längsschnitte der Ascidienembryonen sind mit ihrer neuralen Seite links gewendet. Der Darmcanal mit seinen Annexen ist schraffirt gezeichnet. Die Beziehungen der Blindschläuche (*Dsk'*) zur Anlage der Chorda (*Ch*) treten aus den Abbildungen so deutlich hervor,

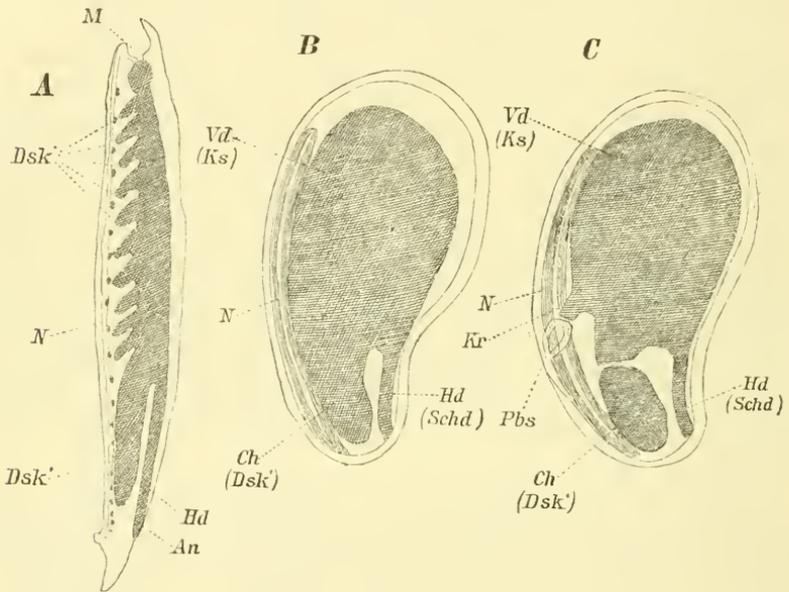


Fig. 5. Schematische Profilsichten: A eines Blutegels (nach R. LEUCKART's Parasitenwerk 2. Aufl. Fig. 232, pag. 536), B und C zweier Entwicklungsstadien eines Ascidienembryos, nämlich vor und nach der Abtrennung der Chorda und des Schwanzdarmes. *M* Mund; *An* After; *N* Nervensystem; *Dsk* Darmaussackungen; *Dsk'* ihr hinterstes Paar; *Ch* (*Dsk'*) Chorda; *Vd* (*Ks*) Kiemensack (Vorderdarm) der Ascidienembryonen; *Kr* Kiemenrohr; *Pbs* Peribranchialsack; *Hd* Hinterdarm; *Hd* (*Schd*) Schwanzdarm.

dass ich den Vergleich im Einzelnen umgehen kann. Der aus den Blindschläuchen und einem centralen Theil bestehende Darm des Blutegels entspricht mit Ausnahme der hinteren Blindschläuche dem vorderen Theil der Darmhöhle des Ascidienembryos. Die hinteren Darmschläuche des Blutegels haben dieselbe Stellung und stehen in denselben Beziehungen zur Darmhöhle, wie die Chorda des Ascidienembryos, obwohl sie nicht in derselben Weise, wie letztere der neuralen Seite zugewandt sind. Der Hinterdarm entspricht seiner Lage

nach dem Schwanzdarm des Ascidienembryos und steht zum Hauptdarm und zu den hinteren Blindschläuchen in derselben Beziehung, wie der Schwanzdarm zur Chorda und zum Rumpftheile der Darmhöhle des Ascidienembryos: in beiden Fällen liegt er auf der hämalen Seite. Obwohl ich hier für die Erläuterung meiner Ansicht den Blutegel angeführt habe, so will ich bemerken, dass ich damit gar nicht den genetischen Zusammenhang der Chordaten mit den Hirudineen hervorheben wollte. Der Blutegel ist hier nur als ein Repräsentant der Würmer angeführt, welche Darmblindsäcke haben; unter ihnen bietet er aber einen Bau des Darmcanals dar, welcher meine Ansicht über den Ursprung der Chorda von den Darmblindschläuchen am deutlichsten erläutern kann.

Ich kann die Besprechung der Chorda nicht beenden, ohne den Unterschied in der Ausbildung der vor den Blindschläuchen resp. der Chorda gelegenen Darmabtheilung des Blutegels einerseits und der Ascidienembryonen andererseits näher aufzuklären. Wenn die Chorda aus den hinteren Blindschläuchen des Darmes entsteht, so fragt es sich: wo sind die übrigen, vor der Chordaanlage liegenden Darmschläuche bei den Ascidienembryonen geblieben? Der Kiemen-sack der Ascidienembryonen, welcher nach der Textfigur 5 der großen vorderen Abtheilung des Darmcanals des Blutegels entsprechen soll, hat keine Ausstülpungen. Man könnte vermuthen, die Darmausstülpungen bei den Ascidien seien verschwunden, und als Grund dazu möchte die so große Variabilität des Darmcanals in Bezug auf die Darmsäcke angeführt werden. Es ist aber sehr möglich, dass die Darmsäcke auch in der Ontogenese der Ascidien viel häufiger vorkommen, als bis jetzt angenommen wird. Es bilden sich nämlich in der Ontogenese der Ascidien mehrere paarige und wahrscheinlich metamere Aussackungen der Darmhöhle (die Procardialrohre, der Magen- resp. Darmschlauch der Didemniden und Diplosomiden, die Kiemenrohre), deren Verbreitung im Ascidienstamme bisher nur sehr ungenügend bekannt ist, und die doch die Überreste von Darmschläuchen sein könnten. Wir kennen bis jetzt die Ontogenese nur von 4 oder 5 Arten Ascidien, und doch genügt diese geringe Zahl schon zum Beweise, dass die Organogenese bei den einzelnen Species sehr verschieden ist. Die vergleichend-embryologischen Untersuchungen an einer größeren Zahl von Repräsentanten dieses Thierstammes werden sowohl diese Abweichungen als auch die Natur der bis jetzt räthselhaften Organe, wie die eben genannten, erklären.

Einstweilen will ich aber von der Äußerung meiner Ansicht über die Metamerie des Rumpfdarmes Abstand nehmen.

Gehen wir nun zur 2. Kategorie der für die Chordaten charakteristischen Organe, zu den Kiemenspalten, über! Aus der Entwicklung der Kiemenspalten der Wirbelthiere ergibt sich unzweifelhaft, dass sie von den paarigen und metameren Ausstülpungen des Vorderdarmes entspringen. Diesen Darmausstülpungen entsprechen dann die Einstülpungen des Ektoderms, welche mit jenen verwachsen und in ihre Höhle durchbrechen. Durch das Verwachsen der entodermalen und ektodermalen Theile der Kiemenanlagen mündet die Pharyngealhöhle durch eine Reihe Öffnungen aus, welche man als Kiemenspalten zu bezeichnen pflegt. Jede entsteht also aus einer entodermalen und einer ektodermalen Anlage. Die erstere von beiden findet, da sie als eine Darmaussackung auftritt, wohl ihr Homologon in den Darmblindsäcken verschiedener Anneliden, die wir bei der Betrachtung der Chorda berücksichtigt haben. Hätte man nur bei einer von den Anneliden die Mündung der Blindsäcke nach außen gefunden, so würde die Frage nach dem Ursprung der Kiemenspalten der Vorfahren der Wirbelthiere in positiver Weise entschieden sein. Man trifft aber keine einzige Annelide, wo die Darmblindsäcke nach außen mündeten, obwohl die respiratorische Funktion des Annelidendarmes durch mehrere Beobachtungen festgestellt worden ist.

Es sind aber außerhalb des Annelidenstammes Vorrichtungen bekannt geworden, welche jedenfalls beweisen, dass die Ausmündung der Darmsäcke nicht nur auf den Typus der Chordaten beschränkt ist. Ich meine eben das merkwürdige Verhalten, welches im Darne einiger Turbellarien von A. LANG<sup>1</sup> entdeckt und sehr eingehend beschrieben wurde: bei *Yungia* und *Cycloporus* münden die Darmäste nach außen. Das meiste Interesse bietet in dieser Beziehung *Cycloporus* dar, wo die Darmpori am Rande des Körpers stehen, und jeder Darmast mit einer Endblase in Verbindung ist, durch welche er nach außen mündet. Obwohl die Entwicklung der Endblasen nicht bekannt ist, so bietet schon ihr anatomisches Verhalten zu den Darmästen eine große Ähnlichkeit mit dem, was oben über den Ursprung der Kiemenspalten der Wirbelthiere aus einander gesetzt wurde. Jeder der metameren Darmpori ist aus der Vereinigung eines Darmäst-

<sup>1</sup> A. LANG, Die Polycladen (Sceplanarien) etc. in: Fauna Flora Golf. Neapel 11. Monographie 1884 pag. 157 ff.

ehens und einer Endblase entstanden, und wäre es bewiesen, dass die Endblasen aus Ektodermeinstülpungen ihren Ursprung nehmen, so könnte man in diesen Einrichtungen bei *Cycloporus* mit vollem Rechte Homologa mit den Kiemenspalten der Wirbelthiere erblicken. Diese Entstehungsweise ist aber von vorn herein sehr wahrscheinlich, da der histologische Bau der Endblasen sich von dem der Darmäste als verschieden erweist. Auch sonst ist es sehr wahrscheinlich, dass die Function der Darmpori in einer gewissen Beziehung zur Respiration steht. LANG hat sich nämlich durch directe Beobachtung am lebenden *Cycloporus* von dem Ausstoßen von Flüssigkeit überzeugt. GRAFF und LANG, die besten Kenner der Turbellarien, legen überhaupt dem Darmcanal der Turbellarien eine respiratorische Rolle bei. LANG meint aber, dass besonders der Hauptdarm an der Athmung theilhaftig sei (pag. 162). Er stützt sich dabei auf seine Beobachtungen an Pseudoceriden, wo nach dem Ausspritzen der Flüssigkeit mit den Nahrungsresten durch den Mund »der Hauptdarm sich prall anfüllte, also offenbar sich wieder mit Seewasser voll pumpte«. Wenn wir diese Beobachtung mit dem oben erwähnten Ausstoßen der Flüssigkeit durch die Darmpori zusammensetzen, so tritt uns die Wahrscheinlichkeit entgegen, dass die Darmpori jedenfalls nicht zur Defäcation, sondern zum Ausstoßen des verbrauchten Wassers und der Producte des Stoffwechsels bestimmt sind. Die anatomischen Beziehungen der Darmäste zu den Endblasen und Darmpori bieten jedenfalls mit denen der Kiemenspalten der Chordaten so viele Ähnlichkeit dar, dass man keine ernsthaften Gründe gegen die Auffassung finden kann, dass die Darmäste von *Cycloporus* dem Urtypus der Kiemenspalten der Chordaten sehr nahe stehen.

Wollen wir nun auf Grund der eben erörterten Folgerungen über die Chorda und die Kiemenspalten uns von der Urform der Chordaten — dem Prochordaten — eine allgemeine Vorstellung machen, so müssen wir ihm folgende charakteristische Züge zuschreiben:

1. Der Prochordat muss ein wurmförmiges Thier gewesen sein, welches einen geraden Darm mit paarigen und metameren Aussackungen und terminalem After besaß. Sein Nervensystem war strangförmig.

2. Die Umbildung dieser Urform, welche noch keine Kennzeichen der Chordaten hatte, in einen Chordaten wurde durch 2 Momente vermittelt: 1) durch das Durchbrechen der vorderen Darmsäcke

nach außen und ihre Verwandlung in Kiemensäcke; 2) durch das Verwachsen der hinteren Darmsäcke und ihre Umwandlung in ein strangförmiges Stützorgan, aus dem sich die Chorda herausgebildet hat.

3. Ob diese Urform eine mesodermale Metamerie und ein aus den Entodermdivertikeln entstandenes Cölom besaß, darüber giebt uns die Ontogenese der Tunicaten keine sichere Auskunft. Trotzdem die Tunicaten keine mesodermalen Somite in ihrem Körper zeigen, ist es sehr wahrscheinlich, dass sie von Vorfahren mit mesodermalen Somiten abstammen, und dass diese sich aus Entodermdivertikeln entwickelt haben. Dafür spricht die unzweifelhafte Verwandtschaft der Tunicaten mit den Cephalochorden und Vertebraten.

## 7. Die Bildung des Cellulosemantels und die Betheiligung der Kalymmocyten daran.

Wir kommen zu der am meisten streitigen Frage in der Morphologie der Tunicaten, nämlich zur Frage nach der Entwicklung und Bedeutung des Cellulosemantels. Der Mantel hat schon früh durch seinen Bau und seine chemische Zusammensetzung die Aufmerksamkeit der Gelehrten auf sich gelenkt. Die ersten Angaben über seine Entwicklung haben gezeigt, dass er auch in dieser Beziehung nicht minder eigenthümlich als in seinem Bau erscheint. KOWALEWSKY<sup>1</sup> war nämlich der Erste, welcher dem Mantel eine Entstehung aus den unbefruchteten Elementen, den »Testazellen«, die ich als Kalymmocyten bezeichne, zuschrieb. Von dieser Meinung hat er sich aber selbst abgewandt, nachdem O. HERTWIG<sup>2</sup> durch seine Beobachtungen an den Embryonen von *Phallusia* die Unabhängigkeit der Mantelbildung von den Testazellen nachgewiesen hatte. Seit den Untersuchungen von HERTWIG hat sich, obwohl sie nur eine einzige Ascidienart betreffen, die Ansicht eingebürgert, dass der Mantel ein Product der Ektodermzellen sei und zur Kategorie der Cuticularbildungen gehöre. Erst in der letzten Zeit ist diese Ansicht in eine neue

<sup>1</sup> Entwicklungsgeschichte etc. (s. oben pag. 495 Anm. 1).

<sup>2</sup> O. HERTWIG, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulose-Mantels der Tunicaten. in: Jena. Zeit. Naturw. 7. Bd. 1873 pag. 46 ff.

Phase eingetreten, nachdem KOWALEWSKY gezeigt hat, dass die Zellen des Mantels nicht dem Ektoderm entstammen, sondern eingewanderte Mesenchymzellen sind. Hiernach wäre der Mantel ein complicirtes Gebilde, welches aus 2 ihrem Ursprung nach verschiedenen Theilen besteht: 1) aus einer Ektodermausscheidung, welche die Grundsubstanz des Mantels bildet, und 2) aus den darin eingewanderten Mesenchymzellen, welche die zelligen Elemente liefern. Die Angaben von KOWALEWSKY<sup>1</sup> sind neuerdings durch die sehr genauen Beobachtungen von SEELIGER<sup>2</sup> bestätigt worden, welcher auch gezeigt hat, dass in einem Falle, nämlich bei den Appendicularien, die zelligen Elemente des Mantels nicht aus dem Mesenchym, sondern aus dem Ektoderm entstehen. Ich habe oben pag. 573 diese Erscheinung durch den Mangel der Mesenchymzellen bei den Appendicularien (wenigstens bei *Oikopleura*, welche von SEELIGER untersucht wurde) zu erklären versucht. Es ergibt sich schon aus den eben angeführten Untersuchungen, dass der Mantel seiner Entstehung nach ein sehr complicirtes Organ ist, bei dessen Bildung nicht nur das Ektoderm, sondern auch das Mesoderm thätig ist.

Meine eigenen Untersuchungen an den Embryonen von *Distaplia magnilarva*<sup>3</sup> haben mich von der Richtigkeit der ersten Angaben von KOWALEWSKY über die Entstehung des Mantels aus den Kalymmocyten überzeugt. Ich habe nämlich bei den Embryonen den allmählichen Übergang der Kalymmocyten in die Cellulosewaben beobachtet. Nachdem diese gebildet sind, wandern die Mesenchymzellen in den fertigen Mantel ein und vermehren so die Zahl der zelligen Elemente. In meinen weiteren Untersuchungen über die Entwicklung der Synascidien stieß ich bei *Diplosoma* auf eine andere Species, welche ebenfalls einen Mantel kalymmocytären Ursprungs besitzt. Obwohl die Mäntel bei *Distaplia* und *Diplosoma* die gleiche Entstehung zeigen, so bieten sie doch in ihrer Entwicklung nicht unbedeutende Unterschiede dar. Diese äußern sich 1) darin, dass bei *Distaplia* die Mesenchymzellen schon während der Embryogenese in den Mantel einwandern, bei *Diplosoma* hingegen der Mantel embryonal ausschließlich aus den Kalymmocyten hervorgeht, und die Mesenchymzellen, wenn sie in dem fertigen Mantel auftreten, dies

<sup>1</sup> Einige Beiträge etc. (s. oben pag. 549 Anm. 3).

<sup>2</sup> Einige Beobachtungen etc. (s. oben pag. 573 Anm. 5).

<sup>3</sup> W. SALENSKY, Über die Thätigkeit der Kalymmocyten (Testazellen) bei der Entwicklung einiger Synascidien. in: Festschr. Leuckart Leipzig 1892 pag. 109ff.

erst in der postembryonalen Periode thun; 2) darin, dass bei *Distaplia* der Mantel centrifugal wächst, d. h. die neuen Schichten sich immer auf der Oberfläche der alten bilden, indem sich neue Kalymmocyten an die schon gebildeten Waben anschließen, und die neuen Waben natürlich nach außen von den alten liegen werden, während dies bei *Diplosoma* nicht der Fall ist. Hier liegen nämlich die zur Bildung des Mantels fertigen Kalymmocyten in 2 lateralen Kalymmocytenplatten, es existirt also eine besondere Anlage für den Mantel, die eine Art Gewebe darstellt, und in der die Zellen sich zu Waben umwandeln. Dieser Process geschieht aber nicht so regelmäßig wie bei *Distaplia*, und namentlich tritt nicht in den tiefsten Schichten der Anlage die Umwandlung in Waben zuerst auf. Im Gegentheil, die Entwicklung der Waben aus den Kalymmocyten kommt zuerst in den äußersten Schichten der Anlage zum Vorschein und geht dann in die tieferen über. In Folge davon bleiben im Mantel der Embryonen von *Diplosoma* Nester von noch nicht umgewandelten Kalymmocyten zurück, die als Material für das Wachstum des Mantels dienen. Die Umwandlung der intact gebliebenen Kalymmocyten führt nicht nur zur Dickenzunahme des Mantels, sondern auch zur Ausbreitung desselben auf der Oberfläche des Embryos, was eben bei der Kleinheit der Kalymmocytenplatten, welche lange nicht den ganzen Embryonalleib umfassen, sehr zweckmäßig erscheint.

Die Bildung des Mantels bei *Didemnum* zeigt noch wesentlichere Unterschiede von den eben besprochenen beiden Fällen. Hier bildet sich die Grundsubstanz des Mantels sehr früh: sie tritt bereits in dem ungefurchten Ei als gallertige Hülle (»Eigallerte«) auf. Diese schließt die Kalymmocyten ein, welche dann aus ihr heraustreten und sich an ihrer Oberfläche weiter verwandeln. Die Verwandlung äußert sich genau wie bei *Diplosoma* und *Distaplia*, nämlich in der Vacuolisirung der Kalymmocyten, wodurch ihr Protoplasma an die Peripherie der so entstandenen Wabe vorgedrängt wird. In dieser ersten Periode unterscheidet sich also die Bildung des Mantels von *Didemnum* durch das frühe Erscheinen der Grundsubstanz und das Heraustreten der Kalymmocyten auf ihre Oberfläche von der der anderen Ascidien (*Diplosoma* und *Distaplia*). Die Vorgänge, die sich weiter abspielen und die 2. Periode des Mantels von *Didemnum* charakterisiren, sind von eigenthümlicher Art und stimmen mit dem, was bei jenen Ascidien vor sich geht, nicht überein. Sie bestehen nämlich in der Bildung der Faserschicht des Mantels, welche bei den übrigen Ascidien überhaupt fehlt. Bei der Bildung der Faser-

schieht sind ausschließlich die Ektodermzellen betheiligt. Sie schicken zunächst faserförmige Fortsätze in die Grundsubstanz und treten dann selbst hinein: eigentlich bietet dieser Process nichts Außergewöhnliches dar, da wir auch bei anderen Ascidien, z. B. bei der Appendicularie, das Auswandern von Ektodermzellen in die Cellulosesubstanz aus den Angaben von SEELIGER kennen. Etwas eigenthümlich ist es aber jedenfalls, dass bei einander so nahe stehenden Formen, wie *Didemnum* und *Diplosoma*, der Mantel so bedeutende Abweichungen nicht nur in seiner Entwicklung, sondern auch in seinem Bau zeigt. Dies beweist, dass er durchaus nicht als eine einfache Cuticularmembran aufgefasst werden darf, für die man ihn nach der Untersuchung der verhältnismäßig wenigen Tunicaten gehalten hat. Er ist im Gegentheil ein sehr complicirtes Gebilde, an dessen Entwicklung sich allerlei Elemente, die entweder als Bildungszellen der Grundsubstanz oder als eingewanderte Zellen zum Vorschein kommen, betheiligen. Dies lässt sich durch die Entwicklung beweisen, die ich an *Distaplia*, *Diplosoma* und *Didemnum* zu beobachten Gelegenheit hatte. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass weitere, auf eine größere Zahl von Tunicaten ausgedehnte Untersuchungen uns noch andere Modificationen in der Bildung dieses Organs kennen lehren werden.

### c. Über die Fortpflanzung der Embryonen von *Diplosoma Listeri*.

Ich habe schon oben pag. 369 ff. die Ansichten verschiedener Forscher über die Bildung der Zwillingsembryonen von *Diplosoma* angeführt und daselbst hervorgehoben, dass nach der herrschenden Ansicht eins von den beiden Individuen durch die Knospung aus dem anderen entstehen soll. Die französischen Zoologen, die hauptsächlich diese Ansicht aufgestellt haben, nennen geradezu das dorsale Individuum Oozoid, das ventrale Blastozoid. Nach dieser Auffassung tritt die Bildung der Zwillingsembryonen zur Metagenesis in die innigste Beziehung. Das Oozoid könnte man als eine Ammengeneration, das Blastozoid als eine geschlechtliche Generation betrachten. Dafür müsste man natürlich den Beweis liefern, dass jenes keine Geschlechtsorgane producirt, und dass die geschlechtliche Function hauptsächlich an das Blastozoid geknüpft ist. Leider ist bis jetzt die Entwicklung der Diplosomiden nicht so weit verfolgt, dass man die Bildung der Geschlechtsorgane in der jungen, aus der Larve ent-

standenen Colonie gesehen hätte. Meine eigenen Beobachtungen beziehen sich auch nur auf die Stadien der Festsetzung der Larve, wo noch keine Geschlechtsorgane in beiden Individuen angelegt sind. Ich bin also nicht im Stande, die Frage zu entscheiden, ob beide Individuen der Larve oder nur eins die Geschlechtsreife erreichen können. Ich kann aber die Thatsache feststellen, dass beide sich durch Knospung zu vermehren vermögen. Dies allein liefert schon den Beweis dafür, dass zwischen den beiden Individuen in Bezug auf ihre weitere Vermehrungsfähigkeit kein großer Unterschied vorhanden ist, und dass beide sich zur späteren Nachkommenschaft ganz gleich verhalten, was bei der Metagenesis nicht der Fall sein könnte. Weiter muss ich hervorheben, dass die beiden Individuen der Zwillinglarve sich ziemlich gleichzeitig entwickeln, und obwohl bei ihnen nicht alle Organe gleichzeitig angelegt werden (z. B. kommen die Peribranchialsäcke des ventralen Individuums etwas später als die des dorsalen zum Vorschein), so sind beide doch in einem gewissen Stadium, lange vor ihrer Ausbildung, einander gleich gebaut. Die nicht unwesentlichen Unterschiede im Bau beider Individuen beziehen sich auf das Nervensystem und lassen sich durch die Entwicklungsgeschichte gut erklären. Das dorsale ist nämlich mit einer Sinnesblase versehen, welche dem ventralen fehlt. Das Nervensystem des ventralen bildet sich nicht unmittelbar aus dem Rückenmarksröhr, sondern wird als ein besonderes »laterales Nervenrohr« angelegt, welches ein hohles Ästchen des Rückenmarksröhres ist. Die höhere Ausbildung des Nervensystems beim dorsalen Individuum, nämlich das Auftreten der Sinnesblase und des Rumpfmарkes darin, lässt sich dadurch erklären, dass es aus dem embryonalen Nervensystem resp. aus dem Rückenmarksröhr entsteht, während das des ventralen Individuums eine Neubildung darstellt. Man könnte daraus den Schluss ziehen, dass das dorsale Individuum das 1. Ascidiozoid darstellt, welches das ventrale durch eine Art Knospung producirt, also zu der Meinung gelangen, welche zur Zeit als die herrschende betrachtet werden darf. Es ist in der That unzweifelhaft, dass das dorsale Individuum der Larve der anderen Ascidien entspricht. Am besten lässt sich dies durch den Vergleich desselben mit dem Embryo von *Didemnum* beweisen, wo die organogenetischen Prozesse genau in derselben Weise wie bei den Embryonen von *Distaplia* verlaufen. Der axiale Theil der primären Darmhöhle dient bei dem einen wie bei dem anderen zur Bildung des Kiemenschlauches; der Darmcanal ist in beiden Fällen als 2 Seitenschläuche angelegt; das Mesoderm

und die Chorda bilden sich im Bereiche des dorsalen Individuums genau in derselben Weise wie es bei *Didemnum* der Fall ist. Die Ähnlichkeit der Entwicklung des dorsalen Individuums von *Diplosoma* mit dem Embryo von *Didemnum* ist geradezu auffallend. Es fragt sich nun, wie verhält sich dieses dorsale Individuum zum ventralen? Entsteht dieses durch Knospung aus jenem, und hat das dorsale den Werth einer Amme, welche ähnlich wie bei *Distaplia* das ventrale producirt?

Die Antwort auf alle diese Fragen liegt in den Entwicklungsvorgängen von *Diplosoma*, die wir im 1. Theil dieses Aufsatzes genau aus einander gesetzt haben. Zum richtigen Verständnis dieser Vorgänge kann uns der Vergleich derselben mit denen von *Didemnum* verhelfen. Wir haben gesehen, dass die Erscheinungen, die unmittelbar auf die Bildung der Darmanlage (des axialen Theiles und der Seitenschläuche der primären Darmhöhle) folgen, in der Einschnürung der Seitenschläuche bestehen, wodurch jeder der letzten in einen dorsalen und einen ventralen Theil zerfällt, die als Anlagen der entsprechenden Abschnitte des Darmeanals des dorsalen und des ventralen Individuums dienen. Nur der Kiemenschlauch bildet in dieser Beziehung in so fern eine Ausnahme, als die Einschnürung, welche ebenfalls bei ihm auftritt, nur seinen ventralen Theil vom axialen Theile der primären Darmhöhle scheidet; es bildet sich also aus dem Kiemenschlauche nur der ventrale Kiemensack, während der dorsale aus dem axialen Theil der primären Darmhöhle entsteht und demnach viel früher als der ventrale angelegt ist. Später tritt die Verwachsung der entsprechenden Theile der Seitenschläuche ein. Die ventrale Abtheilung des Magenschlauches verwächst nämlich mit der gleichnamigen Abtheilung des Darmschlauches; dies geschieht auch in der dorsalen Abtheilung der entsprechenden Schläuche. Bei *Didemnum*, welches monozoische Larven producirt, verwächst der Magenschlauch auch mit dem Darmschlauch, und wenn wir die entsprechenden Stadien mit denen von *Diplosoma* vergleichen, so sehen wir sofort, dass die Verwachsung der beiden Schläuche von *Did.* der der ventralen Abtheilungen der Schläuche von *Dipl.* genau entspricht. Hätte sich bei *Dipl.* keine vorherige Einschnürung der Magen- resp. Darmschläuche gebildet, so bestände zwischen der Entwicklung dieser Ascidenart und von *Did.* eine vollständige Identität, und der Embryo von *Dipl.* wäre monozoisch, wie bei *Didemnum*.

Die Entstehung der dizoischen Larve bei *Dipl.* wird also durch

die Theilung der Seitenschläuche des zuerst monozoischen Embryos eingeleitet. Mit dem darauf folgenden Wachstum der beiden Abtheilungen der Seitenschläuche, die als Anlagen für die Darmcanäle beider Ascidiozoiden dienen, theilt sich die Ektodermhülle durch eine Rinne in 2 buckelförmige Abtheilungen, die die beiden Ektodermhüllen der Ascidiozoiden darstellen; zugleich vertheilen sich auch die Mesenchymzellen auf die beiden Individuen. Bevor diese Theilung aber eintritt, schiebt das Nervenrohr ventral einen hohlen Seitenzweig aus, und dieser ist die Anlage des Nervensystems des ventralen Individuums. Die Bildung dieses Seitenzweiges könnte vielleicht auch auf die Theilung des Nervenrohres in schiefer Richtung zurückgeführt werden. Ich will aber darauf nicht beharren, da es ohnehin ersichtlich ist, dass die Bildung der Zwillingslarve von *Dipl.* sich durch Theilung des monozoischen Embryos vollzieht. Wäre die Entwicklung von *Did.* nicht bekannt, so hätten wir keine Basis für die Vergleichung der einfachen Entwicklung der Ascidien mit der eigenthümlichen Entwicklungsart von *Dipl.* gehabt, denn die Entwicklung der anderen einfachen und socialen Ascidien bietet in Bezug auf den wichtigsten Punkt der Ontogenese manche Verschiedenheiten von der von *Dipl.* dar. In *Did.* haben wir aber eine Form, welche in der Entwicklung der wichtigsten Organe mit *Dipl.* übereinstimmt. Die Anlagen des Darmcanals sind in beiden Fällen einander vollkommen gleich, und ihre Entwicklung unterscheidet sich nur dadurch, dass bei *Did.* die ganze Anlage zur Bildung eines einzigen Darmcanals, bei *Dipl.* hingegen zur Bildung zweier Darmcanäle dient, die unzweifelhaft durch Einschnürung resp. Theilung der primären einfachen Anlage entstehen. Es ist also sicher, dass die Erzeugung der beiden Individuen von *Dipl.* gar nichts mit der Knospung zu thun hat.

Indessen giebt es einen Punkt in der Entwicklung von *Dipl.*, welcher einen Zweifel an der Richtigkeit dieser unserer Anschauung erwecken kann. Dies ist die Bildung des Kiemensackes des ventralen Individuums, auf die ich schon oben aufmerksam gemacht habe. Dieses Organ bildet sich aus dem Kiemenschlauche, welcher ja (s. oben pag. 601) dem Procardium anderer Ascidien und von *Did.* homolog ist. Wenn alle Theile des Darmapparates beider Individuen durch Theilung entstanden sein müssen, so ist es auch zu erwarten, dass aus dem Kiemenschlauche die Kiemensäcke beider Individuen entstehen. Es bildet sich aber nur ein einziger Kiemensack, und dieser gehört dem ventralen Individuum an, während das entsprechende

Organ des dorsalen aus dem axialen Darm entsteht. Wenn wir ferner daran denken, dass der Kiemenschlauch von *Dipl.* dem Procardium der Ascidien homolog ist, und dass das Procardium resp. der Theil desselben, welcher nach der Bildung der Pericardiumblase zurückbleibt, das Epicardium, bei manchen Ascidien ein Proliferationsorgan bildet, so könnte die Vermuthung nahe liegen, dass, wenn auch nicht das ganze ventrale Individuum, so doch wenigstens ein Theil, nämlich der Kiemensack, durch Knospung des dorsalen Individuums entstünde. Gegen eine solche Auffassung muss man aber bemerken, dass der Kiemensack des dorsalen Individuums viel früher, als die übrigen Organe des Kiemendarmapparates angelegt wird; geschähe dies nicht, so könnte er sich aus dem proximalen Theile des Kiemenschlauches bilden. Es verwandelt sich der entsprechende Theil des Kiemensackes in ein Verbindungsrohr zwischen den beiden Kiemensäcken. Weiter muss ich bemerken, dass es überhaupt schwer anzunehmen ist, dass bei einem und demselben Organismus ein Körpertheil durch Knospung, der andere durch Theilung entstanden wäre, obwohl die Diplosomiden und Didemniden in dieser Beziehung eine besondere Stellung einnehmen, indem bei ihnen der Kiemensack bei der Knospung aus einer von den übrigen Eingeweiden gesonderten Anlage entsteht. Endlich muss ich hervorheben, dass das dorsale Individuum gerade in derselben Weise wie das ventrale sich durch Knospung vermehrt. Die Knospen kommen bei ihm am Ende der embryonalen Entwicklung, gleichzeitig mit denen des ventralen zum Vorschein und gehören zum Typus der ösophagealen Knospen. Es wäre desswegen schwer, anzunehmen, dass das dorsale zu verschiedenen Zeiten seines Lebens zweierlei Knospentriebe, die verschiedenen Typen angehörten. Wir finden in der abweichenden Entwicklung der Kiemensäcke noch keine wesentlichen Gründe zu einer solchen Annahme.

Nach dieser Discussion der Frage kommen wir zum Schluss, dass die Entwicklung der dizoischen Larve von *Diplosoma* durch Theilung des monozoischen Embryos geschieht. Diese Theilung zeichnet sich aber vor allen Theilungsarten, die wir bei den Thieren antreffen, durch ihre Richtung aus. Bei den Thieren, die sich durch Theilung vermehren, geschieht dies entweder in der Quer- oder in der Sagittalrichtung. Die Tochterindividuen bekommen jedes für sich ungefähr eine Hälfte der Organe. Bei *Diplosoma* geht die Theilung in einer Längsebene vor sich, welche senk-

recht auf der Sagittalachse steht. Ich will diese Theilung als frontal bezeichnen.

Aus den hier erörterten Thatsachen ergibt sich für die Entwicklung von *Diplosoma*, dass die Bildung ihrer Larven in keiner Beziehung zur Metagenesis steht. Es sind keine Individuen vorhanden, welche man als Ammen den Geschlechtsindividuen gegenüberstellen könnte. Die beiden Individuen sind gleich entwickelt, können sich durch Knospung vermehren und erreichen wahrscheinlich beide auch später die Geschlechtsreife. Man hat also keinen Grund dafür, in dieser Beziehung die Entwicklung von *Diplosoma* mit der von *Pyrosoma* zu parallelisiren, sondern muss sie der Gruppe von embryologischen Erscheinungen anreihen, bei welcher aus einem Ei 2 gleich entwickelte Embryonen entstehen, wie z. B. bei *Lumbricus trapezoides*. In beiden Fällen kommt die Bildung des Doppelembryos durch Theilung eines einfachen Embryos zu Stande, und der Unterschied ist nur der, dass die Ebene der Theilung in dem einen Falle sagittal, in dem anderen frontal verläuft.

---

Als diese Beiträge bereits niedergeschrieben waren, lernte ich den interessanten Aufsatz von CAULLERY<sup>1</sup> über die Knospung der Diplosomiden und Didemnididen kennen. Obwohl die Organogenese der Knospen manche Anklänge an die des dizoischen Embryos zeigt, so ist sie doch davon verschieden. Sehr interessant ist es jedenfalls, dass der Kiemensack der jungen Knospe aus der Verwachsung der beiden Epicardialrohre entsteht, also vollkommen identisch mit dem Pericardium von *Didemnum* angelegt wird. Die übrigen Theile des Darmcanals der Knospe scheinen sich ganz anders zu bilden, als es bei der embryonalen Entwicklung der Fall ist. Es wäre noch zu früh, irgend welche Schlüsse aus dem Vergleich der ovogenen und blastogenen Vorgänge zu ziehen, und ich will nur bemerken, dass die von CAULLERY kurz und deutlich beschriebene Knospung mich dazu veranlasst, meine Ansicht von der Fortpflanzung der Diplosomen fester als je zu halten.

---

<sup>1</sup> M. CAULLERY, Sur le bourgeonnement des Diplosomidae et des Didemnididae. in: Compt. Rend. Tom. 119 1894 pag. 437 ff.

## Erklärung der Abbildungen

auf Tafel 21—24.

<i>Bp</i> Blastopor	<i>Kst</i> Kiemenstigma
<i>Cel</i> Cellulose	<i>Ksw</i> Wand des Kiemensackes
<i>Celf</i> Faserschicht des Cellulosemantels	<i>Lg</i> laterale Gruben
<i>Celw</i> Wabenschicht d. Cellulosemantels	<i>Lp</i> lappenförmiges Organ
<i>Ch</i> Chorda dorsalis	<i>Lz</i> Linsenzelle
<i>Chf</i> Chorioidealfalte	<i>Md</i> Mundöffnung
<i>Chs</i> Chordasack	<i>Mdr</i> Magendrüse
<i>Chz</i> Chorioideazelle	<i>Mg</i> Magen
<i>Cl</i> cloacale Einstülpung	<i>Mgs</i> Magenschlauch
<i>Clh</i> cloacale Höhle	<i>Mp</i> männlicher Pronucleus
<i>Clo</i> cloacale Öffnung	<i>Ms</i> Mesenchym
<i>Clsw</i> Cellulosehülle des Schwanzes	<i>Msl</i> Muskellamelle des Pericardiums
<i>Dat</i> axiale Darmhöhle	<i>Msp</i> Mesodermpalte
<i>Dm</i> Darm	<i>Np</i> Neuroporus
<i>Dp</i> Darmplatte	<i>Nr</i> Nervenrinne
<i>Dr</i> Drüsenzelle	<i>Nro</i> Nervenrohr
<i>Ds</i> Darmschlauch	<i>Nz</i> Nervenzelle
<i>Dsh</i> Seitenschlauch der primären Darm- höhle	<i>Oes</i> Ösophagus
<i>Di</i> Dotter	<i>Ot</i> Otolith
<i>Dtm</i> Dottermembran	<i>Otz</i> Otolithenzelle
<i>Ec</i> Ektoderm	<i>Pben</i> peribranchiale Einstülpung
<i>Ecm</i> Ektodermhülle des Eies	<i>Pbsl</i> linker Peribranchialsack
<i>Eg</i> Egestionsöffnung	<i>Pbsr</i> rechter Peribranchialsack
<i>En</i> Entoderm	<i>Pc</i> Pericardium
<i>Es</i> Endostyl	<i>Pch</i> Pericardiumhöhle
<i>Fk</i> Furchungskern	<i>Pgen</i> prägastrales Entoderm
<i>Fol</i> Follikelepithel	<i>Prl</i> präoraler Lappen
<i>Gal</i> Eigallerte	<i>Pt</i> pelottenförmiges Organ
<i>Gb</i> Gehirnblase	<i>Pz<sup>1</sup>, pz<sup>2</sup></i> Polzellen
<i>Gg</i> Gehirnganglion	<i>Rc</i> Rectum
<i>Hz</i> Herz	<i>Rf</i> Rumpfteil des Embryos
<i>Kb</i> Keimbläschen	<i>Rfm</i> Rumpfmak
<i>Kc</i> Kalymmocyten	<i>Rlm</i> Rückenmark
<i>Kew</i> die sich in die Cellulosewaben verwandelnden Kalymmocyten	<i>Rms</i> Rumpfesoderm
<i>Kf</i> Keimfleck	<i>Rt</i> Retina
<i>Kn</i> Blastomerenkern	<i>Sb</i> Sinnesblase
<i>Kr</i> primäres Kiemrohr	<i>Scl</i> subcloacaler Blutsinus
<i>Kr'</i> , " <i>"</i> , " <i>"</i> sekundäre Kiemeröhre	<i>Sms</i> Schwanzmesoderm
<i>Ks</i> Kiemensack	<i>Sn</i> saugnapfförmige Organe
<i>Kschl</i> linker Kiemenschlauch	<i>Sw</i> Schwanz
<i>Kschr</i> rechter Kiemenschlauch	<i>Swee</i> Ektodermhülle des Schwanzes
<i>Ksp</i> Kiemenspalte	<i>Swen</i> Entoderm des Schwanzes
	<i>Tr</i> primärer Trichter
	<i>Tr'</i> sekundärer Trichter

*Vw* Verwachsungsstelle der inneren Schwanzorgane mit der Ektodermhülle des Schwanzes  
*Wp* weiblicher Pronucleus  
*Wpr* Wimperring an der Kiemenöffnung  
*Zl* Zelllamelle des Pericardiums.

Die Vergrößerung beträgt, wo nicht anders angegeben, stets 240 mal. Fig. 66 bis 130 beziehen sich auf *Didemnum niveum*.

### Tafel 21.

- Fig. 66. Schnitt durch den Eierstock von *Did. niveum*. Fig. 66 A. Ein Theil des Eies  $\alpha$  (Fig. 66), Fig. 66 B ein Theil des Eies  $\beta$  bei 530facher Vergrößerung.  
 Fig. 67. Ein Theil des Eies während der Bildung der Polzellen. Vergr. 530.  
 Fig. 68. Schnitt durch ein Ei nach Vollendung der Befruchtung.  
 Fig. 69. Schnitt durch ein Ei im Stadium der Zweitheilung.  
 Fig. 70. Schnitt durch ein Ei im Stadium der Viertheilung.  
 Fig. 71. Längsschnitt durch ein Ei, in welchem die Epibolie begonnen hat.  
 Fig. 72. Längsschnitt durch eine Gastrula.  
 Fig. 73. Längsschnitt durch ein Ei mit geschlossenem Blastopor.  
 Fig. 74—74 B. Querschnitte durch einen Embryo, worin die Bildung der Nervenrinne begonnen hat.  
 Fig. 75. Längsschnitt durch einen Embryo aus demselben Stadium wie das der Fig. 74.  
 Fig. 76—76 C. Querschnitte durch einen Embryo mit theilweise geschlossener Nervenrinne.  
 Fig. 77. Dorsalansicht eines Embryos mit geschlossener Nervenrinne.  
 Fig. 78—78 D. Querschnitte durch einen Embryo aus einem dem der Fig. 77 nahe stehenden Stadium.  
 Fig. 79. Frontalschnitt durch einen Embryo aus einem der Fig. 77 ähnlichen Stadium.  
 Fig. 80. Frontalschnitt durch einen Embryo, bei welchem die Darmplatte sich differenzirt.  
 Fig. 81. Frontalschnitt durch einen Embryo während der Bildung der Seitenschläuche der primären Darmhöhle.  
 Fig. 82. Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo.  
 Fig. 83. Längsschnitt durch einen Embryo, bei welchem der Schwanz ungefähr bis zum letzten Drittel der Bauchfläche reicht.  
 Fig. 84 u. 84 A. Frontalschnitte durch einen Embryo ungefähr gleich dem der Fig. 83.

### Tafel 22.

- Fig. 85 u. 85 A. Optische Schnitte von der rechten (Fig. 84) und linken (85) Seite durch einen Embryo mit fertiger primärer Darmhöhle.  
 Fig. 86 u. 86 A. Längsschnitte durch einen Embryo während des Schlusses des Neuporus.  
 Fig. 87. Längsschnitt durch einen Embryo während der Bildung des rechten Kiemenschlauches.  
 Fig. 88—88 B. Längsschnitte durch einen älteren Embryo.  
 Fig. 89. Seitenansicht eines Embryos während des Auftretens der peribranchialen Einstülpungen.  
 Fig. 90. Querschnitt durch den hinteren Theil desselben Embryos; Fig. 90 A Querschnitt durch seine Gehirnblase (Vergr. 530).

- Fig. 91. Querschnitt durch einen Embryo aus der Zeit des Schlusses der peribranchialen Einstülpungen.
- Fig. 92 u. 92 A. Seitenansichten (Fig. 92 von der rechten, 92 A von der linken Seite) eines Embryos aus dem Stadium der Fig. 91.
- Fig. 93. Längsschnitt durch einen Embryo aus dem Stadium der Fig. 91.
- Fig. 94. Ventralansicht eines Embryos während des Schlusses der peribranchialen Einstülpungen.
- Fig. 95—95 B. Längsschnitte durch einen Embryo mit eben geschlossenen peribranchialen Einstülpungen.
- Fig. 96. Ein Theil des Querschnittes eines Embryos mit eben gebildeten primären Kiemenspalten. Vergr. 530.
- Fig. 97—97 A. Querschnitte durch einen Embryo in einem der Fig. 96 nahe-  
stehenden Stadium; Fig. 97 B Querschnitt durch seine Gehirnblase.  
Vergr. 530.
- Fig. 98 u. 98 A. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo.
- Fig. 99 u. 99 A. Querschnitte durch einen Embryo mit secundären Kiemens-  
stigmen.
- Fig. 100 u. 100 B. Querschnitte durch einen etwas älteren Embryo.
- Fig. 101. Querschnitt durch einen Embryo, wo der Darmschlauch eben mit dem  
linken Peribranchialsacke in Verbindung getreten ist.

#### Tafel 23.

- Fig. 102 u. 102 A. Seitenansichten eines Embryos etwa von dem Alter der Fig. 100  
(Fig. 102 von der rechten, Fig. 102 A von der linken Seite).
- Fig. 103—103 D. Längsschnitte durch einen Embryo in dem Stadium der Fig. 102.
- Fig. 104. Bauch- und Rückenansicht eines Embryos ähnlich dem der Fig. 102.
- Fig. 105—105 G. Querschnitte durch einen Embryo während der Verwachsung der  
beiden Kiemenschläuche, und des Magen- und Darmschlauches.
- Fig. 106. Längsschnitt durch den Rücken eines etwas älteren Embryos als der  
der Fig. 102.
- Fig. 107, 107 A, 108, 109. Seitenansichten von Embryonen während der Bildung  
der cloacalen Einstülpung. Vergr. 145.
- Fig. 110—110 B. Längsschnitte durch einen Embryo im Stadium der Fig. 109.  
Vergr. 145.
- Fig. 111. Querschnitt durch den hinteren Theil der Kiemenregion eines Embryos  
im Stadium zwischen den Fig. 108 und 109.

#### Tafel 24.

- Fig. 112—112 B. Frontalschnitte durch einen Embryo im Stadium der Fig. 109.  
Vergr. 145.
- Fig. 113. Längsschnitt durch einen Embryo im Stadium der Fig. 108. Vergr. 145.
- Fig. 114 u. 114 A. Frontalschnitte durch einen etwas älteren Embryo als den  
der Fig. 109. Vergr. 145.
- Fig. 115. Querschnitt durch einen Embryo im Stadium der Fig. 109. Vergr. 145.
- Fig. 116—116 C. Frontalschnitte durch einen etwas älteren Embryo als den der  
Fig. 109. Vergr. 145.
- Fig. 117. Querschnitt durch einen Embryo während der Bildung des Herzens.  
Vergr. 145.
- Fig. 118 u. 118 A. Frontalschnitte durch einen Embryo aus dem Stadium der  
Fig. 108.

630 W. Salensky, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Synascidien. 2. u. 3.

- Fig. 119. Querschnitt durch einen zum Ausschlüpfen fertigen Embryo. Vergr. 145.  
Fig. 120—127. Durchschnitte durch die Eiggallerte und den Cellulosemantel in den verschiedenen Stadien des letzteren. Vergr. 530.  
Fig. 128. Profilansicht einer fixirten Larve mit nicht ganz eingezogenem Schwanz. Vergr. 145.  
Fig. 129. Profilansicht einer verwandelten Larve, bei welcher die Saugnapfe bereits verschwunden sind und der Schwanz eingezogen ist. Vergr. 145.  
Fig. 130. Schnitt durch die in Zerfall begriffene Sinnesblase der verwandelten Larve. Vergr. 530.  
Fig. 131—135 beziehen sich auf *Oikopleura fusiformis*. Vergr. 530.  
Fig. 131. Längsschnitt durch den vorderen Theil des Rumpfes.  
Fig. 132. Querschnitt durch Gehirnganglion, Sinnesblase und anliegende Theile des Darmcanals.  
Fig. 133. Schnitt durch Gehirnganglion und Trichter an der Mündung des letzteren in den Pharyngealsack.  
Fig. 134. Theil eines Querschnittes durch den Rumpf in der Region des Herzens.  
Fig. 135. Querschnitt durch den Rumpf in der Gegend der Kiemenspalten.