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

Studien über die Entwicklung des Balanoglossus clavigerus Delle Chiaje.

II. Darstellung der weiteren Entwicklung bis zur Metamorphose.

Von

Dr. **Gustav Stiasny** (Neapel).

Mit 13 Figuren im Text und Tafel 6—9.

(Mit Unterstützung der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien.)

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung 255
Die progressive Entwicklung bis zum Stadium der *Tornaria krohnii* 256
Die Entwicklung der Herzblase 263
Die Bildung des zweiten Cölomsäckchenpaares (des Kragencöloms) 270
Die regressive Entwicklung bis zur Metamorphose 274
Einige anatomisch-histologische Details 280
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse 286
Literatur 287
Erklärung der Abbildungen 288

Einleitung.

Im ersten Teile meiner Studien über die Entwicklung des *Balanoglossus clavigerus* Delle Chiaje (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 110, 1914) habe ich die progressive Entwicklung bis zum Stadium der »*Tornaria mülleri*« behandelt. Der vorliegende zweite Teil umfaßt die Darstellung der weiteren Entwicklung bis zum Stadium der »*Tornaria krohnii*« und der regressiven Entwicklung bis einschließlich des »eingekerbten Stadiums«.

Seit Abschluß des ersten Teiles dieser Studien wurde meine Untersuchung durch Verleihung einer weiteren Subvention aus dem Legate Wedl von seiten der Kais. Akademie der Wissenschaften in Wien gefördert, wofür ich auch an dieser Stelle meinen Dank sage.

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

Die progressive Entwicklung bis zum Stadium der „*Tornaria krohnii*".

Die auf das Entwicklungsstadium der »*Tornaria mülleri*« unmittelbar folgenden Stadien sind von mehreren Forschern bereits beobachtet worden, ohne daß jedoch ihre Zugehörigkeit in den Entwicklungskreis des *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. erkannt worden wäre. Der erste, der die »*Tornaria krohnii*« beobachtete, war wohl Johannes Müller (1), der bei Marseille diese Larve im Plankton auffand. Spengel (10) meint zwar (p. 374), daß die auf Taf. V, Fig. 4—9 abgebildeten Larven Müllers nicht mehr ganz normale, sondern etwas geschrumpfte »*Tornaria mülleri*« darstellen. Ich kann mich jedoch dieser Meinung nicht anschließen und halte die abgebildeten Stadien für solche der »*Tornaria krohnii*«, da mir die seitens Spengels vorgebrachten Gründe nicht stichhaltig genug erscheinen, und ich nicht glauben kann, daß »der gewellte Verlauf der Wimperschnüre erst durch Mißhandlung der Larven hervorgerufen ist, normaler Weise aber nicht vorhanden war«. — Weitere Beobachtungen darüber liegen von Krohn (2) vor, der in einem Briefe an Joh. Müller eine *Tornaria* mit stark gewellten Loben beschrieb und 2 nicht gerade als sehr gelungen zu bezeichnende Skizzen der Larve gab. (Beide Autoren orientieren die Larve in umgekehrter Weise als wie jetzt üblich, also mit dem Augen tragenden Scheitelpole nach unten, den After nach oben, ein Irrtum der später von Agassiz (5) richtig gestellt wurde.)

Die Abbildung Bournes (8, Taf. VIII, Fig. 13) läßt keinen sicheren Schluß zu, ob ihm das »*mülleri*«- oder »*krohnii*«-Stadium der *Tornaria* vorlag, denn die erwähnte Figur zeigt wohl deutliche Lateralloben, aber fast gar keine Sekundärloben. Nach meiner Auffassung stellt die abgebildete Larve ein Übergangsstadium von der *Tornaria mülleri* zur *T. krohnii* dar. Spengel (10) benennt in seiner großen Monographie die von Krohn beschriebene Larve als »*T. krohnii*« und unterscheidet sie, als von einer anderen adulten Form stammend als »gute Art« von »*Tornaria mülleri*«. Er führt eine neue Nomenclatur zur Bezeichnung der Loben usw. ein und fährt dann wörtlich fort (p. 376): »Über die Entwicklung des Wimperapparates der *Tornaria krohnii* kann ich mitteilen, daß ein im wesentlichen der *Tornaria mülleri* gleichendes Stadium ohne Sekundärloben durchlaufen wird, und erst später diese zur Ausbildung gelangen. Ich habe es versäumt, die äußeren Merkmale dieser beiden nebeneinander auftretenden Arten schon für die jüngeren Entwicklungsstadien beider genau festzustellen. In meinen Präparaten sind beide Arten durcheinander ge-

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

raten, so daß ich nur für die vorgeschritteneren Stufen anzugeben vermag, ob *Tornaria mülleri* oder *krohnii* vorliegt«[1]. — Daß die »*Tornaria mülleri*« ein Entwicklungsstadium der »*Tornaria krohnii*« ist, deutet Spengel im ersten Satze an, im zweiten spricht er von den zwei nebeneinander auftretenden Arten, im dritten sagt er, daß er nur die vorgeschrittene *T. mülleri* von der vorgeschrittenen *T. krohnii* unterscheiden könne. Spengel ist sich über diese wichtige Frage gar nicht klar geworden und scheint auch keine Ahnung gehabt zu haben, daß er hier der Lösung eines wichtigen Problems auf der Spur war. Die vorgeschrittene »*Tornaria mülleri*« ist eben die »*Tornaria krohnii*«. Wodurch sich das »im wesentlichen der *Tornaria mülleri* gleichende Stadium ohne Sekundärloben«, das der *T. krohnii* angehört, von dem entsprechenden der *T. mülleri* unterscheiden soll, die Antwort auf diese Frage ist Spengel schuldig geblieben, wie er meint, »weil in seinen Präparaten die Arten durcheinander geraten sind«, in Wahrheit aber, weil diese Formen identisch sind und in den Entwicklungskreis ein und desselben Tieres gehören, nämlich des *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. — An einer anderen Stelle (p. 432) spricht Spengel die Vermutung aus, daß die »*Tornaria krohnii*« zu einer *Ptychodera*-Art gehören dürfte.

Morgan (11) beschreibt in seiner zweiten großen Arbeit auch einige dem *Tornaria krohnii*-Stadium entsprechende Entwicklungsstadien, doch unterscheiden sich dieselben schon äußerlich von der typischen »*Tornaria krohnii*« aus dem Mittelmeer dadurch, daß das longitudinale Wimperband mit kleinen Tentakeln besetzt ist.

Eine ähnliche gleichfalls mit Tentakeln auf dem longitudinalen Wimperstreifen besetzte *Tornaria* — die nachträglich als *T. ritteri* Spengel bezeichnet wurde — in dem der *T. krohnii* entsprechenden Stadium, d. i. mit sekundären Loben und Sätteln und Lateralloben beschreibt Wm. E. Ritter (12). Auch die von diesem Autor gemeinsam mit B. M. Davis (15) beschriebene *T. hubbardi*, die durch das außerordentlich frühe Auftreten von Kiemenspalten gekennzeichnet ist, entspricht dem Stadium der Neapler *T. krohnii typica*.

In einer kurzen Mitteilung stellte ich (19) das Vorkommen der *Tornaria krohnii* in den dalmatinischen Gewässern fest und erwähnte einige geringfügige Unterschiede der adriatischen und Neapler Form. Seither habe ich (19a) dieses Entwicklungsstadium von *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. auch im Plankton des Golfes von Triest nachweisen können und daselbst regelmäßig aufgefunden.

---

[1] Von mir gesperrt.

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

Der Hauptunterschied zwischen *Tornaria mülleri* und *krohnii* besteht nach Spengel in dem Vorhandensein von 4—5 Paaren sekundärer Loben an den primären Ventral- und Dorsalloben, ferner eines tiefen Laterallobus an der letzteren Form. Es wäre noch hinzuzufügen, daß, was zwar Spengel nicht ausdrücklich erwähnt, bei einem Vergleiche der »beiden Formen« auf den bei gleicher Vergrößerung dargestellten Abbildungen seiner Tafel 22 hervorgeht, die *T. krohnii* die bedeutend größere ist.

Bis auf die oben erwähnte ganz beiläufige Angabe Spengels wurde also von keinem Autor irgend eine Beziehung zwischen der *Tornaria mülleri* und *krohnii* untereinander und zu irgend einer adulten Form festgestellt.

Wie bereits im ersten Teile meiner Studien (22) sowie in meiner vorläufigen Mitteilung (21) erwähnt, gelang es mir, die Entwicklung des *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. aus dem Ei bis zu seiner Umwandlung in das benthonische Tier zu verfolgen. In meinen Kulturen konnte ich feststellen, daß die als »*Tornaria mülleri*« bezeichnete Larve ein Entwicklungsstadium des genannten Enteropneusten ist. Das »*Tornaria mülleri*«-Stadium geht nun allmählich in das »*Tornaria krohnii*«-Stadium über, indem im Laufe der weiteren Entwicklung der *T. mülleri* neben der Größenzunahme die für dar »*Krohnii*«-Stadium so charakteristischen sekundären und Lateralloben sich ausbilden.

In den Kulturen, die anfangs nur »*T. mülleri*« enthielten, traten nach und nach immer mehr »*T. krohnii*« auf. Auch die Befunde an den im Plankton des Triester Golfes gefundenen Formen stimmen damit überein; *T. mülleri* ist die anfangs, im Mai und Juni, vorherrschende Form; vereinzelt tritt allerdings auch dann schon ein oder das andere *T. krohnii*-Stadium, ja sogar eines der später zu schildernden Stadien der regressiven Entwicklung und Metamorphose auf. Ende Juni, im Juli und August werden *T. mülleri* im Triester Plankton immer seltener und man trifft dann fast nur mehr die große »*Tornaria krohnii*« bis auf vereinzelte verspätete Nachzügler der »*T. mülleri*«. Ich komme also kurzgefaßt zu folgendem Ergebnis: Die adriatische »*Tornaria krohnii*« ist ein älteres Entwicklungsstadium der »*Tornaria mülleri*« und gehört wie diese in den Entwicklungskreis des *Balanoglossus clavigerus* Delle Chiaje. Da nun die Zugehörigkeit dieser Larvenform zu einem adulten Tiere erkannt ist, wäre nach dem Spengelschen Vorschlage (vgl. 22, p. 37), der Name »*Tornaria krohnii*« einzuziehen. Ebenso wie ich jedoch aus praktischen Gründen für Beibehaltung der Bezeichnung »*Tornaria mülleri*« für das pelagische Stadium der *Tornaria* mit nicht gewellten prä- und post-

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

oralen Wimperkränzen eingetreten bin (vgl. 22, p. 67), so bin ich auch für Beibehaltung der Bezeichnung »*Tornaria krohnii*« für jenes pelagische Entwicklungsstadium der Enteropneusten ganz im allgemeinen — denn es finden sich ja entsprechende Stadien, wie oben erwähnt, bei verschiedenen Enteropneusten — bei welchem die Ventral- und Dorsalloben mit sekundären Loben besetzt und auch die Lateralloben ausgebildet sind, oder einfach gesagt: *Tornaria krohnii* ist das Stadium mit gewellten prä- und postoralen Wimperkränzen. Es ist daher von einem *Tornaria krohnii*-Stadium, z. B. des *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. zu sprechen und nicht von der »*Tornaria krohnii*« schlechthin.

Das »*Tornaria krohnii*«-Stadium unterscheidet sich von dem »*T. mülleri*«-Stadium bei dem adriatischen *Balanoglossus* nicht nur durch den äußeren Verlauf des Wimperkranzes, sondern auch durch eine Reihe anderer Merkmale. Vor allem durch die Größe. *Balanoglossus clavigerus* mißt im *T. mülleri*-Stadium etwa $^1/_2$—$^3/_4$ mm, während das *T. krohnii*-Stadium sehr viel größer ist und etwa $1^1/_4$—$1^3/_4$, ja manchmal 2 mm und darüber im Längsdurchmesser (Scheitelplatte—After) mißt. Krohn (2) gibt als Größe des *T. krohnii*-Stadiums reichlich 1‴ an, was beiläufig damit stimmt[1]. Von Spengel liegen keine Angaben über die Größe der *T. mülleri* und *krohnii* vor. Von *T. grenacheri* sagt er jedoch, daß ihre Höhe (Augenpol—After) 5 mm betrage. Unter den vielen Hunderten Larven, die ich beobachten konnte, war der Größenunterschied zwischen den beiden Entwicklungsstadien stets sehr scharf ausgeprägt. Nie konnte ich ein *T. mülleri*-Stadium von jener Größe der normalen »*T. krohnii*« beobachten.

Weitere Unterschiede dieser beiden Entwicklungsstadien sind die bedeutendere Entwicklung des Blastocöls, die stärkere Ausbildung des Hydrocöls, die größer gewordene und mehr gegen das Innere verlagerte Herzblase, und besonders die verschiedene Ausbildungsstufe des Cöloms. Das Rumpfcölom ist im *T. krohnii*-Stadium bedeutend stärker ausgebildet als im *T. mülleri*-Stadium, ferner wird, wie später ausführlich erörtert wird, im Stadium der *T. krohnii* das Kragencölom angelegt. Jenes Stadium, das ich als »*T. krohnii typica*« bezeichnen möchte (Taf. 6, Fig. 2 u. 3) hat jedoch das Kragencölom noch nicht, sondern bloß das nunmehr viel stärker entwickelte Rumpfcölom als flach gedrückte Säckchen zu beiden Seiten des Darms. — Bei der Neapler Form zeigt nicht nur das Stadium der *T. mülleri*, sondern auch das *Krohnii*-Stadium (Spengels

[1] Die amerikanischen Tornarien scheinen in der Regel größer zu werden. Nach Davis und Ritter beträgt die Maximalgröße der *T. ritteri* 2,07—2,35 mm, die Morgansche ist noch größer (bis $4^1/_2$ mm Länge).

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

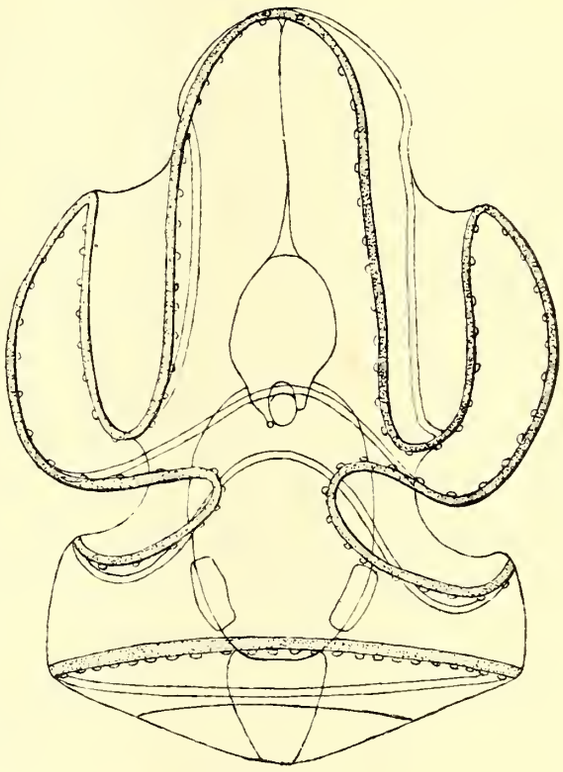
Figuren Taf. 22, Fig. 5—10) beide Cölome angelegt. Ja, hier erscheint auffallender Weise bei der viel kleineren »*Tornaria mülleri*« das 2. Cölom viel stärker und deutlicher entwickelt als bei der »*T. krohnii*«. Ich verweise diesbezüglich besonders auf Spengels Figuren Taf. 22, 9 und 10, in welchen »*T. krohnii*« nur mit dem Rumpfcölom dargestellt ist, während Fig. 8, das gleiche Stadium darstellend, in diesem Punkte zu mindest ungenau ist, denn in dieser Abbildung sind die zwei Cölome durch einen sicher an unrichtiger Stelle eingezeichneten horizontalen Strich voneinander abgegrenzt, so daß das Rumpfcölom ganz klein, das Kragencölom verhältnismäßig sehr groß, viel größer als das erstere erscheint, was wohl ausgeschlossen ist. Dagegen zeigen die Abbildungen der *Tornaria mülleri* auf derselben Tafel, Fig. 5, 6, 7, beide Cölome in typischer Weise ausgebildet. Ich kann hier die Vermutung nicht unterdrücken, daß diesbezüglich die Spengelschen Figuren nicht richtig sind. Spengel hat der Entstehung des Kragencöloms überhaupt nur geringe Aufmerksamkeit geschenkt, jedenfalls gelang es ihm nicht, exakte Angaben über Zeitpunkt und Entstehungsweise zu machen und so mag auch in den Abbildungen in dieser Hinsicht ein Irrtum unterlaufen sein.

Vielleicht wird das Kragencölom bei der Neapler Tornarie tatsächlich schon im »*Tornaria mülleri*«-Stadium angelegt. Bei der adriatischen Form entsteht jedoch das Kragencölom viel später als im *T. mülleri*-Stadium. Nie konnte ich an einer »*T. mülleri*« auch nur die Spur des Kragencöloms wahrnehmen. — Ich werde natürlich nicht verfehlen, die Neapler Formen diesbezüglich genau zu beobachten, sobald ich in den Besitz geeigneten Materials gelange, was mir unter den gegenwärtigen Verhältnissen voraussichtlich nicht schwer fallen dürfte. — Der Übergang vom Stadium der »*T. mülleri*« zum *T. krohnii*-Stadium vollzieht sich etwa innerhalb einer Woche oder 10 Tagen, so daß die »*Tornaria krohnii typica*« etwa 3—$3^1/_2$ Wochen alt ist (gegenüber den 10—14 Tagen Alters der *T. mülleri*). Doch liegen hier oft große individuelle Schwankungen vor, da die Larven in den Kulturen nicht gleichmäßig Nahrung aufnehmen, und viele im Wachstum zurückbleiben.

Werfen wir einen Blick auf die in Taf. 6 dargestellten Habitusbilder (Fig. 1—5) und vergleichen diese Stadien mit den auf Taf. 5, Fig. 18—20 meiner ersten Abhandlung dargestellten, so läßt sich leicht erkennen, daß dieser Abschnitt der Entwicklung — die von mir als »progressive« bezeichnete Periode — sich durch kontinuierliche Zunahme der Körpergröße, Zunahme des Blastocöls, hochgradige Durchsichtigkeit und fortschreitende Komplizierung in der Ausbildung des Wimperkranzes charakterisieren läßt, bis der Höhepunkt der pelagischen Entwicklungsperiode, das Stadium der

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

Tornaria krohnii, welches das Maximum der Entwicklung der Larvencharaktere zeigt, erreicht ist. In Textfig. A ist ein der »*Tornaria mülleri*« entsprechendes Stadium dargestellt, mit noch nicht gewellten Loben, bei dem jedoch Herz und Rumpfcölom deutlich wahrnehmbar sind. Die in diesem Stadium auftretenden gelblich-rötlichen Pigmentflecken sind in dieser etwas schematisch gehaltenen Figur eingezeichnet, jedoch bei den die späteren Entwicklungsstadien darstellenden Figuren 1—5 auf Taf. 6 weggelassen. Fig. 1 auf Taf 6 zeigt ein etwas älteres Stadium mit beginnender Ausbildung der sekundären Loben und Sättel und der Lateralloben. Herzblase bereits angelegt, Cölom dagegen noch nicht. Abbildung Fig. 4 auf Taf. 1 stellt ein ähnliches Stadium, ein Übergangsstadium der »*T. mülleri*« zur »*krohnii*« von oben gesehen dar (vom Scheitelpol aus), bei dem die Ausbildung des wellenförmigen Verlaufes des longitudinalen Wimperkranzes noch nicht sehr vorgeschritten ist. Sehr deutlich ist das bereits in meiner ersten Abhandlung (22) p. 69/70 ausführlich erörterte Verhalten der Scheitelplatte zu den Wimperkränzen zu erkennen. Herzblase noch ganz in der Nähe des Hydroporus, an der Ursprungsstelle, deutlich zu sehen.

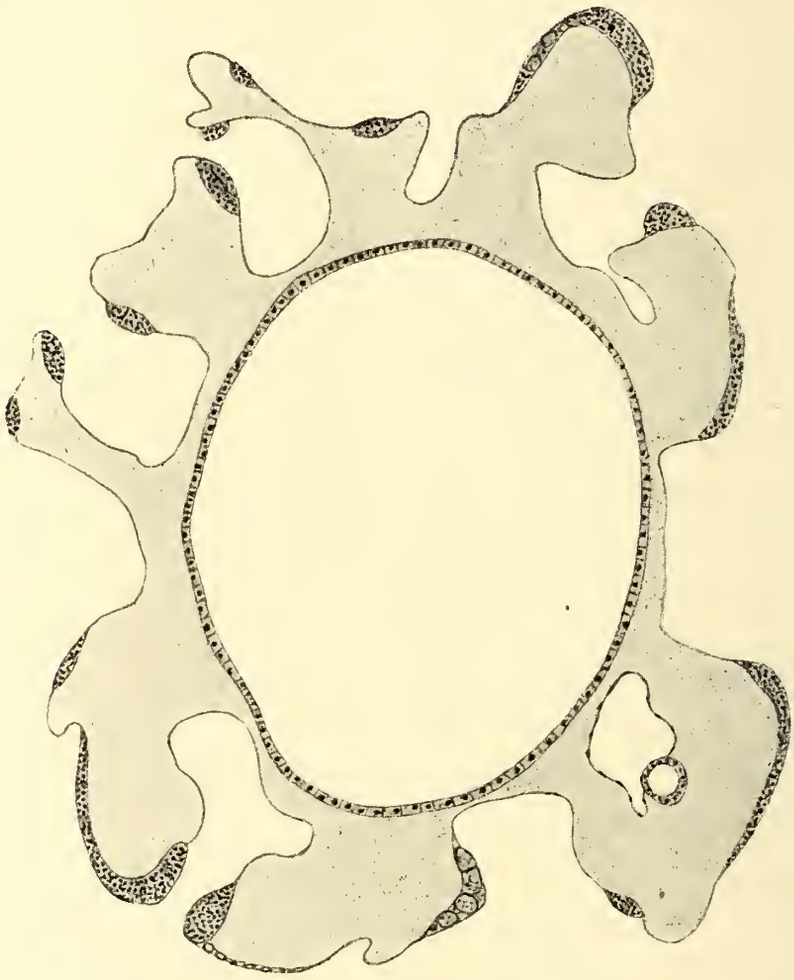


Textfig. A.
Habitusbild eines älteren *Tornaria mülleri*-Stadiums.
(Man beachte die Herzblase neben dem Hydroporus und das Rumpfcoelom zu beiden Seiten des Magens.)

Die Figg. 2 u. 3 sowie 5 stellen das typische Stadium der »*Tornaria krohnii*« dar, mit 3—5 Paaren sekundärer Loben, den Lateralloben, hohem schmalen Sattel des Ventralbandes (Fig. 3), sekundärem Wimperring, Hydrocöl mächtig entwickelt, Rumpfcölom und Herzblase gut ausgebildet. Fig. 5 stellt ein solches Stadium vom Scheitelpol gesehen vor und entspricht dem jüngeren Stadium Fig. 4 und dem in meiner ersten Arbeit auf Taf. 5, Fig. 21 abgebildeten der »*T. mülleri*«. Textfig. B zeigt einen Horizontalschnitt durch ein solches Stadium. Außen das Ectoderm mit den an vielen Stellen getroffenen Wimperkränzen, innen der im Durchschnitt fast kreisförmige oder ovale Darm, zwischen beiden im Blastocöl der Ausführungsgang des Hydrocöls (mit kleinem Lumen) und demselben angelagert die Herzblase (großes Lumen, Plattenepithel). Bezüglich einiger

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

histologischer, dieses Stadium betreffender Details sei auf die Ausführungen p. 281 ff. verwiesen. Textfig. C zeigt in schematischer Weise den Verlauf der Wimperschnüre im Stadium der »*Tornaria krohnii*« auf Dorsal- und Ventralseite, wobei die sekundären Loben und Sättel, um das Bild nicht unnötig zu komplizieren, nur angedeutet sind. Die Oberfläche der Tornarie ist als Cylinderfläche gedacht und diese aufgerollt, der Verlauf der Wimperschnüre, wenn ich mich so ausdrücken darf, nach Art der Mercatorprojec-

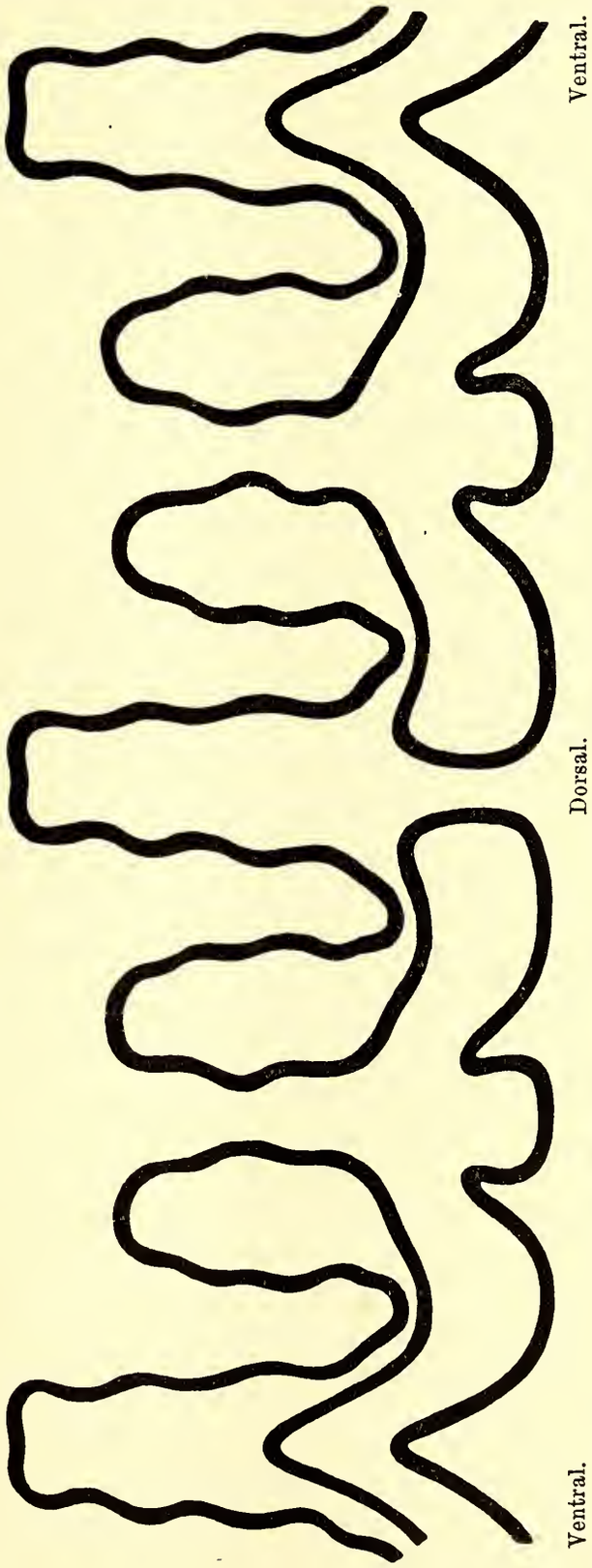


Textfig. B.
Querschnitt durch ein *Tornaria Krohnii*-Stadium.
(Rechts unten Herzblase [mit weitem Lumen], daneben der Ausführungsgang des Hydrocoels [mit engem Lumen].)

tion dargestellt. Dieses Schema erwies sich bei Anfertigung der höchst komplizierten Zeichnungen z. B. Fig. 5 auf Taf. 6 als sehr förderlich, da dadurch das Verständnis in den Verlauf der Wimperkränze bei ein und demselben Individuum auf Rücken- und Bauchseite sowie der Vergleich der Wimperschnüre mit jenen anderer ähnlicher Tornarien sehr erleichtert wurde. Man erkennt sofort den Unterschied des Verlaufes der Wimperstränge auf Dorsal- und Ventralseite. Ventral: das ankerförmige Präoralfeld mit einem Mittelstreifen und rechtem und linkem Sattel. Das

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

Dorsalfeld, ähnlich gestaltet, gleichfalls mit 1 Muskelstreifen und 2 Sätteln, erstreckt sich weiter nach abwärts und geht schließlich zu beiden Seiten in das Ventralband über. Schließlich sei noch auf den hohen, schmalen Ventralsattel und die Lateralloben hingewiesen. Bezüglich der genaueren Schilderung des Verlaufes der Wimperschnüre im Stadium der *T. krohnii*, der ja im Prinzip mit jenem im »*T. mülleri*«-Stadium übereinstimmt, verweise ich auf die Ausführungen in meiner ersten Abhandlung (p. 65).



Textfig. C.
Schematische Darstellung des Verlaufes der longitudinalen Wimperschnüre im *Tornaria Krohnii*-Stadium.

Die Entwicklung der Herzblase.

Die Herzblase der *Tornaria* wurde zuerst, im Jahre 1867, von Fritz Müller (3) beobachtet. Keferstein teilt aus einem Briefe dieses Forschers mit, daß »er bei Tornarien ein pulsierendes Herz entdeckt habe«[1].

Metschnikoff (4) beschreibt das Herz als eine unpaare bläschenförmige Bildung. »Diese Herzanlage erscheint in Form eines runden, mit dünnen Wandungen bzw. einer geräumigen abgeschlossenen Höhle versehenen Bläschens, welches neben dem Wassergefäßschlauch vor der Ausmündungsstelle desselben liegt.« Und bei

[1] Zitiert nach Spengel. Ich habe die Originalangabe in der Literatur nicht finden können.

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

einem späteren Stadium: »das Herz besteht aus einem gewundenen wurstförmigen Schlauche . . .« — Agassiz (5) beschränkt sich bezüglich des Herzens auf einige beiläufige Bemerkungen, die mit den Angaben Müllers und Metschnikoffs übereinstimmen. Spengel (5a) schreibt 1877: »Das Herz tritt als eine Verdickung der Epidermis neben dem Rüsselporus auf.«

Nach Bateson (6, 7) entsteht das Herz (»sac of proboscis gland«) in folgender Weise: »In *Balanoglossus kowalewskii*, at about the age of two gill slits, a space appears in the proliferation of mesoblast lying dorsal to the anterior end of the notochord . . . This space is the first rudiment of the sac of the proboscis gland. Soon after its appearance it becomes enclosed in a membrane which is added first at the posterior part of the sac. Its cavity is therefore a tissue space arising in the wall of the body cavity and it is in communication with the body cavity by means of the interstices between the cells bounding its anterior end.« Und weiter: »The heart arises in animals with three pairs of gill slits as a horizontal split in the tissue between the notochord and the sac of the proboscis. Whether the heart is originally in connection with the dorsal vessel or not could not be determined.«

Bourne (8) macht an Hand einiger Abbildungen von Querschnitten Angaben über die Entstehung des Herzens. »An examination of Fig. 7 and 8 shows that it is formed as an invagination of the ectoderm just above and to one side of the proboscis pore.« Ich stimme jedoch Spengel (p. 420) bei, der meint, daß diese Angabe nicht einwandfrei ist, indem gerade an der kritischen Stelle (Taf. VII, Fig. 7) bei »V« eine Verletzung der Epidermis vorzuliegen scheint. Interessant ist ferner Fig. 19, darstellend die Herzblase eines späteren Stadiums. Das Herz liegt als geschlossener Sack innerhalb der Rüsseldrüse. »It is completely closed and does not communicate with the bloodsystem nor with the proboscis cavity.«

Nach Morgan (9) hat das Herz eine andere Art der Entstehung. Er bildet auf Taf. XXV in Fig. 13 u. 14 eine in der Nähe des Hydroporus gelegene Zellmasse ab, die er als Anlage der »proboscis vesicle« ansieht. »It is not possible to say with absolute certainty, from what layer these cells arise. The come neither from the digestive tract nor from the anterior enterocoel, but it is possible that they may come either from the ectoderm or from mesenchyme cells. Spengel described them as having an ectodermic origin. On the contrary all the evidence I can get gives strong probability that they really come from one (or more) mesenchyme cells which were applied to the inner surface of the ectoderm. Later this cell mass moves inwards, the cells arrange themselves around a central cavity;

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

and the vesicle then applies itself to the anterior enterocoel between its two horns.«

Nach Spengel (10) entsteht die Herzblase durch örtliche Vermehrung von Zellen des Ectoblasts, die nicht nur in innigstem Zusammenhang mit diesem stehen, sondern zu ihm gehören und sich erst später, nämlich als eine bereits bläschenförmig gewordene Anlage davon ablösen. Es besteht für Spengel kein Zweifel an der ectoblastischen Herkunft der Herzblase. Leider ist aber gerade diese »zweifellose« Angabe nicht recht sicher, denn der entscheidende Schnitt ist — nach Spengels eigner Meinung — in einer Weise abgebildet (Taf. XXIII, Fig. 24), »welche die Beweiskraft der Figur abschwächt« (p. 419).

Auch in seiner zweiten großen Arbeit widmet Morgan (11) der Entwicklung der Herzblase eine ausführliche Besprechung. Besonders wichtig ist seine Fig. 10 auf Taf. III. Zwischen Darm und Ectoderm ist das Hydrocöl im Schnitt getroffen. »Between the ectodermal body-wall and the mesodermal wall of the body-cavity is found a collection of what seems to be mesenchyme cells. These are attached on one side to the ectoderm by pseudopodial-like projections on the inner side to the wall of the body cavity and to one another by similar processes. In every respect these cells resemble the mesenchyme cells of the blastocoel and show no trace of origin from either the mesoderm of the body cavity on one side or from the ectoderm on the other. The cells are, I think, the beginning of the proboscis vesicle.« — Trotzdem sich Morgan der Unsicherheit seiner Angaben bewußt ist, hält er gegenüber Spengel an der bereits in seiner ersten Arbeit (9) aufgestellten Behauptung des mesenchymatischen Ursprungs der Herzblase fest, gibt aber die Möglichkeit einer zweifachen Entstehungsweise dieses Organs — aus dem Mesenchym einerseits, dem Ectoderm andrerseits — zu.

Dawydoff (14) macht in seiner kurzen Mitteilung über die Regeneration der Eichel bei den Enteropneusten betreffs der Entstehung der Herzblase folgende Angaben: »Von dem Cölom schnürt sich an der Dorsalseite der Eichel ein hohles blindes Bläschen ab, welches sich durch Wucherung in der Richtung nach der Chorda hin ausbreitet und von der Cölomhöhle von allen Seiten wie von einem Hufeisen umfaßt wird. Hierauf stülpt sich die der Chorda zugekehrte Wand des Bläschens nach innen ein und in der durch die Invagination gebildeten Rinne entwickelt sich ein Blutsinus, d. h. ihre Höhlung ist die Höhlung des unverschlossenen Herzens, welches noch keine eigene Muskelschicht besitzt. Die Rolle des letzteren ersetzt in physiologischer Hinsicht die mit Muskulatur reichlich versehene invaginierte Wand des erwähnten Bläschens. Letzteres können

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

wir selbstverständlich als Pericardium ansehen. Die von Schimkewitsch im Jahre 1889 ausgesprochene Vermutung von dem cölomatischen Ursprung der Herzblase wird demnach durch diejenigen Tatsachen, die bei der Untersuchung des Regenerationsprozesses zutage treten, vollauf bestätigt.« (Auch spricht sich Dawydoff auf Grund dieses Befundes zugunsten einer Verwandtschaft zwischen Enteropneusten und Tunicaten aus.)

Auch Ritter (13) kommt zu ähnlichen Ergebnissen wie Dawydoff. »The heart is the ventral wall of the pericardium pocketed into the pericardial cavity, the mouth of the pocket remainnig open backward and laterally, though narrowly, to form the main vessel. In a word, the heart is constructed on the principle of the tunicate heart.«

In einer zweiten kleinen Arbeit bespricht Dawydoff (16) neuerdings die Entstehung der Herzblase bei Regeneration und hält seine ersten Befunde aufrecht. Ferner behauptet er, daß die Herzblase der Enteropneusten paarig angelegt werde.

Auch in seiner ausführlichen Darstellung über den Regenerationsprozeß sagt Dawydoff (17) neuerlich, daß der typische Regenerationsmodus des Cardiopericards darin bestehe, daß auf der dorsalen Seite des Rüsselcöloms sich von seiner Wand ein kleines Bläschen durch Evagination des Peritoneums oder Faltenbildung abschnüre.

Fassen wir die bisherigen Angaben kurz zusammen, so ergibt sich folgendes:

Nach Spengel hat die Herzblase ectodermale Entstehung, als kleine Wucherung des Ectoblasts neben dem Eichelporus.

Nach Morgan erfolgt die Bildung des Herzens durch Zusammentreten von Mesenchymzellen unsicherer Provenienz an dieser Stelle.

Nach Dawydoff wird die Herzblase durch Abschnürung vom Cölom gebildet. Die Meinungen der Autoren divergieren hier ebenso sehr, wie wir dies bei Erörterung der Bildung des Kragencöloms finden werden.

Ich habe dieser strittigen Frage die größte Aufmerksamkeit gewidmet und bin zu folgendem Ergebnis gelangt: Die Herzblase entsteht bei *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. im Stadium der *Tornaria mülleri* etwa gleichzeitig oder etwas später als das Rumpfcölom in unmittelbarer Nähe des Hydroporus und ist ectodermaler Herkunft. In Abbildung Fig. 8, Taf. 7 ist die erste Anlage der Herzblase, in Fig. 9a und b ein nur wenig älteres Stadium derselben dargestellt. Die Anlage des Herzens erfolgt also so, wie Spengel angab, durch eine kleine Wucherung des Ectoderms neben dem Hydroporus. Die Übereinstimmung zwischen meiner Fig. 8 und Spengels Abbildung

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

Fig. 24 auf Taf. XXIII ist geradezu auffallend. Es besteht nur der allerdings sehr wichtige Unterschied, daß der von mir abgebildete Schnitt viel dünner und die Herzanlage von dem ectodermalen Epithel nicht durch jene »die Beweiskraft seiner Figur beeinträchtigende Linie« abgegrenzt ist, sondern eben deutlich als zapfenförmige Verdickung des Ectoderms hervortritt. — Auch auf meinen Präparaten lassen sich an der ersten Herzanlage keine »Zellgrenzen, weder im Zäpfchen, noch in der Epidermis erkennen«, sondern nur die Kerne, und eine kleiner Hohlraum, der jedoch unzweifelhaft zwischen den Zellen liegt. Die Kerne des Ectoderms und der Herzanlage selbst sind ziemlich gleich groß und lassen keine größeren Unterschiede erkennen, wie solche von Spengel beobachtet wurden. — In Fig. 10 auf Taf. 7 ist neben der bereits etwas größeren Herzblase der Ausführungsgang des Hydrocöls unmittelbar neben dem Hydroporus im Schnitt getroffen. Auch Fig. 11 stellt ein ähnliches, vielleicht um ein geringes älteres Stadium der Herzblase dar, die nun schon aus zahlreichen Zellen besteht, aber noch immer in Zusammenhang mit dem Ectoderm — ebenso wie bei Fig. 10 — steht. Es scheinen bezüglich der Loslösung der Herzblase ziemlich starke individuelle Schwankungen zu bestehen, indem sich dieselbe bald sehr früh — nur aus wenigen Zellen (Fig. 15, Taf. 7) bestehend — oder später — bereits ziemlich groß geworden und aus zahlreichen Zellen sich zusammensetzend — loslöst (Fig. 12 u. 13). — Von einer mesenchymatischen Entstehung der Herzblase kann bei *B. c.* keine Rede sein, schon aus dem einfachen Grunde, weil im Stadium der »*Tornaria mülleri*« im ganzen Blastocöl nur ganz wenige Mesenchymzellen vorhanden sind, die gleichmäßig verstreut sind. Keine Spur davon, daß auch nur annähernd so viele Mesenchymzellen vorhanden wären, als wie von Morgan (11) auf Taf. III, Fig. 10 abgebildet. Ich bemerke für das Folgende, daß ich mich hier auf die allernotwendigsten Abbildungen beschränken kann, da hier seitens Spengels, zum geringeren Teile seitens Morgans vortreffliche Abbildungen vorliegen, auf die ich hier verweisen kann. — (Spengel, Taf. XXIII, Fig. 25, Morgan, Taf. XXV, Fig. 17.)

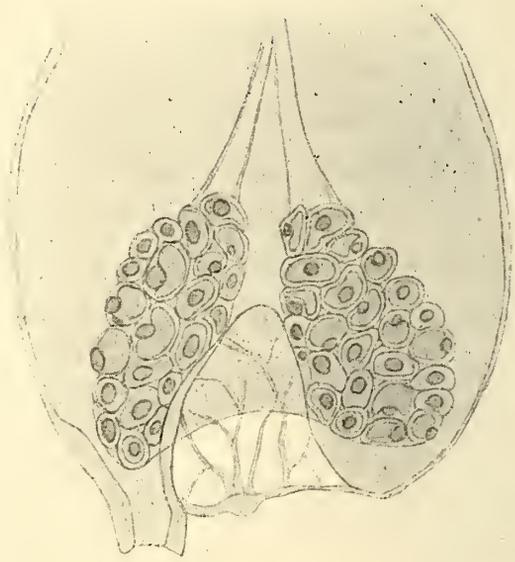
Das Bläschen, welches anfänglich unmittelbar neben dem Hydroporus lag, verläßt nun seine Ursprungsstelle und rückt von der Peripherie fort, längs des Ausführungsgangs des Hydrocöls. (Taf. 7, Fig. 12, 13, 14, vgl. ferner Taf. 6, Fig. 2, 3, 4.) In diesem Stadium zeigt die bereits etwas größer und rundlich ellipsoidisch gewordene Herzblase auf der Ventralseite einige Muskelfasern, wie dies auch Spengel in Fig. 26 auf Taf. XXIII abgebildet hat. In welchem Verhältnis die Kerne der Wand des Bläschens zu diesen Muskelfasern stehen, ob tatsächlich, wie Spengel annimmt, zu jeder dieser Fasern ein Kern der Wand gehört, konnte ich

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

in diesen Stadien mit Sicherheit nicht feststellen. (Spengel, Taf. XXIII, Fig. 30.) Deutlich konnte ich die Querschnitte der Muskelfasern erst in einem etwas späteren Stadium beobachten, wo sie an der Innenfläche der Herzblasenwand hervortreten. Gleichzeitig mit dem Wegrücken der Herzblase von der Peripherie bildet sich die bereits von Spengel beobachtete und in Fig. 27—31, Taf. XXIII vortrefflich abgebildete (vgl. auch Morgans Fig. 17, Taf. XXV) Aussackung des Hydrocöls aus.

Diese blinde Aussackung wird immer größer, so daß die Herzblase in eine Nische des Hydrocöls zu liegen kommt und von beiden Seiten vom Hydrocöl umfaßt wird, »wie das Pferd zwischen den Beinen des Reiters«. (Taf. 7, Fig. 16 u. 17, ferner Textfig. D.) Die Herzblase zeigt in diesem Stadium an der Ventralwand die bereits von Spengel erwähn-

Textfig. D.
Herzblase, dem Hydrocöl angelagert. Längsschnitt.



Textfig. E.
Skizze der Rüsseldrüse, des Herzens und des Hydroporus eines *Tornaria krohnii*-Stadiums nach dem Leben.

ten, ins Lumen des Herzbläschens ziemlich weit vorspringenden Zellen. Vergleiche damit Spengels den Verhältnissen bei *B. c.* vollständig entsprechende schöne Abbildungen auf Taf. 24, Fig. 67, 68, besonders 70—73. — Ein Teil der Wand des Hydrocöls wird über den vorderen Teil der Herzblase herabgezogen, während der rückwärtige freiliegt. Textfig. E stellt dies dar, nach dem Leben skizziert (vielleicht, wie ich gestehen muß, nicht völlig genau, da bei dem nicht immer ganz durchsichtigen Objekte die Verhältnisse im Leben sehr schwierig zu beobachten sind). Spengels Abbildungen Taf. XXIII, Fig. 28, 29, 31, 32 und 34 illustrieren dies so an-

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

schaulich, daß ich von neuerlichen Abbildungen nach Präparaten absehen zu dürfen glaube. — Herzblase und Hydrocöl liegen einander an der Dorsalseite anfänglich ganz an (Textfig. D), später heben sich die beiden angrenzenden Wände voneinander ab, und es tritt ein Hohlraum zwischen beide, der sich allmählich vergrößert. Dies ist der primäre (centrale) Blutraum (»proboscis blood vessel«) der Autoren. Über diesen Blutraum ist von Agassiz, Metschnikoff, Spengel und Morgan viel geschrieben worden, ohne daß man behaupten könnte, daß die Verhältnisse dadurch einigermaßen aufgeklärt worden wären. Der Hohlraum steht in offener Verbindung mit dem Blastocöl und ist ein Teil desselben. Seine Wand wird einerseits von der Herzblase, andererseits vom Hydrocöl begrenzt. (Taf. 7, Fig. 20, 21, 22, 23a.) Der Hohlraum ist nach Spengel von einer Flüssigkeit und mesenchymatischen Zellen erfüllt. Ich habe darin niemals oder nur ganz vereinzelte mesenchymatische Zellen gefunden, vielmehr diesen Spalt nur von jener eigentümlichen faserförmigen oder netzartigen gelatinösen Bildung erfüllt gefunden, von der das ganze Blastocöl überhaupt ausgefüllt wird. Auf mit Delaf.-Hämatoxylin intensiv gefärbten Schnitten treten diese Faserzüge ganz deutlich als dunkelblaue schleimartige Stränge hervor. (Vgl. bes. Taf. 7, Fig. 23a u. 21.) Ähnliche »fadenförmige Züge« hat auch Spengel bei *Tornaria grenacheri* (Taf. XXIV, Fig. 87) beobachtet. Bourne (8) schreibt: »The blood which fills the heart is bounded by the gelatinous-like substance filling the cavity of the blastocoel.« (Taf. VIII, Fig. 19.) — Daß dieser Hohlraum identisch ist mit dem Blutraum, der beim erwachsenen Tiere die Herzblase begrenzt, kann wohl keinem Zweifel unterliegen. — Die Herzblase zeigt an der ventralen Wand, in dem in Textfig. D und Taf. 7, Abb. 19 abgebildeten Stadium jene bereits von Spengel abgebildeten (Taf. XXIV, Fig. 67 u. 74) weit ins Lumen vorspringenden Zellen. An dieser Stelle, wo das Hydrocöl und die Herzblase sich von außen berühren, findet an der Innenwand des Hydrocöls gleichfalls eine Zellwucherung statt. Zuerst bildet sich hier ein Haufen von weit ins Lumen des Hydrocöls vorspringender Zellen von unregelmäßiger Anordnung. Dann werden die Zellen länglich, elliptisch oder zapfenförmig, mit verhältnismäßig großem Kern. Zwischen ihnen treten Hohlräume und Faserzüge auf. Sie selbst nehmen einen eigentümlich drüsenartigen Charakter an (Taf. 7, Fig. 18, 20, 21, 22, 23a u. b, Taf. 8, Fig. 24—27). Es ist dies der Anfang der Bildung der »Rüsseldrüse«.

Im Stadium der *Tornaria krohnii* liegt die Herzblase noch ganz unterhalb und außerhalb dieser Rüsseldrüse (vgl. Taf. 7, Fig. 18, 19 u. 21). Sehr bald wuchert jedoch die Herzblase in dieselbe hinein oder besser wird

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

von ihr, die viel größer geworden, zum großen Teil eingeschlossen. (Vgl. Taf. 7, Fig. 20, 22, 23 und besonders die Schnittserie auf Taf. 8, Fig. 24 bis 27.) In das Lumen des Hydrocöls springen die Zellen der Rüsseldrüse wie ein halbkugeliges Gebilde mit unregelmäßiger Oberfläche oder wie eine traubenförmige oder blumenkohlartige Bildung (bes. Taf. 6, Fig. 22 u. 23b) vor. (Einzelne ihrer Zellkerne sind hellglänzend und im lebenden Objekt deutlich wahrnehmbar, ebenso wie die eigentümliche narbige Struktur des Gewebes.) Die Herzblase liegt später im »eingekerbten Stadium« als ein zweizipfeliger wurstförmiger Schlauch zum Teil ganz innerhalb der Rüsseldrüse. Ich habe hier mit Absicht zahlreiche Abbildungen gegeben, da die Darstellung der Autoren in bezug auf diese Verhältnisse an Klarheit manches zu wünschen übrig läßt. Sehr instruktiv und mit meinen Befunden sehr gut übereinstimmend ist die Bournesche Abbildung, Taf. VIII, Fig. 19 nach einem Präparate und einer Zeichnung Weldons. (Vgl. auch Spengels Fig. 65, 76, 87 auf Taf. XXIV und Morgans (9) Taf. XXV, Fig. 21—25.) Morgans Figur auf Taf. IV, Nr. 32A entspricht sehr gut meiner Abbildung Taf. 7, Fig. 22. — Ich füge noch hinzu, daß das Epithel der Herzblasenwand, wo sie an die Rüsseldrüse angrenzt, nicht immer deutlich zu sehen ist. Oft geht die Herzblase scheinbar ohne scharfe Grenze in den durch Faserzüge erfüllten primären Blutraum über. (Vgl. Taf. 7, Fig. 20 u. 23a, ferner den 2. Schnitt der Serie auf Taf. 8, Fig. 25, ferner Morgans Figuren auf Taf. XXV.)

Die Bildung des zweiten Cölomsäckchenpaares (des Kragencöloms).

Die Entstehung des Kragencöloms ist einer der strittigsten Punkte in der Entwicklungsgeschichte der Enteropneusten. Korschelt und Heider (18) haben in ihrem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte (Allg. Teil, 4. Lief. 1910) eine übersichtliche Zusammenstellung der einander vollständig widersprechenden Angaben der Autoren gegeben und die 5 verschiedenen Typen der Cölombildung durch 5 schematische Abbildungen sehr anschaulich dargestellt (p. 284, Fig. 185). Die genannten Autoren meinen zwar, sie »hätten keine Ursache, an der Richtigkeit dieser verschiedenen Angaben zu zweifeln — wenngleich vielleicht in einzelnen Punkten spätere Korrekturen eintreten mögen«, und halten die Cölombildung »in einer kleinen gut begrenzten Gruppe« tatsächlich für so variabel. Aber Spengel (20) ist doch der Ansicht, daß es wenig wahrscheinlich sei, daß bei den Enteropneusten wirklich so verschiedene Bildungsweisen des Cöloms vorkommen sollten. Und dieser Meinung bin auch ich.

Bezüglich der älteren Literatur über die Entstehung des Kragencöloms verweise ich auf Spengels Zusammenfassende Übersicht (p. 425ff.), um

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

die Tatsachen nicht nochmals wiederholen zu müssen. Die 5 Typen der Cölombildung, wie sie sich auf Grund der Angaben der Autoren ergeben, lassen sich folgendermaßen kurz charakterisieren:

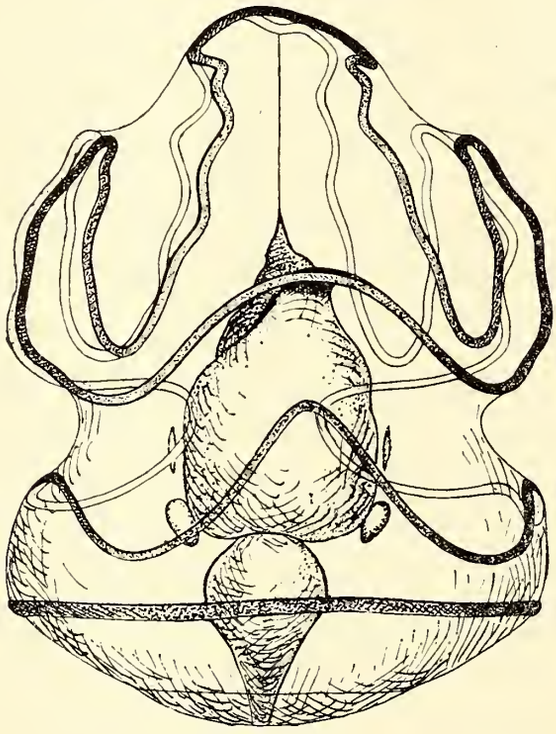
1. Divertikelbildung vom Urdarm aus (Bateson) bei *Balanoglossus kowalewskii* so zwar, daß beide Paare von Cölomsäckchen sich unabhängig voneinander aus der Darmwand ausstülpen.
2. Divertikelbildung vom Urdarm aus (Davis) bei *Dolichoglossus pusillus*. Die Cölomsäckchen sind Fortsetzungen der nach hinten gerichteten Ränder des Eichelcöloms und an die vordere Cölomblase angeschlossen.
3. Divertikelbildung vom Urdarme aus (Bourne und Spengel) für verschiedene Tornarien. Aus dem paarigen Rumpfcölom gliedert sich ein vorderes Paar von Bläschen als Anlage des Kragencöloms ab.
4. Solide Zellproliferation (Morgan) für die *Tornaria* von Neuengland. Das Kragencölom entsteht durch paarige Zellwucherungen an den Seiten des Magens (das Rumpfcölom durch solide Ausstülpung des Intestinums).
5. Zusammentreten von Mesenchymzellen (Morgan) für die *Tornaria* von den Bahamas. Beide Cölomsäckchenpaare entstehen durch Zusammentreten von Mesenchymzellen unsicherer Herkunft, ohne Beteiligung des Endoblasts.

Begreiflicherweise habe ich dieser Frage ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet und kann auf Grund übereinstimmender Befunde an zahlreichen Schnittserien mit voller Sicherheit feststellen: Bei *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. erfolgt die Bildung des Kragencöloms im Stadium der *Tornaria krohnii* oder etwas später. Das paarige Rumpfcölom schnürt je ein vorderes Bläschen ab, das zum Kragencölom wird. Die Cölombildung erfolgt hier also nach dem von Bourne u. Spengel angegebenen Modus, nach dem in Fig. 185 C veranschaulichten Typus von Korschelt u. Heider (18).

Nach meinen eigenen Beobachtungen muß ich mich, was die Entstehung der Kragencölome betrifft, durchaus auf die Seite von Bourne (8) und Spengel (10) stellen. Bei *Balanoglossus clavigerus* erfolgt im Stadium der *Tornaria krohnii* oder etwas später die Bildung des Kragencöloms dadurch, daß vom paarigen Rumpfcölom sich ein vorderes Bläschenpaar als Kragencölom abgliedert. Im Übergangsstadium von *Tornaria krohnii* (Textfig. F) zum eingekerbten Stadium sind die Kragencölome schon deutlich, aber doch noch viel kleiner als die Rumpfcölome ausgebildet. Man vgl. auch die einen Längsschnitt durch ein vorgeschrittenes

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

Tornaria krohnii-Stadium darstellende Abbildung Taf. 9, Fig. 36, bei welchem die 4 Cölomsäckchen bereits ausgebildet sind. Die Rumpfcölome sind verhältnismäßig groß, die Kragencölome, soeben abgeschnürt, noch ziemlich klein. (Vgl. Morgans (9) Fig. 36 auf Taf. XXXVI, die ganz entsprechend ist.) Im »eingekerbten« Stadium sind die Kragencölome schon gut ausgebildet, mit deutlichem Lumen, allerdings immer viel kleiner als die Rumpfcölome. (Vgl. Textfig. G, H, M u. N, ferner Taf. IV, Fig. 47.) Der Vorgang der Abschnürung wird durch eine in Textfig. G dargestellte Serie von aufeinanderfolgenden Schnitten durch ein vorgeschrittenes *Tornaria krohnii*-Stadium dargestellt, die kaum einer näheren Erläuterung bedürfen. — In bezug auf einige Details stimmen meine Befunde nicht völlig mit Spengels Angaben überein. So ist z. B. für die adriatische Form die Behauptung Spengels nicht zutreffend, daß lange Zeit nur ein geringer Größenunterschied zwischen Kragen- und Rumpfcölom besteht und beide verhältnismäßig kurz bleiben. Vielmehr ist hier die Sache so, daß das Rumpfcölom sehr viel mehr als das Kragencölom in die Länge wächst und dasselbe längere Zeit hindurch an Länge um ein Bedeutendes übertrifft. (Vgl. hierzu Textfig. G, H, M, N, ferner Taf. 9, Fig. 47.) Bei der Bildung des Cöloms herrscht, wie Spengel ganz richtig betont, »eine sehr große Mannigfaltigkeit und Unregelmäßigkeit in den Gestalten und Dimensionen der Anlagen, die so groß ist, daß man unmöglich alle einzelnen Fälle abbilden und beschreiben kann«. Anfänglich liegen die Rumpfcölome als mehr oder minder platte Säckchen zu beiden Seiten des Darmes (Taf. 9, Fig. 46). Bald beginnen sie jedoch den Darm zu umwachsen. (Textfig. L.) Die gegenüberliegenden Cölome stoßen nun auf Bauch- und Rückenseite allmählich zusammen. Bald sind sie als Platten fast ohne Lumen, bald als Bläschen mit weitem oder engem Lumen ausgebildet, bald liegen sie dem Darme enge an, bald liegen sie in ziemlich weitem Abstande von ihm. Das Epithel derselben ist ein



Textfig. F.
Übergangsstadium der regressiven Entwicklung angehörend. Habitusbild.
(Abschnürung des Kragencöloms vom Rumpfcölom.)

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

Pflasterepithel mit ganz kleinen polygonal gestalteten Zellen. Muskulatur bildet sich an denselben verhältnismäßig spät aus, und zwar zunächst an der Splanchnopleura (angedeutet in Fig. 47 auf Taf. 9).

Ich möchte dieses Kapitel nicht abschließen, ohne auf einige interessante Beobachtungen, deren Deutung sehr schwer fiel, wenigstens beiläufig hinzuweisen. In der Regel herrscht bei der Cölombildung der gegeschilderte Vorgang der Abschnürung des Kragencöloms vom Rumpfcölom vor. Das konnte mit voller Sicherheit an einer großen Anzahl von Fällen festgestellt werden. — In zwei Fällen jedoch schien es mir nicht ausgeschlossen, daß das Kragencölom ganz unabhängig vom Rumpf-

Textfig. G.

5 Längsschnitte (*a—e*) einer Serie durch ein vorgeschrittenes *Tornaria krohnii*-Stadium.

(Abschnürung des Kragencöloms vom Rumpfcölom.)

cölom sich bilde, und zwar durch selbständige Abschnürung vom Urdarm. (Modus Bateson, für *Balanoglossus kowalewskii* angegeben.) Bei wiederholter sorgfältiger Prüfung der Präparate bin ich jedoch zum Schlusse gelangt, daß auch in diesen beiden Fällen die Bildung des Cöloms nach oben festgestellter Regel erfolgt, aber durch Anlagerung der Cölomsäckchen an den Darm und teilweise Überlagerung desselben durch die neugebildeten Kragencölome nur schwerer zu erkennen und etwas verschleiert ist. Immerhin glaubte ich diese Befunde nicht gänzlich unerwähnt lassen zu sollen, da die so sehr divergierenden Angaben der Autoren gerade bezüglich der Bildung des Kragencöloms die Annahme nahelegen, daß bei Beurteilung mancher Präparate falsche Deutungen unterlaufen sein

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

mögen. Es müßten eben alle verschiedenen einzelnen Fälle der Entstehung des Kragencöloms sorgfältig überprüft werden, bevor zugegeben werden kann, daß die Cölombildung bei den Enteropneusten — bei einer kleinen Gruppe auf 5 verschiedene Weisen — tatsächlich so variabel ist. Jedenfalls stünde dieses Verhalten ohne Analogon in der Tierreihe da.

Die regressive Entwicklung bis zur Metamorphose.

Das »eingekerbte« Stadium.

Über diese von mir als »regressiv« bezeichnete (vgl. meine Ausführungen im ersten Teil (22) p. 46) Entwicklungsperiode der Enteropneusten liegen in der Literatur nur sehr wenige Angaben vor.

Metschnikoff (4) bildet auf Taf. XIII, Fig. 3 ein Stadium ab, das wohl in diese Entwicklungsperiode des *Balanoglossus* fallen dürfte. (Ein Teil der Wimperschnüre ist in dieser sonst sehr guten Abbildung — mit oder ohne Absicht — weggelassen.) Die Larve hat bereits die diesem Lebensabschnitt eigentümliche Form angenommen, die Wimperschnüre sind nicht mehr wellenförmig, sondern verlaufen gradlinig, das muskulöse Hydrocöl, das Herz und die Rüsseldrüse sind gut entwickelt, die Rumpfcölome sind stark ausgebildet und liegen als breite Platten zu beiden Seiten des Mitteldarms, auch das Kragencölom (*l'*) scheint bereits angelegt.

Die von Agassiz (5) abgebildeten Tornarien (Pl. I, Fig. 1, 2 u. 3) beziehen sich jedoch zweifellos auf diese Entwicklungsperiode. »The figures given in this paper precede immediately its transformation into young *Balanoglossus.*« In den erwähnten Figuren sind die Larven in einem Stadium abgebildet, das unserem »eingekerbten Stadium« entspricht. Die Larve ist keulenförmig verdickt, zeigt in der Mitte die charakteristische tiefe Einschnürung, die Wimperkränze tragen nur mehr Spuren des früheren wellenförmigen Verlaufes. Die beiden Cölome, über deren Entstehung Agassiz nur sehr unsichere Angaben gemacht hat, sind beiderseis des Darmes sehr gut ausgebildet. Der wichtigste Unterschied der Agassizschen Larve gegenüber den entsprechenden Entwicklungsstadien bei *Balanoglossus clavigerus* besteht nur darin, daß bei der ersteren mehrere Kiemenspalten bereits angelegt sind, während die Anlage derselben bei unserer Form erst nach der Metamorphose erfolgt.

Spengel schweigt sich über diese Entwicklungsperiode vollständig aus. Er hat zwar das *Tornaria krohnii*-Stadium sehr genau beobachtet und beschrieben, dann auch — allerdings mehr beiläufig — einige Em-

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

bryonen nach erfolgter Metamorphose. Aber gerade bezüglich der hier in Frage kommenden Übergangsstadien finden sich bei ihm keine Angaben. Spengel hat eben unterlassen die Larven zu züchten und nur die gelegentlich im Neapler und Messinaer Plankton auftretenden Entwicklungsstadien beschrieben, daher die klaffenden Lücken in seiner Darstellung.

Die wichtigsten Angaben über diese Entwicklungszeit der *Tornaria* verdanken wir Morgan (11). Allerdings beschreibt er und bildet er nur ein einziges ab von zahlreichen beobachteten der Metamorphose vorangehenden Übergangsstadien von dem *Tornaria krohnii*-Stadium zu jenem, das wir »eingekerbtes Stadium« nennen. — (Morgans Taf. I, Fig. 4.) »The outline of the larva is completely changed. Four prominent alterations may be noted, first, a decrease in size (as indicated in the relative sizes of the drawings). Secondly, about the middle of the larva one notices a deep constriction lying at the level of the horizontal limb of the anterior ciliated band. Thirdly, the posterior plate has bulged outwards and backwards so that instead of a flat plate it now presents a convex surface to the exterior. In the fourth place, it will be noticed that the digestive tract, which is still connected at (or near) the center of the posterior plate, has been pulled backwards during this period so that it now occupies a relatively different position in the interior of the larva.« Die longitudinalen, bei der Morganschen Form im *T. krohnii*-Stadium mit kleinen Tentakeln besetzten Wimperschnüre sind durch Schwinden derselben vereinfacht, obwohl ihr Verlauf noch immer deutlich wahrnehmbar. — Die Region zwischen der erwähnten Einschnürung und dem circulären Wimperkranz — die spätere Kragenregion des adulten Tieres — ist beträchtlich breiter geworden, der circuläre Wimperring selbst breiter und dicker, auch der zarte sekundäre Wimperring beobachtet (allerdings nur an den reihenförmig angeordneten Pigmentflecken kaum erkennbar). Das Ectoderm ist viel dicker, die Larve undurchsichtiger geworden, die ganze Oberfläche mit Pigmentflecken besät. Am Apex noch die halbmondförmigen Augen. Von den inneren Organen ist nur wenig zu erkennen. Der Darmkanal erscheint gegen früher nur insoweit verändert, als er eine Lageverschiebung erfahren hat; ferner sind die Kiementaschen angelegt, das Hydrocöl scheint größer geworden zu sein (in der Abbildung nur angedeutet). Kragen und Rumpfcölome wurden nur an Schnitten beobachtet, und wurde konstatiert, daß sie an Größe bedeutend zugenommen haben.

Ritter & Davis (15) beschäftigen sich in ihrer Arbeit über die Öcologie und Morphologie usw. der *Tornaria* besonders mit der Entstehung und physiologischen Bedeutung jener eigentümlichen gallertigen Substanz, die das Blastocöl erfüllt, und teilen die Entwicklung der Ente-

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

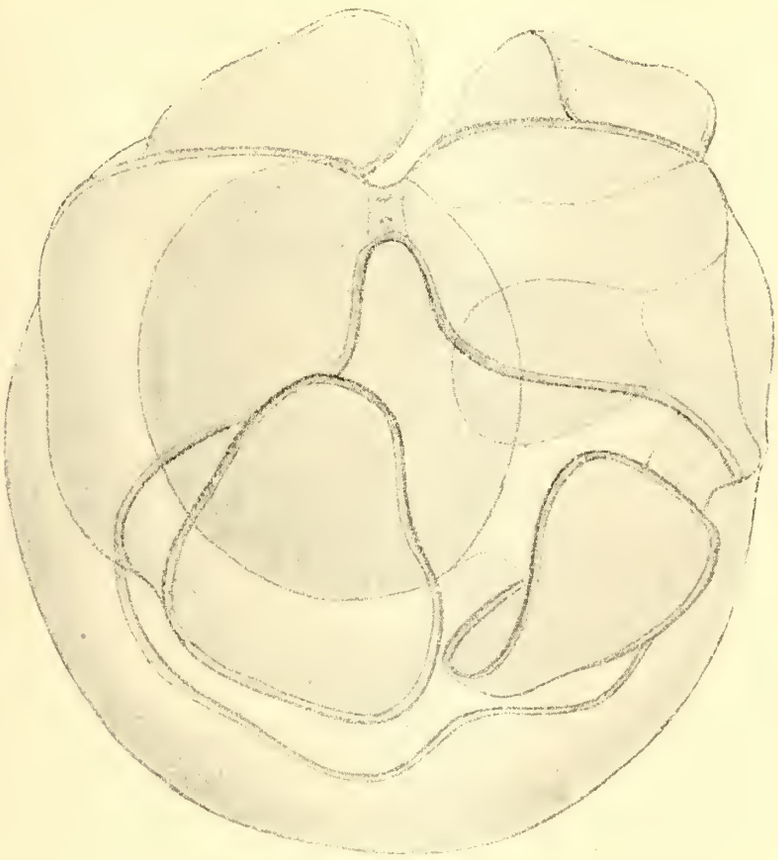
ropneusten — zum großen Teil auf Grund der Morganschen Befunde — in die in der Literaturübersicht des ersten Teiles (22) und auf p. 44 erwähnten 3 Entwicklungsperioden ein.

Mit dem Stadium der *Tornaria krohnii* ist, wie bereits oben erwähnt, der Höhepunkt des pelagischen Lebens von *Balanoglossus clavigerus* erreicht. Die Larve zeigt alle typischen Larvencharaktere in voller Entwicklung, hat ihr Maximum an Körpergröße erreicht, der Verlauf des longitudinalen Wimperkranzes hat durch Ausbildung der sekundären Loben und Sättel, sowie der Lateralloben seinen höchsten Grad der Kompliziertheit erlangt. Die Cölome sind bereits vollständig angelegt, die Herzblase ausgebildet. — In der nun folgenden Periode, die ich als jene der »regressiven Entwicklung« bezeichnet habe, ist die Larve weitgehenden morphologischen Veränderungen unterworfen. Im ganzen läßt sich dieser Lebensabschnitt dadurch kennzeichnen, daß während desselben eine Vereinfachung und Rückbildung der äußeren komplizierten Struktur der Larve gegenüber den bei dem Stadium der *Tornaria krohnii* vorgefundenen Verhältnissen eintritt. Von den inneren Organen sind bereits alle — mit Ausnahme der Kiemenspalten, die bei *Balanoglossus clavigerus* erst nach erfolgter Metamorphose gebildet werden — angelegt, so daß für diese Periode auch charakteristisch ist, daß während derselben keine neuen Organe angelegt werden. Die Larve wird immer weniger durchsichtig, die Körpergröße nimmt ständig ab, das Blastocöl schwindet zum Teil, das spezifische Gewicht nimmt zu. Die Larven schwimmen jetzt schwerfälliger und langsamer, als in den früheren Stadien. Der longitudinale Wimperkranz zeigt am deutlichsten die Tendenz der Rückbildung, die sekundären Loben und Sättel verstreichen allmählich, so daß jetzt wieder ein ähnlicher Verlauf desselben zu beobachten ist, wie in dem viel jüngeren Stadium der »*Tornaria mülleri*«. Das Analfeld wölbt sich etwas stärker vor. — Was die inneren Organe betrifft, so erfahren das Hydrocöl und die Cölome eine mächtige Ausbildung. Die Bezeichnung »regressive Entwicklung« ist daher lediglich in bezug auf die Veränderungen der äußeren Morphologie gewählt.

Die Wand des Hydrocöls wird immer stärker durch Ausbildung von Muskulatur. Die Rumpfcölome sind viel länger geworden und umfassen, nun auch in die Breite wachsend allmählich den Magen und einen Teil des Enddarms. Die Kragencölome vergrößern sich nach erfolgter Abschnürung von den Rumpfcölomen immer mehr, bleiben aber bedeutend an Größe hinter den letzteren zurück. Der Darmtractus wird im ganzen etwas kürzer und erscheint etwas mehr gegen den Anus zu verlagert. — Im ganzen verläuft die Entwicklung in dieser Zeit viel rascher, so daß es

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

schwierig ist, die Übergangsstadien zu finden. Dies ist wahrscheinlich auch der Grund, weshalb darüber so gut wie keine Angaben seitens der Autoren vorliegen. Textfig. F zeigt ein solches der regressiven Entwicklung angehörendes Stadium, das zwar noch immer den Habitus der »*Tornaria krohnii*« hat, aber doch bereits deutliche Züge der äußeren Rückbildung zeigt. Die Wimperkränze zeigen bereits die Tendenz den wellenförmigen Verlauf aufzugeben, Loben und Sättel sind nur mehr angedeutet. Die Larve ist im ganzen etwas kleiner als das *T. krohnii*-Stadium und weniger durchsichtig. Als wichtiges Merkmal ist weiter die stärkere Aus-



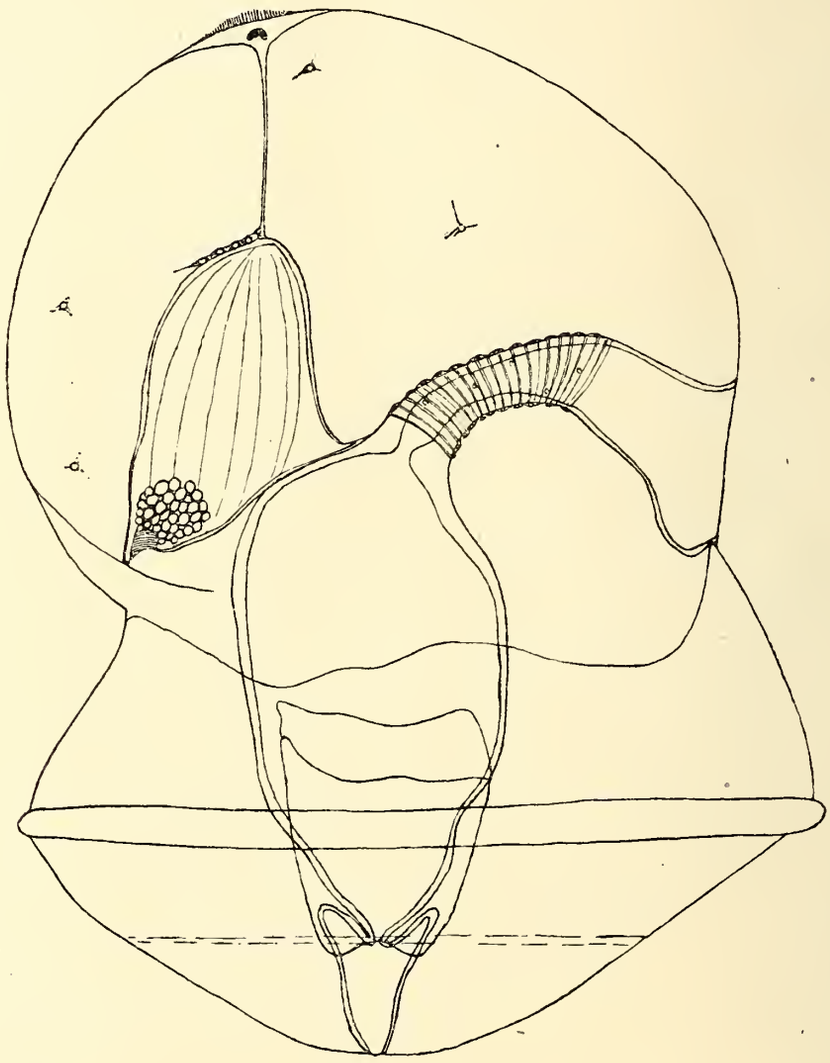
Textfig. H.
Polansicht des eingekerbten Stadiums.
(Man vergleiche dazu die Polansichten auf Taf. 6, Fig. 4 und 5.)

bildung der Cölome gegenüber dem *T. krohnii*-Stadium anzusehen, indem bereits beide Cölomsäckchenpaare zu beiden Seiten des Darmes ausgebildet sind. Das Rumpfcölom ist bedeutend größer als früher, hat ein weites Lumen und umfaßt den Darm an der Übergangsstelle vom Mittel- zum Enddarm. Das Kragencölom liegt als paariges Bläschen von viel engerem Lumen gegen den Apex der Larve vor dem Rumpfcölom.

Die Larve verändert sich nunmehr fast plötzlich, ganz unvermittelt, und erhält ein ganz anderes Aussehen und eine veränderte Gestalt. (Taf. 6, Fig. 6, 7 und Textfig. H, I, K.) Im ganzen stimmt die oben zitierte Be-

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

schreibung Morgans ganz gut auch für das entsprechende Entwicklungsstadium von *Balanoglossus clavigerus*, so daß ich mich daher kurz fassen kann. Die Unterschiede zwischen beiden Formen sind geringfügiger Natur; sie betreffen nur den verschiedenen Verlauf der longitudinalen Wimperkränze und die Anlage der Kiemenspalten. Die wesentlichsten Punkte der eingetretenen Veränderung sind:



Textfig. I.
Skizze eines eingekerbten Stadiums nach dem Leben.
(Beide Cölomsäckchenpaare angelegt, Rüsseldrüse, Hydrocöl mächtig entwickelt.)

1. Abnahme der Körpergröße bis fast auf die Hälfte und Reduktion des Blastocöls. (Man vergleiche die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Entwicklungsstadien, Taf. 6, Fig. 2—7.) Die Larve ist nun beiläufig wieder so groß wie im *Tornaria mülleri*-Stadium.
2. Keulenförmige Gestalt. Der vordere Teil, der spätere Rüssel, ist keulenförmig geworden. Man vgl. insbesondere Textfig. I und K mit dem *T. krohnii*-Stadium.

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

3. Durch eine tiefe ringförmige Einschnürung in der Mitte des Körpers vor dem Ventralsattel wird der vordere Teil (Rüssel) von dem übrigen Körper abgesetzt. Diese Einkerbung (die »deep constriction« Morgans) ist für dieses Stadium so kennzeichnend, daß ich dasselbe kurzweg als »eingekerbtes Stadium« bezeichnen will. (S. Textfig. K.)
4. Geringere Durchsichtigkeit. Die Larve ist trüber geworden, nicht mehr so krystallhell durchsichtig wie z. B. noch im *Tornaria krohnii*-Stadium.
5. Der geänderte Verlauf der Wimperkränze. Die sekundären Loben und Sättel, die Lateralloben sind vollständig geschwunden, und es ist jetzt wieder ein ähnlich gerader Verlauf der longitudinalen Wimperstränge zu beobachten wie im *Tornaria mülleri*-Stadium. Die Wimperstränge verlaufen nun nicht mehr wellenförmig wie im *Tornaria krohnii*-Stadium, sondern ziehen auf dem kürzesten Wege zur Scheitelplatte. Das Verhältnis desselben zur Scheitelplatte hat sich jedoch gegen früher nicht geändert. Noch immer ziehen die Wimperschnüre zur Scheitelplatte und verschmelzen in derselben, was besonders aus Textfig. K deutlich hervorgeht.

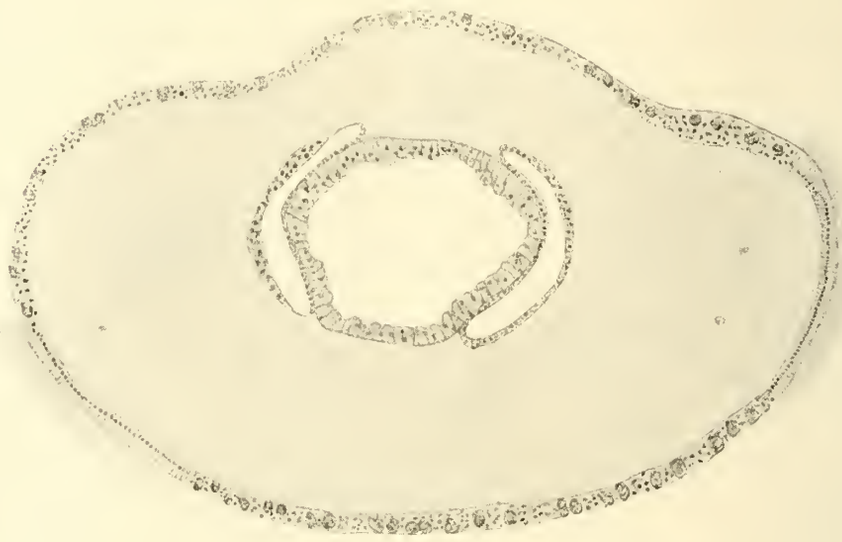
Textfig. K.
Längsschnitt durch ein eingekerbtes Stadium.
(Man beachte die schlauchförmige Herzblase neben dem Hydroporus.)

6. Die innere Organisation hat gleichfalls weitgehende Veränderungen erfahren. Die Darmwand ist viel dicker geworden. (Man vgl. besonders Textfig. N.) Am Ösophagus, der immer lebhafte Schluckbewegungen vollzieht, hat sich die Ringmuskulatur stark entwickelt. Die Muskelfasern umfassen ringförmig den Ösophagus. (Textfig. I.) Das Hydrocöl hat stark an Umfang zugenommen,

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

seine Muskulatur ist viel stärker als früher. (Textfig. N, Taf. 8, Fig. 29a u. b.) Im lebenden Objekte sieht man die Muskelstränge in großer Zahl als krystallhelle Stränge vom höchsten Punkt des Hydrocöls gegen den Hydroporus zu ziehen und lebhafte Kontraktionen ausführen. (Textfig. I.) Die Muskulatur des Hydrocöls ist anfangs bilateral symmetrisch angeordnet und konzentriert sich auf die Seiten, mehr gegen den Apex zu, später jedoch bildet sie sich gleichmäßig im ganzen Umfang des Hydrocöls aus. (Taf. 8, Fig. 28, Textfig. N.)

Die Cölome sind gewachsen. Sie liegen dem Darm als breite Platten an und umfassen ihn. (Textfig. L u. M.) Der Größenunterschied zwischen Kragen- und Rumpfcölomist ein sehr bedeutender. Das



Textfig. L.
Querschnitt durch ein eingekerbtes Stadium.
(Zu beiden Seiten des Darms die deselben umfassenden Rumpfcölome.)

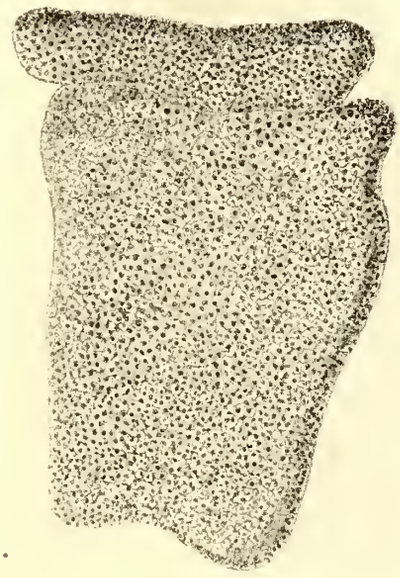
Kragencölom erscheint bei den lebenden Tieren etwas dunkler gefärbt und liegt als schmaler dunkler Streifen oberhalb des Rumpfcöloms. (Textfig. M, Taf. 6, Fig. 6 u. 7.) Die Rüsseldrüse ist sehr mächtig entwickelt und hat die Form einer Halbkugel mit unregelmäßig gekerbter Oberfläche. Die Herzblase ist bedeutend größer geworden und liegt nun fast ganz innerhalb der Rüsseldrüse in der Nähe des Hydroporus. (Vgl. außer Textfig. I und K die früheren Ausführungen über Rüsseldrüse und Herzblase auf p. 269 und die Figuren auf Taf. 7, 22 u. 23b, Taf. 8, 24—27.)

Einige anatomisch-histologische Details.

Es liegt nicht im Plane dieser Untersuchung, auf die Anatomie und Histologie der erörterten Entwicklungsstadien von *Balanoglossus clavi-*

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

gerus D. Ch. bis ins Detail einzugehen. Derartige Angaben sind bereits von Morgan und vor allem von Spengel in ausreichendem Maße gegeben worden. Einige wichtigere Einzelheiten sollen jedoch trotzdem hier wenigstens gestreift und durch Abbildungen veranschaulicht werden, vor allem solche, die von den genannten Forschern nicht besprochen wurden, aber auch aus einem anderen Grunde. Es ergibt sich nämlich schon aus einem Vergleiche der entsprechenden Abbildungen eine bis ins Detail gehende Übereinstimmung der anatomischen Verhältnisse der von mir oben geschilderten, aus der Adria stammenden Entwicklungsstadien von *B. cl.* mit jenen von Spengel im Golfe von Neapel und bei Messina gefischten Larven. Spengel hat in seiner Arbeit nicht gesagt und nicht sagen können, zu welchem erwachsenen Tiere die von ihm beobachtete *Tornaria mülleri* und *krohnii* gehören. Die Übereinstimmung nicht nur der äußeren Morphologie, sondern auch der anatomischen und histologischen Verhältnisse der adriatischen und Neapler Formen, ferner — soweit sich dies aus den unsicheren Angaben Spengels in diesen Punkten beurteilen läßt — die gleichartige Entstehung der Herzblase und der Cölome bei den Larven aus diesen beiden Meeresabschnitten — führt notgedrungen zum Schlusse, daß die von Spengel beschriebenen neapolitanischen Tornarien gleichfalls zu *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. gehören. Im Golfe von Neapel ist zwar diese Form nur selten aufgefunden worden (es erscheint nicht ausgeschlossen, daß bei systematischer Durchsuchung des Gebietes noch weitere bisher nicht bekannte Laichplätze nachgewiesen werden), aber an dem nur wenige Kilometer entfernten Sandstrand von Arienzo (Golf von Gaeta), der fast analoge biologische Verhältnisse zu jenem von Grado bietet, ist sein massenhaftes Vorkommen seit langer Zeit bekannt. So ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß wenigstens ein Teil der im Neapler Golf gefischten Entwicklungsstadien von jener Gegend herstammen. Leider sind die Strömungsverhältnisse dieses Küstenstreifens noch viel zu wenig erforscht, als daß man mit Sicherheit diesbezügliche Angaben machen könnte. — Man vgl. Fig. 30,



Textfig. M.
Längsschnitt durch Kragen- und Rumpfcölom eines Stadiums kurz vor der Metamorphose.
(Der darunterliegende Darm ist nur angedeutet.)

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

31a, 31b, 34, 35 der Taf. 8, ferner die Fig. 42 auf Taf. 9 mit den entsprechenden Abbildungen und Schilderungen Spengels und man wird eine außerordentliche Übereinstimmung der anatomischen Verhältnisse nicht bestreiten können.

Die anatomischen und histologischen Verhältnisse der Augen und der Scheitelplatte wurden bereits im 1. Teile dieser Abhandlung ausführlich erörtert. Auch hinsichtlich der Herzblase und der Cölome verweise ich auf die in den betreffenden Kapiteln im vorstehenden enthaltenen Ausführungen, es erübrigt daher nur die Erörterung der anatomisch-histologischen Verhältnisse des Darmtractus, Hydrocöls und des Ectoderms mit dem Wimperapparat, wobei ich mich möglichst kurz fassen werde.

Textfig. N.
Längsschnitt durch ein Stadium kurz vor der Metamorphose.

Ectoderm und Wimperapparat.

In dieser Beziehung ist eine weitgehende Übereinstimmung zwischen den adriatischen und neapolitanischen Formen festzustellen.

Das Epithel der Tornarien ist aus ganz platten polygonalen Zellen gebildet. (Taf. 8, Fig. 35, man vgl. damit Spengels übereinstimmende Abbildung Taf. 25, Fig. 126.) Daß die Epithelzellen, wie Spengel mittels Jodtinctur feststellen konnte, mit zerstreuten Wimperhaaren bedeckt sind, konnte ich nicht feststellen, ebensowenig konnte ich die von dem genannten Forscher angegebenen, zwischen den polygonalen Epithelzellen liegenden sternförmigen Elemente auffinden. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den neapolitanischen und adriatischen Formen besteht in bezug auf die Drüsenzellen, die bei den letzteren augenscheinlich in viel größerer Zahl das Ectoderm durchsetzen. Fig. 45 auf Taf. 9 stellt einen Schnitt durch das Epithel eines *Tornaria krohnii*-Stadiums dar. Die rechte Hälfte des Schnittes zeigt das Epithel flach, die linke senkrecht getroffen. Die Drüsenzellen sind von (im Vergleich zu den übrigen Epithelzellen) riesiger Größe,

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

durchsetzen das relativ zellkernarme Epithel seiner ganzen Dicke nach und sind bei Delafield-Hämatoxylinfärbung intensiv dunkelblau bis violett gefärbt. In Fig. 44 auf Taf. 9 ist ein Querschnitt durch das Ectodermepithel einer kurz vor der Metamorphose stehenden Larve (also etwa im Stadium abgebildet in Textfig. N) dargestellt. Es ist sehr viel dicker, enthält viele mehr Kerne als früher und zahlreiche Drüsenzellen. Besonders stark sind diese Drüsenzellen regelmäßig in der Zone zwischen Ventralband und circulärer Wimperung, aber auch an den entsprechenden Stellen der Dorsalseite ausgebildet, also in jener Region, die beim ausgebildeten Tiere der Kragenregion entspricht. Aber auch auf dem Analfelde sind sie sehr gut zu sehen. (Taf. 8, Fig. 33.) Sie umgeben den circulären Wimperring in einem breiten circulären Bande. Eine konzentrische, weniger Drüsenzellen enthaltende Zone verläuft neben dem sekundären Wimperring, während als 3. konzentrischer Ring noch eine Zone in unmittelbarer Nähe des Afters verläuft.

Die Struktur des Hauptwimperringes der adriatischen Tornarien entspricht völlig der Spengelschen Darstellung bei den neapolitanischen und Messinaer. Ähnlich sind übrigens auch die Beschreibungen Bournes und Morgans. (Taf. IV, Fig. 25.) Auch bei den adriatischen Tornarien sind die den großen Wimperring zusammensetzenden Zellen rhombisch gestaltet und ganz eigenartig angeordnet (Taf. 8, Fig. 30): »die Zellen jeder nächstfolgenden Reihe greifen zwischen 2 der vorhergehenden ein«. (Man vgl. Spengels Fig. 112, Taf. XXV mit meiner Fig. 30, ebenso Spengels Querschnitt durch den Hauptwimperring Taf. XXV, Fig. 110 mit meiner Fig. 31a, ebenso Morgans Abbildung Taf. IV, Fig. 30.) Die den Wimperring zusammensetzenden Zellen sind durch eine eigentümliche glashell durchsichtige Substanz voneinander getrennt, was besonders in den späteren Stadien, kurz vor der Metamorphose hervortritt, wenn die Zellen des Wimperkranzes etwas lockerer aneinander gereiht erscheinen und auseinandertreten. (Taf. III, Fig. 31b.)

Der Darmtractus.

In den hier besprochenen Stadien weist der Darm bereits ganz ausgesprochene Gliederung in Ösophagus, Mitteldarm (Magen) und Enddarm auf. Der Ösophagus ist gegen den parallel zur Hauptachse verlaufenden Mittel- und Enddarm in einem Winkel gebogen. Betrachten wir zunächst den Ösophagus. (Längsschnitt: Taf. 9, Fig. 38, Querschnitt: Fig. 39.) Wie bereits von Metschnikoff, Spengel und Morgan festgestellt, besteht seine Wandung aus einer zweischichtigen Zellage: Epithel und Muskulatur. (Vgl. hierzu Spengels Fig. 91 und 64 auf Taf. XXIV.) Drüsenzellen im

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

Ösophagus wurden von keinem dieser Autoren angegeben. Auf dem Längsschnitt Fig. 38 (Taf. 9) sind viele Drüsenzellen im vorderen Teile des Ösophagus zu sehen, die merkwürdigerweise im rückwärtigen verdickten Teile ganz fehlen. Der Querschnitt, Fig. 39, der die starke Abplattung des Ösophagus zeigt, stimmt in bezug auf Epithel und Muskulatur sehr gut mit Morgans Abbildung Taf. IV, Fig. 28 u. 29 (bis auf die zahlreichen Drüsenzellen), während gegenüber Spengel (Taf. XXV, Fig. 128 u. 129) abgesehen von den dort fehlenden drüsigen Elementen auch der Unterschied besteht, daß dort nur ein einschichtiges Epithel angedeutet ist, in meinem Schnitte jedoch ein dickes mehrschichtiges zu beobachten ist.

Bezüglich der den Ösophagus umgebenden Muskulatur verweise ich insbesondere auf Textfig. I, eine Skizze nach dem Leben, in welcher die feinen homogenen Fäden der Ringmuskeln als ziemlich dicke, am lebenden Objekt glashelle, Stränge hervortreten.

Am rückwärtigen Ende des Ösophagus, kurz vor dem Übergang in den Magen verdickt sich das Epithel zu einer halbringförmigen mehrschichtigen Zellage, die sich beiderseits scharf gegen das viel weniger hohe weil einschichtige Magenepithel abhebt. Die Bewimperung der Zellen ist hier auffallend stark, die Cilien ragen weit ins Darmlumen vor. (Taf. 9, Fig. 37.) Ähnliches wurde bereits von Bateson, Schimkewitsch, Spengel und Ritter beobachtet. Der Vergleich mit dem Endostyl der Tunicaten liegt nahe, bis auf das vollständige Fehlen von Drüsenzellen. Schimkewitsch homologisiert diese Rinne mit dem Endostyl der Vertebraten. Ich halte diesen Gedanken für nicht sehr glücklich und bin eher mit Ritter (12) der Ansicht, diese Bildung habe wohl nur die Funktion eines Endostyls. Auf die Frage der Homologisierung möchte ich in diesem Zusammenhange nicht weiter eingehen.

Auch die Cardiaöffnung ist mit besonders langen Wimpern umstellt. (Taf. 9, Fig. 42.) Die Zellen, die den Magen zusammensetzen, bilden ein einschichtiges Pflasterepithel, die Form der Zellen ist unregelmäßig polygonal (Taf. 9, Fig. 43), ihre Kerne sind relativ groß. Die von Spengel beobachteten sternförmigen Zellen, die zwischen diesen Epithelzellen eingestreut sind, habe ich nicht finden können. Die Darmzellen zeigen im Querschnitt (Taf. 9, Fig. 40 u. 41) verschiedene Höhe, oft sind sie kubisch, dann kolbig, keulenförmig verdickt und ragen besonders in den der Metamorphose vorangehenden Stadien »domförmig« ins Darmlumen vor. (Textfig. N, Taf. 9, Fig. 41.) Spengels Darstellung ist ganz übereinstimmend. Was die Bewimperung der Darmzellen betrifft, so verhalten sich die einzelnen Partien des Magens verschieden, auch tritt im Laufe

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

der Entwicklung insofern eine Veränderung ein, als noch im *Tornaria krohnii*-Stadium der Darm zum größten Teile bewimpert ist (Taf. 9, Fig. 38, 40, 46) später aber, sobald die Zellen die geschilderte Formveränderung erfahren und keulenförmig ins Darmlumen vorspringen, eine Bewimperung derselben nicht mehr zu beobachten ist. (Textfig. N.) Die Darstellung des Enddarms der neapolitanischen Formen durch Spengel, ebenso die Befunde über die Afteröffnung zeigen so weitgehende Übereinstimmung, daß der Hinweis auf die Figuren (Spengel, Taf. XXIII, Fig. 54 u. 57, meine Abbildung Taf. 9, Fig. 42, u. Taf. 8, Fig. 34) vollständig genügen dürfte, und mich ein Vergleich dieser Abbildungen weiterer Ausführungen enthebt.

Die Anlage der Kiemenspalten zu besprechen ist hier nicht der Ort, da dieselbe bei der adriatischen Form erst nach der Metamorphose erfolgt.

Das Eichelcölom (Hydrocöl).

Das Eichelcölom, das noch im *Tornaria mülleri*- (Textfig. A) Stadium, ja sogar noch viel später (Taf. 6, Fig. 1—4, Textfig. F) ein ziemlich schmaler, fast senkrecht zur Körperlängsachse (After—Scheitelpol) stehender Schlauch war, nimmt in den Übergangsstadien zum eingekerbten Stadium immer mehr an Volumen zu und wird zu einem dickwandigen Sacke. (Taf. 6, Fig. 6 u. 7, Textfig. H, I, K, N.) Während früher der Ausführungsgang des Hydrocöls als langer, schmaler Schlauch ausgebildet war, dessen enges Lumen sich mehr oder minder scharf von jenem weiteren des Hydrocöls selbst absetzte, wird jetzt der Ausführungsgang selbst immer kürzer, während der Hohlraum und später die Wandung des Eichelcöloms an Größe zunimmt. Das hat zur Folge, daß die Herzblase, die wie oben ausführlich geschildert (p. 269) von der Peripherie längs des Ausführungsganges des Hydrocöls mehr ins Innere gewandert ist und von dem Hydrocöl und der Rüsseldrüse zu beiden Seiten eingeschlossen wurde, scheinbar seine Lage verändert hat, indem die Herzblase nun wieder wie anfänglich neben dem Hydroporus zu liegen kommt. (Vgl. die Schnittserie Taf. 8, Fig. 24 bis 27 und Textfig. I.) Auf eine ausführliche Erörterung der Histologie der Wandung des Hydrocöls möchte ich hier nicht weiter eingehen, da dieses Kapitel von den früheren Autoren erschöpfend behandelt wurde. — Es ist besonders die obere, gegen die Scheitelplatte zu gerichtete Hälfte des Hydrocöls, die die Muskulatur ausbildet, wie besonders von Morgan (p. 412) hervorgehoben wurde. Auf Textfig. K u. N tritt dies besonders deutlich hervor. In Textfig. K zeigt die Muskulatur eine beinahe bilateral symmetrisch zu nennende Anordnung. Es lassen sich Quer-, Längs-, Ringmuskeln beobachten. Besonders die Längsmuskeln treten beim lebenden

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

Objekt als glashell durchsichtige, stark sich kontrahierende und expandierende Stränge hervor. (Textfig. H.) Sehr bald, in einem diesem und dem in Textfig. K dargestellten folgenden Stadium (Textfig. N), das bereits den Übergang zur Metamorphose bildet, ist das Lumen des Hydrocöls bereits stark reduziert, infolge der enormen Ausbildung der Muskulatur, die nunmehr auf allen Seiten, ringförmig, an der Wand des Hydrocöls zur Ausbildung gelangt. (Textfig. N, Taf. 8, Fig. 28, 29a u. b, vgl. dam. Morgans Fig. 26 auf Taf. XXV.) Taf. 8, Fig. 28 stellt einen Querschnitt, Fig. 29a u. b 2 Längsschnitte durch das Hydrocöl dar. Das Lumen wird durch die große Muskelmasse beinahe vollständig verdrängt, der übrigbleibende kleine Raum in seinem unteren Teile durch die Rüsseldrüse und die Herzblase ausgefüllt.

Die Anlage des Nervensystems (abgesehen von der Scheitelplatte) erfolgt bereits in den Übergangsstadien von *Tornaria krohnii* zum »eingekerbten Stadium«. Ich will jedoch die Besprechung dieses Gegenstandes für den 3. Teil dieser Studien, der die Metamorphose behandelt, aufsparen und die Entwicklung des Nervensystems — soweit ich sie feststellen konnte — erst dort näher erörtern.

Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Das »*Tornaria mülleri*«-Stadium des *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. geht im Laufe der Entwicklung in das »*Tornaria krohnii*«-Stadium durch Ausbildung der für dieses Stadium so charakteristischen sekundären Loben und Sättel über. Die adriatische »*Tornaria krohnii*« ist ein älteres Entwicklungsstadium der »*Tornaria mülleri*« und gehört wie diese zu *Balanoglossus clavigerus* D. Ch.

2. Die Herzblase entsteht bei *B. cl* im Stadium der *Tornaria. mülleri* etwa gleichzeitig oder etwas später als das Rumpfcölom in unmittelbarer Nähe des Hydroporus durch eine Wucherung des Ectoderms.

3. Bei *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. erfolgt die Bildung des Kragencöloms im Stadium der *Tornaria krohnii* oder etwas später dadurch, daß vom paarigen Rumpfcölom sich je ein vorderes Bläschen abschnürt.

4. Auf das *Tornaria krohnii*-Stadium folgt das von mir als »eingekerbt« bezeichnete Stadium, dem eine ringförmige Einschnürung in der Körpermitte eigentümlich ist.

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

5. Mit großer Wahrscheinlichkeit läßt sich die Identität der von Spengel aus dem Golf von Neapel und von Messina beschriebenen *Tornaria mülleri* und *krohnii* unbekannter Abstammung mit den entsprechenden Entwicklungsstadien des adriatischen *Balanoglossus clavigerus* feststellen, so daß auch die Spengelschen Formen von *Balanoglossus clavigerus* abstammen dürften.

Neapel, Zoologische Station, 20. Juni 1914.

Literaturverzeichnis.

Vgl. das ausführlichere Literaturverzeichnis am Schlusse des ersten Teiles dieser Studien (22). Im folgenden werden nur die für die vorliegende Arbeit unmittelbar in Betracht kommenden und darin erwähnten Arbeiten aufgezählt. Wo im Texte von »Spengel« die Rede ist, ist, bis auf wenige ausdrücklich betonte Fälle, stets die große Monographie dieses Autors in Fauna und Flora, Neapel (10) gemeint. Ebenso ist, wenn von »dem ersten Teile dieser Studien«, »meiner ersten Abhandlung« Erwähnung geschieht, darunter stets die unter Nr. 22 erwähnte Arbeit, nicht die vorläufige Mitteilung zu verstehen.

1. 1850. Müller, Joh., Über die Larven und Metamorphose der Echinodermen. in: Abh. Akad. Wiss. Berlin.
2. 1854. Krohn, A., Beobachtungen über Echinodermenlarven. Arch. f. Anat., Physiol. und wiss. Medizin.
3. 1867. Müller, Fritz, [Über das Herz der *Tornaria*]. in: Ber. über Fortschr. d. Anat., Phys. u. Generationslehre im J. 1867. [Zitiert nach Spengel.]
4. 1870. Metschnikoff, E., Untersuchung über die Metamorphose einiger Seesterne. 1. Über *Tornaria*. in: Zeit. wiss. Z. 20. Bd.
5. 1873. Agassiz, Alexander, The history of *Balanoglossus* and *Tornaria*. Mem. Americ. Acad. Arts u. Sc. Vol. 9.
5a. 1877. Spengel, J. W., Über den Bau und die Entwicklung des *Balanoglossus*. in: Ber. 50. Vers. Ges. D. Naturf. u. Ärzte, München.
6. 1884. Bateson, William, The Early stages in the development of *Balanoglossus*. in: Quart. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 24.
7. 1885. — The later stages in the development of *Balanoglossus kowalewskii* with a suggestion as to the affinities of the Enteropneusta. ibid. Vol. 25.
8. 1888. Bourne, Gilb. C., On a *Tornaria* found in british seas. in: Journ. Mar. biol. Assoc. (2). Vol. 1.
9. 1891. Morgan, T. H., Growth and development of *Tornaria*. in: Journ. Morph. Vol. 5.
10. 1892. Spengel, J. W., Die Enteropneusten des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfes von Neapel.

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

11. 1894. Morgan, T. H., The development of *Balanoglossus*. in: Journ. Morph. Vol. 9.

12. 1894. Ritter, Wm. E., On a new *Balanoglossus* and its possession of an endostyle in: Z. Anz. 17. Bd.

13. 1900. — The structure and significance of the heart of Enteropneusta. ibid. 26. Bd.

14. 1902. Dawydoff, C., Über die Regeneration der Eichel bei den Enteropneusten. ibid. 25. Bd.

15. 1903. Ritter, Wm. E. & B. M. Davis, Studies on the ecology, morphology and speciology of the young of some Enteropneusta of western North America. in: Univ. Calif. Publ. Z. Vol. 1.

16. 1907. Dawydoff, C., Sur la morphologie des formations cardio-pericardiaques des Enteropneustes. in: Z. Anz. 31. Bd.

17. 1909. — Beobachtungen über den Regenerationsprozeß bei den Enteropneusta. in: Zeit. Wiss. Z. 93. Bd.

18. 1910. Korschelt, E. & K. Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgeschichte. Allg. Teil. IV. Lief. 1. u. 2. Aufl.

19. 1911. Stiasny, Gustav, Über adriatische *Tornaria*- und *Actinotrocha*-Larven. Sitz. Ber. Akad. Wien. 120. Bd.

19a. 1912. — Beobachtungen über die marine Fauna des Triester Golfes während des Jahres 1911. in: Z. Anz. 39. Bd.

20. 1913. Spengel, J. W., Enteropneusta. In: Handwörterbuch der Naturwissenschaften Jena. 3. Bd.

21. 1913. Stiasny, Gustav, Studien über die Entwicklung von *Balanoglossus clavigerus* D. Ch. (Vorläufige Mitteilung.) in: Z. Anz. 42. Bd.

22. 1914. — Studien über die Entwicklung des *Balanoglossus clavigerus* Delle Chiaje 1. Die Entwicklung der *Tornaria*. in: Zeitschr. Wiss. Z. 110. Bd.

Tafelerklärung.

Tafel 6.

Habitusbilder nach dem Leben.

Fig. 1. Übergangsstadium von Stadium der *Tornaria mülleri* zum *krohnii*-Stadium.
Fig. 2. *Tornaria krohnii* typica. Von der Seite.
Fig. 3. Dasselbe Stadium. Dorsalansicht. (Man achte auf die Herzblase und den neben derselben ersichtlichen Hydroporus.)
Fig. 4. Polansicht eines jüngeren *Tornaria krohnii*-Stadiums.
Fig. 5. Polansicht eines vorgeschrittenen *Tornaria krohnii*-Stadiums.
Fig. 6. Eingekerbtes Stadium. Seitenansicht.
Fig. 7. Eingekerbtes Stadium. Ventralansicht.

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

Tafel 7.

Entwicklung der Herzblase und der Rüsseldrüse.

Fig. 8. Querschnitt durch die Anlage der Herzblase. Daneben der Ausführungsgang des Hydrocöls.

Fig. 9a u. b. 2 Querschnitte aus einer Serie, eine etwas ältere Anlage der Herzblase darstellend.

Fig. 10. Anlage der Herzblase, daneben die Wand des Hydroporus im Schnitt getroffen.

Fig. 11. Schon vorgeschrittenere Herzblase, neben dem Ausführungsgang des Hydrocöls, noch immer in Zusammenhang mit dem Ectoderm.

Fig. 12. Abgelöste Herzblase neben dem Ausführungsgang des Hydrocöls.

Fig. 13. Dasselbe, etwas älteres Stadium mit beginnender Muskelbildung.

Fig. 14. Herzblase (weites Lumen) und Hydrocöl (enges Lumen) im Querschnitte.

Fig. 15. Kleine Herzblase, die sich verhältnismäßig früh, aus wenigen Zellen bestehend, abgelöst hat.

Fig. 16. Herzblase wird von dem Hydrocöl umfaßt, wie das Pferd von den Schenkeln des Reiters.

Fig. 17. Hydrocöl rechts und links, in der Mitte die Herzblase, im Querschnitte.

Fig. 18. Herzblase, darüber am Boden des Hydrocöls die Anlage der Rüsseldrüse.

Fig. 19. Dasselbe. Epithel der Herzblase stark, Rüsseldrüse noch schwach ausgebildet. Rechts unten Anlage des Nervensystems. (Stadium der *Tornaria krohnii.*)

Fig. 20. Querschnitt durch das Hydroöcl, mit Rüsseldrüse, Herzblase und primärem Blutraum.

Fig. 21. Von links nach rechts: Rüsseldrüse im Hydrocöl, primärer Blutraum in offener Verbindung mit dem Blastocöl, Herzblase, Anlage des Nervensystems. (Stadium der *T. krohnii.*)

Fig. 22. Mächtige Ausbildung der Rüsseldrüse. Herzblase im Schnitte zweimal (rechts und links getroffen). (Übergang zum eingekerbten Stadium.)

Fig. 23. Zwei Schnitte einer Serie (ein dazwischen liegender Schnitt nicht abgebildet) durch Hydrocöl, Rüsseldrüse, Herz. Auf 23a besonders gut die Ausfüllung des primären Blutraums durch das intensiv gefärbte faserige Gewebe zu sehen. 23b. Traubenförmige Bildung der Rüsseldrüse. (Eingekerbtes Stadium unmittelbar vor der Metamorphose.)

Tafel 8.

Fig. 24—27. 4 Schnitte einer Serie (eingekerbtes Stadium). Im teilweise getroffenen Hydrocöl die mächtig entwickelte Rüsseldrüse mit der darin zum Teil eingeschlossenen, zweizipfeligen Herzblase, darunter Anlage des Nervensystems, daneben rechts in Fig. 26 und 27 der Hydroporus.

Fig. 28. Hydrocöl im Querschnitt.

Fig. 29a u. b. Hydrocöl im Längsschnitt, 2 nicht aufeinander folgende Schnitte einer Serie. Im Stadium etwa der Textfig. N.

Fig. 30. Flachschnitt durch ein Stück des Hauptwimperringes eines *Tornaria krohnii*-Stadiums.

Fig. 31a u. b. Längsschnitt durch den Hauptwimperring eines a) *Tornaria krohnii*-, b) eines Stadiums unmittelbar vor der Metamorphose.

Fig. 32. Querschnitt durch den circulären Wimperring einer *Tornaria krohnii.*

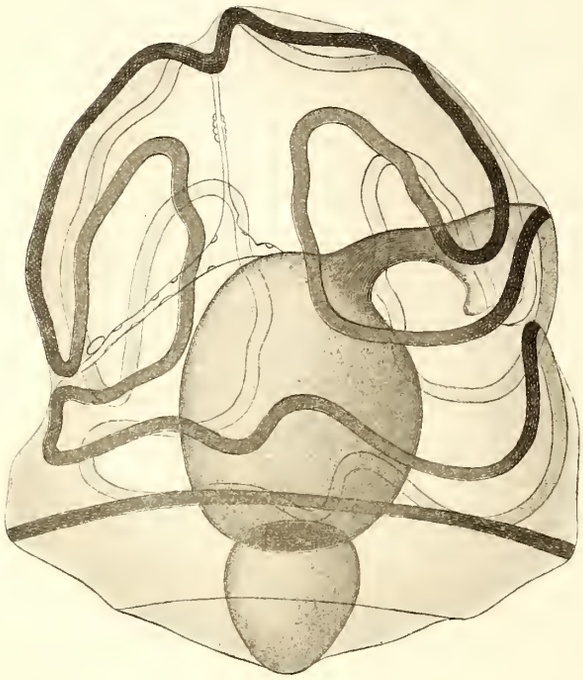
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 33. Totalansicht des Analfeldes eines *Tornaria krohnii*-Stadiums. Cons. Subl. Eisessig, Delaf.-Häm atox.
Fig. 34. Afteröffnung eines *Tornaria krohnii*-Stadiums.
Fig. 35. Stück des Körperepithels desselben.

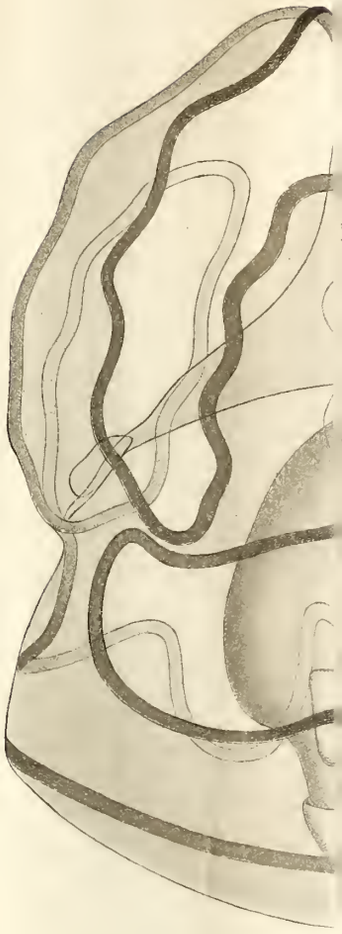
Tafel 9.

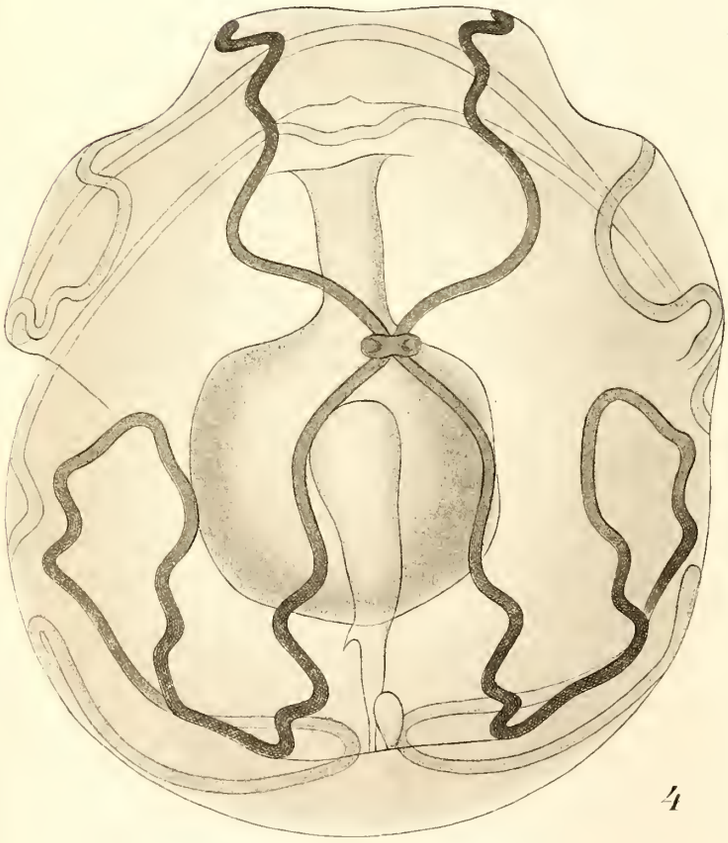
Fig. 36. Längsschnitt durch ein *Tornaria krohnii*-Stadium mit ausgebildetem Rumpf- und Kragencölom.
Fig. 37. Querschnitt durch das Endostyl
Fig. 38. Längsschnitt durch den Ösophagus einer *Tornaria krohnii*.
Fig. 39. Querschnitt durch den Ösophagus einer *Tornaria krohnii*.
Fig. 40. Darmepithel einer solchen. Querschnitt.
Fig. 41. Darmepithel eines eingekerbten Stadiums. Querschnitt.
Fig. 42. Afteröffnung und Enddarm im Längsschnitt. *Tornaria krohnii*-Stadium.
Fig. 43. Epithel des Magens einer *Tornaria krohnii*.
Fig. 44. Körperepithel eines eingekerbten Stadiums.
Fig. 45. Körperepithel eines *Tornaria krohnii*-Stadiums.
Fig. 46. Das paarige Rumpfcölom zu beiden Seiten des Mitteldarms. Querschnitt. *Tornaria krohnii*-Stadium.
Fig. 47. Längsschnitt durch ein eingekerbtes Stadium.

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



1



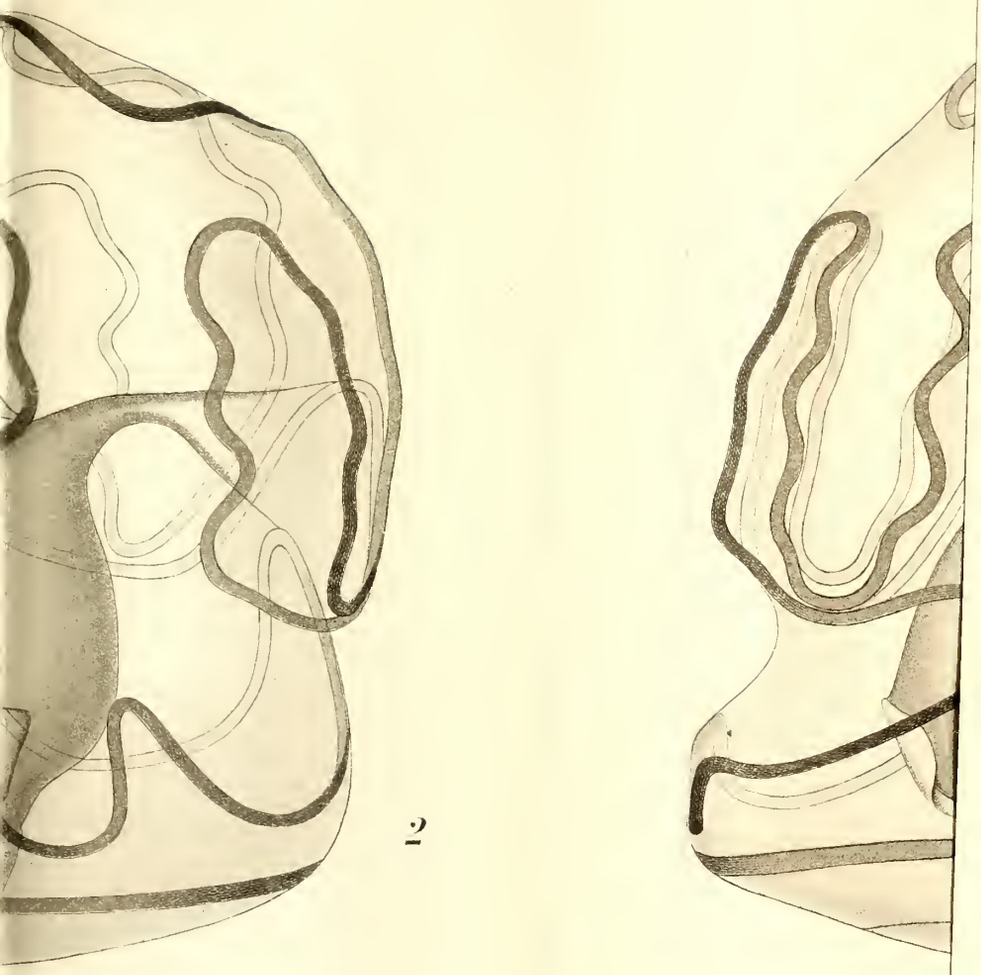


4

Ad. Kaiser et Ant. del.

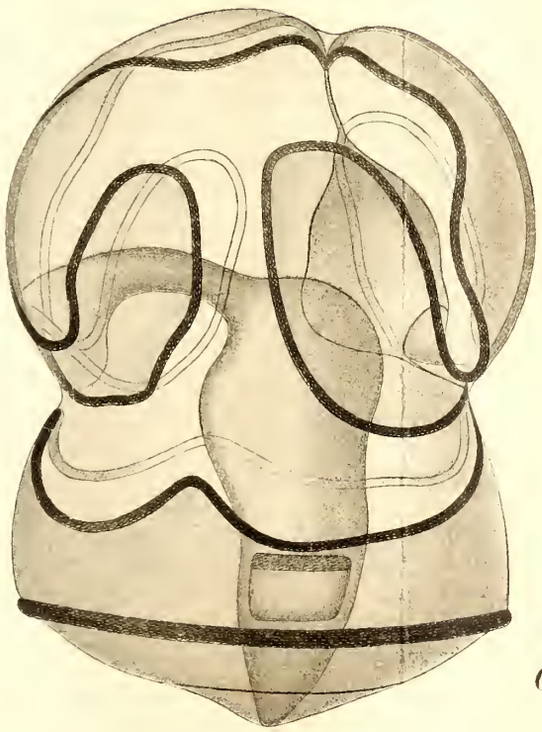
Verlag

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



2

5



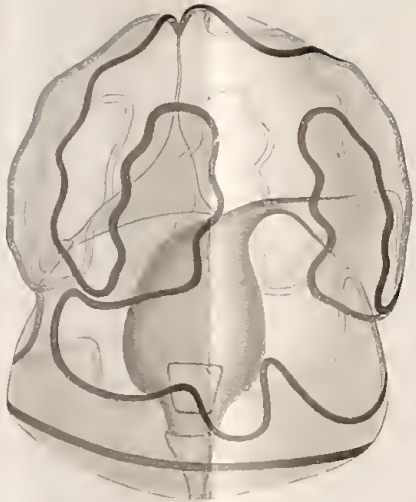
6

edlander. Sch.

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

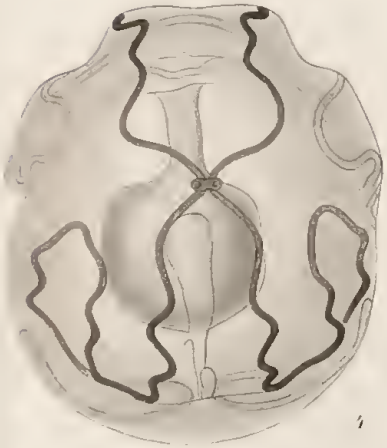
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

1



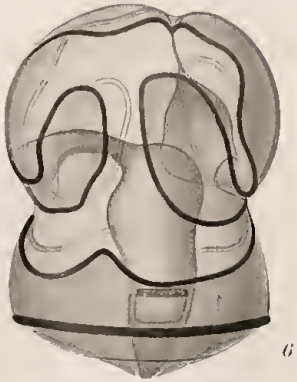
2

3



4

5



6

7

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

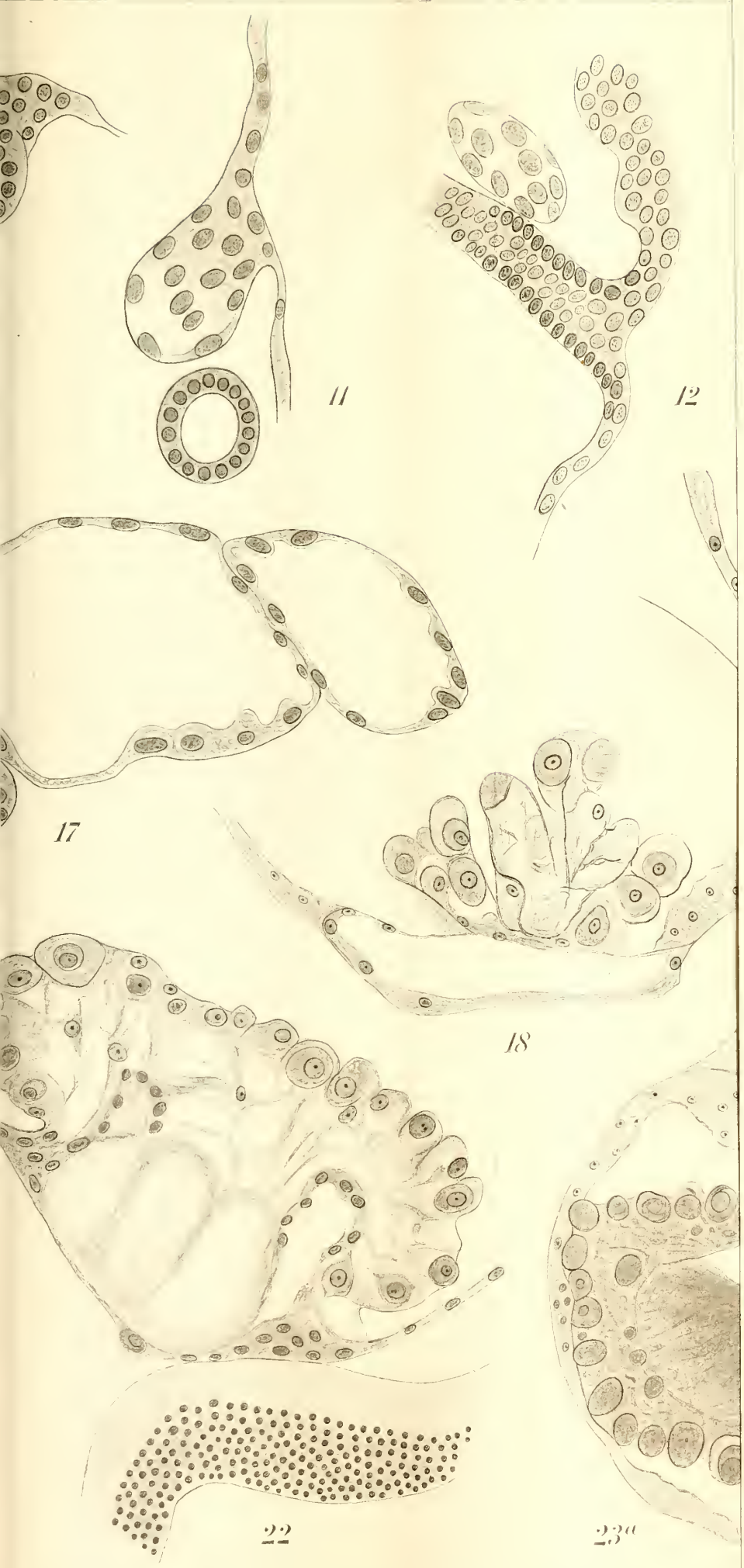
Mi

A. v. Ko

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

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

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



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

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

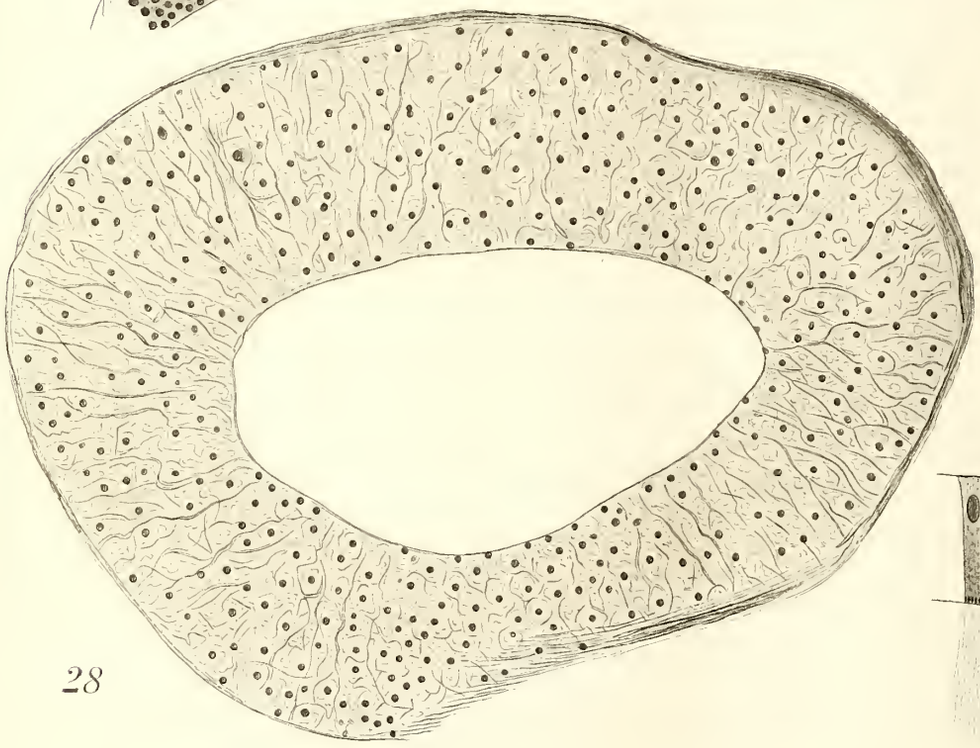
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

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

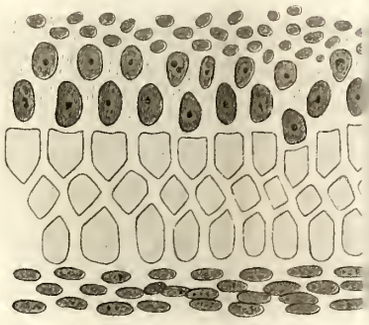
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

24

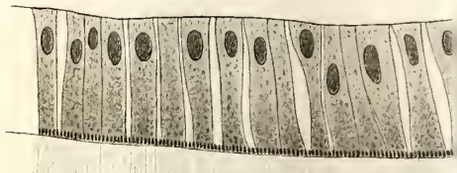
25



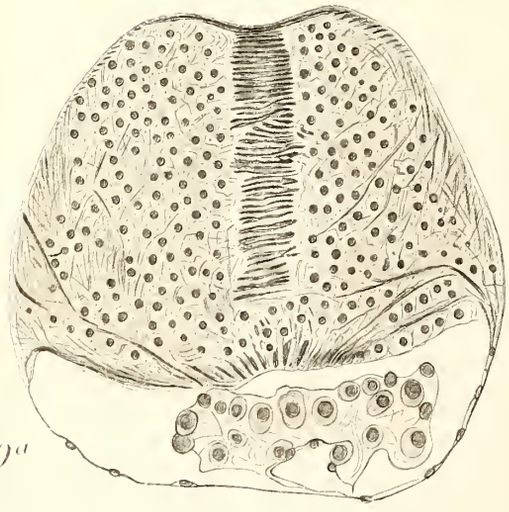
28



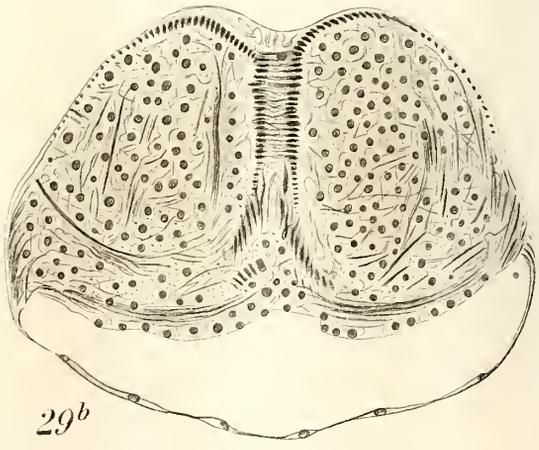
30



31a



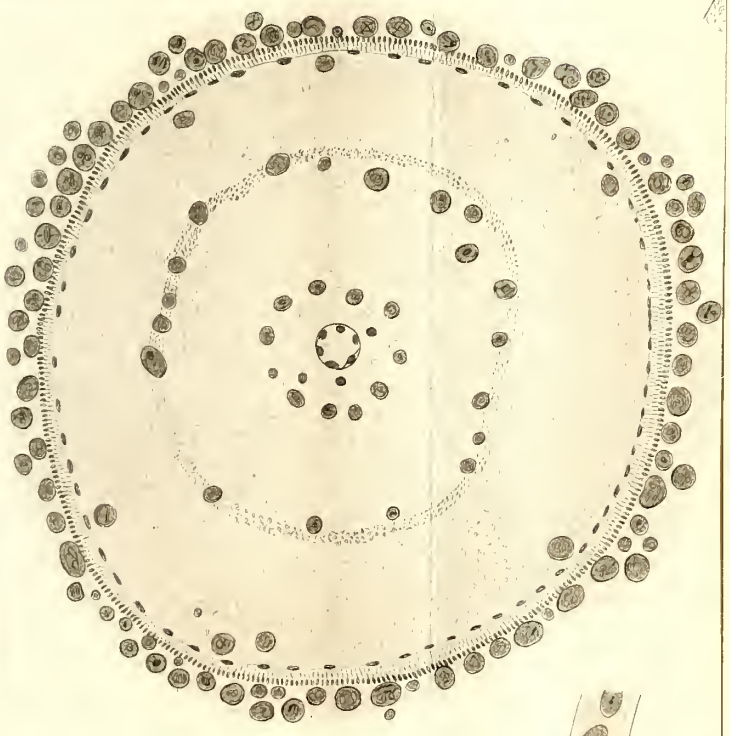
29a

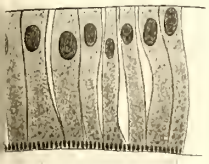


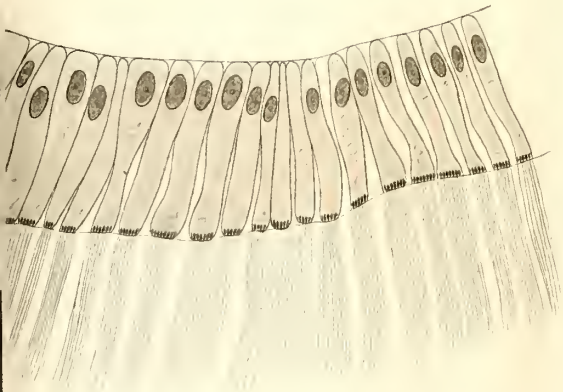
29b

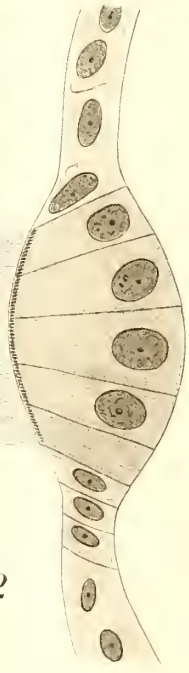
31b

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





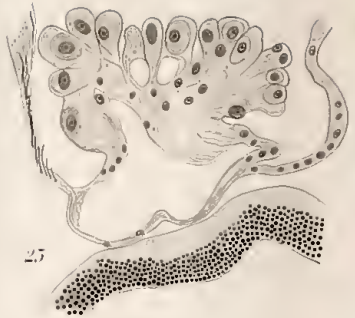


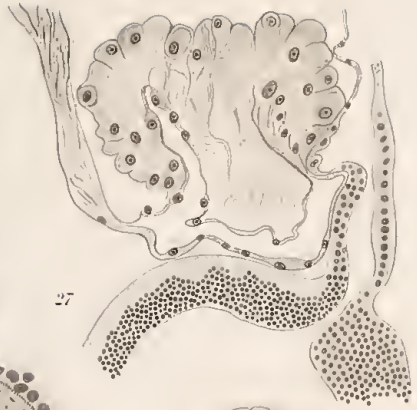


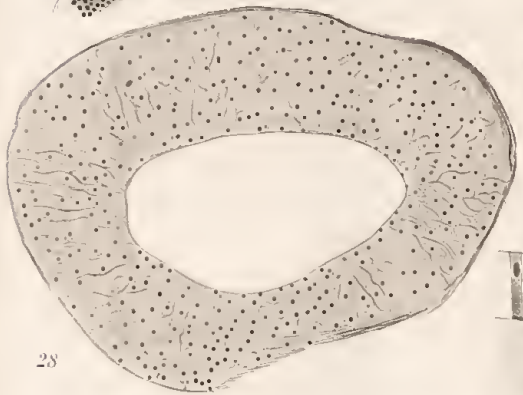
Friedländer & Sohn, Berlin

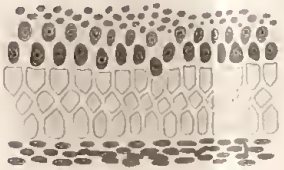
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

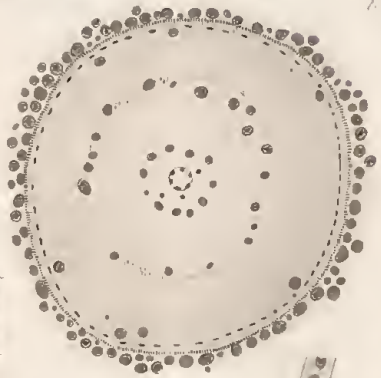
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

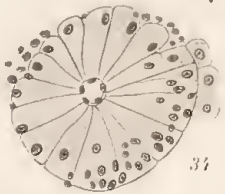


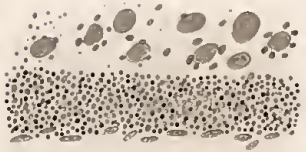


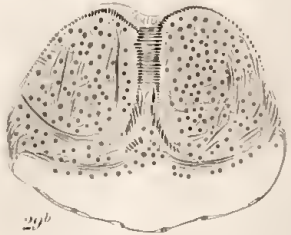


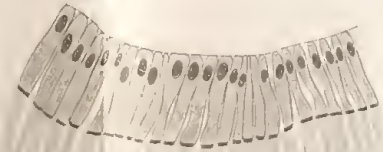


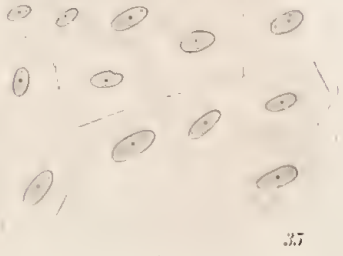








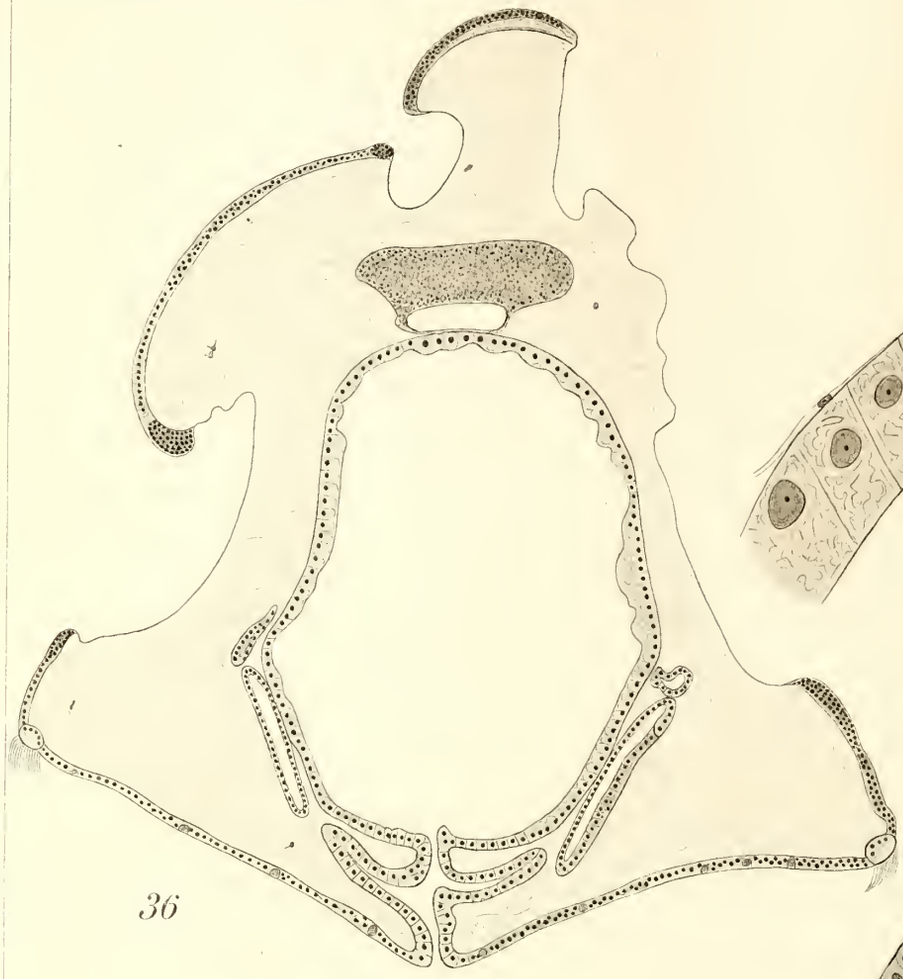




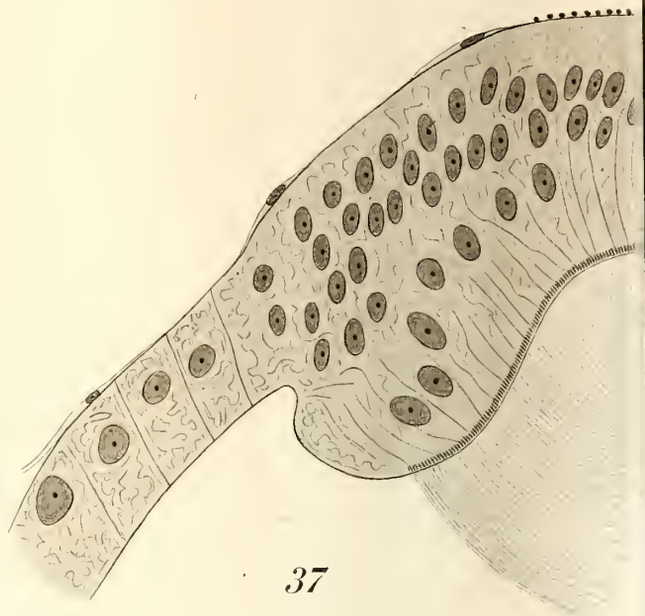
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

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

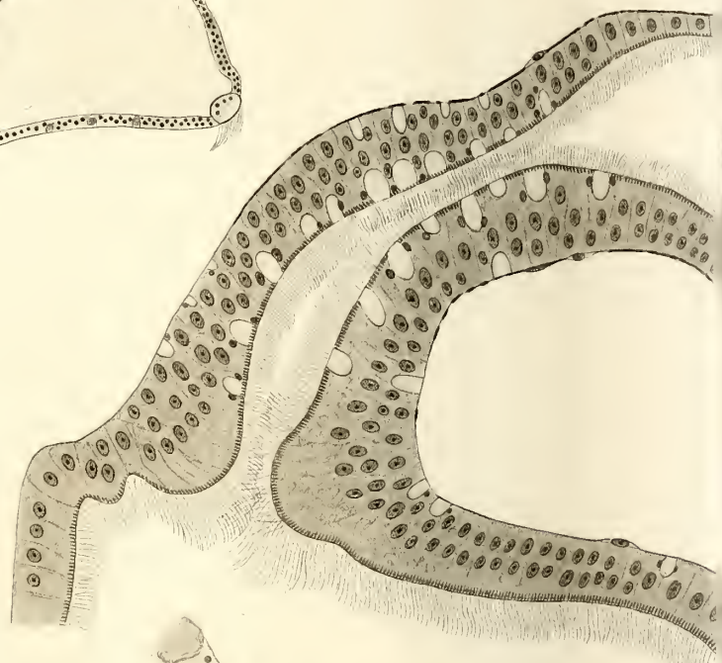
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



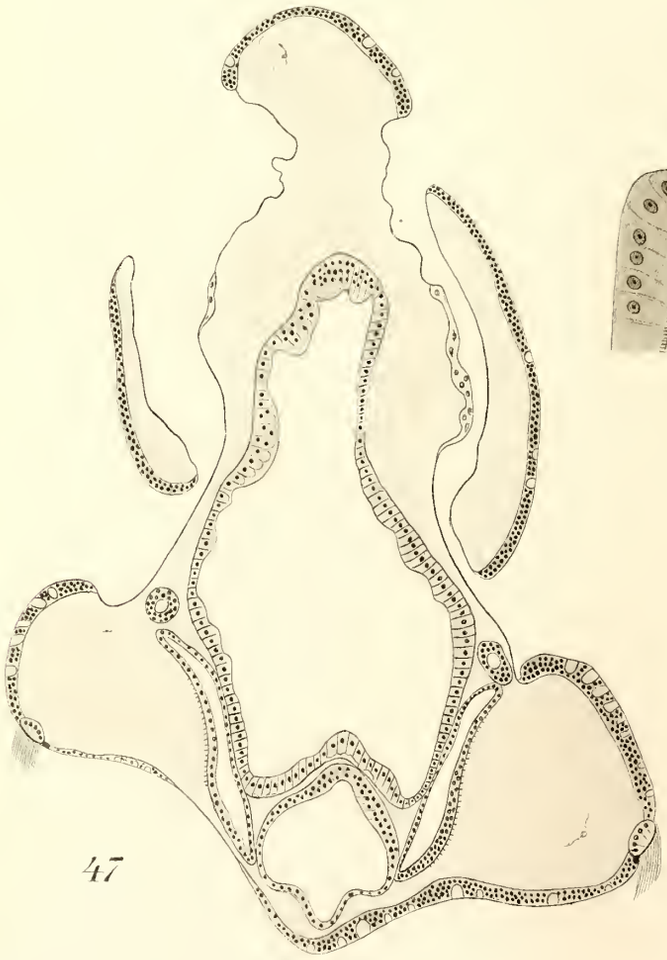
36



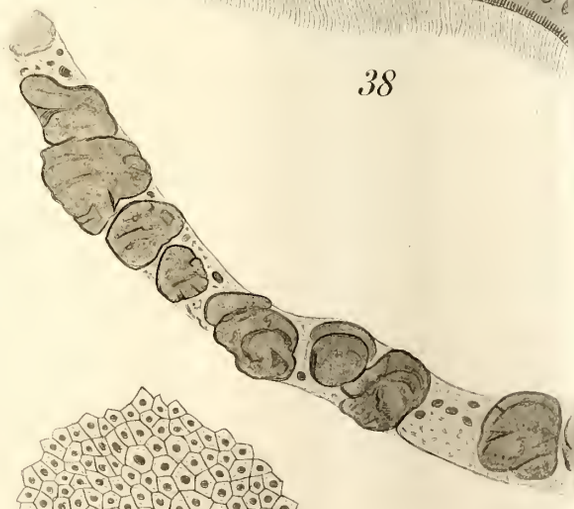
37

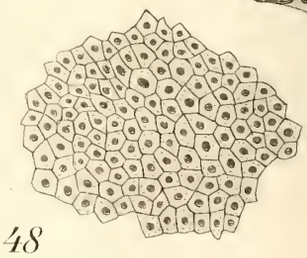


38



47



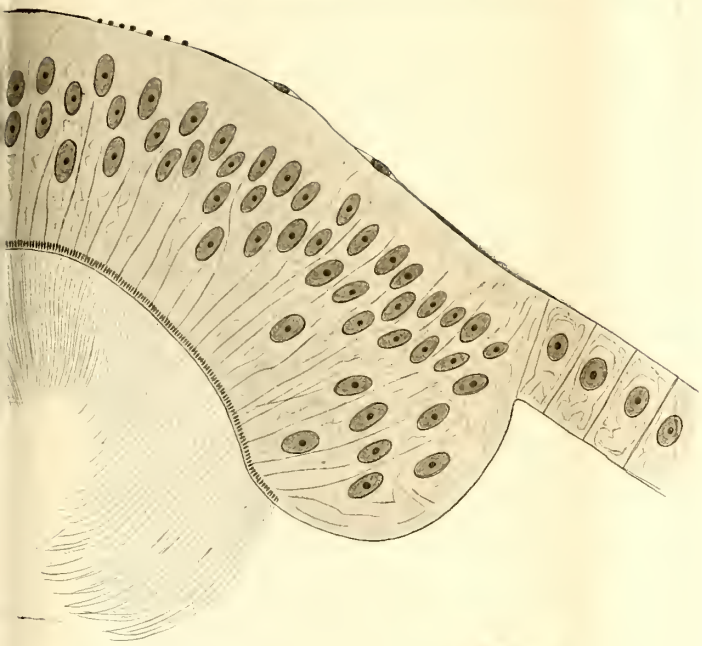


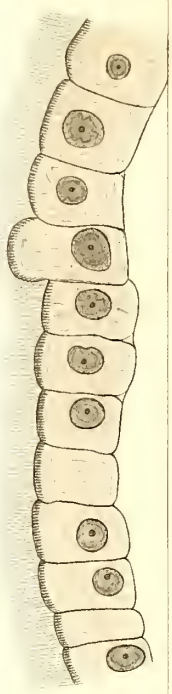
48

del.

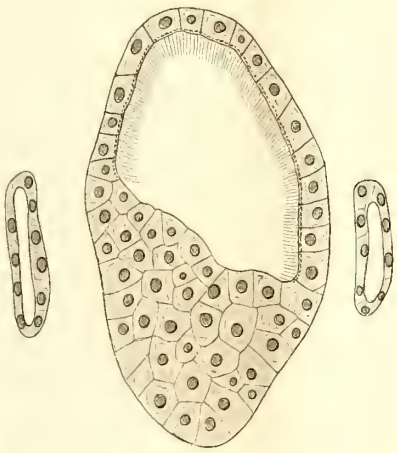
Ver.

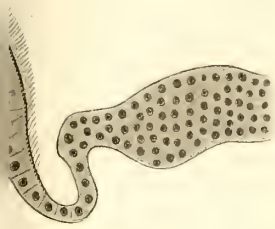
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



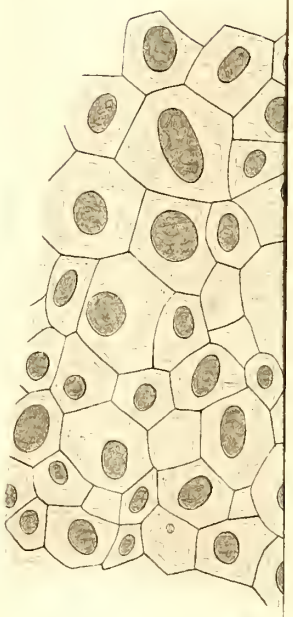


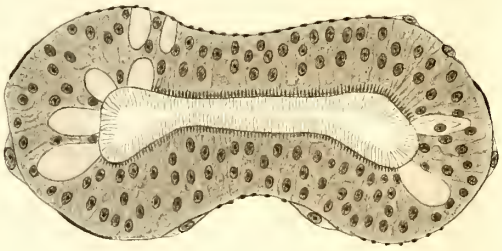
40



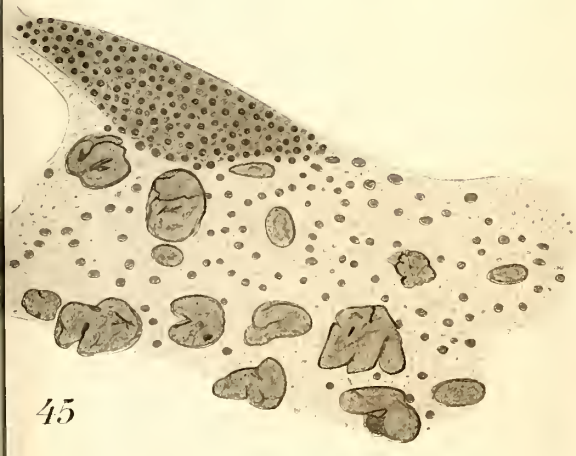


46

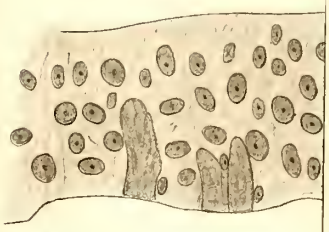




39



45



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

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel

Jahr/Year: 1914-1921

Band/Volume: 22

Autor(en)/Author(s): Stiasny Gustav Albert

Artikel/Article: Studien über die Entwicklung des Balanoglossus clavigerus Delle Chiaje. II. Darstellung der weiteren Entwicklung bis zur Metamorphose. 255-290