Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen.

Von

Dr. W. Salensky, Professor in Kasan.

Mit Tafel XIV-XVI.

Obgleich die Entwicklung der Salpen schon mehrmals untersucht und selbst eingehend und ausführlich von verschiedenen Beobachtern beschrieben wurde, kann dieser Gegenstand doch nicht als vollkommen erschöpft betrachtet werden und bietet noch ein weites Feld für weitere Untersuchungen dar. Die neuen Fortschritte, welche die vergleichende Embryologie der Thiere gemacht hat, fordern neue Untersuchungen in dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte mancher wirbelloser Thiere und namentlich in dem der Salpen, da die letzten Untersuchungen über dieselben bereits vor längerer Zeit erschienen sind und weil unsere Kenntnisse über die Embryologie der nächst verwandten Thiere, namentlich der Ascidien, in der letzten Zeit bedeutend bereichert sind. Die Untersuchungen über die Entwicklung der Ascidien, welche wir Kowalewsky, Metschnikoff, Kupffer u. a. verdanken, haben viele Fragen angeregt, deren Entscheidung allgemeines morphologisches Interesse haben und die eine nochmalige Untersuchung der Salpen, als einer den Ascidien am nächsten stehenden Gruppe, wünschenswerth machen.

Ich werde hier nicht näher auf die Literatur der Entwicklungsgeschichte der Salpen eingehen, weil wir bei der speciellen Betrachtung der Entwicklungsvorgänge die Angaben der verschiedenen Forscher, welche mit demselben Gegenstand sich beschäftigten (Krohn, Vogt, Huxley, H. Müller, Leuckart, Kowalewsky etc.), kennen lernen werden. Ich muss aber hier einige Vorgänge aus der Entwicklung unserer Thiere besonders hervorheben, welche mich am meisten bei meinen Untersuchungen interessirten und von den früheren Beobachtern nicht voll-

kommen klar dargestellt sind. Es sind namentlich folgende: 1. die Bildung des sogenannten Brutsackes und seine spätere Umwandlung, 2. die Bildung der Placenta, und 3. Bildung der Keimblätter und die Beziehung derselben zur Entstehung der inneren Organe. Obgleich die beiden ersteren Fragen schon von den früheren Forschern oftmals behandelt sind, besteht doch in Bezug auf dieselben noch vieles Unklare und Widersprechende; die dritte ist erst in der letzten Zeit durch die Untersuchungen von Kowalewsky berührt und später nicht wieder untersucht worden.

Die vorliegenden Untersuchungen habe ich hauptsächlich an auf dem Leibe von Salpa democratica sich bildenden Embryonen von Salpa mucronata angestellt. Bei meinem Aufenthalt in Neapel im Frühjahr 1874 habe ich die Gelegenheit gehabt, die Entwicklung mehrerer Salpenarten an lebendigen Exemplaren zu beobachten. Das reichste Material für diese Untersuchungen boten mir die Kettenindividuen von Salpa pinnata 1) und Salpa democratica dar; da aber die lebendigen Exemplare nicht vollkommen gut zur Beobachtung der Entwicklung der Keimblätter und der innern Organe sich eignen, habe ich den grössten Theil meiner Untersuchungen an conscrvirten Präparaten von Salpa democratica angestellt. Meine Präparate waren in der Owen'schen Flüssigkeit bewahrt, welche überhaupt für die Conservirung der weichleibigen Thiere grosse Dienste leistet. Die aus dem Mutterleibe herausgeschälten Embryonen habe ich mit Carmin oder Hämatoxylin gefärbt. In Bezug auf diese beiden Farbemittel muss ich bemerken, dass die jüngeren Entwicklungsstadien besser mit Carmin als mit Haematoxylin sich färben, die älteren entgegengesetzt. Bei der Färbung mit Carmin muss man das Präparat vor der Färbung einige Minuten in Spiritus halten, weil sonst sich der Carmin auf der Oberfläche des Präparats ansammelt und ein bedeutendes Hinderniss für die Untersuchung der inneren Structur des Präparates darstellt. Nach der Färbung habe ich meine Präparate in einer bekannten Weise behandelt, resp. dieselben zuerst in Spiritus gelegt, dann in Nelkenöl aufgehellt und endlich in Dammarlack eingeschlossen. Die in dieser Weise zubereiteten Präparate sind für die Untersuchung der feineren Structur des Embryonalleibes in verschiedenen Entwicklungsstadien so bequem, dass man sich mit dieser Methode vollkommen befriedigen kann und nur selten zu der in

⁴⁾ Die Entwicklung dieser Salpe weicht etwas von der der Salpa democratica ab, und da ich bisher ein gehöriges Material für die Aufklärung einiger Vorgänge in der Embryologie derselben mir nicht verschaffen konnte, halte ich für zweckmässig, die Besprechung dieses Gegenstandes bis zu einer anderen Gelegenheit zu verschieben.

andern Fällen so unumgänglich nothwendigen und erfolgreichen Schnittmethode zu greifen braucht.

Die Entwicklung der Salpen kann sehr naturgemäss in drei Perioden getheilt werden. Die erste davon umfasst die Zeit vom Beginn der Entwicklung bis zur Beendigung des Furchungsprocesses; die zweite besteht in der Bildung der Keimblätter und in dem Auftreten der ersten Anlagen der innern Organe und schliesst mit der Bildung des Herzens ab; die dritte kann durch die definitive Entwicklung der Organe characterisirt werden.

I. Der Furchungsprocess und die Bildung der Eibedeckungen.

Beginnen wir unsere Beschreibung mit demjenigen Zustande des Eies, in welchem dasselbe bei den noch im mütterlichen Leibe der solitären Salpen eingeschlossenen Kettensalpen sich befindet. Solche Eier wurden schon mehrmals bei den verschiedenen Salpenarten beschrieben und bei der Salpa democratica-mucronata beobachtet, mit dessen embryonaler Entwicklung wir uns hier vorzüglich beschäftigen werden. Nach den Angaben von Leuckart 1) und Huxley 2) soll das Eichen von S. mucronata im Durchmesser ungefähr 1/22" haben und aus einer ziemlich hellen Dottermasse und einem darin eingeschlossenen Kern bestehen. Ich kann die vollkommen richtige und ausgezeichnete Beschreibung von Leuckart in Bezug auf das Salpenei bestätigen und muss hier nur einige Bemerkungen über die feinere Structur des Eichens hinzufügen. Das Ei von Salpa mucronata stellt einen nicht vollkommen kugelförmigen Körper dar, sondern ist an einem dem Oviduct zugewandten Ende etwas ausgezogen und besitzt daher eine etwa birnförmige Gestalt. Es ist, wie Leuckart vollkommen richtig bemerkt (l. c. p. 47), nur von der Eikapsel eingehüllt. Diese entspricht vollkommen dem Follikel der Ascidien- und Pyrosomaeier. - Das Protoplasma, resp. die Dottermasse und das grosse Keimbläschen bilden auf diesem Entwicklungszustande die einzigen Bestandtheile des Salpeneichens. Den Keimfleck konnte ich nicht auffinden; er tritt aber, wie wir sehen werden, in den späteren Entwicklungsstadien auf. Das Protoplasma der Eizelle ist im frischen Zustande ziemlich hell; dasselbe färbt sich in den conservirten Präparaten sehr gut und tritt in Form eines aus polygonalen Abtheilungen bestehenden Hofes auf (Fig. 4 u. 2), welcher das Keimbläschen des Eies

¹⁾ LEUCKART, Zoologische Untersuchungen, 2. Heft. p. 47.

²⁾ Huxley, Philosoph. Transact. 1854. p. 577 (Huxley giebt an, dass das Ei (oval body) ungefähr $^{1}/_{1000}$ eines Zolls (»inch«) im längsten Durchmesser besitzt, was etwa dem $^{1}/_{22}$ " beinahe gleicht.

umgiebt. Diese Abtheilungen des Protoplasma ähneln sehr polygonalen Zellen, besitzen aber keine Kerne und sind, wie es scheint, nur sehr kurze Zeit vorhanden. In den Eiern der freischwimmenden Kettensalpen sind sie schon nicht mehr auffindbar. Das Keimbläschen ist im Verhältniss zu dem Umfang des Eies ausserordentlich gross; dieser bedeutenden Grösse wegen bemerkt man es schon bei sehr schwacher Vergrösserung, wozu noch die dunkle Färbung des umgebenden Protoplasmahofes (in gefärbten Präparaten) nicht wenig beiträgt. Die Grösse des Keimbläschens ist das einzige auffallende Merkmal im Vergleich mit denen anderer Thiere. Es stellt im Uebrigen eine mit heller Flüssigkeit erfüllte dünnwandige Blase dar.

An der gestielten Eikapsel (Fig. 1 u. 2) sind zwei Theile zu unterscheiden: 1) die eigentliche Eikapsel (Follikel), welche das Ei umschliesst, und 2) der Stiel, welcher mit dem Namen Oviduct vollkommen richtig bezeichnet werden kann. Die beiden Theile zeigen eine gewisse Gleichartigkeit im Bau: sie sind beide namentlich aus polygonalen ziemlich hohen gekernten Zellen zusammengesetzt. Das Protoplasma der Follikelzellen unterscheidet sich vom Dotter dadurch, dass es durch Hämatoxylin nicht gefärbt wird. Nach den Angaben von Leuckart soll der Follikel (»die Eikapsel«, Leuckart) aus einer structurlosen Membran und innerer Epitheliallage gebildet sein (l. c. p. 47). Von der Anwesenheit dieser structurlosen Membran in dem jetzt beschriebenen Stadium konnte ich mich nicht überzeugen; wohl aber konnte ich dieselbe in den späteren Stadien deutlich erkennen. Der Oviduct mündet durch die Geschlechtsöffnung in die Athemhöhle. Diese Mündungsstelle ist wie bekannt mit der sogenannten »schildförmigen Verdickung« umgeben, welche Nichts anderes darstellt als eine Verdickung der Athemhöhlenwand (inneren Mantels aut.) (Fig. 4 Sv). Die Lage des Oviductes, so wie der schildförmigen Verdickung ist schon von früheren Forschern richtig beschrieben worden und kann ich in dieser Beziehung die Angaben derselben nur bestätigen, indem ich hier nur auf die entsprechenden Abbildungen (Fig. 4-3) verweise, welche die Bauverhältnisse und die Lage dieser Organe erklären sollen. Ich brauche kaum zu bemerken, dass der Oviduct im inneren eine canalförmige Höhle enthält. Die Anwesenheit derselben wurde allerdings von Vogt 1) in Abrede gestellt, welcher auch die Bezeichnung des Eikapselstiels mit dem Namen »Oviduct« nicht zulassen wollte. Allein diese Meinung ist vollkommen unrichtig und kann 1) durch unmittelbare Beobachtung und 2) durch den Umwand-

⁴⁾ Voct, Recherches sur les animaux inferieures de la mediterranée. II. p. 54. Mémoires de l'institut national genevois. T. 2. 4854.

lungsprocess des Oviducts widerlegt werden. In den conservirten und gefärbten Präparaten kann man allerdings die Höhle des Oviducts nicht immer erkennen; bei der Untersuchung lebendiger Thiere unterscheidet man dieselbe aber sehr leicht, wie es durch Fig. 4, welche ein solches Ei darstellt, bewiesen werden kann.

In Bezug auf die Lage des Eies im Inneren des mütterlichen Körpers sind die meisten der früheren Beobachter darin einverstanden, dass das Ei der Salpen im sogenannten Nucleus liegt. Nach C. Vogt 1) soll das Ei von der Athemhöhlenwand frei in die Athemhöhle herabhängen. Diese Ansicht erscheint aber wenig begründet; wenigstens können namentlich die weiteren Entwicklungsvorgänge des Eies, die Bildung der Brutkapsel, die Mündung derselben in die Athemhöhle u. a. sie in keinem Fall bestätigen. Auch kann man anderseits durch unmittelbare Beobachtung von der Unrichtigkeit der Vogr'schen Behauptung sich überzeugen, man hat nur das Ei mit dem Oviduct aus dem Mutterleibe herauszupräpariren. Ein derartiges Präparat ist in der Fig. 3 dargestellt. Diese Figur zeigt das Ei in dem Blutsinus, welcher wie die Blutgefässe der Salpen überhaupt, von einer Seite durch die Athemhöhlenwand, von der anderen durch die innere Fläche des Cellulosemantels begrenzt ist. Der Cellulosemantel ist auf der Figur nicht abgebildet, die im Profil dargestellte Athemhöhlenwand ist durch eine leicht gekrümmte Linie bezeichnet. Aus derselben Abbildung kann man auch ersehen, dass das Ei im Blutsinus nicht vollkommen frei liegt, sondern an einer der Wände desselben, nämlich an der inneren Seite der Athemhöhlenwand befestigt ist.

Es ist bekannt, dass die ersten Veränderungen des Eies, welche man in den Salpenindividuen eines freischwimmenden Salpenstockes bemerkt, in der Lageveränderung desselben bestehen. Dieser Process wurde schon von mehreren Forschern beschrieben, doch stimmen diese Beschreibungen nicht vollkommen mit einander überein. Nach den Angaben von Huxley²) und Leuckart³) besteht die Lageveränderung des Eies in einer Zusammenziehung oder Verkürzung des Oviducts, nach Vogt⁴) und theils H. Müller⁵) soll dieselbe durch das Zusammenrollen des Oviduct (Eikapselstiels) um das kugelige Ovarium bewirkt werden. Wir werden den Verlauf_dieser Lageveränderung weiter verfolgen,

⁴⁾ Vogт, l. c. p. 51.

²⁾ l. c. p. 577.

³⁾ l. c. p. 48.

⁴⁾ l. c.

⁵⁾ S. seine Abbildungen in den Icones zootom. von V. Carus (Fig. 47).

bevor wir aber dazu übergehen müssen wir noch auf die ersten Entwicklungserscheinungen des Eies näher eingehen.

Die Eier, welche sich bei den kleinsten freilebenden Kettensalpen vorfinden, zeigen schon eine bedeutende Verschiedenheit von den eben beschriebenen. Sie haben erstens bedeutend an Grösse zugenommen (Fig. 3) und zweitens ist ihre Structur eine andere geworden. Die Veränderung der Eizelle betrifft zunächst den Dotter, welcher nun das frühere Bild der Zerklüftung verloren hat. Der Dotter besteht jetzt aus einer ziemlich homogenen feinkörnigen Masse, deren periphere Schicht etwas dichter als die centrale ist. Der jetzige Zustand der Eizelle zeigt auch darin von dem früher beschriebenen einen Unterschied, dass der Kern aus derselben verschwunden ist. Die Spuren der verschwindenden Keimbläschen glaube ich in diesem Stadium noch in einem hellen Flecken erkennen zu können, welcher im hinteren Theile des Eies sichtbar ist. — Die Zellen des Follikelepithels verändern sich jetzt nur unbedeutend; doch sind sie schon etwas mehr als früher abgeplattet.

Fig. 5 stellt ein Entwicklungsstadium dar, in welchem schon die Erscheinungen auftreten, welche eine neue merkwürdige Periode in der Entwicklung bezeichnen - die Periode der Lageveränderung des Eies und der Bildung der Brutkapsel. Bei keinem der Wirbellosen und Wirbelthiere treffen wir einen Vorgang, welcher mit dem vorstehenden etwas Analoges zeigt. Wir erblicken stets, dass bei der Entwicklung des Eies der viviparen Thiere die Eizelle in einen Fruchthälter wandert, in welchem sie ihre vollständige Entwickelung erreicht und aus dem schliesslich der entwickelte Embryo hervorgeht. Die accessorischen Theile der weiblichen Genitalorgane, wie Oviduct, Uterus etc. sind bei der Wanderung des Eies sehr wenig thätig, sie erleiden dabei sehr wenige Veränderungen und falls die letzteren auftreten, wie es z. B. bei Säugethieren der Fall ist, so sind sie doch vorübergehend und dauern nur während der Periode, in welcher die Entwicklung des Embryos vor sich geht. Nach dem Ausstossen des Embryo nehmen diese Theile der weiblichen Geschlechtsorgane ihren früheren Zustand an. Bei den Salpen treffen wir wesentlich verschiedene Verhältnisse. Hier wandert das Ei gar nicht durch den Oviduct in den Fruchthälter, sondern erreicht seine nothwendige Lageveränderung mit dem Oviducte selbst, durch dessen Zusammenziehung. Der Oviduct ist dabei selbst thätig. Durch einige wesentliche Veränderungen in seinem Bau und seiner Form wird er befähigt und geeignet zur Aufbewahrung des Eies. Diese Veränderungen sind nicht vorübergehend. Sie betreffen die wesentlichsten Bauverhältnisse der Ausführungsgänge der weiblichen Geschlechtsorgane und letztere kommen nie wieder in ihren früheren

normalen Zustand zurück wenn diese Veränderungen einmal eingetreten sind. Sie verwandeln sich, zum Theile wenigstens, in ein proviso-risches Gebilde, welches den Namen Placenta führt. Das auf der Fig. 5 dargestellte Ei ist schon bedeutend verändert. Es ist ein Blick auf diese Abbildung genug um sich zu überzeugen, dass die Lageveränderung des Eies in der von Leuckart beschriebenen Weise vor sich gehen muss. Von einem Umrollen des Eikapselstieles um das Ovarium herum kann hier keine Rede sein. Man kann in den etwas jüngeren Stadien schon die Vorbereitungen zu diesen Veränderungen bemerken, welche namentlich in einem engeren Zusammenrücken der Zellen des Oviducts sich ausprägen. In dem eben zur Betrachtung kommenden Stadium sind diese Veränderungen weit entschiedener. Das Ei hat mit dem Oviduct seine frühere Stelle verlassen und ist weiter nach vorn gerückt, nach der Mündungsstelle des Oviducts, welche von der schildförmigen Verdickung der Athemhöhlenwand umgeben ist. Die Form des Oviducts und die Lage des Eies in demselben sind bedeutend verandert. Der Oviduct hat eine fast conische Gestalt angenommen. Die früher deutlich wahrnehmbaren Theile desselben: Follikel (Eikapsel) und Stiel sind jetzt nicht mehr zu unterscheiden. Beide sind in einen Schlauch verwandelt, welcher in seinem Inneren das Ei birgt. Das hintere Ende des Schlauches ist etwas verdickt und besteht aus cylindrischen Zellen, in welchen die Kerne mit Leichtigkeit nachgewiesen werden können. Dieses hintere Ende entspricht demjenigen Theile des Oviducts, in welchem früher die Eizelle sich befand und ist bedeutend verändert. Die Seitentheile des zusammengezogenen Oviducts bestehen aus denselben platten Zellen, welche wir in dem vorhergehenden Stadium angetroffen haben. Der vordere Theil des Oviducts ist verdickt und an der Mündungsstelle mit den Zellen der schildförmigen Verdickung umgeben. Diese sind unverändert geblieben.

Während im Oviducte die eben beschriebenen Veränderungen zum Vorschein kommen, schreitet auch die Entwicklung des Eies merklich fort; namentlich treten in demselben die ersten Vorerscheinungen der Dotterklüftung auf, bestehend in der Anwesenheit von zwei Kernen im Inneren des Eies, welche in beiden Enden des Eies sichtbar sind und kann ich hier die Beobachtung von Kowalewsky¹) nur bestätigen, welcher behauptet, dass in den Salpeneiern die Theilung des Kerns immer der Dottertheilung vorangeht. Die erste Theilung des Dotters in die beiden ersten Furchungskugeln konnte ich nicht beobachten.

Das nächstfolgende Stadium stellt das Ei dar (Fig. 6), welches

⁴⁾ Nachrichten der königl. Gesellsch. zu Göttingen. 1868. Nr. 19, p. 407.

schon im Zustande der Viertheilung sich befindet. Aus der Lage der Furchungszellen kann man ersehen, dass die Theilung der Eizelle durch meridionale Furchen zu Stande kommt. Jede der Furchungszellen ist mit einem Kerne versehen. Neben diesen Fortschritten des Furchungsprocesses zeigt dieses Stadium wesentliche Umbildungen des Oviducts. Wir können in diesem jetzt zwei Theile unterscheiden (Fig. 6): einen oberen, welcher nichts anderes als ein zusammengezogener Theil des Oviducts ist, und einen unteren, welcher die Furchungskugeln enthält. Der obere Theil des Oviducts erscheint in Form einer mit sehr starken Wänden versehenen Blase, welche nach vorn durch die frühere Genitalöffnung in die Athemhöhle mündet und nach hinten wieder mittelst einer Oeffnung mit dem untern Theile in Verbindung steht. Dieser Theil des Eies stellt nun die Anlage des Brutsackes resp. seiner inneren Lamelle dar (Fig. 6 Brs, a) und wird deswegen in unserer folgenden Beschreibung mit dem Namen: »innere Lamelle des Brutsackes« bezeichnet werden. Der Brutsack mündet, wie es schon gesagt, in die Athemhöhle; in dieser Mündungsstelle verbindet sich die innere Lamelle des Brutsackes mit der sog. schildförmigen Verdickung (Fig. 6 Brs, \$), welche nun auch etwas geändert ist. Sie ist namentlich weniger scharf abgegrenzt, abgeplattet und nur aus einer Zellenschicht zusammengesetzt; die Zellen, welche die Oeffnung des Oviducts (Brutsackes) unmittelbar umgeben, sind bedeutend höher, als die weiter zurückstehenden, welche letztere einen allmäligen Uebergang zu den Zellen der Athemhöhlenwand zeigen. Da dieselbe der inneren Lamelle des Brutsackes anliegt und mit letzterer zusammen den sog. Brutsack bildet, kann dieselbe als äussere Lamelle des Brutsackes (Fig. 6 Brs, \$\beta\$) bezeichnet werden. - Der Brutsack sammt den anliegenden Theilen der Athemhöhlenwand ragt schon jetzt in der Athemhöhle buckelförmig hervor. In den späteren Entwicklungsstadien springt das Ei mit den dasselbe umgebenden Theilen immer mehr und mehr in die Athemhöhle hinein, bis es endlich ganz in derselben liegend, seine volle Ausbildung erreicht.

Der zweite Theil des Eihälters, welchen wir vorläufig als Eikapsel bezeichnet haben, da er im beschriebenen Entwicklungsstadium die Furchungskugeln enthält, stellt einen kugelförmigen Sack dar, welcher in dem jetzt beschriebenen Entwicklungsstadium durch eine äusserst enge Oeffnung mit dem Brutsack in Verbindung steht. An ihrem hinteren Ende ist die Wand der Eikapsel etwas verdickt; die Zellen, welche diese Verdickung bilden, stammen von Zellen des verdickten Eikapselendes ab, welches wir in Fig. 5 abgebildet haben. Im Vergleich mit diesen letzteren haben sie ihrem Umfang nach etwas abgenommen und,

— wahrscheinlich in Folge der Zusammenziehung der Längsachse, — in eine Schicht gelagert.

Nach der Betrachtung dieses Stadiums wird uns ein Vergleich desselben mit den vorhergehenden die Entstehung des Brutsackes erläutern und haben wir nur noch die weitere Entwicklung des Brutsackes zu verfolgen. Bevor wir aber zu dieser übergehen, mögen die Angaben der früheren Beobachter in Bezug auf die Entstehung und Zusammensetzung des Brutsackes verglichen werden. In dieser Beziehung sind die Ansichten verschiedener Beobachter sehr divergirend. C. Voor lässt die äussere Lamelle desselben durch ein Verwachsen der Stielwindungen entstehen. Nach den Angaben von H. Müller (diese Zeitschr. Bd. IV, p. 331) nimmt der Brutsack seinen Ursprung aus einer ringförmigen Falte des inneren Mantels, welche auf der Höhe des Vorsprungs sich schliessen muss. Leuckart endlich beschreibt den Brutsack als einen Bruchsack, welcher von dem inneren Mantel gebildet wird und zapfenförmig an der Stelle der früheren Genitalöffnung in die Athemhöhle hineinragt. Er giebt ferner an, dass in dem Brutsacke zwei über einander geschichtete Lagen unterschieden werden können. Die äussere derselben betrachtet er als einen Theil des inneren Mantels, während die innere durch Wucherung und Weiterbildung aus den oben erwähnten Zellen im Umkreis der Geschlechtsöffnung (d. h. aus den Zellen der schildförmigen Verdickung) entstehen soll. Diese Unterscheidung der beiden Lagen im Brutsacke ist auf einer vollkommen richtigen Beobachtung begründet. Aus der eben gegebenen Beschreibung des in Fig. 6 abgebildeten Stadiums war schon zu ersehen, dass im Brutsack wirklich zwei deutlich erkennbare Lagen zu unterscheiden sind. Das Wesen der beiden Lagen ist aber von Leuckart nicht vollkommen richtig aufgefasst und dadurch auch die Entstehung des Brutsackes von ihm nicht ganz richtig beschrieben. Die äussere Schicht des Brutsackes entsteht in der That aus den Zellen des inneren Mantels resp. der Athemhöhlenwand 1) und stellt der Hauptsache nach nichts anderes dar, als ein Derivat der ursprünglichen schildförmigen Verdickung. Es ist also die äussere Schicht des Brutsackes und nicht die innere, wie LEUCKART angiebt, welche aus der Verdickung entstanden ist. innere Schicht, welche ausschliesslich die Benennung Brutsack ver-

⁴⁾ Auf Grund der unten zu erörternden Entwicklungsvorgänge des Cellulosemantels, aus welchen klar werden wird, dass der Theil des Salpenkörpers, der als »innerer Mantel« bezeichnet wird, mit dem wirklichen Mantel, resp. der Körperbedeckung der Salpen nichts zu thun hat und dass er in einer verschiedenen Weise entsteht, können wir diese zellige Bekleidung der Athemhöhle »Athemhöhlenwand« nennen.

dient, da sie das Ei von allen Seiten umgiebt, entsteht aus dem Oviduct. Die Anwesenheit der Genitalöffnung auf der Spitze des Brutsacks steht auch in Widerspruch mit der Leuckart'schen Annahme. Auf Grund der eben beschriebenen Entwicklungsvorgänge können wir den Satz aufstellen, dass der Brutsack ein Derivat des Oviducts sei und von Aussen von einer Zellenlage bedeckt werde, welche aus der früheren schildförmigen Verdickung der Athemhöhlenwand hervorgehe.

Wir haben schon oben erwähnt, dass der Brutsack durch eine äusserst kleine Oeffnung mit der Eikapsel in Verbindung steht. Die wesentlichsten Veränderungen, welche wir in diesen beiden Theilen im nächstfolgenden Entwicklungsstadium antreffen (Fig. 7 Brs, Eik), bestehen namentlich in der Erweiterung der Oeffnung, durch welche die beiden Höhlen communiciren. Der Brutsack hat seine frühere kugelförmige Gestalt verloren und ist conisch geworden: zugleich sindauch wesentliche Veränderungen in der Eikapsel eingetreten. Dieselbe ist jetzt schüsselförmig geworden; in Folge der Erweiterung der Verbindungsöffnung zwischen dem Brutsack und der Eikapsel verschwindet die Grenze zwischen beiden Höhlen beinahe vollständig. Dasselbe Verhältniss treffen wir in den weiteren Entwicklungsstadien an, wo die nämlichen Veränderungen noch bedeutendere Fortschritte gemacht haben (Fig. 9). Das Wesen der Veränderungen, durch welche das Ei und sein Behälter den Zustand erreicht, welcher in Fig. 9 abgebildet ist, erhellt aus einem Vergleich der Fig. 6, 7 u. 9. Fig. 6 stellt die Bildung des Brutsackes in seinem frühesten Zustande dar. Die Höhle des Brutsackes ist von der Höhle der Eikapsel ziemlich getrennt. Die Verbindung zwischen diesen beiden Theilen ist nur durch eine sehr kleine Oeffnung vermittelt. Indem wir uns nun diese Oeffnung allmälig sich erweiternd denken, muss natürlich die Eikapsel die Form einer Schale annehmen, bis sie endlich, wenn die Falte, welche innerlich die beiden Höhlen trennte, sich ausgleicht, nur eine untere Wand des Brutsackes darstellt. Diesen letzten Zustand treffen wir nun in dem in Fig. 9 abgebildeten Stadium an. Die Furchungskugeln, welche früher in der Eikapsel ihren Platz hatten, gehen jetzt in den Brutsack über. Was die Ursache anbetrifft, welche die Formveränderung des Brutsackes und der Eikapsel bedingt, so glaube ich dieselbe in der Zusammenziehung des unteren Theiles der Eikapsel gefunden zu haben. In dem (Fig. 6) abgebildeten Stadium haben die Zellen des Bodens der Eikapsel in ihrer Grösse etwas zugenommen; in Folge dessen erscheint dieser Theil der Eikapselwand etwas verdickt. In dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 7) breitet sich diese Verdickung etwas nach der Peripherie aus, bis endlich in dem zuletzt betrachteten Stadium (Fig. 9) die

ganze Eikapsel verdickt und aus grossen cylindrischen Zellen zusammengesetzt erscheint. Dass gleichzeitig mit dieser Verdickung auch die Zusammenziehung der Eikapsel vor sich geht, ist aus der Formveränderung der Eikapsel ersichtlich. Dieselbe stellt zu Ende des beschriebenen Umwandlungsprocesses keine Kapsel, sondern vielmehr eine aus cylindrischen Zellen bestehende Lamelle dar, welche den Boden des Brutsacks bildet und in diesem Zustande die Anlage der Placenta repräsentirt.

Das folgende Entwicklungsstadium (Fig. 11), mit dessen Betrachtung wir die Uebersicht der ersten Entwicklungsperiode zu Ende bringen können, stellt uns das Ei dar, welches im Vergleich mit dem vorhergehenden Zustande bedeutend an Grösse zugenommen hat. Es ragt in Form eines schon mit unbewaffnetem Auge sichtbaren conischen Zapfens in die Athemhöhle hinein. Das Wachsthum des Eies und seiner Hülle geht nur im vorderen Theile resp. in dem Brutsacke vor sich; deswegen stellt der hintere Theil nur einen kleinen warzenförmigen Fortsatz des ersteren dar. Der hervorspringende Theil des Eies ist von Aussen durch die äussere Lamelle des Brutsackes bedeckt, welche sehr wenig verändert ist. Die innere Lamelle des Brutsackes besteht aus einer Schicht cylindrischer Zellen, welche im hinteren Theile viel höher als im vorderen sind. Im Vergleich mit dem vorigen Zustand ist diese innere Lamelle etwas feiner geworden. Die Genitalöffnung resp. die Oeffnung des Brutsackes ist jetzt beinahe geschlossen.

Während in den Theilen, welche die Eizelle umgeben, die eben beschriebenen Entwicklungsvorgänge zum Vorschein kommen, schreitet der Furchungsprocess des Eies immer weiter vorwärts. Die Furchung des Salpeneies geht nach dem Typus der sog, regelmässigen Furchung vor sich, was schon von früheren Beobachtern nachgewiesen wurde. Das Ei. welches wir in Fig. 6 als ein in vier Furchungskugeln zerfallenes verlassen haben, theilt sich weiter in acht Zellen (Fig. 8 Fk). Fig. 9 zeigt eine noch weiter fortgeschrittene Theilung. Die Furchungskugeln nehmen während der Theilung an Grösse ab. Fig. 10 stellt uns schon eines der letzten Furchungsstadien dar. Die Furchungskugeln nehmen die ganze Höhle des Brutsacks ein und sind in derselben so dicht an einander gedrängt, dass sie, in Folge des gegenseitigen Drucks die polygonale Gestalt annehmen. Ich konnte bei Salpa democratica nicht die vollkommen kugelförmige Gestalt des gefurchten Eies beobachten, wie es Leuckart bei S fusiformis beschrieben und abgebildet hat. Das gefurchte Ei nimmt vollständig die Form der Brutsackhöhle, die es ausfüllt, an.

Es bleiben uns noch einige Bemerkungen über die Stellung des

Eies im Verhältniss zu dem Blutsinus übrig. In den ersten Entwicklungsstadien lag das Ei in dem Blutsinus der Länge nach, in den letzten, in Folge der Wanderung des Eies, ragt dasselbe querüber in die Höhle hinein. Leuckart giebt in Consequenz mit seiner Ansicht über die Stellung des Salpeneies im Mutterleibe an, dass das hintere Segment des Dotters — welches ohne alle Bedeckung sein soll — in eine Lacune des inneren Mantels hineinragt und vom mütterlichen Blute umspült wird. Ein Theil dieser Behauptung ist von uns schon oben untersucht; wir haben namentlich gesehen 1) dass die Leuckart'schen Angaben über die Entstehung der Eibedeckungen nicht richtig sind und 2) dass das Ei während des Processes seiner Lageveränderung im Oviduct resp. im Eifollikel liegt, welcher letzterer (Oviduct) mit seinem vorderen Theile in den Brutsack, mit dem hinteren (Follikel) in die Anlage der Placenta sich verwandelt. Aus dieser Betrachtung erhellt: 1) dass das hintere Segment des Eidotters keineswegs unbedeutend sein kann und 2) dass es nicht der hintere Theil des Dotters ist, sondern die Anlage der Placenta resp. der Ueberrest der Eibedeckungen, welcher vom mütterlichen Blute im Blutsinus umspült sein muss.

II. Bildung der Keimblätter und Anlage der inneren und äusseren Organe.

Die ersten Entwicklungsvorgänge, welche man weiterhin in dem gefurchten Ei beobachtet, bestehen in der Vermehrung und Differenzirung der zuerst gleichartigen Furchungszellen. Die früheren Beobachter, welche diesen Process bei den Salpen beschrieben, haben ihr Augenmerk hauptsächlich auf die Entwicklungsvorgänge gerichtet, welche die Entwicklung der äusseren Organe betreffen. Die Abhängigkeit der Entstehung der Organe von den histologischen Veränderungen, welche eigentlich die ersteren bedingen, wurde nur wenig beachtet. Selbst Leuckart, dem wir die beste und vollständigste Beschreibung der Entwicklungsgeschichte der Salpen verdanken, lässt ihre Organe unmittelbar durch Differenzirung in der bisher »homogenen Körpermasse zu Tage treten« (loc. cit. p. 55). Er stellt die Anwesenheit der Keimblätter vollkommen in Abrede. Natürlich lässt sich diese Annahme durch die damals herrschenden Ansichten über die Entwicklung der niederen Thiere überhaupt erklären. Dieselben Angaben treffen wir in den damaligen embryologischen Arbeiten fast aller Forscher. Die neue Epoche in der Embryologie der niederen Thiere, welche sich in Untersuchung der histologischen Veränderungen des Eies während seiner Entwickelung ausprägt, ist auch für die Embryologie der Salpen nicht ohne Folgen geblieben. Durch die Untersuchungen von Kowalewsky

haben wir kennen gelernt, dass die ersten Differenzirungsvorgänge des Salpeneies in dem Auftreten der Keimblätter bestehen. Obgleich die Arbeit von Kowalewsky bis jetzt nur in Form einer vorläufigen Mittheilung publicirt ist, so sind doch in derselben die Hauptmomente der Entwicklung berücksichtigt. Fassen wir Kowalewsky's Angaben kurz zusammen, so sollen danach die Organe des Salpenleibes aus drei Keimblättern ihren Ursprung nehmen, welche letztere durch Differenzirung der zuerst gleichmässigen Zellenlage entstehen. Diese Keimblätter umgeben eine Höhle und zwar in der Weise, dass das obere und untere Keimblatt sich in Form von continuirlichen Schichten um dieselbe herumlagern, das mittlere aber in Form von drei Zellenhaufen zwischen die beiden anderen sich einschiebt. Die Anwesenheit einer Höhle bei den von Kowalewsky untersuchten Salpenembryonen aus den ersten Entwicklungsstadien (Furchungshöhle) zeichnet dieselben vor allen durch Leuckart und anderen Forschern untersuchten Salpen bedeutend aus. Aus der Beschreibung und den Abbildungen von Leuckart geht hervor, dass er weder bei Salpa fusiformis, noch bei der S. pinnata in den ersten Entwicklungsstadien diese Höhle gefunden hat. kann diese Angabe Leuckart's auch für S. democratica vollkommen bestätigen. Die von Kowalewsky in den ersten Entwicklungsstadien aufgefundene innere Höhle soll nach den Angaben dieses Forschers die primitive Darmhöhle darstellen, aus welcher später die Kiemenhöhle, der Darm und die Höhle der Placenta entstehen. Nach den Angaben von Leuckart soll diese Höhle wenigstens bei den folgenden drei Salpenarten: S. fusiformis, S. runcinata und S. pinnata viel später erst zum Vorschein kommen. Ich kann zu diesen eben erwähnten drei Salpenarten noch Salpa democratica-mucronata beizählen, bei welchen die primitive Darmhöhle erst lange nach der Bildung der Keimblätter erscheint.

Das Auftreten der Keimblätter im Keime der S. democratica geschieht zu der Zeit, wann der Keim noch in Form eines conischen Zapfens in die mütterliche Athemhöhle hineinragt. Die äussere Form des Keimes ist im Vergleiche mit der des letzt besprochenen Stadiums nur wenig verändert. Der innere Bau desselben hat aber bedeutende Fortschritte gemacht. Wir haben schon im Anfang dieses Capitels gesagt, dass die erste Veränderung des Keimes in der Vermehrung und Differenzirung seiner Zellen bestehe. Erstere verursacht das Wachsthum des Keimes; letztere prägt sich in dem Auftreten der Keimblätter aus.

Das Ei der S. democratica-mucronata besteht in dem in Fig. 44 abgebildeten Stadium aus denselben zwei Theilen, welche wir schon

im vorigen Stadium zu unterscheiden im Stande waren. Der vordere Theil (Fig. 44) stellt den eigentlichen vom Brutsack umschlossenen Embryo dar und wird zunächst unsere Aufmerksamkeit auf sich lenken; der hintere (Fig. 44 P), welchen wir als die Anlage der Placenta bezeichnet haben, findet im 3. Capitel besondere Beachtung.

Der embryonale Theil ist vom Brutsack umschlossen. Der Bau des letzteren hat sich nur wenig geändert; er ist aus denselben cylindrischen Zellen zusammengesetzt, welche wir in dem vorigen Stadium bemerkten. Am vorderen Ende des Embryos sind die Zellen in mehreren Schichten gelagert; dieser Theil des Brutsackes ist im Vergleiche mit seinem früheren Zustande etwas verdickt, an den übrigen Stellen ist die Wand im Gegentheil verdünnt, was von der Abplattung ihrer Zellen bedingt wird.

Die Höhle des Brutsackes ist vom Embryo vollkommen ausgefüllt. Es ist bemerkenswerth, dass der letztere ganz dicht den Wänden des Brutsacks anliegt und deswegen die Form desselben wiederholt. Man kann auch nicht den kleinsten Zwischenraum oder eine cuticulare Scheidewand zwischen beiden unterscheiden und, wäre die Entstehung beider nicht bekannt, könnte man die Wand des Brutsackes für einen integrirenden Theil des Embryo annehmen. Im Embryo lassen sich zwei Schichten unterscheiden: die obere Schicht, die wir nun als oberes Keimblatt oder Exoderm bezeichnen können (Fig. 44 Ex) und die Innenmasse, welche Entoderm darstellt (Fig. 11 En). Erstere besteht in den Seitentheilen des Embryo nur aus einer Zellenlage, am hinteren Theile aber ist sie durch eine kleine Lücke unterbrochen, so dass die Innenmasse dort mit dem Brutsack sich unmittelbar berührt. Die Zellen des hinteren Theiles des oberen Keimblattes zeichnen sich von denen des vorderen durch ihre bedeutendere Grösse aus. Am vorderen Theile des Embryo ist das obere Keimblatt etwas verdickt; diese Verdickung liegt unmittelbar unter der Verdickung des Brutsackes und ist aus mehreren Zellenlagen zusammengesetzt. Die Zellen des oberen Keimblattes besitzen cylindrische Gestalt und sind mit je einem Kern versehen. Die Innenmasse des Embryo, welche wir als unteres Keimblatt (Entoderm) bezeichnet haben, hat nicht die Form einer Schicht, sondern stellt einen Zellenklumpen dar. Sie kann deswegen dem Darmdrüsenkeime einiger Thiere, welche solchen besitzen, homolog gestellt werden. Die Zellen des Entoderm zeichnen sich vor denen des oberen Keimblattes durch ihre Grösse aus; das Protoplasma derselben enthält auch bedeutend mehr Körner als das des oberen Keimblattes, auch sind die Kerne beim ersteren viel grösser als beim letzteren.

Die in dem eben besprochenen Stadium aufgetretenen Keimblätter erscheinen schon in dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 12) bedeutend verändert. Bevor wir dieselbe besprechen, wenden wir uns zu dem Brutsacke, welcher in Bezug auf Bau und Form wesentliche Veränderungen erlitten hat. Die Form anbelangend, so ist derselbe cylindrisch geworden; die cylindrische Gestalt rührt aber nicht von der Form des embryonalen Theiles, welch letzterer eine kugelähnliche Gestalt besitzt, sondern vielmehr von der den Embryo bedeckenden äusseren Lamelle des Brutsackes her. Die letztere stellt eine cylinderförmige Hülse dar, an deren oberem Ende der Embryo selbst befestigt und in dem Blutsinus aufgehängt ist, der etwa zur Hälfte dadurch ausgefüllt wird.

Viel wesentlichere Veränderungen als die eben besprochenen treten im Bau des Brutsackes ein. Wir haben im vorigen Stadium schon bemerkt, dass die innere Lamelle des Brutsackes dünner geworden ist. Die Bedeutung dieser Verdünnung erhält in dem jetzt in Betracht stehenden Stadium seine Erklärung. Dieser Theil des Brutsackes erleidet eine regressive Metamorphose und zwar geht dieselbe so schnell vor sich, dass in dem jetzt beschriebenen Stadium (Fig. 12 Brs, \(\beta\)) wir kaum einige Spuren der inneren Lamelle des Brutsackes zu entdecken im Stande sind. Der untere Theil derselben ist schon beinahe verschwunden und tritt nun in Form einer dünnen wellenförmigen Membran zwischen der ausgebreiteten Placentaanlage und dem veränderten äusseren Keimblatte auf. Im oberen Theile, welcher in dem vorhergehenden Stadium etwas verdickt erschien, kann man noch eine Lage cylindrischer Zellen unterscheiden. Die letzteren bedecken aber nicht die Spitze des Embryo, sondern treten zu beiden Seiten des letzteren auf; dadurch ist der frühere Zusammenhang der inneren und äusseren Lamellen des Brutsacks aufgehoben. Von nun ab ist der Embryo unmittelbar mit der äusseren Lamelle des Brutsacks umgeben.

Der embryonale Theil des Keimes tritt mit seinem vorderen Ende durch die von der inneren Lamelle des Brutsackes gebildete Oeffnung hinaus und liegt hier unmittelbar der äusseren Lamelle desselben an. Im Bau des Embryonalkörpers treten einige wesentliche Veränderungen hervor. Die bedeutendsten von diesen betreffen das äussere Keimblatt; die des inneren Keimblattes bestehen nur darin, dass es jetzt im Längsschnitte beinahe viereckige Gestalt zeigt. Der histologische Bau dieses letzteren Keimblattes bleibt unverändert. Das äussere Keimblatt (Fig. 12 Ex) umgiebt das innere von allen Seiten; die früher am hinteren Ende bestehende Oeffnung dieses Blattes ist jetzt durch das Zusammentreten seiner Ränder vollkommen geschlossen. Im oberen Keimblatte kann

man drei Theile unterscheiden, welche durch ihre Beschaffenheit ziemlich scharf von einander abweichen. Die Seitentheile zeigen den einfachsten Bau, indem sie nur aus einer Schicht kleiner cylindrischer Zellen bestehen. Nach hinten nehmen diese Zellen bedeutend an Umfang zu und sind in mehrere Schichten gelagert. Sie sind in diesem hinteren Theile polygonal und haben eine bedeutende Grösse. Wir haben gesehen, dass schon im vorhergehenden Stadium die hinteren Zellen durch ihre Grösse sich auszeichneten; ihr Wachsthum hat jetzt weitere Fortschritte gemacht. — In ähnlicher Weise hat sich auch der obere Theil des äusseren Keimblattes fortentwickelt. Dieser wächst nun in die Breite und stellt in dem hier in Betracht stehenden Stadium eine mützenförmige, aus zwei Zellenlagen bestehende Schicht dar. Die Zusammensetzung des oberen Theiles aus zwei Zellenlagen ist deswegen besonders wichtig, weil sie uns die Entstehung des mittleren Keimblattes erklären hilft.

In den bis jetzt betrachteten Entwicklungsstadien sind die Keimblätter gebildet, welche das Grundmaterial für den Aufbau der Organe darstellen. Die Organe des Salpenkörpers kommen allmälig zum Vorschein. Nach der Zeit des Auftretens erscheint als erstes das Nervenganglion. Kowalewsky lässt dieses Organ aus einem, das mittlere Keimblatt darstellenden Zellenhaufen entstehen. Ich kann diese Angabe wenigstens für Salpa democratica keineswegs bestätigen, und das ist schon aus der Entstehung und Form des mittleren Keimblattes erklärlich. Das letztere tritt bei unserer Salpe nicht in Form dreier Zellenhaufen auf, wie es Kowalewsky für seine Salpen angiebt, sondern ist schon zur Zeit seines Auftretens blattartig gestaltet. Die Beweise dafür liefert uns das Fig. 43 abgebildete Stadium, wo wir die Anlage des mittleren Keimblattes, sowie die des Nervenganglions antreffen.

Gehen wir zunächst zu der Entwicklung des mittleren Keimblattes über. Wir haben schon oben darauf hingewiesen, dass das obere Keimblatt in seinem vorderen Theil in dem zuletzt beschriebenen Stadium aus zwei Zellenlagen bestand. Auf dem jetzt in Betracht kommenden Stadium (Fig. 43 Ex) ist das obere Keimblatt in seiner ganzen Ausdehnung nur aus einer Zellenlage zusammengesetzt; an der Stelle aber, wo wir damals die zweite Zellenlage gefunden haben, tritt jetzt eine besondere Zellenschicht auf, welche später besondere Entwicklung durchläuft, in die Muskellage und Anlage des Herzens sich verwandelt und deswegen als ein mittleres Keimblatt betrachtet werden kann. In Bezug auf die Entstehungsweise dieses mittleren Keimblattes kann kaum ein Zweifel herrschen; es liegt an derselben Stelle, wo die innere Zellenlage des vorderen Theiles des oberen Keimblattes lag und

unterscheidet sich von letzterem nur dadurch, dass es statt aus einer aus mehreren Zellenlagen besteht, welche gewiss durch Zellenvermehrung entstanden sind. Das mittlere Keimblatt (Fig. 43 Ms) ist im jetzigen Stadium nur sehr wenig entwickelt; am vorderen Ende des Embryo besteht es nur aus einer Zellenlage, nach hinten zu ist es etwas verdickt und aus mehreren Zellenlagen zusammengesetzt. Die vorderen Zellen des mittleren Keimblattes haben noch eine beinahe cylindrische Gestalt, sind aber abgeplattet; im hinteren Theile, wo sie mehr zusammengehäuft sind, nehmen sie polygonale Form an.

Ausser den eben besprochenen Veränderungen des oberen Keimblattes treffen wir in ihm noch andere an, welche für die weitere Entwicklung als sehr wesentliche zu bezeichnen sind. Der Bau des oberen Keimblattes überhaupt ist bedeutend verändert und Dank dieser Veränderungen können wir jetzt in den Haupttheilen des Embryonalkörpers uns orientiren. Denken wir uns den Embryo in der Lage, wie er in Fig. 43 abgebildet ist, so können wir nach dem Bau des oberen Keimblattes zwei Theile in demselben unterscheiden; einer von diesen, welcher in den späteren Stadien als der hintere sich erweist (Fig. 43 El), zeichnet sich dadurch aus, dass er aus abgeplatteten Zellen besteht. Nach oben zu nehmen die Zellen derselben allmälig cylindrische Gestalt an. Der obere Theil besteht aus cylindrischen Zellen und denselben Bau besitzt auch der vordere Theil des oberen Keimblattes (Fig. 43 N). Der untere Theil des letzteren ist aus grossen birnförmigen, mit grossen Kernen versehenen Zellen zusammengesetzt. Diese bilden das Centrum des unteren Theiles; nach der Peripherie resp. nach den Seiten des Embryo zu nehmen diese Zellen aber an Grösse ab und stellen einen allmäligen Uebergang zu den erwähnten cylinderförmigen und abgeplatteten Zellen dar. Die grossen Zellen der Unterwand des Embryo erscheinen nun als Anlage eines Abschnitts der später auftretenden Placenta, die wir als Dach der Placenta bezeichnen werden.

Ist man einmal über die Haupttheile des Embryo orientirt, so kann man schon von vorn herein bestimmen, welche Organe in jedem dieser Theile angelegt sein müssen. Die Bildung derselben tritt zuerst im vorderen Theile des Embryo und zwar in Form einer Verdickung des oberen Keimblattes auf, welche sich als die Anlage des Nervenganglions erweist. Diese Verdickung (Fig. 43 N) besitzt eine birnförmige Gestalt und nimmt ihren Anfang unter dem oberen Ende des Embryos. In ihrem oberen Theile ist dieselbe weniger ausgeprägt, nach unten hin nimmt sie aber an Umfang zu und endet stumpf abgerundet. Ueber der Nervenanlage sind die Zellen des oberen Keimblattes ein wenig mehr abgeplattet als hinter derselben.

Zum Schluss der Beschreibung dieses Stadiums (Fig. 13) müssen wir noch eine Veränderung erwähnen, welche in der äusseren Form des Embryo selbst eingetreten ist. Derselbe hat nämlich eine beinahe birnförmige Gestalt angenommen. Und wenn diese Formveränderung jetzt nur sehr unbedeutend erscheint, so ist sie doch darum wesentlich, weil sie schon ein Hinweis ist auf die spätere Abtrennung des Embryo von den unten liegenden Theilen.

Die eben besprochene Anlage des Nervensystems steht nur sehr kurze Zeit mit dem oberen Keimblatte in Verbindung. Wir treffen dieselbe schon in dem in Fig. 14 abgebildeten Stadium im Zustande eines selbstständigen, von den Körperbedeckungen unabhängig gewordenen Zellenhaufens an. Sie stellt jetzt einen soliden elliptischen Körper dar, ist aber in ihrem histologischen Bau nur wenig verändert. Sie besteht aus denselben kugelförmigen mit Kernen versehenen Zellen, welche wir früher schon gesehen haben.

Während das Nervensystein diese Entwicklungsvorgänge zeigt, hat die Entwickelung der inneren Organisation des Embryo bedeutende Fortschritte gemacht. Dieselbe äussert sich zunächst in der Bildung einer Höhle (Fig. 14 Lh), in welche namentlich das abgetrennte Nervenganglion zu liegen kommt. Die Höhle bildet sich zwischen dem äusseren und inneren Keimblatte und kommt zuerst am unteren Ende des Embryo zum Vorschein. In den späteren Entwicklungsstadien verbreitet sie sich nach oben, behält aber ihre ursprünglichen Verhältnisse zu den Keimblättern. So wie sie jetzt zwischen dem oberen und unteren Keimblatte erscheint, so bleibt sie auch in den späteren Stadien zwischen den Körperbedeckungen (dem oberen Keimblatte) und den Eingeweiden liegen, d. h. sie stellt eine Höhle dar, in welcher die Eingeweide gelagert sind und die deswegen die Benennung »Leibeshöhle« vollkommen verdient. Um diese Benennung zu berichtigen, müssen wir auf folgende zwei Umstände unser Augenmerk richten. Erstens namentlich darauf, dass die Leibeshöhle bei Salpen nicht bekannt ist; das kann leicht seine Erklärung darin finden, dass bei den erwachsenen Salpen eine eigentliche Leibeshöhle nicht besteht, weil sie in den letzten Entwicklungsstadien vollkommen mit Cellulosesubstanz erfüllt wird. Der zweite Umstand besteht darin, dass die eben erwähnte Höhle der Salpenembryonen von der Leibeshöhle anderer Thiere sich durch ihre Entstehungsweise unterscheidet, da sie zwischen dem ausseren und inneren Keimblatte erscheint, während die Leibeshöhle der Wirbelthiere ja durch Spaltung des mittleren Keimblattes zum Vorschein kommt. Allein diese Bildung der Leibeshöhle, welche wir bei den Wirbelthieren antreffen, ist keineswegs auf alle Thiere zu übertragen. Wird die Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen besser bekannt, so werden wir gewiss mehrere Fälle derjenigen Entstehungsweise der Leibeshöhle kennen lernen, welche wir hier bei den Salpen finden. Die Entwicklung einiger Mollusken (Calyptraea, Trochus, Limnaeus, Austern und wahrscheinlich mehrerer anderer, welche in dieser Beziehung untersucht wurden) zeigt uns, dass die Leibeshöhle bei diesen Thieren genau so entsteht, wie es eben bei den Salpen beschrieben ist. Am besten können diese Verhältnisse der Leibeshöhle zu den Keimblättern bei den Austern untersucht werden. Das Ei derselben stellt in den ersten Entwicklungsstadien einen soliden, aus drei Keimblättern bestehenden Körper dar. Das mittlere Keimblatt tritt in demselben in Form einiger Zellenhaufen auf und nimmt an der Entstehung der Leibeshöhle keinen Antheil. Die letztere kommt zwischen dem oberen und unteren Keimblatte zum Vorschein und wird in den späteren Stadien durch die sich verlängernden Zellen des mittleren Keimblattes durchsetzt.

Im jetzigen Stadium kann man auch deutlich die Anlage des Elaeoblastes unterscheiden. Dieselbe (Fig. 44 El) erscheint nun am hinteren Körpertheile in Form eines Zellenhaufens, welcher aus dem oberen
Keimblatte seinen Ursprung nimmt und mit demselben noch in Zusammenhang steht. Die Form dieses Zellenhaufens ist eine elliptische, die
Zellen derselben sind kleiner als die des unteren Keimblattes und enthalten je einen kleinen Kern.

Das mittlere Keimblatt zeigt auch einige Fortschritte in seiner Entwicklung, indem dasselbe jetzt in Folge der Vermehrung seiner Zellen stark verdickt erscheint. Es nimmt aber nur einen kleinen Abschnitt im oberen Theile des Embryo ein und lässt in seinem Bau keine wesentlichen Veränderungen erkennen.

Erst nachdem im Embryo die eben hervorgehobenen Anlagen des Nervenganglions und Elaeoblastes sowie die Leibeshöhle aufgetreten sind, fängt das untere Keimblatt an, — welches bisher noch in seinem früheren Zustande sich befand, — sich weiter zu entwickeln (Fig. 45 A und B). Die Entwicklungsvorgänge dieses Keimblattes bestehen zuerst in dem Auftreten einer Höhle im inneren desselben, welche die erste Anlage der Athemhöhle resp. primitiven Darmhöhle darstellt. Bevor wir aber diese inneren Veränderungen des Embryo berücksichtigen, wenden wir uns jetzt zu dem Brutsacke, welcher, wie oben bemerkt, nur aus einer äusseren Lamelle besteht. Schon früher machten wir darauf aufmerksam, dass bei dem allmäligen Wachsthum des Embryo dessen oberer Theil besonders an Umfang zunimmt. Jetzt erreicht dieser Theil eine solche Grösse (Fig. 45), dass die ihn umhüllende Wand des Brutsackes nicht mehr den Druck desselben aushalten kann.

Der Brutsack platzt in seinem vorderen Theile, namentlich an der Stelle, welche der früheren Genitalöffnung entspricht und senkt sich nach unten. In dem in Fig. 45 abgebildeten Stadium erscheint die geborstene Brutsackhülle in Form einer Falte (Fig. 45 Brs, β), welche nur den unteren Theil des Embryo umgiebt, später aber kommt sie ganz unter den Embryo zu liegen. Leuckart, der diese Zerreissung der äusseren Hülle des Brutsackes auch beschreibt, behauptet, dass dieselbe in einem viel späteren Stadium geschieht. Die Verschiedenheit unserer Angaben in Bezug auf die Zeit dieses Vorganges findet vielleicht in dem Umstande seine Erklärung, dass beim Zerplatzen des Brutsackes der Embryo doch nicht vollkommen von der äusseren Umhüllung befreit wird. An der Stelle dieser äusseren Hülle des Brutsackes tritt die andere, welche dieselbe Lage im Verhältniss zum Embryo einnimmt und von ersterer dadurch sich unterscheidet, dass sie structurlos ist. Diese letztere Hülle stellt nichts anderes dar, als die cuticulare Absonderung der äusseren Lamelle des Brutsackes. Man kann die Bildung dieser Hülle ganz gut an den Embryonen von verschiedenen Stadien, wie z. B. an den auf Fig. 45, 16 u. 47 abgebildeten, verfolgen. Aus der Betrachtung dieser letzteren ist ersichtlich, dass die cuticulare Hülle nach hinten um so mehr wächst, als die äussere Hülle des Brutsackes nach hinten sich hinabsenkt, so dass die erstere zuletzt das hintere Ende des Embryo erreicht und denselben vollkommen umhüllt. In dem in Fig. 45 abgebildeten Stadium, wo die äussere Hülle des Brutsackes schon das hintere Drittel des Embryo umhüllt, bedeckt die cuticulare Hülle die beiden vorderen Dritttheile und ist mit der inneren Wand der Falte des Brutsackes verwachsen. Der ganze Vorgang stellt sich so dar, als ob die äussere Hülle des Brutsackes bei ihrem Hinabsinken allmälig von der cuticularen Hülle sich ablöse. Gegen das Ende dieses Vorganges erscheint die äussere Hülle des Brutsackes ganz an dem hinteren Ende des Embryo und umgürtet dasselbe in Form einer zusammengelegten Falte. In diesem Zustande kann dieselbe während der ganzen folgenden Entwicklung des Embryo beobachtet werden. Ich habe sie selbst nach dem Ausschlüpfen des Embryo aufgefunden. Die cuticulare Hülle ersetzt vollständig die äussere Hülle des Brutsackes, und kann an den frisch untersuchten Präparaten irrthümlich für dieselbe gehalten werden, wie es wahrscheinlich bei Leuckart der Fall gewesen ist. Um mit den embryonalen Hüllen hier abzuschliessen, müssen noch einige histologische Veränderungen der äusseren Hülle erwähnt werden, welche in den späteren Stadien zum Vorschein treten. Wir haben gesehen, dass diese letztere in den früheren Entwicklungsstadien aus abgeplatteten Zellen besteht. Tritt nun dieselbe in die

Periode seiner regressiven Metamorphose ein, so nehmen ihre Zellen bedeutend an Höhe zu und wachsen um so mehr nach oben, je weiter die Hülle nach hinten rückt, bis sie endlich die Gestalt ziemlich hoher Warzen annehmen. In Folge dieser sonderbaren Gestaltveränderung der Zellen erscheint die Hülle, wenn sie am hinteren Ende des Embryo liegt, in Form eines Wulstes, wie sie wirklich von Leuckart (loc. cit. p. 63) beschrieben ist. Die Untersuchung der gefärbten Präparate kann den wirklichen Bau dieser Hülle aufklären und damit auch nachweisen, dass diese Wulstform nur scheinbar ist.

Die Veränderungen des histologischen Baues des Darmdrüsenblattes bestehen in der Vermehrung seiner Zellen, welche dabei auch bedeutend kleiner werden. Viel wichtiger aber als diese histologischen Veränderungen ist das Auftreten der Höhle im Inneren des Darmdrüsenblattes, welche die Anlage der Athemhöhle darstellt. Im optischen Längsschnitte erscheint dieselbe als eine längliche, schwach gebogene Spalte, welche im vorderen Theile des Embryo etwas breiter als im hinteren ist (Fig. 45 A, Ah). Nach hinten zu ist diese Höhle etwas nach oben gekrümmt; dieser hintere Theil stellt nun die Anlage des Darmcanals dar; der übrig bleibende vordere erscheint als die eigentliche Anlage der Athemhöhle.

Die Athemhöhlenwand ist nicht überall gleichmässig gebaut. Im oberen Theile, wo dieselbe mit dem mittleren Keimblatte sich verbindet, besteht sie nur aus einer Zellenlage; die Seitentheile sind aus mehreren Zellenschichten zusammengesetzt. Die Unterwand besteht wieder aus einer Lage etwas verlängerter und abgeflachter Zellen. Unter der Athemhöhlenwand bleiben noch einige Zellen des Darmdrüsenblattes übrig, welche an der Zusammensetzung der Athemhöhlenwand keinen Theil nehmen und später sich in Blutkörperchen verwandeln.

Stellt man den Embryo unter dem Mikroskop so auf, dass derselbe in seinem optischen Querschnitt dem Beobachter erscheint, so überzeugt man sich, dass die Athemhöhle eine halbmondförmige Gestalt im Querschnitt besitzt, und dass diese Gestalt durch eine Verdickung der oberen Wand derselben bedingt ist. Diese Verdickung, welche im Längsschnitt (Fig. 45 A) auch ohne Mühe gesehen werden kann und in Form eines dicken Stranges dort (Fig. 45 A u. B, K) erscheint, ist die Kiemenanlage. Sie besteht aus denselben rundlich polygonalen Zellen, aus welchen das ganze Darmdrüsenblatt zusammengesetzt ist, und lässt schon in ihrem oberen Theil die Spuren einer weiteren Differenzirung — namentlich die Bildung der Kloake — entdecken (Fig. 45 A u. B, Cl). Betrachtet man den Embryo im Querschnitt von der vorderen Seite aus, so bemerkt man da, wo die Anlage der Kieme mit dem Darmdrüsenblatt verbunden

ist, eine kleine Lücke, welche noch keine eigentlichen Wände besitzt und seiner Stelle nach der Kloake entspricht. Durch die eben erwähnte Anlage des Kloakentheiles der Athemhöhle wird die Verbindungsstelle zwischen der Kieme und dem Darmdrüsenblatt auf zwei Zellenstränge reducirt, welche aus je einer Zellenreihe bestehen (Fig. 45 B, K). Dieselben Verhältnisse können auch später beobachtet werden; nur ist dann dieser Verbindungstheil in Folge des Wachsthums der Kieme durch zwei Lamellen repräsentirt (vergl. Fig. 27 K).

Die Anlage des Nervensystems unterliegt weiteren sehr wesentlichen und merkwürdigen Veränderungen. Aus dem compacten Zellenhaufen verwandelt sie sich namentlich in eine Blase. Diese auffallende Erscheinung wurde zuerst von Leuckart bemerkt. Die Nervenblase liegt in der Leibeshöhle und zwar mit ihrem vorderen Ende dem Darmdrüsenblatt an (Fig. 45 A, N), — dieses Verhältniss der beiden Theile ist für die weitere Ausbildung des Nervensystems und hauptsächlich der später auftretenden Flimmergrube von grosser Wichtigkeit.

Aus den eben betrachteten Stadien ersehen wir, dass die Entwicklung der inneren Organisation bei den Salpen ziemlich frühzeitig schon einen bedeutenden Grad erreicht. Die Anlagen der Organe treten schon in den ersten Entwicklungsstadien auf; selbst das Herz, welches sonst bei allen Wirbellosen ziemlich spät erscheint, ist bei den Salpen ziemlich früh angelegt. Das Herz sammt Pericardium entsteht aus dem mittleren Keimblatt, welches, wie oben erwähnt, aus zwei lateralen, dem unteren Keimblatte ganz dicht anliegenden Platten besteht. Auf der rechten Seite setzt sich die rechte Platte des Mesoderms etwas nach hinten fort und überragt selbst das hintere Ende der Athemhöhlenwand, und eben dieser Theil ist es, aus welchem das Herz seinen Ursprung nimmt (Fig. 16 Hz). Nach oben ist dieser Theil etwas verdickt, nach unten erscheint derselbe so umgerollt, dass er in einen hohlen ellipsoiden Sack sich verwandelt. Dieser Sack stellt nun die Anlage des Pericardiums dar. Er hat seine Stelle unter der Anlage des Darmcanals und ist nach allen Seiten hin vollkommen geschlossen. In den späteren Stadien, welche wir im 3. Capitel speciell betrachten werden, kommen wir auf das Verhältniss der Pericardiumanlage zum mittleren Keimblatt und auf den Bau der Herzanlage ausführlicher zu sprechen; hervorzuheben ist noch besonders, dass die obere Wand der Pericardiumanlage (Fig. 46 Hz), nämlich dieselbe, welche der Athemhöhlenwand anliegt, etwas verdickt ist. Diese Verdickung ist nun nichts anderes, als die Anlage des Herzschlauches selbst, welche dergestalt zuerst in Form eines soliden Zellenhaufens erscheint.

III. Definitive Ausbildung der äusseren und inneren Organe.

1. Aeussere Form.

Wenn die inneren Organe des Salpenembryo auftreten, hat das ganze Ei eine birnförmige Gestalt. Die beiden Theile desselben: der embryonale Theil und die Placenta sind von Aussen nicht voneinander abgetrennt. In den weiteren Entwicklungsstadien geht das Wachsthum im embryonalen Theil viel schneller als in der Placenta vor sich, was natürlich zunächst eine äussere Abgrenzung zwischen den erwähnten Theilen bedingt.

Der Leib der Salpenembryonen wächst mehr in die Länge als in die Breite und Höhe, und nimmt dadurch walzenförmige Gestalt an. Am hinteren Ende dieser Walze tritt mehr und mehr ein blasenförmiger Hügel hervor, welcher durch das Wachsen der Elaeoblasteszellen zu Stande kommt und eigentlich den späteren Nucleus repräsentirt. Das vordere Ende des Salpenleibes ist seitlich abgerundet, abgestutzt und lässt ziemlich spät eine seichte Querrinne an sich beobachten, welche nichts anderes als die Anlage der vorderen Oeffnung darstellt. In der Mitte des Körpers, ungefähr an der Stelle, wo die Kloakenhöhle zum Vorschein tritt, bemerkt man eine ähnliche Rinne, welche der Kloakenöffnung als Anlage dient und gleichzeitig mit der früher erwähnten Oeffnung sich weiter ausbildet. Bevor aber diese beiden Oeffnungen oder, richtiger gesagt, ihre rinnenförmigen Anlagen auftreten, kann man schon ihre Stelle bestimmen, indem dort die Anlagen von Ringmuskeln in Form von je zwei im Querschnitt scheibenförmigen Zellenhaufen erscheinen.

Mit der Zeit ändert sich weiter die Gestalt des Salpenleibes; er nimmt die Form eines vierseitigen Prisma an. Doch wird dies erst in den spätesten Entwicklungsstadien bemerklich und kommt gleichzeitig mit der Ausscheidung des äusseren Cellulosemantels zu Stande. Dazu treten noch Veränderungen der äusseren Organe. Der Elaeoblast nimmt im Verhältniss zum vorderen Theil des Körpers bedeutend an Grösse ab, und hinter der Kloakenöffnung erscheinen zwei conische Fortsätze, welche als characteristische Kennzeichen für den definitiven Zustand der Salpa democratica dienen.

2. Placenta.

In Bezug auf die Entwicklungsgeschichte der Placenta sind die Angaben der Forscher, welche mit der Embryologie der Salpen sich beschäftigten, nicht ganz übereinstimmend. Nach den einen soll die Placenta durch Abschnürung aus dem soliden Embryonalkörper entstehen. Am besten ist diese Annahme mit folgenden Worten von

Leuckart formulirt: »Er (der Fruchtkuchen) ist, wenn man will, der Rest der Dottermasse, der nach der ersten Anlage des Embryo übrig bleibt etc.« (l.c. p. 53). Krohn¹) lässt die Placenta selbst früher als den Embryonaltheil entstehen, welcher letztere sich auf der Spitze der Placenta bildet. Diese Angabe scheint am wenigsten wahrscheinlich zu sein. Die Angabe von Kowalewsky weicht darin ab, dass die Placenta in Form eines hohlen Körpers auftreten soll, weil auch ein Theil der primitiven Darmhöhle der abgeschnürten Anlage in ihr aufgeht.

Eine von allen eben angeführten abweichende Meinung wurde von C. Vogt ausgesprochen, nach welcher die Placenta ganz unabhängig vom Dotter angelegt wird. Nach C. Vogt soll im Dotter der Salpen keine Abschnürung eintreten, durch welche nach den Angaben anderer Beobachter der Embryonaltheil und die Placenta angedeutet werden; die Placenta entsteht nach Vogt vielmehr als ein »Depot«, welches unter dem Einfluss der Blutmasse um den Dotter sich bildet.

Aus dem, was wir schon oben bei der Beschreibung der Eiwanderung und Bildung des Brutsackes hervorgehoben haben, geht hervor, dass die Bildung der Placenta bei Salpa mucronata in anderer Weise geschieht als es von früheren Beobachtern beschrieben wurde. Die Placenta bildet sich bei unseren Salpen zum grössten Theil aus dem Ueberreste des Oviducts, resp. des Follikels und steht im Anfang also mit dem eigentlichen embryonalen Körper in keinem Zusammenhang; erst später tritt dieselbe mit dem Embryonalleibe in Verbindung, verwandelt sich schliesslich in einen Theil desselben und kann selbst — wie es von manchen Forschern angegeben wurde — von dem ausschlüpfenden Embryo mitgenommen werden. Und gerade Salpa mucronata gehört zu der Categorie der Salpen, bei welcher die Placenta beim Ausschlüpfen des Embryo vom Embryonalleibe nicht losreisst, sondern mit demselben verwächst.

Die äussere Form der Stadien, welche als Beweis der Leuckart'schen Annahme in seiner Schrift abgebildet und beschrieben sind (siehe p. 53 und Fig. 2, Taf. II seiner Untersuchungen), kann in der That Grund zu der Annahme bieten, als ob die Anlage der Placenta vom Embryonalleibe abgeschnürt wäre, und erst wenn man die Vorgänge kennen lernt, welche die Wanderung des Eies begleiten, erhält der Bildungsprocess der Placenta seine richtige Erklärung. Die Anlage der Placenta erscheint zuerst in Form eines kleinen aus cylindrischen Zellen bestehenden Anhanges am hinteren Theile des Brutsackes und bleibt eine gewisse Zeit, nämlich bis zum Ende des Furchungsprocesses ohne alle Veränderungen.

⁴⁾ Ann. des sc. nat. Sér. III. T. 6. 1846, p. 123.

203

Die letzteren treten erst dann auf, wenn im Embryonaltheil die ersten Differenzirungserscheinungen der Keimblätter bemerkbar werden (Fig. 14 P). Die Form der Placentaanlage bleibt auch in diesem Stadium ziemlich dieselbe; die histologische Zusammensetzung derselben erscheint aber bedeutend verändert. Die Zellen, aus welcher die Anlage besteht, sind bedeutend vermehrt und haben ihre frühere cylindrische Form verloren. Die Placenta erscheint jetzt aus polygonalen in mehrere Reihen gelagerten Zellen zusammengesetzt.

Hierzu sei noch bemerkt, dass die Bildungsgeschichte der Placenta keineswegs so einfach ist, wie es früher angenommen wurde. Leuckart bemerkt in Bezug auf die histologischen Elemente der Placenta, dass dieselben »auf der Entwicklungsstufe verharren, die sie bei der Abtrennung des Fruchtkuchens besassen, und dass sie, so zu sagen, beständige Furchungskugeln bleiben, an denen man nicht einmal eine äussere Zellmembran mit Sicherheit erkennen kann« (l. c. p. 53). Dass diese Behauptung nicht vollkommen richtig ist, kann man schon daraus ersehen, dass die Placenta zur Zeit ihrer höchsten Ausbildung einen ziemlich complicirten Bau besitzt. Wir treffen in der Bildungsgeschichte derselben eine Differenzirung ihrer Elemente an und können nach dem Character der Entwicklungsvorgänge drei Entwicklungsperioden unterscheiden, von denen die erste durch die Zellenvermehrung in der Placentaanlage characterisirt werden kann, die zweite durch die progressiven Differenzirungsvorgänge sich auszeichnet, die dritte in der regressiven Metamorphose der Placenta besteht. Diese drei Perioden entsprechen den verschiedenen Entwicklungszuständen des Embryo.

Die erste Periode dauert so lange, bis im Embryo die Athemhöhle zum Vorschein tritt. Es ist schon oben bemerkt, dass nur der grösste Theil der Placenta und nicht die ganze aus dem Eifollikel entsteht. Bei der Beschreibung der Differenzirungsvorgänge im Embryonaltheile haben wir nämlich gesehen, dass im hinteren Theile des Embryo grosse Zellen entstehen, welche in die Placenta übergehen und die obere Wand derselben — welche ich bereits als Dach der Placenta bezeichnete — bilden. Diese obere Wand stellt also denjenigen Theil der Placenta dar, welcher seine Entstehung nicht dem Ueberreste des Oviducts (Follikels), sondern den Furchungszellen verdankt.

Die Vermehrung der Zellen in der Placentaanlage geht sehr rasch vor sich. Schon wenn die innere Hülle des Brutsackes verschwindet (Fig. 12 P), erscheint die Anlage bedeutend vergrössert. Sie verliert dabei ihre ursprüngliche Gestalt, wächst nach hinten und nach den Seiten zu und tritt nun in Form eines ziemlich unregelmässig gestalteten Zellenhaufens auf. Nach oben zu wächst dieselbe zwischen die innere und

äussere Platte des Brutsackes hinein und umfasst schon in diesem Stadium (Fig. 12) beinahe den ganzen hinteren Theil des Embryos. Vom letzteren ist die Anlage der Placenta nur durch eine dünne Membran der verschwindenden inneren Platte des Brutsackes (Fig. 42 Brs, a) abgetrennt. Sehr bald darauf wird aber auch diese Scheidewand beseitigt und dann treffen die Zellen der Anlage mit den äusseren Zellen des Embryonaltheiles, resp. mit dem oberen Keimblatt zusammen (Fig. 43 P). Dieser wichtige Moment ist dadurch von grosser Bedeutung für den Bildungsvorgang der Placenta, als damit zwischen der Placenta und dem Embryo die innigste Verbindung von nun ab hergestellt wird. Die Placenta erscheint nun als eine hintere Fortsetzung des Embryonaltheiles und geht nach oben in denselben ohne bestimmte Grenze über. Mit diesem Vorgang kann die erste Periode der Placentaentwicklung als geschlossen angesehen werden. Die Placenta stellt nun ein solides aus deutlich abgegrenzten Zellen bestehendes Organ dar, dessen Zellen das Material für die weitere Differenzirung darbieten.

Die eben beschriebenen Entwicklungserscheinungen gehen dann vor sich, sobald im Embryonaltheil die ersten Spuren der Leibeshöhle zum Vorschein treten. Die Placenta erscheint zu dieser Zeit noch in Form eines soliden Zellenhaufens. Die Bildung der Placentarhöhle wurde von früheren Beobachtern verschieden beschrieben. Leuckart lässt dieselbe in der Anlage dadurch entstehen, dass »das hintere Ende der Anlage sich abplattet und in seiner Mitte einen grubenförmigen Eindruck bekommt« (l. c. p. 53). Nach den Untersuchungen von Kowa-LEWSKY soll diese Höhle, wie oben erwähnt ist, aus der primitiven Darmhöhle ihren Ursprung nehmen. Ich kann weder die eine noch die andere dieser Angaben bestätigen. Die Höhle der Placenta ist nichts anderes als eine Fortsetzung der Leibeshöhle und tritt natürlich nicht vor dem Erscheinen der letzteren auf. Zuerst bemerkt man dieselbe in dem auf der Fig. 15 abgebildeten Stadium, wo sie in Form einer Spalte zwischen den oberen Zellen und der Innenmasse zum Vorschein kommt. Bald darauf zeigen sich in der Placentaanlage die ersten wesentlichen Differenzirungsvorgänge; sie erscheint schon nicht mehr aus gleichartigen Zellen zusammengesetzt, sondern lässt drei verschiedene Abschnitte erkennen, welche durch ihren histologischen Bau und ihr weiteres Schicksal sich von einander unterscheiden. Diese drei Theile sind folgende: 1. die Seitenwände (Fig. 45 Sp), welche mit dem oberen Keimblatt des Embryo vollkommen verwachsen sind, 2. die Innenmasse der Placenta (Fig. 45 Pp) und 3. das Dach der Placenta (Fig. 45 Pd), welches aus dem Embryonaltheile entsteht. Die zwei ersteren Theile sind aus der primitiven Anlage der Placenta (Fig. 9, 10, 11, 12 etc. P) entstanden und durch die Leibeshöhle von einander abgetrennt. Die Seitenwand besteht aus runden gekernten Zellen, die ziemlich dicht aneinander liegen. Dieser Theil besitzt im Längsschnitt eine birnförmige Gestalt, indem derselbe in der Mitte am meisten verdickt ist. Die Innenmasse zeigt merkwürdige Veränderungen ihres Baues. Sie stellt nun einen cylindrischen Strang dar, der durch die Placentarhöhle läuft und am hinteren Ende mit Kernen besetzt ist. Dieser Strang besteht aus einer weichen, dem Protoplasma ähnlichen, feinkörnigen Masse und ist gewiss aus den zusammengeflossenen Zellen der früheren Placentaanlage entstanden, deren Kerne am hinteren Ende des Stranges sich anhäufen. Das Dach der Placenta, welches wir in dem vorhergehenden Stadium aus grossen unteren Zellen des Embryonaltheiles angelegt gesehen haben, ist insofern in diesem Stadium verändert, als es nun aus zwei Zellenschichten besteht. Diese beiden sind durch Vermehrung der einschichtigen Anlage entstanden.

Die weitere Entwicklung der Placenta besteht in der Ausbildung der eben besprochenen Theile. Dieselben erreichen aber sehr bald den höchsten Grad ihrer Entwicklung und verharren in diesem Zustand so lange, bis in der Placenta die Vorgänge der regressiven Metamorphose vor sich zu gehen beginnen. Gleichzeitig mit diesen inneren Veränderungen treten noch äussere auf, welche eine Umbildung der Form der Placenta bedingen. Die Placenta wächst in die Breite (Fig. 48, 49, 20 etc. P) und nimmt allmälig ihre wohlbekannte kugelförmige Gestalt an.

Ueber die inneren Veränderungen können wir uns kurz fassen. Sie betreffen hauptsächlich die Wände der Placenta, da die übrigen Theile derselben fast unverändert bleiben. Das Dach stellt während der ganzen Entwicklungszeit eine concave aus zwei Zellenschichten bestehende Platte dar, welche mit dem Wachsthum der Placenta gleichfalls in Länge und Breite zunimmt, mit den Seitenwänden zusammenwächst und eine Scheidewand zwischen der Leibeshöhle und der Placentarhöhle bildet. Die Innenmasse liegt mit ihrem vorderen Ende dem Dach sehr dicht an und verliert dabei sehr bald ihre frühere cylindrische Gestalt. Sie zerfällt nämlich in mehrere Stränge, die in Form unregelmässiger Fäden von verschiedener Dicke die Höhle der Placenta durchsetzen. Sie gehen immer aus dem oberen Theil der Innenmasse hervor, geben verschieden gestaltete Fäden ab, welche sich ihrerseits wieder verzweigen und vereinigen (Fig. 17, 18, 19, 22 u. 26 Pp). Das ganze Bild hat eine gewisse Aehnlichkeit mit dem, was wir an bewegten Protoplasmamassen antreffen. Dass hier derartige Bewegungen vorkommen, ist wahrscheinlich, doch kann ich das mit Bestimmtheit nicht behaupten. Leuckart hat diese Verästelungen im Innern der Placentarhöhle gesehen, hat aber diese »inneren Erhebungen« für Theile der Innenwände der Placenta angenommen.

Die früher hervorgehobene Leuckart'sche Angabe, dass die histologischen Elemente der Placenta als »beständige Furchungskugeln« bleiben, beruht wahrscheinlich auf der Beobachtung der Zellen, welche die Wand der Placenta zusammensetzen. Dieselben bekommen in der That ein Aussehen, welches den Furchungskugeln nicht unähnlich ist. Einige von ihnen nehmen sehr bald ungewöhnlich im Umfang zu und erhalten dabei eine kugelförmige Gestalt (Fig. 46, 48, 49 P). Solche Zellen liegen zum grössten Theil der inneren Wand der Placenta an. Die Aehnlichkeit dieser Zellen mit den Furchungskugeln wird noch dadurch auffallender, dass dieselben ein feinkörniges Protoplasma, einen grossen blasenförmigen Kern und ein punctförmiges Kernkörperchen besitzen.

Wir müssen noch einen Umstand, nämlich die Verhältnisse der Placenta zu dem Mutterleibe berücksichtigen. Dieses ist um so nothwendiger, als wir darüber zwei sich einander widersprechende Ansichten besitzen. Die früheren Beobachter betrachteten die Placenta als ein Organ, welches dem gleichnamigen Gebilde der Säugethiere seiner Function nach entspreche. Nach diesen Angaben soll die Placenta mit den mütterlichen Blutgefässen im Zusammenhang stehen, so dass das mütterliche Blut vermittelst dieser den Embryo umspült. Kowalewsky hat aber diesen Zusammenhang in Abrede gestellt. Aus dem Vorstehenden können wir schon schliessen, dass die frühere Annahme über die Function der Placenta die richtige ist. Wir haben schon oben gesehen, dass die Anlage der Placenta bei ihrem Auftreten in den Blutsinus hineinragt. In den späteren Stadien, wenn die Placenta eine Höhle erhält, bleiben diese Verhältnisse unverändert (Fig. 18, 26 P). Die Placenta stellt auch dann ein Organ dar, welches mit dem Blutsinus der Mutter im innigsten Zusammenhang steht; eine Veränderung tritt in der Placenta insofern ein, als die Placentarhöhle einen bedeutend grösseren Raum für das mütterliche Blut gewährt. Während eines gewissen Zeitraumes tritt selbst die Leibeshöhle des Embryo mit dem mütterlichen Blutsinus in Verbindung. Dies geschieht nämlich zu der Zeit, in welcher das Dach der Placenta noch nicht vollkommen deren Höhle von der Leibeshöhle abtrennt (Fig. 45 P). Später, wenn die erste vollkommen geschlossen wird, stellt die Placenta nach ihren Bauverhältnissen und physiologischen Einrichtung einen Theil des mütterlichen Blutsinus dar.

3. Haut.

Die Haut der Salpen, der sogenannte äussere Mantel bildet sich aus dem oberen Keimblatt. Das ganze obere Keimblatt verwandelt sich namentlich in den Mantel.

In den Stadien, welche wir schon früher betrachtet haben, kann man bemerken, dass an verschiedenen Stellen des Embryo das obere Keimblatt verschiedene Dicke zeigt. Ausser den beiden früher erwähnten Verdickungen an den Stellen, wo später die beiden Oeffnungen des Salpenleibes auftreten, ist dieses Blatt im vorderen Theil des Embryonalkörpers bedeutend dicker als im hinteren, in welchem letzteren der Elacoblast sich befindet. Später treten auch an einigen Stellen des hinteren Theiles die Verdickungen auf, welche die Anlagen der Fortsätze darstellen, die für die Ammenform (Salpa democratica) characteristisch sind. In Bezug auf die histologische Zusammensetzung erleidet das obere Keimblatt beinahe keine Veränderungen; die Zellen behalten ihre frühere cylindrische Gestalt und sind mit je einem grossen runden Kern versehen.

Es wurden schon längst im Mantel der Salpen, sowie in dem der Ascidien zwei Schichten, der sogenannte äussere und innere Mantel, unterschieden. Obgleich die histologische Zusammensetzung dieser beiden Schichten ziemlich genau von früheren Forschern untersucht wurde, ist der genetische Zusammenhang beider erst in der letzten Zeit aufgeklärt. Nach den Untersuchungen von Kowalewsky 1) und Kupffer 2) wurde angenommen, dass die Celluloseschicht des Ascidienmantels ein Absonderungsproduct der sogenannten Testazellen sei. Herrwig 3) und später auch Arsenieff 4) haben aber gezeigt, dass die Testazellen bei der Bildung der Celluloseschicht keineswegs thätig sind, und dass die letztere durch die Absonderung der Epidermis entsteht. Durch die letzterwähnten Untersuchungen ist das Verhältniss zwischen dem äusseren Keimblatt (der Haut) und der Gelluloseschicht des Mantels für die Ascidien bewiesen worden; für Salpen ist eine solche Entstehungsweise der Celluloseschicht schon längst durch die Untersuchungen von R. Leuckart bekannt geworden; denn er sagt, dass »der Cellulosemantel seiner Genese nach als ein Secret der zelligen Körperwand betrachtet werden muss und theils auf der äusseren Fläche, theils auch im Innern derselben sich ablagert« (l. c. p. 59).

¹⁾ Mem. de l'Acad. Imper. de St. Pétersbourg. T. X; Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 7.

²⁾ Arch. für mikroskop. Anatomie. Bd. 6.

³⁾ Jenaische Zeitschr. VII.

⁴⁾ Berichte d. Mosk. Gesellsch. f. Naturgesch. u. Antrop. Bd. X. p. 86, 1872,

Während ich in Bezug auf den Ausscheidungsprocess des äusseren Cellulosemantels den ausgezeichneten Untersuchungen von Leuckart nur wenig hinzufügen kann, muss ich auf eine Unrichtigkeit in der Definition der beiden Mantelschichten, welche auch von Leuckart ausgesprochen wurde, hinweisen. Die nicht vollkommen richtige Darstellung der Entwicklung der Körperwandung beruht hauptsächlich auf dem Umstande, dass von den früheren Beobachtern die Entwicklung der Keimblätter und die Verwandlung derselben in die inneren Organe nicht näher berücksichtigt wurden. Leuckart sagt in Bezug auf die Entstehung der Körperwände Folgendes: »Was man bisher mit diesem Namen bezeichnen konnte, ist eigentlich nichts Anderes, als der Rest der embryonalen Zellenmasse, der bei der Anlage der inneren Organe nicht weiter verwendet wurde« (l. c. p. 58). Aus einigen Stellen der Leuckart'schen Beschreibung überzeugt man sich, dass von ihm, wie von den anderen früheren Beobachtern, die epitheliale Wand der Athemhöhle, welche, wie wir gesehen haben, aus dem inneren Keimblatte entsteht, für einen Theil des sog. inneren Mantels angenommen wurde. In Folge dessen nimmt Leuckart an, dass »der innere Mantel der Salpen auf beiden Flächen mit einem pflasterähnlichen Epithelium bekleidet ista (l. c. p. 43) und dass die sog. Bauchfalten aus einer Vertiefung der Bauchwand entstehen (l. c. p. 58). Aus dem allen ist ersichtlich, dass man unter dem Namen »Mantel« zwei ihrer Entstehung nach verschiedene Gebilde versteht: die Haut und die Athemhöhlenwand (den äusseren und inneren Mantel) verstanden hat. Die beiden Theile sind bei den ausgebildeten Salpen in der That mit einander verbunden, und doch müssen sie als zwei genetisch verschiedene Gebilde betrachtet werden.

Fig. 27 stellt einen Querschnitt des Embryo zur Zeit der Ausscheidung der Celluloseschicht dar. Der Character des Zusammenhangs des Mantels (Fig. 27 H) mit der Athemhöhlenwand (Fig. 27 Ahw), welchen wir zu dieser Zeit bei den Salpenembryonen antreffen, ist ziemlich mit dem der ausgebildeten Salpen übereinstimmend. Aus dem Querschnitte ist es ersichtlich, dass beide genannten Theile des Salpenleibes durch eine homogene Celluloseschicht mit einander verbunden sind und bei den ausgebildeten Salpen wirklich die Körperwand ausmachen. Wenn wir jedoch diese Theile von ihrer Entstehung bis zur völligen Ausbildung verfolgen, so sehen wir, dass dieselbe in den früheren Entwicklungsstadien sich anders verhalten, als es bei den ausgebildeten Salpen der Fall ist.

In der Zeit, da die Leibeshöhle zum Vorschein tritt, trennt dieselbe das äussere Keimblatt von dem mittleren und unteren ab (Fig. 45 A u. B);

sie behält dieselben Verhältnisse zu den Keimblättern bis zu der Zeit, in welcher vom äusseren Keimblatte die Celluloseschicht abgeschieden wird. Die Abscheidung des Cellulosemantels wird durch die Zellen des äusseren Keimblattes bewirkt. Das Ausscheidungsproduct der inneren Flächen der Zellen erfüllt die Leibeshöhle mit einer homogenen Cellulosemasse; die Leibeshöhle verschwindet nach und nach beinahe gänzlich bis auf einen kleinen Ueberrest, welcher auch in den späteren Stadien, so wie bei den ausgebildeten Salpen durch die canalförmigen Blutgefässe repräsentirt wird.

Um von der Richtigkeit des eben über den Bildungsprocess des Cellulosemantels gesagten sich zu überzeugen, hat man nur die Fig. 26, 27 u. 33 mit einander zu vergleichen. Die zwei ersteren stellen zwei Querschnitte der Salpenembryonen aus zwei verschiedenen Entwicklungsstadien dar; auf der Fig. 33 ist ein optischer Längsschnitt abgebildet. Der auf Fig. 26 abgebildete Querschnitt ist von einem Embryo entnommen, in welchem die Bildung der Celluloseschicht noch gar nicht aufgetreten ist. Das äussere Keimblatt solcher Embryonen besitzt denselben histologischen Bau, wie wir es bei den frühesten Entwicklungsstadien antreffen. Weiter von diesem aus nach Innen folgt zunächst die Leibeshöhle (Fig. 26 Lh). Die Grösse dieser Höhle hat jetzt im Vergleiche mit der früheren bedeutend abgenommen, in Folge dessen treten die mittleren und äusseren Keimblätter viel näher an einander, als es früher der Fall war. Dieses Verhältniss bleibt auch später, wenn die Celluloseschicht nach oben und unten von dem äusseren Keimblatte sich ausscheidet (Fig. 27 u. 33). Eine von den beiden citirten Figuren, nämlich Fig. 33, repräsentirt das äussere Keimblatt in dem Zustande, wo die Ausscheidung der Gelluloseschicht noch gar nicht vollendet ist. Aus dieser gewinnt man die Ueberzeugung, dass die Celluloseschicht wirklich nur ein Product der Ausscheidung des äusseren Keimblattes (der Haut) ist, und dass das innere Keimblatt (Athemhöhlenwand) daran keineswegs theilnimmt. Fig. 27 stellt einen Querschnitt des Embryo dar, bei welchem die Ausbildung der Celluloseschicht fast vollkommen vollendet ist. Die wichtigste Veränderung, welche in diesem Stadium bemerkbar ist, besteht in der Ausfüllung der Leibeshöhle mit einer Gellulosemasse, welche die Haut und Gellulosewand mit einander verbindet. Die Leibeshöhle ist beinahe verschwunden; der Ueberrest derselben erscheint in Form einiger Lücken (Fig. 27), welche die Querschnitte des Blutsinus darstellen.

Die wichtigsten Veränderungen, welche wir in den Zellen des äusseren Keimblattes beim Beginn der Cellulosebildung antreffen, bestehen darin, dass dieselben ihre Hülle verlieren. Da, wo die Celluloseschicht am meisten zur Entwicklung kommt, wie z. B. an den hornförmigen Fortsätzen des Embryo, erreichen die Zellen (Fig. 34 H) der Haut ihre grössere Entwicklung. Sie bilden, wie in den vorigen Stadien eine zusammenhängende Schicht, doch liegen ihre beiden Enden in der Cellulosemasse und fliessen mit derselben vollkommen zusammen, so dass zwischen den beiden keine scharfe Grenze mehr gezogen werden kann.

Die Celluloseschicht ist nicht vollkommen homogen. In manchen Stellen derselben findet man zellenförmige Gebilde und Kerne, welche in ziemlich grosser Menge in dieser Schicht eingebettet sind. In Bezug auf den Ursprung dieser letzteren bin ich zu derselben Ansicht gekommen, welche von Hertwig und Arsenieff über den Ursprung der Zellen des Ascidienmantels ausgesprochen wurde. Bei der genaueren Betrachtung der Präparate kann man leicht Zellen von verschiedener Gestalt unterscheiden, welche auch verschiedenen Ursprungs sein müssen. Einige von ihnen stellen kleine hüllenlose, mit grossem Kern und einem sehr schmalen Protoplasmahof versehene Zellen dar. Solche müssen meiner Meinung nach aus dem oberen Keimblatte ihren Ursprung genommen haben. Auf diese Entstehungsweise weist hin: 1) die Identität dieser Zellen mit denen des oberen Keimblattes, 2) einige Stellen des Präparats (Fig. 34), wo einige solcher Zellen die Fortsätze besitzen, welche mit den Zellen des oberen Keimblattes zusammenhängen. — Die anderen zellenförmigen Gebilde gleichen mehr Kernen und haben eine gewisse Aehnlichkeit mit den Kernen der Elaeoblastzellen und der Blutkörperchen; sie sind nur mit einem ausserst kleinen Theil des Protoplasma umgeben. Vielleicht sind es aus der Leibeshöhle eingewanderte Blutkörperchen.

Nach diesem Ueberblicke der Entwicklungsgeschichte des Mantels können wir die Frage entscheiden: was man eigentlich unter dem Mantel der Salpen und unter den äusseren und inneren Mantelschichten verstehen muss? Die Entstehungsweise des Mantels und seine histologische Zusammensetzung weisen darauf hin, dass der zellige Theil desselben der Epidermis anderer Thiere entspricht, die Celluloseschicht aber als eine Art cuticularer Bildung betrachtet werden muss. Die Entwicklungsgeschichte der Keimblätter und namentlich ihre spätere Verwandlung zeigt, dass die späteren Verhältnisse der ursprünglichen Keimblätter, namentlich der Zusammenhang der Haut und der Athemhöhlenwand hauptsächlich durch die Ausscheidung der Celluloseschicht bedingt ist. Ich glaube deswegen, dass wenn wir in dem Mantel der Salpen zwei Blätter unterscheiden wollen, wir nur berechtigt sind, mit diesen Namen die beiden durch die Zellenschicht (Epi-

dermis) getrennten Cuticularschichten zu verstehen. Genetisch muss man aber den Mantel der Salpen als ein Derivat des oberen Keimblattes annehmen, welches die Cuticula in Form einer hyalinen Celluloseschicht ausscheidet.

4. Das Nervensystem und die Sinnesorgane (Flimmergrube und Auge).

Es ist schon längst bekannt, dass das Nervensystem der Salpen in einer gewissen Periode seiner Entwicklung die Gestalt einer Blase darstellt. In der letzten Zeit hat Kowalewsky eine merkwürdige Entdeckung gemacht, nämlich dass die Nervenblase, bevor sie wieder in einen soliden Nervenknoten sich verwandelt, in drei Blasen zerfällt, von welchen die oberste sich in das Auge umbilden soll. Von der Richtigkeit dieser Beobachtung kann man sehr leicht bei den Salpenembryonen sich überzeugen, bei welchen alle inneren Organe schon angelegt sind (Fig 46).

Diese Erscheinung, obgleich sie den entsprechenden embryonalen Erscheinungen der Ascidien und wahrscheinlich Wirbelthierembryonen analog ist, tritt hier in etwas von dem Verhalten dergenannten Thiere abweichender Weise auf. Wenn bei den letzterwähnten Thieren wir schon von Aussen die Eintheilung der Nervenanlage in die Blasen, von welchen bestimmte Theile des Nervensystems ihren Ursprung nehmen, bemerken können, so ist das bei den Salpenembryonen nicht der Fall. Die drei Nervenblasen der Salpenembryonen sind nur von der Innenseite des Embryo von einander abgetrennt. Ihre Bildung ist hauptsächlich durch die verschiedenen Veränderungen der Nervenblasenwand bedingt, zu welchen wir jetzt übergehen.

Die Wand der Nervenanlage in dem Stadium, mit welchem wir unsere allgemeine Beschreibung der primitiven Embryonalvorgänge beschlossen haben, ist (Fig. 46 N) auf seiner ganzen Ausdehnung von gleicher Dicke. Die ersten Veränderungen in der primitiven Nervenblase, welche wir in dem nächstfolgenden Stadium (Fig. 47 N) bemerken, sind vorerst in der Verdickung seiner Wände und in dem Längenwachsthum der ganzen Blase ausgesprochen. Die Verdickung geschieht an der Innenseite der Nervenblase und ist ungleichmässig, weswegen das ganze Lumen derselben im Längsschnitt nicht mehr in Form eines Oval erscheint, sondern durch verdickte Stellen in drei Abtheilungen zerfällt. Diese inneren Theile der primitiven Nervenblase sind die, welche man als drei Nervenblasen bezeichnen kann. Zwar sind auf diesem Stadium (Fig. 47 N) die Verdickungen der Wand, so wie die Trennung in drei Nervenblasen nur wenig ausgeprägt, doch

können wir immerhin die Grenzen zwischen den erwähnten Blasen ziemlich leicht unterscheiden.

Viel schärfer sind sie aber im folgenden Stadium (Fig. 48 N_1 , 2, 3) ausgeprägt, in welchem wir ausserdem noch einige Veränderungen in der Gestalt der ganzen Nervenanlage beobachten können. Diese letzteren bestehen darin, dass die Nervenanlage noch mehr in die Länge gewachsen ist und mit ihrem vorderen Ende ganz dicht der Wand der Athemhöhle anliegt. An dieser Stelle ist die Nervenanlage etwas in die Länge gezogen. Die Nervenblasen besitzen im optischen Längsschnitte eine bisquitähnliche Gestalt und sind mit einander durch engere Theile der Nervenhöhle verbunden. Im Einzelnen sind sie gleichförmig, nur unterscheiden sich die vordere und hintere Blase (Fig. 48 N_1 , 3) von der mittleren (Fig. 48 N_2) durch kleine Verlängerungen ihrer Höhlen, welche den beiden Enden der Nervenanlage zu gerichtet sind.

Hat die Nervenanlage den eben beschriebenen Zustand erreicht, so gehen in ihr jene bemerkenswerthen Erscheinungen vor sich, welche zur Bildung der Flimmergrube führen.

Die Flimmergrube der Salpen stellt bis jetzt eines der räthselhaftesten Organe dar. Die Lage derselben, ihr anatomischer Bau, haben Anlass zu den verschiedensten Ansichten über die Verrichtung dieses Organs gegeben. Ich lasse mich nicht auf eine Beurtheilung der verschiedenen Meinungen ein, welche über die physiologische Deutung der Flimmergrube ausgesprochen wurden, da die Geschichte dieser Frage in den Leuckart'schen Untersuchungen sehr ausführlich dargestellt ist (l. c. p. 26 - 28). Hier will ich nur die zwei Hauptansichten anführen. Nach der Meinung einiger Beobachter soll die Flimmergrube mit dem Respirationsorgane in einer Beziehung stehen. Diese Ansicht wurde aber schon längst beinahe gänzlich aufgegeben und machte einer anderen Platz, nach welcher die Flimmergrube ein Sinnesorgan repräsentirt. Die Vertreter dieser letzteren Meinung: Eschricht, Sars, HUXLEY und R. LEUCKART gehen nur darin auseinander: welchem Sinne die Flimmergrube dient? Eschricht und Sars betrachten die letztere als ein Gefühlsorgan, Huxley als ein Geschmacksorgan, Leuckart endlich erklärt dieselbe für ein Geruchsorgan. Aus allen früher mitgetheilten Thatsachen kann man als festgestellt annehmen, dass die Flimmergrube. in gar keiner Beziehung zu dem Respirationsorgane steht. Was aber die Frage über die Bestimmung der Art der Sinneswahrnehmung dieses Organs anbetrifft, so können wir dieselbe nur auf dem Wege der anatomischen, physiologischen und embryologischen Forschung mit einiger Sicherheit feststellen.

Wir gehen nun zunächst zu der Entwicklungsgeschichte der

Flimmer grube über um dann später auf Grund der embryologischen Thatsachen die definitive Form und den definitiven Bau der Flimmergrube zu betrachten. Die Flimmergrube bildet sich aus der vorderen Nervenblase (Fig. 47, 48 etc. N_1) und zwar aus dem Theile derselben, welcher nach vorn, nach dem unteren Keimblatte resp. der Wand der Athemhöhle zu, etwas in die Länge gezogen ist. Dieses vordere, einen kleinen Vorsprung (Fig. 48 u. 49 N_1) bildende Vorderende, welches der Wand der Athemhöhle dicht anliegt, ist nach der rechten Seite hin etwas gekrümmt; um deshalb die Entwicklungsvorgänge der Flimmergrube besser zu verfolgen, muss man den Embryo, wenigstens in den ersten Stadien von der rechten Seite beobachten. In den späteren Stadien, wenn die Flimmergrube mehr gewachsen ist, kann dieselbe von beiden Seiten gleich gut beobachtet werden.

In dem eben besprochenen Stadium (Fig. 19 N₁) sind die Zellen des vorderen Endes der Nervenanlage denen der Athemhöhle so dicht angelagert, dass sie als mit einander verwachsen betrachtet werden können, obgleich zwischen beiden noch eine Grenze bemerklich ist. In dem etwas späteren Entwicklungsstadium (Fig. 20 N₁) treffen wir schon eine vollkommene Verbindung zwischen der Wand der Athemhöhle und der Wand der Nervenanlage an. An der beigefügten Abbildung des betreffenden Stadium sieht man wie diese beiden Zellenwände in einander übergehen; dieser Uebergang erscheint genau an derselben Stelle, wo im vorhergehenden Stadium (Fig. 19) das vordere Ende der Nervenanlage sich an die Athemhöhlenwand anlegte. Die Verbindung der Nervenhöhle mit der Athemhöhle ist durch die Zerstörung der Scheidewand zwischen beiden hergestellt. Die kleine Oeffnung, durch welche die unmittelbare Communication geschieht, führt zunächst in einen engen canalförmigen Theil der Nervenhöhle, welche letztere nichts anderes als die aus der vorderen Nervenblase entstehende Anlage der Flimmergrube ist¹). Die beiden übrigen Nervenblasen sind in sofern verändert, als sie im Vergleich mit dem letztbeschriebenen Zustand viel enger geworden sind.

Das erste, was zunächst bei der Nervenanlage in die Augen fällt (Fig. 21 N), ist die Verdickung der Wände derselben und die Verengung der Nervenhöhle, welche von der erstern bedingt ist. Die Form des Nervenknotens wird dabei wenig verändert. In histologischer Be-

⁴⁾ Als ich meine Beschreibung bereits zum Schluss geführt hatte, habe ich aus der eben erschienenen ausgezeichneten Arbeit von Kowalewsky über die Entwicklung der Pyrosomen (s. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XI, p. 597-635) erfahren, dass bei den letztgenannten Tunicaten die Flimmergrube ebenfalls durch die Verbindung des Nervenrohres mit der Athemhöhle, resp. Darmhöhle entsteht.

ziehung lässt sich zu dieser Zeit ein Unterschied zwischen den eigentlichen Nervenknoten und der Flimmergrube leicht entdecken. Der erste ist wie früher aus den kugelförmigen Zellen zusammengesetzt, in den letzteren geschieht dies durch cylindrische. Der früher hohle Nervenknoten verwandelt sich mehr und mehr in einen soliden Körper; bei den etwas älteren Embryonen ist die Ausfüllung der Nervenblasen ziemlich weit fortgeschritten (Fig. 22 N). Man trifft bei denselben schon keine zusammenhängenden Nervenblasen, wie wir sie früher beobachtet haben, sondern nur die Reste der Höhlen, welche von einander vollkommen abgetrennt sind. Sie sind dabei bedeutend verkümmert und mehr nach dem vorderen Theile des Nervenknotens hingerückt. Der Nervenknoten selbst zieht sich dabei zusammen und nimmt eine im Längsschnitt birnförmige, von Aussen gesehen aber scheibenförmige Gestalt an. Der mittlere Theil desselben ist etwas erhöht, mit ihm erhebt sich auch die Haut des Embryo und bildet einen conischen hügelförmigen Buckel, welcher bei der Betrachtung des optischen Längsschnittes immer mehr und mehr hervortritt. Der jetzt beschriebene Zustand des Nervenknotens ist darum von grosser Wichtigkeit, weil er uns zur Orientirung über die weiteren Verwandlungen der Nervenblasen dient. Der nach oben vorgetretene Vorsprung des Nervenknotens, welcher jetzt noch ziemlich schwach angedeutet ist, stellt die Anlage des später auftretenden Auges dar, zu dessen Entwicklung wir nun übergehen.

Nach den Untersuchungen von Kowalewsky soll das Auge aus der obersten Nervenblase sich bilden. Diese Behauptung scheint mir wenigstens für Salpa democratica nicht vollkommen richtig zu sein und zwar aus dem Grunde, weil die Anlage des Auges erst nach dem vollständigen Verschwinden der Nervenblasen zum Vorschein tritt. Die Verwandlung der Nervenanlage in einen soliden Nervenknoten geschieht sehr bald nach dem eben beschriebenen Entwicklungszustande, so dass wir in einem etwas späteren Stadium (Fig. 23 N) schon gar keine Spuren von den beiden hinteren Nervenblasen entdecken können. Die Veränderungen des Nervenknotens, welche man jetzt beobachtet, bestehen hauptsächlich darin, dass derselbe sich in die Querachse zusammenzieht, in Folge dessen er eine im Längsschnitt beinahe dreieckige Gestalt annimmt. Die Spitze des Dreiecks, welche nach oben gerichtet ist, stellt uns die Anlage des Auges dar, welche aber viel später, erst zum Ende des Foetallebens seine Differenzirung erhält. In histologischer Beziehung ist der eben beschriebene Zustand des Nervenknotens sehr wenig von dem früheren verschieden, da derselbe aus denselben runden Zellen besteht, welche wir in früheren Entwicklungsstadien bereits beschrieben haben.

Die Ausbildung des Auges fällt der Zeit nach mit der vollkommenen Ausbildung der Gelluloseschicht im Embryo zusammen. Der hintere Theil eines Embryo in solchem Entwicklungszustande ist in der Fig. 34 abgebildet. Das Ganglion selbst ist auf der Fig. 24 dargestellt. Dasselbe ist im Längsschnitte fast flaschenförmig und lässt an sich zwei Theile: einen oberen und einen unteren unterscheiden. Der erste erscheint als buckelförmiger Vorsprung des letzteren und stellt uns das Auge dar, an welchem wir schon drei für Salpa democratica characteristische Pigmenthausen beobachten können. Die Verwandlung dieses oberen Theiles des Nervenknotens in das Auge geschieht hauptsächlich durch das Austreten dieser drei Pigmentanhäufungen. Die Pigmentzellen sind durch kleine Zwischenräume von einander abgetrennt; ihrer Form nach sind sie polygonal und in ihrer Mitte mit je einem Kern versehen.

Diese Art und Weise der Ausbildung des Auges bei Salpa demo-

Diese Art und Weise der Ausbildung des Auges bei Salpa democratica scheint auch für die anderen Salpenarten gelten zu können, da nach den Angaben von Leuckart die Anlage des Salpenauges in Form eines soliden Zellenhaufens auftritt.

Bevor wir uns von der Entwicklung des Nervensystems und der Sinnesorgane abwenden, müssen wir noch die weiteren Schicksale der Flimmergrube erwähnen. Die definitive Ausbildung dieses Organs scheint erst nach dem Ausschlüpfen des Embryo aufzutreten; es gehen aber einige sehr wesentliche Erscheinungen gegen das Ende der Entwicklung vor sich, auf die wir nun unser Augenmerk richten wollen. Wir haben die Flimmerrinne in der Periode ihrer Entwicklung verlassen, als sie nur eben erschienen war, namentlich zur Zeit der Bildung einer Oeffnung, welche die Communication zwischen der Nervenhöhle und Athemhöhle vermittelt. Während in den späteren Stadien die beiden hinteren Nervenblasen vollkommen verschwinden und der hintere Theil der Nervenanlage in ein solides Nervenganglion verwandelt wird, treten auch in der vorderen Nervenblase resp. in der Flimmergrube die Veränderungen hervor, welche zuerst in dem Längenwachsthum derselben bestehen (Fig. 24, 22, 23 u. 30 N). Die Flimmergrube wächst nach vorn in die Athemhöhle hinein; in Folge dessen bildet die Wand der Athemhöhle eine Falte, von welcher die vordere Oeffnung der Flimmerrinne vollkommen umgeben wird (Fig. 23 u. a. N). Nach hinten zu dringt die Höhle der Flimmergrube in das Nervenganglion hinein, und breitet sich in demselben ein wenig aus; dieser letztere Theil der Flimmergrube, welcher ein Ueberrest der vorderen Nervenblase darstellt, zeigt anfangs eine kugelförmige Gestalt, später plattet er

sich ab und verwandelt sich in eine breite nach unten gekrümmte Spalte, welche von allen Seiten von den Zellen des Nervenganglions umgeben ist (Fig. 30 N). Die Ausbildung der Cilien im Inneren der Flimmergrube geht ziemlich frühzeitig vor sich, da man dieselbe bei ziemlich jungen Embryonen ausgebildet findet. In Bezug auf die Cilien der Flimmergrube ist zu bemerken, dass auf jeder Flimmerzelle immer nur eine grosse Cilie in der Mitte aufsitzt und dass in den weiteren Entwicklungsstadien diese Cilien in ihrer Grösse zunehmen.

Nachdem ich die Entwicklung der Flimmergrube studirt hatte, war es mir von grossem Interesse den Bau der Flimmergrube bei den ausgebildeten Salpen zu untersuchen. Die früheren Forscher haben bereits die Frage über das Verhältniss der Flimmergrube zum Nervenknoten bei verschiedenen Salpen zu bestimmen versucht, sind aber in dieser Beziehung zu keinen sicheren Resultaten gelangt. Nach den Untersuchungen von Eschricht, Sars, Huxley und später Leuckart soll die Flimmergrube von einem Nerven versorgt werden, welcher vom vorderen Theile des Nervenknotens sich abzweigt und, - nach den Leuckart'schen Angaben, - einen feinen Ast zu dem hinteren Ende der Flimmergrube absendet. An meinen Exemplaren konnte ich die betreffenden Nervenstämme nicht mehr auffinden und das Verhältniss der Flimmergruben zum Ganglion erschien mir unter einem ganz anderen Lichte, als den früheren Forschern. Dieses Verhältniss ähnelt sehr dem, bei den Salpenembryonen angetroffenen und kann mit Leichtigkeit daraus abgeleitet werden. Fig. 25 stellt uns die Flächenansicht eines Ganglion mit einer dazu gehörenden Flimmergrube von Salpa democratica dar. Die äussere Form des betreffenden Ganglions ist, wie man aus der Abbildung sieht, im Vergleich mit dem letzt beschriebenen embryonalen Zustande desselben sehr wenig verändert. Von oben betrachtet, stellt dasselbe wie früher einen birnförmigen soliden Körper dar, welcher mit seiner breiten Hälfte nach hinten, mit der zugespitzten nach vorn gerichtet ist. Betrachten wir den vorderen Theil des Ganglions, so bemerken wir ohne Mühe, dass derselbe nach vorn mit einem ziemlich langen dünnwandigen Canal in Verbindung steht. Der letztere ist nichts anderes als das Derivat des Flimmergrubencanals, welchen wir früher gesehen haben. Die ursprünglichen embryonalen Verhältnisse des Ganglions zu diesem Canal sind so wenig und unwesentlich verändert, dass wir bei den ausgebildeten Salpen genau dieselben Theile und zwar in derselben Lage wiederfinden, welche wir bei den Embryonen in verschiedenen Entwicklungszuständen angetroffen haben. Nach vorn setzt sich der Canal nach Innen schräg fort, bis er an die Athemböhlenwand gelangt und dort in die flaschenförmige Flimmergrube übergeht. Der Verbindungscanal besitzt im Inneren keine Flimmerzellen; er hat nur sehr dünne Wände, in welchen ich überhaupt die Zellenstructur nicht mit Sicherheit nachweisen konnte. Die Flimmergrube ist vom cylindrischen Flimmerepithel ausgekleidet und vorn von einer Falte der Athemhöhlenwand umgeben. Die Flimmerzellen behalten ihre frühere Beschaffenheit, insofern als sie auch im ausgebildeten Zustande nur mit je einem Flimmerhaar versehen sind.

Die eben erörterten Entwicklungsvorgänge der Flimmergrube können meiner Meinung nach kaum einen Zweifel daran übrig lassen, dass die letztere als eine Art Sinnesorgan betrachtet werden muss, da sie als ein integrirender Theil des Nervenganglion entsteht und im ausgebildeten Zustande mit demselben stets im Zusammenhange bleibt. Die Frage ist nun die: welches Sinnesorgan die Flimmergrube nun eigentlich ist? Obgleich die Beantwortung gerade solcher Fragen ihre Schwierigkeit hat und den speciellen physiologischen Forschungen überlassen werden muss, so kann ich doch nicht umhin, hier nochmals auf einige Entwicklungsmomente der Flimmergrube hinzuweisen, welche vielleicht bei der Entscheidung der Frage berücksichtigt werden dürften. Die Flimmergrube bildet sich aus der Ganglionanlage, welche in einem gewissen Zustande ihrer Entwicklung aus drei Blasen zusammengesetzt ist. Die Bildung der Nervenblasen aus der Nervenanlage spielt nur eine provisorische Rolle in der Entwicklungsgeschichte, stellt aber eine morphologisch sehr wichtige Erscheinung dar. Hier treffen wir die Bildung der Nervenblasen bei Salpen an : genau dieselben drei Nervenblasen sind früher schon bei den Ascidien und noch früher bei verschiedenen Wirbelthieren in ihrer Entwicklung verfolgt worden. Die Lage und Zahl der Nervenblasen zeigt dieselben Verhältnisse, wie bei den anderen erwähnten Thieren und so können wir die Nervenblasen der Salpen als eine den Gehirnblasen dieser Thiere homologe Bildung betrachten. Ist diese Ansicht richtig, so können wir die vordere Nervenblase als entsprechend dem Vorderhirne und das aus demselben sich bildende Sinnesorgan als entsprechend dem Sinnesorgane, welches aus dem Vorderhirn entsteht, resp. als Geruchsorgan, betrachten.

5. Muskeln.

Die reifenförmigen Muskeln der Salpen entstehen aus dem mittleren Keimblatte, welches in Form einer continuirlichen Zellenschicht dem unteren Keimblatte anliegt. In den früheren Entwicklungsstadien umfasst dieses mittlere Keimblatt nur ungefähr zwei Drittel des unteren Keimblattes, in den späteren wird das letztere vom ersten ganz umgürtet. Die Zellen des mittleren Keimblattes sind klein, kugelförmig und dicht zusammengedrängt. Diese Zusammensetzung bewahrt das mittlere Keimblatt bis in die späteren Stadien, wo es in einzelne für die Salpen characteristische Muskelreifen zu zerfallen beginnt. Die Bildung der Muskelreifen fängt an mit dem Auftreten der »fensterförmigen Lücken« in der gleichförmigen Muskelschicht, welche schon von Leuckart beobachtet worden (l. c. p. 60) und die das mittlere Keimblatt in eine Anzahl von bandartigen Zellenhaufen theilen. Die letzteren stellen nun die Anlagen der Muskelreifen dar; anfangs sind sie nur in den Seiten des Embryonalleibes von einander durch Lücken getrennt; in den oberen und unteren Theilen des Embryo stehen sie sämmtlich mit einander in Verbindung; später aber, wenn die fensterförmigen Lücken sich verlängern, erscheinen die Muskelreifen von einander vollkommen getrennt.

Betrachtet man den Embryo von der Rückenseite, so dass man die Muskelreifen im Querschnitt sieht, so überzeugt man sich sofort, dass die Lücken, welche man von der Seitenfläche wahrnimmt, gar nicht von den wirklichen Lücken im mittleren Keimblatte herrühren, sondern - beim Anfang der Muskelreifenbildung - nur scheinbar sind. Das mittlere Keimblatt bietet an solchen Präparaten (Fig. 29 Ms) eine wellenförmige Oberfläche dar und zwar deshalb, weil einige Stellen desselben bedeutend verdickt sind. Diese verdickten Stellen erscheinen nun bei der Betrachtung der Seitenfläche in Form einiger Streifen, die verdünnten in Form von Lücken. In den folgenden Entwicklungsstadien wächst das mittlere Keimblatt weiter nach unten und breitet sich endlich unter dem ganzen oberen Keimblatte aus; gleichzeitig damit tritt auch die weitere Ausbildung der Muskelreisen ein. Die dünnen Stellen des mittleren Keimblattes erleiden eine regressive Metamorphose und verschwinden endlich vollkommen; in Folge dessen zerfällt das ganze mittlere Keimblatt in eine Anzahl von ringförmigen Muskelreifen, welche den Leib vollständig umgürten.

Die histologische Zusammensetzung der Muskelanlage bleibt bis zu einem gewissen Zeitpuncte unverändert; wenn aber die Muskelreifen ihre definitive Ausbildung erreichen, tritt auch in der Anordnung der sie zusammensetzenden Zellen eine Veränderung auf, welche hauptsächlich in einer regelmässigen Lagerung der Zellen sich äussert. Die Zellen stellen sich in Reihen, welche in longitudinaler Richtung unter sich parallel im Inneren des Muskelreifes liegen. Diese parallelen Zellenreihen, welche wir in den noch späteren Stadien wieder treffen, sind die Anlagen der Muskelfibrillen. In jüngeren Entwicklungszuständen sind die einzelnen Zellen der Fibrillen noch sehr deutlich zu sehen, später verschwinden aber die Grenzen zwischen denselben, die

Zellen der Fibrille verschmelzen mit einander, um in dieser Weise zusammen einzelne Muskelfibrillen zu bilden.

6. Herz.

Das Herz entsteht sammt dem es umhüllenden Pericardium aus dem mittleren Keimblatte, wie es schon oben hervorgehoben ist. Die Bildung einer besonderen Anlage für das Herz in der Form, wie es Kowalewsky für Salpen angiebt, lässt sich nach dem früher beschriebenen nicht mehr annehmen. Wir haben die Anlage des Herzens in dem Zustande verlassen, als sie in Form einer Verdickung des Pericardiums der Athemhöhlenwand anlag. In diesem Zustande stellt die Herzanlage einen soliden Körper dar.

Die darauf folgenden Veränderungen zeichnen sich zunächst durch die Lageveränderung der Herzanlage aus, indem sie immer mehr und mehr von der Richtung der Längsachse abweicht und sich quer zu derselben stellt (Fig. 19 Hz). Gleichzeitig tritt dabei auch im Innern der Herzanlage die Höhle hervor, in Folge dessen die früher solide Herzanlage in einen Herzschlauch verwandelt wird und somit dem definitiven Zustand sich mehr nähert. Um den histologischen Bau und die Verhältnisse der Pericardiumanlage zu der Anlage des Herzens zu untersuchen, thut man am besten, wenn man die obere Halfte des Embryo abschneidet und sie von der Rückenfläche her betrachtet. Ein solches Präparat stellt uns Fig. 29 dar. Auf dieser Abbildung ist der Embryo mit seinem vorderen Ende nach oben, mit dem hinteren nach unten gerichtet. Die Zellenlagen und die Anlage der Organe erklären sich durch die beigefügten Buchstaben. Aus der Fig. 29 sieht man, dass das mittlere Keimblatt, zu welchem wir schon oben bei der Beschreibung der Muskelentwicklung uns gewendet haben, in diesem Stadium nach hinten sich in den Pericardiumschlauch fortsetzt; und dass in diesem letzteren, dem unteren Keimblatte anliegend, das Herz lagert (Fig. 29 Hz). Das Verhältniss des Pericardiums und des Herzens zum mittleren Keimblatte lässt sich aus der beigefügten Abbildung auch am besten erläutern. Die beiden Theile stellen nichts anderes, als eine spiralförmig gebogene Falte des mittleren Keimblattes dar. Die Form und das Verhältniss dieser beiden Theile zu einander kann man am besten mit den Schalen von Cypraea vergleichen; die äussere Spiralfläche solcher Schalen wird dem Pericardiumschlauch, die innere Spiraltour der Herzanlage entsprechen.

Um sich über die weitere Entwicklung des Herzens zu orientiren, muss man den histologischen Bau der Herzanlage in dem eben beschriebenen Entwicklungszustande betrachten. Das Pericardium stellt eine Hülle dar, die auf seiner ganzen Länge ziemlich gleichartig zusammen-

gesetzt ist. Es besteht nämlich aus lauter cylindrischen Zellen, welche nur am vorderen Ende des Pericardiums etwas durch ihre bedeutende Grösse von den übrigen sich unterscheiden. Betrachtet man die Anlage des Herzens von der Seite, so unterscheidet man in derselben zweierlei Zellenelemente. Der vordere Theil, welcher dem unteren Keimblatte anliegt, scheint aus cylindrischen Zellen zusammengesetzt zu sein (Fig. 49 Hz); der hintere besteht aus rundlichen abgeplatteten. Diese Anordnung der Zellen, welche man in den Seitenansichten des Präparates wahrnimmt, kann jedoch die wirklichen Bauverhältnisse nicht vollkommen erläutern und zwar deswegen, weil in den Profilansichten einige Zellen der Herzanlage von anderen bedeckt, unsichtbar werden. Man muss in diesem Falle sich zu den Querschnitten wenden, welche die genauesten Ergebnisse in dieser Beziehung liefern können. An den Querschnitten zeigt die Herzanlage in dem jetzt beschriebenen Entwicklungsstadium (Fig. 29 P, Hz) folgende Bauverhältnisse. Die dem unteren Keimblatte anliegende und aus cylindrischen Zellen bestehende Wand des Herzens (Fig. 29 Hzv) geht allmälig nach hinten in die Zellenwand des Pericardiums über. Die Wand des Herzschlauches, welche in die Pericardiumhöhle hineinragt resp. die Hinterwand desselben (Fig. 29 Hzh) besteht aus zweierlei Elementen, von denen die vorderen grösser und elliptisch, die hinteren kleiner und abgeplattet sind. Diese ersteren sind es, welche man in den Seitenansichten gar nicht bemerkt, da sie durch die viel grösseren Zellen der Vorderwand (vergl. Fig. 29 Hzv und Fig. 49 Hzv) vollkommen verdeckt werden. Sie sind aber für die weitere Entwicklung des Herzens von grosser Bedeutung, weil sie mit den abgeplatteten Zellen zusammen die contractilen Elemente des Herzens bilden. In dem folgenden Entwicklungsstadium treffen wir diese Zellen schon im veränderten Zustande an; die elliptischen und cylindrischen Zellen haben nun eine den Muskelelementen characteristische spindelförmige Gestalt angenommen; ihr Inhalt ist dabei etwas feinkörnig geworden (Fig. 32 Hz, P). In den Muskelzellen des Herzens konnte ich nur den Inhalt und Kern unterscheiden, welcher letzterer immer die breiteste Stelle der Zelle einnimmt; eine Hülle scheint nicht vorhanden zu sein. Was die Anordnung der Zellen anbetrifft, so liegen dieselben in der Querrichtung des Herzens in der Weise, wie es auf der Fig. 32 abgebildet ist.

Haben die Zellen die eben beschriebene spindelförmige Gestalt angenommen, so sind die weiteren Veränderungen in denselben unwesentlich; sie wachsen mehr in die Länge und erhalten endlich die definitive Gestalt der Muskelfibrille.

Das Pericardium zeigt während der ganzen Entwicklung nur un-

bedeutende Veränderungen, welche hauptsächlich darin bestehen, dass die Wand desselben, in Folge der Abplattung ihrer Zellen immer feiner wird. Dies betrifft besonders den unteren Theil des Pericardiums, indem der obere in spätesten Stadien noch aus cylindrischen Zellen besteht.

Die Entwicklung der Blutgefässe ist schon bei anderer Gelegenheit besprochen (s. »Haut«).

7. Elaeoblast.

Die erste Anlage dieses von Krohn und Vogt als Elaeoblast oder Oelkuchen bezeichneten Organes, haben wir schon oben beschrieben. Dieselbe stellt in den früheren Entwicklungsstadien einen Haufen kleiner Zellen dar, welche aus einem feinkörnigen mit Haematoxylin sich stark färbenden Inhalte und einem Kerne bestehen. Wir haben schon oben einige Veränderungen in dieser ersten Anlage erwähnt, welche hauptsächlich darin bestehen, dass sie in zwei Theile zu zerfallen begann; das geschah zu der Zeit, als das Herz zum Vorschein kam. Der Unterschied zwischen diesen zu der Zeit noch unbestimmt angedeuteten Theilen besteht darin, dass im hinteren Theile (Fig 17 El') der Anlage die Zellen in viel geringerer Zahl vorhanden sind, als es im vorderen (Fig. 47 El") der Fall ist, wo sie stark zusammengedrängt erscheinen. In den weiteren Entwicklungsstadien wird der Unterschied zwischen beiden Theilen deutlicher, bestimmter. Aus den hinteren Zellen entsteht der Zellenhaufen, welcher seines eigenthümlichen Aussehens wegen als Oelkuchen bezeichnet werden kann. Der vordere Theil bleibt bis zum Ende der Entwicklung unverändert und bietet, wie es scheint, später das Material für die Bildung der Blutkörperchen.

Die Veränderung des hinteren Theiles des Elaeoblastes besteht darin, dass die Zellen desselben bedeutend an Umfang zunehmen und dabei ihr früheres gleichartiges Aussehen verlieren. Der Inhalt dieser Zellen zerfällt in zwei Theile, von denen der eine durchsichtig ist, der andere feinkörnig bleibt. Der letztere nimmt eine periphere Stelle an und stellt nichts anderes dar, als einen Ueberrest des früheren feinkörnigen Inhaltes der primitiven Zellen, was durch das Vorhandensein der primitiven Kerne zur Genüge bewiesen werden kann. Die so umgebildeten Zellen liegen von nun ab sehr dicht aneinander, und bilden einen ovalen Klumpen, welcher schon bei der flüchtigen Betrachtung des Embryo leicht bemerkbar ist und mehrmals beschrieben wurde.

Die eben gegebene Beschreibung der Entstehung des Elaeoblastes weicht von dem, was durch die früheren Untersuchungen bekannt wurde, in einigen wesentlichen Puncten ab. Nach den Untersuchungen von Leuckart soll der Elaeoblast mit dem Darmcanal eine gemeinschaftliche Anlage haben; beide aus einer gemeinsamen, in Form eines Zellhaufens auftretenden Anlage für den Nucleus hervorgehen. In Bezug auf diese beiden Organe haben wir schon in unserer Beschreibung den Beweis geführt, dass sie in ganz verschiedener Weise ihren Ursprung nehmen und aus ganz verschiedenen Theilen des Darmdrüsenblattes entstehen. Die Darstellung von Leuckart erklärt sich leicht aus seiner damaligen Ansicht über die Entwicklung, in welcher unsere jetzige Auffassung von der Bedeutung der Keimblätter für die Entwickelung der Thiere keine Rolle spielen konnte.

Der Oelkuchen stellt ein Organ dar, dessen morphologische Deutung noch immer dunkel ist. Die früheren Beobachter, welche die Entwicklung der Salpen untersuchten, haben die Natur dieses Organs zu bestimmen versucht und sind in dieser Beziehung insofern übereingekommen, dass sie den Elaeoblast für ein Depot von Nahrungsstoffen angenommen haben. Diese Ansicht beruht hauptsächlich auf dem Umstand, dass der Oelkuchen bei den ausgewachsenen Salpen nicht mehr vorhanden ist und also während einer gewissen Periode des freien Lebens und selbst der embryonalen Entwicklung resorbirt wird. Wir haben aber in der letzten Zeit sehr viele provisorische Organe kennen gelernt, welche während einer gewissen Zeit der Entwicklung auftreten und später wieder verschwinden. Das Material, aus dem sie bestehen, muss auch als ein Nahrungsmaterial für die weitere Entwicklung des Embryo dienen, doch haben diese Organe ausser diesem rein physiologischem Werthe, noch einen morphologischen, indem sie grösstentheils irgend einem anderen Organe oder einer Organanlage anderer Thiere entsprechen. Dieser morphologische Werth hat für die vergleichende Embryologie eine grosse Bedeutung, da er uns die Wechselbeziehung zwischen verschiedenen Thierformen erläutert.

Leider haben wir auch heute nicht Thatsachen genug, um unsere Frage vollständig zu entscheiden. Die Ursache davon liegt in der Mangelhaftigkeit unserer Kenntnisse in der Embryologie der wirbellosen Thiere überhaupt und im Einzelnen in der Entwicklungsgeschichte der den Salpen am nächsten stehenden Thierformen. Trotzdem möchte ich hier, zum Schluss unserer Betrachtung der Entwicklung des Elaeoblastes, einige Bau- und Lageverhältnisse desselben nochmals hervorheben, weil sie meiner Meinung nach die Anhaltspuncte für die Vergleichung dieses Gebildes mit den provisorischen Gebilden anderer nahe stehenden Formen liefern können. Ich habe damit keineswegs die Absicht, eine endgültige Entscheidung der Frage über die Homologie des Elaeoblastes

aufzustellen; für die vollständige Entscheidung dieser Aufgabe besitzen

wir nicht das hinreichende Material.

Der Oelkuchen tritt im Leibe der Salpenembryonen schon sehr frühzeitig auf und stellt bei seiner vollen Ausbildung einen vom hinteren Theile des Körpers hervorspringenden Höcker dar. Die Zellen. aus welchen er besteht, ähneln sehr denen, aus welchen die Chorda dorsalis der Wirbelthiere und Ascidien zusammengesetzt ist. Entwicklung des Elaeoblastes besteht darin, dass er in einer gewissen Periode mehr und mehr im Umfang zunimmt und nach Verlauf dieser Periode, in Folge der regressiven Metamorphose allmälig atrophirt. Werfen wir jetzt einen Blick auf die Entwicklung anderer nahe stehender Formen. Von diesen sind es die Ascidien, deren Entwicklungsgeschichte unstreitig am besten verfolgt worden ist. Die Ascidienlarven zeichnen sich vor den entsprechenden Entwicklungsstadien der Salpen durch ein sehr wesentliches Merkmal, den Besitz eines frühzeitig entwickelten Schwanzanhanges aus, in welchem ein aus blasenförmigen Zellen gebildeter Strang, die sogenannte Chorda, und ein Nervenrohr lagern. Die Salpen haben keine Spur solcher Organe; ihr Nervensystem weicht von dem der Ascidien dadurch ab, dass das erstere in keiner Periode seiner Entwicklung einen dem Rückenmark homologen Theil besitzt.

Man kann schon von vorn herein mit grosser Wahrscheinlichkeit vermuthen, dass die provisorischen Nervengebilde, wie das Rückenmark der Ascidien, so wie die provisorischen Bildungen des inneren Skelets, wie der Chordastrang derselben in ihrer Entwicklung und Ausbildung bei verschiedenen Tunicaten Modificationen unterliegen. Eine solche Modification der embryologischen Bauverhältnisse der Ascidienlarven stellt die Larve des Doliolum dar, bei welcher im Schwanze kein Rohr, welches dem Nervenrohr der Ascidienlarven entspräche, existirt. Der Schwanz der Doliolumlarve stellt einen verlängerten Fortsatz dar, welcher nur aus der Haut und einem dem Chordastrang wohl entsprechenden Zellenstrange zusammengesetzt ist. Sehen wir uns nach einem Theile im Körper der Salpenembryonen um, dem sich dieser Zellstrang vergleichen liesse, so tritt uns da der Elaeoblast entgegen; denn sowohl in der Lage dieses Organs wie in seinem Bau zeigt er eine gewisse Uebereinstimmung mit dem Bau und der Lage des Schwanzes der Doliolumlarven. Der Elaeoblast stellt ebenfalls ein am hinteren Körpertheile des Embryo aufsitzendes und aus der Haut und einem inneren Zellenhaufen bestehendes Organ dar, wie der Schwanz der Doliolidenlarven. Es scheint mir selbst, dass diese Uebereinstimmung noch mehr gestützt wird durch die Aehnlichkeit in der histologischen Structur des erwähnten inneren Zellenhaufens der Salpen mit der des sog. Chordastranges der Doliolumund Ascidienlarven. Die innere Masse des Elaeoblastes besteht, wie es oben beschrieben ist, aus polygonalen Zellen, welche einen hellen Inhalt besitzen und deren Protoplasma sammt Kern in der Zelle peripherisch gelagert ist (vergl. Fig. 48, 49, 20, 22 u. 32 El'). Habitus und Bau der Elaeoblastzellen stimmen also mit denen der Chorda vollkommen überein. Im Zusammenhange mit dieser anatomischen Aehnlichkeit beider Organe (der inneren Masse des Elaeoblastes und der Chorda der Ascidien) ist auch ihr Ursprung vollkommen übereinstimmend. Beide entstehen aus dem unteren Keimblatte.

Obgleich ich gestehen muss, dass für die definitive Feststellung der eben erörterten Homologie des Elaeoblastes der Salpen und des Schwanzes der Doliolumlarven noch einige Thatsachen fehlen, da namentlich die embryonale Entwicklungsgeschichte der letzteren bisher beinahe gar nicht untersucht wurde, so können immerhin die oben angeführten anatomischen und embryologischen Eigenthümlichkeiten dieser Organe auf diese Homologie hinweisen. Sind unsere Reflexionen richtig, so bekommen wir in Bezug auf die Entwicklung der Chorda bei Tunicaten eine Reihe von Uebergängen von dem am meisten entwickelten Zustande dieses Organs bis zu dem Zustande desselben, wo es vollkommen seine ursprünglich typische Form verliert. Die Chorda der Ascidien dient als Repräsentant des ersten Zustandes, die Innenmasse des Elaeoblastes stellt den des letzten dar, der in Folge gewisser unbekannter Ursachen verkümmert, retrograd sich entwickelt und von dem ersten Zustande weit abgewichen ist.

8. Athemhöhle und die im Innern derselben auftretenden Organe: Bauchfalten nebst Endostyl, Seitenbogen, Kieme.

Wir haben die Athemhöhle in dem Zustande verlassen, als dieselbe aus zwei ziemlich scharf abgetrennten Theilen: der eigentlichen Athemhöhle und der schnabelförmig vorspringenden Darmanlage bestand. Die folgenden Entwicklungsvorgänge dieser beiden Theile können nun bei jeden besonders betrachtet werden und dies um so mehr, als die beiden Theile unabhängig von einander sich entwickeln und verschiedenen Organen den Ursprung geben.

Von der Zeit ab, wo die Kieme in Form eines dicken cylindrischen Stranges von der oberen Wand der Athemhöhle sich abtrennt, können in der letzteren zwei Theile: ein oberer und ein unterer unterschieden werden. Die beiden Theile, von denen der obere eine sog. Kloakhöhle, der untere die eigentliche Athemhöhle repräsentiren, stellen keineswegs

zwei verschiedene Höhlen dar, wie es Leuckart¹) annimmt, sondern sind nur Theile einer einzigen Höhle, in deren Innerem die cylindrische Kieme mit ihren beiden Enden aufgehängt ist. Die Leuckart'sche Behauptung kann vielleicht dadurch erklärt werden, dass sie auf Grund der Betrachtung der Seitenansichten der Embryonen gemacht ist. In einer solchen Ansicht erscheinen in der That die beiden Theile der Athemhöhle als zwei verschiedene Höhlen; betrachtet man aber die Athemhöhle von der Rücken – oder Bauchfläche, so überzeugt man sich leicht, dass die Kloakhöhle keinen besonderen Hohlraum darstellt.

Die weiteren Entwicklungserscheinungen von dem Zustande an, in welchem wir die Athemhöhle verlassen haben, gehen in beiden Theilen derselben in etwas verschiedener Weise vor sich. Wir haben schon oben gesehen, dass der untere Theil der Athemhöhle nach hinten in einen schnabelförmigen hohlen Fortsatz sich auszieht und somit die Anlage des Darmcanals bildet. In weiteren Entwicklungstadien stellt dieser untere Theil auch den Sitz für die Bildung anderer Organe: der Bauchfalten mit dem Endostyl und der Seitenbögen dar.

Die Form der Athemhöhle bleibt während der ganzen Zeit der embryonalen Entwicklung ziemlich dieselbe. Sie ist nämlich etwa von ovoider Gestalt. Der histologische Bau ihrer Wände bietet auch nur unwesentliche Veränderungen in der Form und Anordnung der Zellen dar. Wir haben schon oben gezeigt, dass die Athemhöhlenwand im oberen Theile aus cylindrischen Zellen besteht; in dem unteren Theile der Wand platten sich die Zellen ab und nehmen eine polygonale Gestalt an. Die weiteren Veränderungen in der feineren Structur der Athemhöhlenwand äussern sich nur in einigen localen Verdickungen derselben, welche auch nur eine gewisse Zeit existiren und durch das Längenwachsthum ihrer Zellen verursacht sind. Solche Verdickung trifft man z. B. im vorderen Theile des Embryo an (Fig. 20, 21, 22 Ahw); sie entspricht der Stelle, an welcher später die Einfuhröffnung zum Vorschein tritt und wird nur ziemlich kurze Zeit bewahrt, indem während der Bildung der Oeffnung dieselbe nicht mehr bemerkbar ist. In den ältesten Entwicklungsstadien, nämlich zur Zeit der Bildung des Cellulosemantels, bemerkt man überhaupt eine Abplattung der Zellen der Athemhöhlenwand; die letztere ist dabei feiner geworden und zeigt keine Unterschiede zwischen den Zellen, aus denen sie zusammengesetzt ist (Fig. 27 Ahw).

⁴⁾ LEUCKART, Zoolog, Untersuch. II. p. 56: »Die Höhle, durch welche die Kieme von der Körperwand abgetrennt wird, ist die Kloakhöhle, die also auch bei den Salpen als ein eigener, von der Athemhöhle (im engeren Sinne des Worts) verschiedener Hohlraum ihren Ursprung nimmt«.

So viel über die Entwicklung der Wand der Athemhöhle im Allgemeinen. Gehen wir nun über zu der Entwicklung der in der Athemhöhle sich bildenden Organe: Bauchfalten mit Endostyl und den Seitenbögen.

Die Zeit des Auftretens dieser Organe kann ganz gut durch den Embryonalzustand bestimmt werden, in welchem die Flimmergrube schon gebildet und sogar etwas aufgewachsen ist, wie es z. B. in Fig. 21 abgebildet ist. Untersucht man solche Embryonen im Profilansichte, so bemerkt man folgende Veränderungen in der Athemhöhle, welche mit der Bildung der genannten Organe im Zusammenhange stehen. Der vordere Theil der Athemhöhlenwand zeichnet sich zuerst durch eine etwas dunklere Färbung von den übrigen aus. Diese dunkle Stelle ist ziemlich scharf abgegrenzt und sitzt haubenförmig dem vorderen Ende der Athemhöhlenwand an. Die äussere Grenze der Verdickung zieht sich in Form einer leicht gebogenen Linie (Fig. 21 Sb) von dem vorderen Ende der Kieme nach unten und vorn schräg bis an den unteren Theil der Athemhöhlenwand hin, wo sie sich an das vordere (auf der Abbildung etwas dunkler dargestellte) Ende der Bauchfalte (Fig. 24 Bf) aufstemmt. Diese etwas gekrümmte Linie stellt nun nichts anderes dar, als die Anlage der Seitenbögen, welche symmetrisch zu beiden Seiten des vorderen Theiles der Athemhöhle gelagert sind. Sie bilden zusammen eine ringförmige Leiste, welche vorn die Athemhöhle umgürtet, nach unten mit der Bauchfalte, nach oben mit dem vorderen Ende der Kieme zusammenhängt. Aus dieser kurzen Beschreibung entnehmen wir, dass die seitlichen Flimmerbögen (Seitenbögen) bei ihrem Auftreten schon ihre definitive Lage erhalten. Es bleibt uns nur das Verhältniss zu bestimmen, in welchem die Seitenbogen zu der Wand der Athemhöhle stehen, um damit die Structur derselben näher zu untersuchen. Dieses Verhältniss lässt sich ganz bequem nachweisen, wenn man den Embryo von der Rückenfläche beobachtet (Fig. 30 Sb). Man erkennt dabei, dass die Seitenbögen nichts anderes als zwei unbedeutende leistenförmige, in die Athemböhle hervorspringende Falten der Athemhöhlenwand darstellen, welche an der Rückenseite des Embryo und zwar am vorderen Ende der Kieme mit einander zusammenstossen. Die Entstehung derselben ist sehr einfach und kann auf eine einfache Faltung der Athemhöhlenwand zurückgeführt werden; so einfach wie die Entstehung erscheint auch die weitere Ausbildung der Seitenbögen, welche nur auf das Auftreten der Flimmern auf der Oberfläche derselben sich beschränkt.

Die Entwicklung der Bauchfalten lässt sich auch auf eine sehr einfache Veränderung der Athemhöhlenwand zurückführen, indem der ausgebildete Zustand derselben nur sehr unbedeutend von ihrer ursprünglichen Anlage abweicht. Die Bauchfalten treten ziemlich gleichzeitig mit den Seitenbögen auf. Von unten gesehen erscheinen sie in Form zweier an der unteren Wand der Athemhöhle gelegenen Leisten (Fig. 29 Bf), welche durch die Grösse ihrer Zellen von der übrigen Zellenwand der Athemhöhle sich bedeutend unterscheiden. Die Querschnitte (Fig. 26) durch die Embryonen aus den entsprechenden Entwicklungsstadien lehren uns, dass die erwähnten Leisten zwei symmetrisch gelegte Falten der Athemhöhlenwand darstellen. Die Stelle, auf der die Bauchfalten zuerst zum Vorschein kommen, entspricht der Grenze der unteren, aus abgeplatteten Zellen bestehenden Wand der Athemhöhle. Die Zellen der Falten unterscheiden sich dadurch von den übrigen Zellen der Athemhöhlenwand, dass sie viel grösser als die letzteren sind. Am grössten sind sie an der Spitze der Falte; am unteren Rande aber, wo die Falten in die Unterwand der Athemhöhle übergehen, nehmen die Zellen an Grösse ab.

Die vordere Grenze der Bauchfalten kann, wie gesagt, durch das vordere Ende der Seitenbögen bestimmt werden. Von hier ab richten sie sich nach hinten, bis sie endlich die Mundöffnung erreichen und dort zusammentreffen. In der Mitte des Körpers stehen sie am meisten von einander ab. Die Bauchfalten zeigen nicht überall den gleichen Bau. Man kann sogar in ihnen zwei durch ihren Bau, so wie durch weitere Entwicklung verschiedene Theile unterscheiden. Der vordere Theil (Fig. 29 Bfv) zeichnet sich durch viel grössere Zellen vor dem hinteren aus; die Grenze zwischen beiden ist ziemlich scharf ausgesprochen (Fig. 29). In weiterer Ausbildung unterscheidet sich dieser vordere Theil vom hinteren noch dadurch, dass aus ihm später der Endostyl sich herausbildet; der hintere Theil behält immer die Form von zwei einfachen Falten.

Die Anlage und die Ausbildung des Endostyls tritt erst am Ende der embryonalen Entwicklung auf. Die Vorgänge, welche dieselbe begleiten, bestehen in der allmäligen Annäherung der beiden Bauchfalten, welche schliesslich in der Mittellinie der Bauchseite zusammenstossen und somit eine Bauchrinne bilden. Dieser Vorgang kann ganz bequem schon von Aussen an den Embryonen von den letzten Entwicklungsstadien beobachtet werden. Was die Ursache der Annäherung betrifft, so glaube ich dieselbe in der allmäligen Zusammenziehung der unteren Wand der Athemhöhle zu finden. Solche Erklärung kann meiner Meinung nach in dem Umstande ihren Grund finden, dass die Wände der Athemhöhle nach beendigter Zusammenziehung resp. nach der Ausbildung der Bauchrinne wieder aus gleichartigen Zellen zu-

sammengesetzt erscheinen, während in den früheren Entwicklungsstadien, wie es oben erwähnt wurde, die Zellen der unteren Wand der Athemhöhle von denen der oberen und seitlichen bedeutend verschieden waren. Der Theil der Unterwand, welcher zwischen beiden Bauchfalten ursprünglich liegt, wird wahrscheinlich in Folge der Verkürzung seiner Zellen oder auf irgend eine andere Weise allmälig aufgehoben; dadurch wird der Zwischenraum der Bauchfalten immer kleiner und kleiner, bis er vollkommen verschwindet und die Bauchfalten zusammentreffen. Da nämlich dieser Zwischenraum seiner Structur nach einen von der übrigen Athemhöhlenwand abweichenden Theil darstellt, so muss natürlich die Athemhöhlenwand, nach der Bildung der Bauchrinne, in ihrer ganzen Oberfläche eine gleichartige Structur bekommen.

Die Bauchrinne besitzt im Querschnitte eine leierförmige Gestalt (Fig. 27 Bf u. Eds) und ist aus ziemlich gleichartigen cylindrischen Zellen zusammengesetzt. In dem inneren Theil derselben sind die Zellen etwas länger als in dem äusseren, wo sie in die Athemhöhlenwand übergehen. Dieser Unterschied zwischen den Zellen ist noch mehr in den späteren Stadien ausgeprägt, wo man in diesem inneren Theile schon die Anlage des Endostyls leicht erkennt (Fig. 28). Die Structur der Bauchrinne ist in diesem letzten Stadium bedeutend verändert; obgleich die Bauchrinne noch ihre leierförmige Gestalt bewahrt, kann man doch in derselben zwei Theile unterscheiden, nämlich den mittleren Theil, in welchem die Rinne sich vorfindet und die beiden gekrümmten Enden, welche jetzt den oberen Theil der ursprünglichen Bauchrinne darstellen. Diese gekrümmten Enden bestehen aus einer Lage cylindrischer Zellen, welche am Rande der Falten in die Zellen der Athemhöhlenwand übergehen. Die beiden Platten, welche den mittleren Theil zusammensetzen (Fig. 28 Eds), bestehen schon aus zwei Schichten polygonaler Zellen, welche sehr innig verbunden sind. Die Zellen des mittleren Theiles, so wie die der Ränder sind mit je einem grossen Kern versehen. Es schien mir, als ob zwischen den beiden Theilen der Bauchrinne — dem mittleren Theile und den Rändern — eine cuticulare Scheidewand vorhanden wäre. Der mittlere Theil der Bauchrinne stellt nun die Anlage des Endostyls dar, welcher für seine volle Ausbildung nur ein Verwachsen seiner oberen Ränder braucht. Die gekrümmten Enden der Bauchfalte (Fig. 28 Bf) bilden sich in die beiden Bauchfalten um. Die vollständige Ausbildung des Endostyls muss erst nach der embryonalen Entwicklung resp. bei den freilebenden Thieren erreicht werden; ich konnte wenigstens selbst bei den ältesten Salpenembryonen den vollständig ausgebildeten Endostyl nicht auffinden.

Gehen wir zu der Entwicklung der Kieme über. Leuckart hat

eine vollkommen richtige Ansicht ausgesprochen, dass die Kieme der Salpen nach ihrem Bau und Entwicklung nur ein Anhangsgebilde des inneren Mantels ist. Von der Richtigkeit dieser Ansicht haben wir uns schon oben überzeugt, indem wir gesehen haben, dass die Kieme der Salpenembryonen bei ihrem Ursprung nichts anderes darstellt, als eine wulstförmige, ziemlich stark entwickelte Verdickung der Rückenwand der Athemhöhle, welche Verdickung sehr bald in ihrer Mitte von der Wand der Athemhöhle sich abtrennt und dann in Form eines soliden nur mit seinen beiden Enden an der Athemhöhlenwand befestigten Stranges auftritt. In den ersten Entwicklungsstadien besitzt die Kieme eine nicht vollkommen cylindrische Gestalt, indem das hintere Ende derselben viel breiter als das vordere ist. Sie bekommt aber bald eine cylindrische Form und nimmt dabei in ihrer Dicke ab.

Die weitere Ausbildung der Kieme geht in ziemlich einfacher Weise vor sich. Sie beginnt nämlich mit der Veränderung des inneren Theiles der Kieme, welcher sehr bald in einige Zellen zerfällt und somit das Material für die Bildung der Blutkörperchen bildet. In Folge dieser Veränderung verwandelt sich die Kiemenanlage in einen hohlen cylindrischen Schlauch, der in den späteren Entwicklungsstadien mit Blutkörperchen immer erfüllt ist. Die Wand des Kiemenschlauches — die obere Schicht der Kiemenanlage — besteht aus cylindrischen Zellen.

Mit dem Hohlwerden erreicht die Kieme eine Form, welche der definitiven schon sehr nahe steht. Es fehlen noch im Kiemenschlauche die Flimmerrippen, damit derselbe seine definitive Ausbildung erreiche. Sie treten erst am Ende des Fötallebens auf.

Die Kieme ist mit ihrem vorderen (oberen) Ende an der Rückenwand der Athemhöhle angehängt, mit dem hinteren, resp. unteren ist sie an der hinteren Wand derselben Höhle befestigt. An beiden Stellen ist der Kiemenschlauch etwas breiter als in der Mitte. Zu der Zeit, da die Kiemenanlage noch einen soliden Körper darstellt, sind ihre beiden Enden auch solid; ist sie aber hohl geworden, so verwandeln sich die beiden Enden derselben in zwei spaltförmige Räume (Fig. 27 k), welche mit den Bluträumen des Körpers in Verbindung stehen.

9. Darmcanal.

Der Darmcanal tritt in Form eines blindgeschlossenen schnabelförmig gekrümmten Fortsatzes der Athemhöhle schon sehr früh auf. Die Anlage desselben haben wir schon an den frühesten Entwicklungsstadien beschrieben, wo wir auch gesehen haben, dass dieselbe nur aus einer Schicht cylindrischer Zellen bestand. In diesem Zustand bleibt diese Anlage den grössten Theil der embryonalen Entwicklung, ändert

sich nur soweit, dass ein Theil seiner Zellen etwas mehr in die Länge wächst als der andere, wie es in Fig. 19 dargestellt ist. Die ersten Veränderungen in der Form der Darmanlage treten erst in dem Stadium auf, wo die Entwicklung anderer Organe im Embryonalleibe weit fortgeschritten ist, wo die Kieme schon hohl geworden und die Nervenhöhle mit der Athemhöhle in Communication getreten ist (Fig. 20 D). In diesem Entwicklungsstadium bemerkt man an der unteren Seite der Darmanlage, unmittelbar hinter der Mundöffnung eine kleine bogenförmige Furche oder Einschnürung, welche die Anlage von unten her in zwei ungleiche Theile theilt. Der vordere von diesen beiden Theilen kann als Oesophagealtheil der Darmanlage bezeichnet werden, der hintere stellt die Anlage des Hinterdarms + Magen dar. Im letzteren treten sehr bald weitere Entwicklungsvorgänge auf; durch eine der erwähnten Furche ähnliche Furche wird derselbe wieder in zwei Theile getheilt, von denen der hintere (Fig. 22 Hd) in den Hinterdarm, der vordere in den Magenblindsack sich verwandelt. Die Entwicklung des letzteren besteht in dem Wachsthum und der Ausbildung neuer blinder Aussackungen, welche am Ende der embryonalen Entwicklung zum Vorschein kommen (Fig. 34). Der Hinterdarm wächst ebenfalls in die Länge, richtet sich aber nach vorn und etwas nach oben zur Athemhöhlenwand, wo wir denselben in Form eines ebenfalls blindsackartigen Fortsatzes in dem nächst folgenden Entwicklungsstadium (Fig. 32 Hd) finden. Bei seiner Lageveränderung tritt der Hinterdarm etwas nach links und kommt im erwähnten Stadium seitwärts von den andern Darmabtheilungen zu liegen. Die Bildung der Analöffnung, welche wahrscheinlich durch Zerstörung der Kloakenwand und der entsprechenden Wand des blindsackförmigen Hinterdarms zu Stande kommt, geschieht nur zur Zeit der definitiven Ausbildung des Embryo. In dem Fig. 32 abgebildeten Stadium ist das Ende des Hinterdarms noch blind; ich konnte den Anus auch in dem folgenden (Fig. 34) Stadium nicht finden.

Was den histologischen Bau des Darmcanals anbetrifft, so bleibt derselbe während der ganzen Zeit der embryonalen Entwicklung ohne wesentliche Veränderungen. Das einzige, was man in dieser Beziehung bemerkt, besteht in der Verdickung der Wände, welche durch das Längenwachsthum der sie zusammensetzenden cylindrischen Zellen bedingt wird.

Ueber die Entwicklung des Keimstocks bin ich bis jetzt zu keinen festen Schlüssen gekommen und hoffe dieselbe bei einer anderen Gelegenheit zu besprechen.

Schlussbemerkungen.

Die embryonalen Vorgänge der Salpen rufen manche Fragen hervor, von denen wir nur diejenigen hier in Betracht ziehen werden, welche den Entwicklungsmodus der Salpen überhaupt betreffen, da dieselben uns einige Anknüpfungspuncte über die systematische Stellung unserer Thiere darbieten können. Es fragt sich namentlich zuerst: müssen die Salpen zu dem Molluskentypus gerechnet werden, wie es früher von allen Zoologen überhaupt angenommen wurde, oder müssen sie, der neuen Lehre gemäss, in irgend einen anderen Thiertypus eingereiht werden? Ich bin zu der Beantwortung dieser Frage hauptsächlich durch den lebhaft geschriebenen und interessanten Aufsatz von Baer gedrängt¹); leider kann ich den Ausführungen des berühmten Forschers nicht beistimmen.

Indem ich hier die anatomischen Eigenthümlichkeiten der Tunicaten, nach welchen diese Thiere von allen Mollusken sehr wesentlich sich unterscheiden, nicht berühren werde, will ich nur die embryonale Entwicklungsgeschichte herücksichtigen, welche in Bezug auf die Mollusken in der letzten Zeit besonders eingehend und ausführlich untersucht wurde. Eine von den wesentlichen Eigenthümlichkeiten der Entwicklungsgeschichte der Mollusken bieten uns: 1. die provisorischen Organe, welche bei den Larven dieser Thiere auftreten (Segel, Urnieren u. s. w.), 2. die Entwicklung der für die Repräsentanten des Molluskentypus sehr characteristischen Organe: des Mantels und des Fusses. Keins von diesen Organen tritt bei den Salpen weder im embryonalen Zustande noch im ausgebildeten auf. Das, was man unter dem Namen »Cellulosemantel« versteht, ist keineswegs dem Mantel anderer echter Mollusken homolog. Der letztere bildet eine Hautfalte, welche nur in den Fällen, wenn sie mit beiden Hälften nach unten zusammengewachsen ist, einen cylindrischen Schlauch darstellt, der physiologisch aber nicht morphologisch dem Mantel der Salpen ähnlich ist, da diese Aehnlichkeit nur darin besteht, dass der Mantel solcher Mollusken durch zwei Oeffnungen, wie der Salpenmantel, nach aussen mündet. Der Mantel solcher Lamellibranchiaten ist dem der Salpen ein nur analoges, keineswegs aber ein homologes Gebilde. Wenn wir denselben als dem der Salpen homolog annehmen, so müssen wir auch die Mantelhöhle der ersteren (Mollusken) als der der letzteren homolog ansehen. Diese Annahme widerspricht aber Allem, was wir über die Entstehung beider

⁴⁾ K. E. v. BAER, Entwickelt sich die Larve der einfachen Ascidien in der ersten Zeit nach dem Typus der Wirbelthiere? Memoires de l'Acad. Imp. de St. Pétersb. T. XIX. Nr. 8.

Höhlen kennen. Die Mantelhöhle der Lamellibranchien entsteht durch Verwachsung der Mantelfalten und ist im ausgebildeten Zustand durch diese letzteren begrenzt. Wir kennen bei den Lamellibranchien eine ganze Reihe von Uebergängen von den vollkommen freien Mantelrändern, wo keine Mantelhöhle als ein geschlossener Raum vorhanden ist, bis zum vollständig verwachsenen Mantel, wo die Höhle vollkommen ausgebildet erscheint und dann eine Aehnlichkeit mit der Athemhöhle der Salpen zeigt. Die Athemhöhle der Salpen tritt bei den Embryonen derselben in ganz anderer Weise als bei den Mollusken auf. Sie entsteht im Innern des Darmdrüsenblattes, und in dem Falle. dass sie in Folge einer primitiven Einstülpung ihren Ursprung nimmt, wie es bei den Ascidien der Fall ist, oder durch Aushöhlung des ursprünglich soliden Darmdrüsenkeims, wie bei den Salpen, sich herausbildet, verdankt sie ihre Bildung dem inneren Keimblatt und unterscheidet sich also durch diesen Entwicklungsmodus vollkommen von der Athemhöhle der Lamellibranchien. Die Athemhöhle der Salpen kann nur als primitive Darmhöhle aufgefasst werden; sie ist dieser nach ihrer Entstehungsart homolog und kann als solche auch deswegen betrachtet werden, weil sie dem Darmcanal den Ursprung giebt. Wir dürfen also nicht den sogenannten Mantel der Tunicaten mit dem der Mollusken vergleichen und müssen bei den ersteren die Anwesenheit eines dem Molluskenmantel homologen Gebildes ganz in Abrede stellen.

Dasselbe gilt auch für das zweite dem Molluskentypus so characteristische Organ, den Fuss. Wenn dieser auch nicht bei allen Repräsentanten des genannten Typus in gleicher Entwicklungshöhe vorhanden ist, so stellt er doch immerhin ein ziemlich constantes Gebilde dar. Bei den Salpen treffen wir aber keine Spur von Fuss an; wir können denselben selbst schwerlich erwarten, weil die primitiven Entwicklungsvorgänge, die gegenseitige Lage der Organe bei Molluskenembryonen verschieden von der der Salpen ist. Bei den Molluskenlarven bildet sich der Fuss in Form eines kleinen Vorsprungs unmittelbar hinter der Mundöffnung, bei den Salpen liegt aber der Mund nicht auf der äusseren Oberfläche des Körpers, sondern im Innern desselben, in der Athemhöhle und tritt nur in einem verhältnissmässig spätem Entwicklungsstadium auf.

Wenn wir die Tunicaten von dem Molluskentypus ausschliessen, so bekommen wir in den zwei Classen von Mollusken: Lamellibranchiaten und Cephalophoren eine ganz natürliche Gruppe, welche ihrem Bau und ihrer Entwicklung nach als verwandt erscheinen. (In Bezug auf Brachiopoden scheint mir ihre Verwandtschaft mit Würmern ziemlich aufgeklärt zu sein [s. die Untersuchungen von Kowalewsky in

Извѣстія Имп. Общ. Люб. Ест. т. XIV]; das Verhältniss der Entwicklung der Cephalopoden zu den anderen Mollusken ist mir nicht ganz klar). Die Verwandtschaft dieser beiden Classen in embryologischer Beziehung äussert sich in einem sehr ähnlichen Entwicklungstypus und in dem Auftreten einiger sehr constanter Gebilde: des Velums, Mantels und Fusses. Die Abwesenheit beider letzteren Organe bei den Tunicaten wurde bereits hervorgehoben; in Bezug auf das erstere ist bekannt, dass dasselbe bei allen Tunicaten fehlt. Bei den Mollusken (Lamellibranchien und Cephalophoren) stellt es aber eins der constantesten und characteristischsten provisorischen Organe dar, welche bei der Entwicklung der Larven dieser Thiere vorkommen. Es fehlt allerdings in einigen, immerhin nur wenigen Fällen, in andern Fällen ist es in einem verkummerten Zustand vorhanden. Wenn ferner das Velum bei einigen Mollusken gar nicht auftritt, so ist der Entwicklungsmodus dieser Formen mit dem solcher, bei welchen das genannte Organ in seiner vollen Entwicklung zum Vorschein kommt, vollkommen übereinstimmend. — Es ist dann namentlich die Reihenfolge, in welcher die Organe nacheinander sich herausbilden, die gegenseitige Lage der Organe bei allen diesen Thieren dieselbe und weicht von der der Tunicaten bedeutend Die ersten Entwicklungsvorgänge der genannten Mollusken sind bedeutend mehr denen der anderen Thiertypen, z. B. der Würmer, ähnlich, als denen der Tunicaten. Die Larven mancher Chaetopoden (z. B. Dasychone lucullana, Terebellides und mehrerer anderer) sind in einem gewissen Zustand ihrer Entwicklung denen einiger Lamellibranchien und Cephalophoren überraschend ähnlich; einige von diesen ähneln mehr den Larven von Gephalophoren, andere denen der Lamellibranchien. Man muss nur z. B. die eben ausgeschlüpfte Larve von Dasychone lucullana mit einem gewissen Entwicklungsstadium von Trochus vergleichen, um von der Uebereinstimmung dieser beiden Larven sich zu überzeugen; dieselbe Uebereinstimmung tritt in noch viel bedeutenderem Grade zwischen der Larve von Terebellides Strömii 1) und einem Entwicklungszustande von Gardium (Loven) auf. In diesem letzteren Falle sind die Larven beider Repräsentanten zweier verschiedener Typen einander so gleich, dass, wäre die Entstehung beider unbekannt, man unstreitig die beiden Larven nicht nur in einen Thiertypus, sondern in eine und dieselbe Familie stellen könnte. Die beiden Larven stellen ovoide Körper dar, an deren Aussenfläche wir ein ganz identisch gebautes, in Form eines Wimperreifens und Wimperbüschels

¹⁾ S. WILLEMOES-SUHM, diese Zeitschr. Bd. XXI. p. 380. Tafel XXII.

²⁾ Kongl. Vetensk. Akad. Handl. for år 1848.

auftretendes Bewegungsorgan antreffen. Diese Larvenform kann meiner Meinung nach mit vollem Recht als Grundform für beide Thiertypen aufgefasst werden. Die weitere Divergenz der beiden Formen (Terebellides und Cardium) erklärt sich sehr einfach durch die weiteren Entwicklungserscheinungen dieser primitiven Larve. Indem die weitere Entwicklung der Terebellides und anderer Chaetopoden in einem Wachsthum des hinteren Theils der Larve und dem Auftreten der Segmentirung in demselben bestehen muss, zeichnet sich diese bei den Molluskenlarven dadurch aus, dass an dieser der Fuss, die Schale und alle dem Molluskentypus characteristischen Organe sich bilden. Aus diesem kurzen Vergleich kann man hoffentlich den Schluss ziehen, dass die embryologischen Vorgänge bei Salpen und anderen Mollusken (Lamellibranchien und Cephalophoren) die Vereinigung dieser Thiertypen in einen und denselben Thiertypus nicht rechtfertigen.

Ich möchte noch einige Worte in Bezug auf die Verschiedenheit der Entwicklungsgeschichte der Salpen und Ascidien hinzufügen, finde aber, dass dieser Unterschied schon aus allem in dieser Schrift über die Salpenentwicklung Gesagten zur Genüge ersichtlich ist. Die Entwicklung der Salpen unterscheidet sich sehr bedeutend von der der Ascidien; einige von diesen Unterscheidungsmerkmalen können vielleicht in der eigenthümlichen Fortpflanzungsweise (Viviparität) dieser Thiere ihre Erklärung finden; die Deutung der anderen ist noch dunkel; sie wird vielleicht dann klar, wenn uns die Entwicklung eines grösseren Theiles der Tunicaten und besonders der Dolioliden bekannt wird. Die Kenntniss der Entwicklungsgeschichte dieser letzteren verspricht sehr viel für die Aufklärung der Morphologie der Tunicaten, und deswegen ist die Untersuchung derselben jetzt am meisten wünschenswerth.

Kasan, 15/27. October 1875.

Zusatz. Als ich meine Arbeit schon an die Redaction dieser Zeitschrift abgesendet hatte, erhielt ich das zweite Heft des »Morphologischen Jahrbuchs«, welches unter anderem eine schöne Arbeit von Fol enthält, die uns eine sorgfältige und detaillirte Beschreibung des histologischen Baues des Endostyls verschiedener Tunicaten giebt. Die interessanten Ergebnisse der Untersuchungen Fol's veranlassen mich, in Bezug auf die embryonale Entwicklung des Endostyls und der Bauchfalten einige Bemerkungen zuzusetzen. Fol unterscheidet im Endostyl mehrere Abtheilungen, welche bei verschiedenen Tunicaten verschiedene Entfaltung zeigen. Auf Grund dieser Angaben muss ich jetzt die von mir auf Fig. 28 abgebildeten Theile des Endostyls nebst Bauchfalten

etwas anders deuten, als es von mir im Text geschehen ist. Der äussere mit Eds bezeichnete Theil des Endostyls muss als äussere Drüsenwulst der Bauchrinne bezeichnet werden; die auf demselben liegenden Zellen, welche weiter in die kleineren übergehen, entsprechen vollständig den mittleren Drüsenwülsten.

Das Thatsächliche des For'schen Aufsatzes giebt uns das Material für die morphologische Vergleichung des embryonalen Zustandes dieses Organs bei den Salpen. Nach den Untersuchungen von Fol hat der Endostyl der erwachsenen Salpen einen ziemlich complicirten Bau, indem derselbe aus äusseren, mittleren und inneren Drüsenwülsten und einem mittleren und inneren Zwischenstreifen besteht. Endostyl der Salpenembryonen können wir aber nur die äusseren und mittleren Drüsenwülste unterscheiden. Diesem embryonalen Zustande des Endostyls bei den Salpen entspricht ein persistirender Zustand bei den Dolioliden. Der Endostyl dieser Thiere zeigt im Allgemeinen dieselben Bauverhältnisse wie der der Salpenembryonen und unterscheidet sich von dem letzteren nur durch die Anwesenheit der grossen Wimpern an den Zellen des Rinnengrundes. Diese Beziehung zwischen dem embryonalen Zustande des Salpenendostyls und dem persistirenden Zustande des Endostyls der Dolioliden scheint mir sehr wichtig zu sein, wenn man sie in Zusammenhang bringt mit dem, was ich über die Wechselbeziehung des Elaeoblastes der Salpen und der Chorda der Doliolumlarven in vorstehender Schrift ausgesprochen habe.

Es ist bemerkenswerth, dass der Endostyl der Appendicularien im Vergleich mit dem der sessilen Ascidien als sehr unentwickelt erscheint (Folin »Morph. Jahrbuch, Bd. 4, Hft. 2«, und in »Arch. de zool. expériment. III«). Er besteht bei ihnen nur aus einem Wulst, welcher nach Foldem äusseren Wulst anderer Tunicaten entspricht. Die Appendicularien sind im entwickelten Zustande ihrem Baue nach den Larvenzuständen der sessilen Ascidien sehr ähnlich. Soll die schwache Entwicklung des Appendicularienendostyls im Zusammenhang mit dem larvenähnlichen Character ihrer Organisation stehen — was sehr wahrscheinlich ist — so können wir mit einem gewissen Rechte auch den Endostyl der Dolioliden als einen embryonalen Zustand des Salpenendostyls betrachten. Diese Wechselbeziehung scheint mir einen sehr wichtigen Punct für die morphologische Vergleichung der Tunicaten zu bilden.

Kasan, 24. Nov./6. Dec. 1875.

Erklärung der Abbildungen.

Cm, Cellulosemantel,

H, Haut,

Ahw, Athemhöhlenwand,

Ah, Athemhöhle,

E, Ei,

D, Darm,

Oe, Vorderdarm,

Mbs, Magenblindsack,

Hd, Hinterdarm,

M, Mund,

Mk, Muskelreife,

Ex, äusseres Keimblatt,

En, inneres Keimblatt,

Ms, mittleres Keimblatt,

N, Nervenganglion,

El, Elaeoblast, El' u. El", Theile desselben,

Pd, Dach der Placenta,

P, Placenta,

Pp, innerer Theil der Placenta,

Kl, Kloake,

Hz, Herz,

Br, Bauchrinne,

Bf, Bauchfalte,

Fc, Flimmergrube,

Bk, Blutkörperchen,

Bs, Blutsinus des Embryo,

mBs, mütterlicher Blutsinus,

Sb, Seitenbögen,

Efo, Einfuhröffnung,

Auo, Auswurföffnung,

Eds, Endostyl,

Brs, Brutsack, α , innere Lamelle, β , äussere Lamelle desselben.

Eik, Eikapsel,

Ov, Oviduct,

Sv, schildförmige Verdickung,

Kb, Keimbläschen,

Lh, Leibeshöhle,

Pe, Pericardium,

Sp, Seitenwände der Placenta,

Kst, Keimstock,

Ch, cuticulare Hülle des Brutsacks,

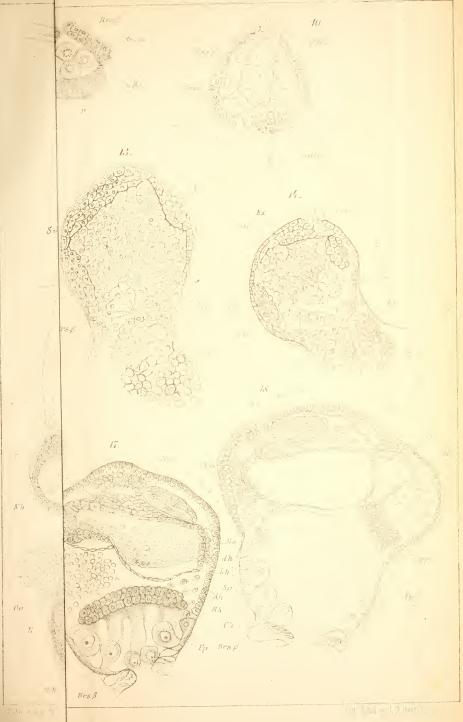
D, Eidotter,

Fk, Furchungskugeln.

Tafel XIV-XVI.

Alle Figuren betreffen die Entwicklung der Salpa democratica.

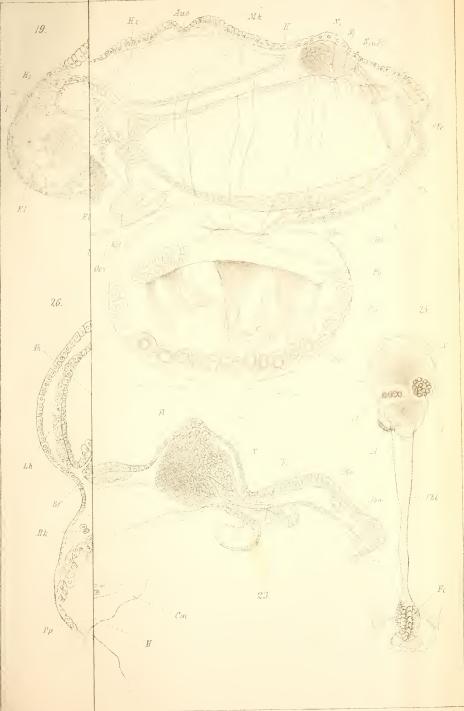
- Fig. 4. Das hintere Ende der Salpa mucronata mit einem Ei (HARTN. System 5).
- Fig. 2. Das Ei von derselben Salpa mit einem Theil des Oviducts (stärker vergrössert, HARTN. Syst. 9).
 - Fig. 3. Ein etwas älteres Ei als im vorhergehenden Stadium (dieselbe Vergr.).
 - Fig. 4. Ei von einem lebendigen Exemplare der S. mucronata.
- Fig. 5. Das Ei von S. mucronata mit einem zusammengezogenen Oviduct zur Zeit des Beginns der Dotterklüftung (dieselbe Vergr.).
- Fig. 6—9. Dasselbe Ei in verschiedenen Zuständen der Bildung der Brutkapsel aus dem Oviduct und der Placenta aus dem Eifollikel. Die Eizelle zeigt verschiedene Stadien der Furchung. (Fig. 7 stellt eine Profilansicht, Fig. 8 eine Ansicht von unten eines und desselben Entwicklungsstadiums dar.)
 - Fig. 40. Dasselbe Ei zum Schluss der Bildung der Brutkapsel.
- Fig. 44. Dasselbe Ei zur Zeit der Differenzirung des oberen und unteren Keimblattes.
- Fig. 42. Dasselbe Ei zur Zeit des Verschwindens der unteren Lamelle des Brutsackes und Differenzirung des mittleren Keimblattes.
 - Fig. 43. Dasselbe Ei mit der Anlage des Nervenganglions und Elaeoblastes.



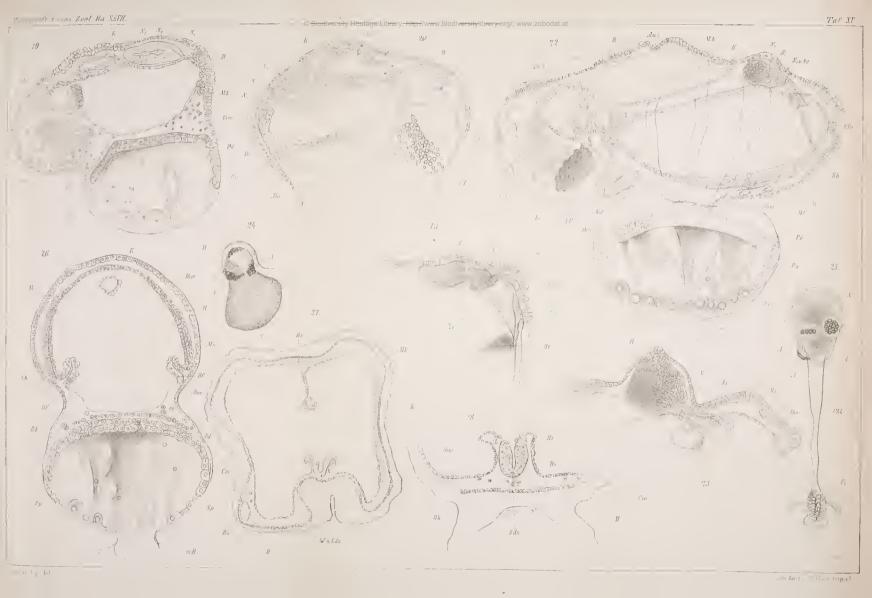


Tar. XI'.





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



Zeits

.Bi

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





- Fig. 14. Dasselbe Ei mit einer schon abgetrennten aber noch soliden Nervenanlage zur Zeit der Bildung der Leibeshöhle.
- Fig. 45. Der Embryo von S. democratica im Zustande der Bildung der Athemhöhle und der Senkung des äusseren Blattes des Brutsackes. A, Profilansicht, B, ein optischer Querschnitt.
 - Fig. 46. Embryo zur Zeit der Bildung der Herzanlage.
- Fig. 47. Embryo mit einer in drei Nervenblasen getheilten Nervenanlage und beginnender Bildung der Elaeoblastzellen.
- Fig. 48—20. Die Salpenembryonen zu verschiedener Zeit der Ausbildung der Flimmergrube. Fig. 48 u. 20 stellen den Embryo von der linken Seite, Fig. 49 von der rechten dar.
- Fig. 21. Vorderer Theil des Embryo mit gebildeter Flimmergrube, Seitenbögen und Ende der Bauchfalten.
- Fig. 22. Embryo in einem etwas mehr fortgeschrittenen Stadium, wo die Nervenblasen schon bedeutend abgenommen und von einander getrennt sind.
- Fig. 23. Vorderer Theil eines noch älteren Embryo, mit einem wieder solid gewordenen Ganglion.
 - Fig. 24. Das Nervenganglion von einem vollkommen reifen Salpenembryo.
- Fig. 25. Das Gänglion mit der Flimmergrube von einer geschlechtsreifen und den Embryo einschliessenden Salpa mucronata, um den Zusammenhang zwischen dem Nervenganglion und der Flimmergrube zu zeigen.
- Fig. 26. Querschnitt durch den Embryo etwa aus einem in Fig. 20 abgebildeten Stadium (Entwicklung der Bauchfalten).
 - Fig. 27. Querschnitt durch den reifen Embryo (Bildung des Endostyls).
 - Fig. 28. Querschnitt durch die Bauchfalten und den Endostyl (HARTN. Syst. 9).
- Fig. 29. Obere Hälfte eines etwa in Fig. 22 abgebildeten Stadiums (Entwicklung des Herzens).
- Fig. 30. Vorderer Theil eines in der Fig. 23 abgebildeten Embryo (Bildung der Seitenbögen).
 - Fig. 34. Hinterer Theil eines reifen Embryos von der Seite gesehen.
 - Fig. 32. Hintere Hälfte eines etwas jüngeren Embryo.
- Fig. 33. Hinteres Ende des Embryo zur Zeit des Beginnes der Celluloseausscheidung; optischer Längsschnitt.