

Über die Entstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien.

Von

Oswald Seeliger,

Privatdocenten an der Universität Berlin.

Mit Tafel XIX—XX und 2 Textfiguren.

Die Untersuchungen über die Embryonalentwicklung der Ascidien haben bisher zu übereinstimmenden Ergebnissen bezüglich der Bildung des Peribranchialraumes nicht geführt. Während METSCHNIKOFF¹ zwei Kloakalbläschen vom Entodermblatt sich vollständig abschnüren und dann zu einem einheitlichen Peribranchialraume verschmelzen ließ, leitete KOWALEVSKY² die beiden ursprünglichen Bläschen vom äußeren Keimblatte ab. Ich selbst habe diese letztere Angabe durchaus bestätigen können³ und den Nachweis geführt, dass der gesammte Peribranchialraum des ausgebildeten Thieres vom Ektoderm ausgekleidet ist.

Eine dritte Ansicht endlich haben VAN BENEDEN und JULIN in mehrfach modificirter Weise vertreten⁴. In ihrer ersten Mittheilung⁵, in welcher allerdings die beweisenden Ausführungen erst in Aussicht gestellt werden, behaupten sie, dass die Wände des Peribranchialraumes größtentheils entodermal seien. Die beiden bereits von KOWALEVSKY beobachteten Ektodermeinstülpungen — die Kloakalbläschen — sollen

¹ EL. METSCHNIKOFF, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. VIII. Embryonalentwicklung der einfachen Ascidien. Bulletin de l'Acad. St. Pétersbourg. T. XIII. 1868.

² A. KOWALEVSKY, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. VII. 1874.

³ O. SEELIGER, Die Entwicklungsgeschichte der socialen Ascidien. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. XVIII. 1885.

⁴ HJORT ist im Irrthum, wenn er (Zool. Anz. Nr. 400, p. 328, 1892) VAN BENEDEN u. JULIN als Gewährsmänner für die ektodermale Entstehung der Peribranchialwände anführt.

⁵ VAN BENEDEN et JULIN, Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. Arch. de Biologie. Vol. V. 1884.

sich nämlich nur sehr wenig vertiefen, dagegen frühzeitig zwei Entodermausstülpungen sich bilden, welche mit diesen verschmelzen: » Ces deux diverticules hypoblastiques sont les ébauches des cavités péribranchiales droite et gauche et les invaginations épiblastiques, par lesquelles elles débouchent à l'extérieur, donnent naissance aux bordures épithéliales qui garnissent les orifices externes de ces cavités « (p. 360). So wie in der Knospentwicklung sollen die Entodermdivertikel dann vollständig vom Kiemendarm, von welchem aus sie entstanden sind, sich lösen und die späteren Kiemenspalten sämtlich eine völlige Neubildung darstellen: » Les diverticules hypoblastiques ont cessé de communiquer avec la portion respiratoire du tube digestif par les orifices branchiaux internes (embouchures primitives des culs-de-sacs péribranchiaux); mais de chaque côté du plan médian apparaît d'abord une (Fig. 44), puis bientôt après une seconde série de stigmates « (p. 364).

In einer folgenden Abhandlung¹ hat diese Auffassung in so fern eine Änderung erfahren, als nunmehr die äußere Peribranchialwand als ektodermal, die innere als entodermal in Anspruch genommen wird (p. 626). Da aber die jüngsten von VAN BENEDEN und JULIN beobachteten Stadien der Phallusia bereits viel zu weit vorgeschritten waren, um zur Beurtheilung dieser Verhältnisse maßgebend sein zu können und kein anderes Beweismaterial vorgelegt wurde, so ist nicht zu ersehen, worauf der veränderte Standpunkt sich stützt. Bemerkenswerth ist ferner, dass der mediane Theil des Peribranchialraumes, die Kloake, als ein ausschließlich vom Ektoderm gebildeter Abschnitt zu den beiden seitlichen in einen schroffen Gegensatz gebracht wird, was ich weiter unten noch zu beleuchten haben werde.

In einer dritten Arbeit endlich halten die belgischen Forscher² an dem Auftreten von paarigen entodermalen Peribranchialausstülpungen zwar fest, sind aber nunmehr zweifelhaft, ob sich dieselben vom Kiemendarme vollständig abtrennen, oder ob die Stellen, an welchen die Ausstülpungen erfolgten, zu zwei bleibenden Kiemenspalten würden (p. 404). Auch die Grenzen des ektodermalen und entodermalen Antheiles in den Peribranchialwänden sind sie sicher anzugeben nicht in der Lage: » Nous pensons que le feuillet viscéral de la membrane péribranchiale, s'il est permis d'employer ce terme, est en grande partie d'origine hypoblastique « (p. 403).

Es ist für die Keimblätterlehre nicht ohne Bedeutung, ob in der

¹ VAN BENEDEN et JULIN, Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusie (*Phallusia scabroides* nov. sp.). Arch. de Biologie. Vol. V. 1884.

² VAN BENEDEN et JULIN, Recherches sur la Morphologie des Tuniciers. Arch. de Biologie. Vol. VI. 1886.

Embryonalentwicklung bei der Bildung des Peribranchialraumes das Entoderm sich theilhaftig oder nicht. Denn in übereinstimmender Weise haben alle Untersuchungen festgestellt, dass in den Knospen der Ascidien jener Raum aus Divertikeln des Darmes hervorgeht. Ließe sich auch in der Embryonalentwicklung ein entodermaler Antheil nachweisen, so würde dadurch eine befriedigende Erklärung gewonnen sein. Es wäre ganz gut zu verstehen, wenn in der ungeschlechtlich entstehenden Generation die Bedeutung des äußeren Keimblattes im Verhältnis zu der des inneren bei der Peribranchialbildung zurückträte und nur noch die unmittelbare Umgebung der Egestionsöffnung vom Ektoderm geliefert würde. Entwickelt sich aber in den Embryonen der Peribranchialraum rein ektodermal, so wird man VAN BENEDEN und JULIN zustimmen, dass dann »les bases même de la théorie des feuillettes en seraient fortement ébranlées« (Arch. de Biolog. V, p. 359), allerdings, wie ich hinzufügen muss, der Blätterlehre nur in einer solchen extremen Auffassung, wie sie VAN BENEDEN und mit ihm so manche andere Embryologen üben.

Im Hinblick auf diese theoretische Bedeutung, schien es mir nothwendig zu sein, die oben erwähnten kontroversen Angaben durch eine erneute Untersuchung klar zu stellen, zumal zu befürchten war, dass die Angaben VAN BENEDEN's und JULIN's, die ich nicht für zutreffend halten konnte, als die jüngsten bald Eingang in die Wissenschaft finden würden, wenn sie unwiderlegt blieben. Ich sammelte daher während eines längeren Aufenthaltes in Messina im Frühjahr des vergangenen Jahres Embryonen und Larven von *Clavelina*, die ich im Pantano bei Faro fand, und konservirte sie in Pikrinsäure oder Pikrin-Schwefelsäure. Die Art dürfte mit derjenigen übereinstimmen, an welcher ich meine ersten Untersuchungen in Triest anstellte und die ich unter der Bezeichnung SAVIGNY's als *Clavelina lepadiformis* angeführt habe. Während im Triester Hafen die Clavelinen fast stets an den Pfählen saßen, habe ich sie im Pantano an den eingerammten Holzstangen niemals entdecken können, sondern fand sie immer dem Uferrande nahe im Sande stecken, in einer Tiefe von 3—4 m, so dass sie bei ruhiger Oberfläche sehr gut erkannt und mit dem Schabnetze herausgeholt werden konnten.

Wenn auch die vorliegende Untersuchung in den wesentlichsten Punkten nur eine Bestätigung meiner früheren Angaben bietet, so bin ich doch nunmehr in den Stand gesetzt, an besser erhaltenem Materiale und vollständigen Schnittserien mancherlei Details hinzuzufügen, auf die ich vor zehn Jahren nicht geachtet hatte, die aber bei der inzwischen vertieften Fragestellung nicht ohne jedes Interesse sein dürften.

Den Angaben über die Entwicklung von *Clavelina* füge ich einige, zum Theil ältere Beobachtungen hinzu, die ich über die Bildung des Kiemenkorbes an einer solitären Ascidie gemacht habe. In einem Schlussabschnitte werde ich einige vergleichende Bemerkungen vorzubringen haben.

I. Die Bildung des Peribranchialraumes bei *Clavelina*.

Die ersten Anlagen des Peribranchialraumes zeigen sich als zwei seitliche Vertiefungen des ektodermalen Hautepithels, welche dicht hinter dem vorderen, bläschenförmigen Theile des embryonalen Nervenrohres ein wenig der Rückenseite genähert liegen. Bei der Triester Form fand ich seiner Zeit fast ausnahmslos zuerst auf der linken Seite die Einstülpung gebildet, während in den Embryonen des Pantano eben so wie bei den Neapeler Thieren nach VAN BENEDEN und JULIN die Grübchen auf beiden Seiten ganz gleichzeitig auftreten, oder bald die linke, bald die rechte Einsenkung zuerst sich zeigt.

Eine derartige noch wenig vorgeschrittene Bildung der linken Seite zeigt Fig. 4 Taf. XIX im Durchschnitte. Die eingestülpten Zellen des Peribranchialgrübchens sind noch sehr groß und führen so wie die benachbarten, etwas niedrigeren des Hautepithels reiche Dottereinlagerungen. Die Kerne liegen vorwiegend in den dünneren, äußeren Zellenden und erweisen sich im Zusammenhange mit den raschen Entwicklungsvorgängen, welche diese Region betreffen, sehr häufig in Theilung begriffen. Die Ebenen der chromatischen Elemente stehen meistens nahezu senkrecht zu der Oberfläche des Epithels, so dass bei den in gleichem Sinne erfolgenden Zelltheilungen stets die Einsichtigkeit gewahrt bleibt. Hin und wieder trifft man freilich, wie auch in der Abbildung zu sehen ist, in einer Zelle zwei in verschiedenen Höhen gelegene ruhende Kerne an. Es handelt sich dabei aber nur um eine vorübergehende Erscheinung, und die verspätet eintretende Durchfurchung des Zellkörpers erstreckt sich von der inneren bis zur äußeren Seite.

Beträchtlich vertieft und vergrößert sieht man die Peribranchialeinstülpungen in dem Stadium, das Fig. 2 und 3 abgebildet zeigen. Die Einstülpungsstelle selbst ist schlitzförmig verengt, und in den Schnitten, welche nicht durch sie hindurchgeführt sind, erscheinen die Peribranchialräume als vollkommen isolirte Säckchen (Fig. 3), welche dem Kiemendarme dicht anliegen und manchmal sogar in eine grubenförmige Vertiefung der entodermalen Wandung eingebettet sein können. Ist in einer unvollständigen Schnittserie gerade die schmale Übergangsstelle in das ektodermale Hautepithel ausgefallen oder in Folge einer ungeeignet gewählten Schnittsrichtung schwer nachweisbar,

so liegt die Versuchung nahe, die Bläschen vom inneren Keimblatte abzuleiten. Es ist das wenigstens eine Möglichkeit, welche VAN BENEDEN und JULIN zu ihren Deutungen veranlasst haben kann.

Die Ektodermzellen der Leibeswand haben nach Art einer cuticularen Bildung mit der Absonderung des äußeren Cellulosemantels begonnen. Derselbe erscheint als ein homogener, noch sehr dünner Randsaum und überdeckt auch die Öffnungsstellen der Peribranchialeinstülpungen.

In histologischer Beziehung ist keine bemerkenswerthe Veränderung vor sich gegangen, nur sind die Zellen namentlich im distalen Theile der Einstülpung etwas niedriger geworden. Kerntheilungsfiguren findet man recht häufig. Fast ausnahmslos liegen sie in den dem Lumen zugekehrten Zellenden, sind aber in keiner bestimmten Richtung eingestellt, obwohl nirgends das Epithel der Peribranchialbläschen mehrschichtig ist.

Weiterhin verschieben sich die beiden Öffnungen der Peribranchialbläschen immer mehr gegen den Rücken zu, um sich ganz allmählich der Medianebene zu nähern. Dieser Vorgang ist schon den älteren Beobachtern bekannt gewesen, und es war selbstverständlich, dass eine solche Annäherung nur dadurch möglich wurde, dass der ganz schmale ektodermale Zellstreifen, welcher sich zwischen den beiden Öffnungen bogenförmig ausbreitet und von links und rechts her über den Rücken hinzieht, nach und nach ebenfalls in den Peribranchialraum einbezogen wird. Ich glaube wenigstens, dass nach der von mir gegebenen Darstellung darüber kaum ein Zweifel bestehen konnte. VAN BENEDEN und JULIN bringen diesen dorsalen Abschnitt des Peribranchialraumes zu den übrigen Theilen in einen so scharfen Gegensatz, wie er, was weiter unten näher begründet werden soll, in Wirklichkeit nicht besteht, obwohl es immerhin, besonders mit Rücksicht auf die verwickelteren Verhältnisse der ausgebildeten größeren Ascidienformen, nicht unzuweckmäßig erscheint, den altherkömmlichen Ausdruck »Kloake« für ihn beizubehalten.

In dem Stadium, welchem die in Fig. 4 und 5 gezeichneten Schnitte entnommen sind, erscheinen die beiden Öffnungen der Peribranchialbläschen von der Medianebene dorsal noch ansehnlich weit entfernt. In dem einen Falle war es die linke, in dem anderen die rechte Öffnung, welche sich weiter dorsalwärts vorgeschoben hatte. Die innere Wand der Peribranchialbläschen verwächst an einer kleinen Stelle sowohl der vorderen als auch der hinteren Kante mit dem Kiemendarme. Während sich die innere Peribranchialwand zwischen den beiden Verwachsungsstellen nach außen zu konvex krümmt, thut dies die

Darmwand nach innen zu. So erhält man in den Frontalschnitten zwischen den beiden Wänden einen Spaltraum, der in Form und Größe mehrfache individuelle Verschiedenheiten aufweist und als besonders umgrenzter Theil der primären Leibeshöhle zu betrachten ist. In der Mitte einer jeden Verwachsungsstelle entsteht eine zunächst äußerst feine Öffnung, indem die Zellen daselbst ein wenig aus einander weichen. So sind also auf jeder Körperseite zwei hinter einander liegende Verbindungswege zwischen Kiemendarm und Peribranchialsäckchen geschaffen. Vollständig gleichzeitig vollzieht sich die Bildung aller vier Spalten wohl kaum jemals, indem, wie es schon beim Auftreten der Peribranchialbläschen der Fall war, die eine oder die andere Seite in der Entwicklung vorausseilt. In weitaus den meisten Fällen sah ich ferner die vorderen Spalten ein wenig früher als die hinteren sich bilden.

Der in Fig. 5 abgebildete Schnitt lässt den Weg, den die vordere Kiemenspalte nehmen wird, bereits vollkommen deutlich erkennen (k_1), und an den Wandungen dieser letzteren ist der ektodermale, von der Peribranchialeinstülpung herrührende Antheil von dem entodermalen des Kiemendarmes mit äußerster Schärfe zu unterscheiden. Diese letztere Eigenthümlichkeit lässt sich allerdings nur selten erkennen, denn meistens erfolgt, wie dies auch bei der Bildung der hinteren Kiemenspalte k_2 in derselben Figur zu sehen ist, an der Verwachsungsstelle eine theilweise Auflösung der Zellgrenzen. In einer gleichartigen centralen Plasmamasse trifft man dann mehrere Kerne dicht neben einander, die zum großen Theil in Vermehrung begriffen sind. In dieser in reger Entwicklung begriffenen Partie ist die Auflösung der im Plasma suspendirten Dotterkörperchen oft schon vollkommen vor sich gegangen, in jedem Falle aber weiter vorgeschritten als in den benachbarten Zellen. Daher erscheint die Verwachsungsstelle nach Anwendung von solchen Tinktionsmitteln, welche vom Zellplasma festgehalten werden, in einem dunkleren Farbentone als das übrige Epithel des Entoderms und der Peribranchialsäckchen.

Fig. 4 zeigt bereits den Weg für die erste hintere Kiemenspalte k_2 vorbereitet und lässt ebenfalls den ursprünglich ektodermalen und entodermalen Antheil ihrer Wandung genau feststellen. Die Schnittrichtung ist derartig ausgefallen, dass die obere Spalte hier nicht zu sehen ist. Wohl aber unterscheidet man jederseits einen engen dorsal und nach außen zu gerichteten Fortsatz des Kiemendarmes, welcher mit der inneren Wand des Peribranchialsackes verwachsen ist. In dieses Divertikel ist die Kiemenspalte durchgebrochen, was sich bei geeigneter Schnittrichtung leicht feststellen lässt. Noch in beträchtlich älteren Stadien kann man diese beiden taschenförmigen Ausstülpungen nachweisen,

welche jederseits zur ersten vorderen Kiemenspalte führen, aber nicht in diese, sondern allmählich wieder in den Kiemendarm einbezogen werden. Bei der Durchmusterung von zahlreicheren Individuen stößt man auf kleine Verschiedenheiten bezüglich der Größe und der Richtung jener beiden Divertikel und sieht sie manchmal wie in dem in Fig. 4 abgebildeten Falle in ansehnlicher Länge. Es scheint mir hier eine zweite Möglichkeit zu liegen, VAN BENEDEN'S und JULIN'S Irrthum bezüglich des entodermalen Antheils an den Wandungen des Peribranchialraumes zu erklären, da die Vermuthung nahe liegt, es hätten die belgischen Forscher die Kiemendarmdivertikel für Theile des Peribranchialraumes und die Übergangsstelle der Divertikel in den Kiemendarm für die Kiemenspalten selbst gehalten, obwohl diese letzteren in Wirklichkeit weiter auswärts liegen.

Ein etwas vorgertückteres Stadium zeigen die Schnitte Fig. 6—8. Während sich die äußeren Öffnungen der beiden Peribranchialsäcke nach dem Rücken zu verschieben, dehnen sich die Blindenden der letzteren immer mehr gegen die Bauchseite zu aus. In der Richtung der Hauptachse des Thieres ist die Erweiterung der Säckchen in den ersten Stadien nur eine sehr beschränkte. Fig. 6 zeigt die zuerst entstandene dorsale Spalte der hinteren Reihe; Fig. 7 lässt ventral von dieser eine neue Verwachsungsstelle erkennen, an welcher sich die Bildung der zweiten hinteren Spalte k_{II} einleitet. In Fig. 8 sieht man die proximale Region des rechten Peribranchialsackes, die sich an die Einstülpungsstelle anschließt. Für die Demonstration der beiden Kiemenspalten der vorderen Reihe ist die eingehaltene Schnittrichtung ungeeignet, und man erkennt in der letzten Abbildung die erste vordere Spalte an ihrem Hinterrande nur daran, dass eine innige Verwachsung der Kiemendarm- und Peribranchialwand sich vollzogen hat. — Gegenüber den vorhergehenden Stadien erscheint der Peribranchialraum bedeutend erweitert, seine Wandungen dagegen sind ein wenig dünner geworden.

Die beiden Abbildungen 9 und 40 entstammen einem Stadium, welches dem von VAN BENEDEN und JULIN auf Taf. IX (Recherches sur la Morphologie des Tuniciers) als Stadium 2 gezeichneten fast vollkommen entspricht. Ich darf daher eine weitere Beschreibung wohl unterlassen, und mich auf die Bemerkung beschränken, dass der in Fig. 9 als abgeschlossenes Lumen erscheinende Raum kd den rechten Divertikel des Kiemendarmes darstellt, welcher in die erste vordere Kiemenspalte führt. Der Peribranchialhöhle darf er auf keinen Fall zugerechnet werden. —

Die Vereinigung der beiden äußeren Öffnungen der Peribranchial-

säckchen zur unpaaren, medianen Egestionsöffnung erfolgt gewöhnlich schon in dem letzten Embryonalstadium (Fig. 41). Manchmal aber trifft man allerdings auch freischwimmende Larven an, in welchen die beiden Säckchen dorsal noch sehr weit von einander entfernt sind (Fig. 45). Auf eine solche auffallend verspätete Bildung der Egestionsöffnung ist dann die Erscheinung zurückzuführen, dass gelegentlich noch in jungen festsitzenden Larven die beiden Peribranchialtaschen durch einen gemeinsamen, ansehnlich langen und quergestellten Schlitz dorsal sich öffnen (Fig. 25, Taf. XX), während normalerweise nur eine ganz kleine, kreisförmige Stelle die Egestionsöffnung in diesen Stadien bezeichnet.

Wie ich oben schon bemerkt habe, ist die Vereinigung der beiden Säckchen zum einheitlichen Peribranchialraum und die Bildung der Egestionsöffnung dadurch bedingt, dass der ektodermale Zellstreifen zwischen den beiden Einstülpungsstellen allmählich einsinkt und die ventralen Ränder der letzteren sich dorsal zu vorschieben. Die Untersuchung von Schnittserien giebt einen vollständigen Einblick in diesen Vorgang.

In freischwimmenden Larven oder Embryonen, deren Peribranchialeinstülpungen etwas näher an einander gerückt sind als es in Fig. 45 gezeichnet ist, zeigen die medianen Längsschnitte zwischen beiden Öffnungen eine rinnenförmige Vertiefung (Fig. 42), welche auf jeder Seite ganz allmählich in das Peribranchialsäckchen übergeht. Diese Rinne bildet sich nicht etwa zuerst in der Medianebene aus, um von da aus nach rechts und links zu vorzuschreiten und die Öffnungsstellen der Peribranchialbläschen allmählich zu erreichen, sondern der Vorgang ist — was mir für die theoretische Bedeutung der Kloake nicht ohne Wichtigkeit zu sein scheint — ein gerade entgegengesetzter; von dem medialen Rande der beiden Einstülpungsstellen nimmt jederseits selbständig eine Rinne ihren Ursprung, verlängert sich dorsal zu, bis in der Medianebene oder nahe dieser die Vereinigung erfolgt. So ist denn auch unmittelbar nach vollzogener Vereinigung gerade median die Rinne am flachsten.

Paramediane Längsschnitte durch ein etwas weiteres Stadium, in welchem die ursprünglich ventralen Einstülpungsränder einander noch mehr genähert erscheinen, stellen Fig. 43 und 44 dar. Die Rinne hat sich vertieft und in ihrem basalen Theile beträchtlich erweitert, an ihren Seitentheilen ist sie bereits geschlossen, und nur auf fünf Schnitten war ihre Öffnung nach außen noch nachweisbar. Diese letztere hat also in ganz ausgezeichneter Weise schlitzförmiges Aussehen und darf auf diesem Stadium wohl schon als Egestionsöffnung bezeichnet werden. In den Querschnitten erscheint sie in ganz ähnlichem Bilde,

wie es Fig. 25, Taf. XX für eine ältere bereits festgesetzte Larve zeigt. Bemerkenswerth ist die Gruppierung einzelner Mesenchymzellen zu Strängen, welche die Egestionsöffnung umgeben und bereits in histologischer Differenzirung zu Ringmuskeln begriffen sind. Der mediane Raum, in welchen die schlitzförmige Öffnung führt, ist durch die Vereinigung der beiden ursprünglich getrennten Peribranchialsäckchen entstanden und wird als Kloake bezeichnet. Er geht, da das Epithel der Wandungen sich überall gleichartig verhält, ohne irgend welche bestimmte Grenze in die beiden Seitentheile des Peribranchialraumes über (vgl. Fig. 26, Taf. XX).

Nach der Festsetzung der Larve verkürzt sich gewöhnlich sehr rasch die schlitzförmige Egestionsöffnung, wo sie in dieser Gestalt überhaupt noch bestanden hat, und erscheint als eine sehr feine kreisförmige Perforation mit einem nach außen zu vorspringenden Rande (Fig. 27). Die Ausbildung der umschließenden Ringmuskeln ist weiter vorgeschritten, und es lässt sich ein vollkommener Sphinkter bereits unterscheiden. Die weiteren Veränderungen, die die Region der Egestionsöffnung betreffen und der bedeutend complicirtere Bau in der ausgebildeten *Clavelina* kommen für die hier zu erörternden Fragen nicht weiter in Betracht¹.

Während die eben beschriebenen Vorgänge an dem medianen dorsalen Theile des Peribranchialraumes sich vollziehen, schreitet in den seitlichen Abschnitten die Bildung der Kiemenspalten rasch weiter.

In den freischwimmenden Larven kann man in jeder der vier Reihen drei bis fünf Kiemenspalten erkennen, die freilich noch nicht alle vollständig durchgebrochen sind. Die dorsale Spalte in jeder Reihe ist die älteste und größte, ventral zu folgen sie einander entsprechend der Alters- und Größenreihe; die am meisten ventral gelegenen sind in Bildung begriffen und stellen erst scharf umschriebene Verwachsungszonen zwischen beiden Epithelien dar. Der Peribranchialraum zeigt demnach ein ganz ähnliches Verhalten, wie es für eine eben festgesetzte Larve in Fig. 49, Taf. XX zu sehen ist. In dieser letzteren fällt, was hier nur beiläufig bemerkt sein möge, die mächtige Entwicklung des äußeren Mantels auf. An der Stelle, an welcher das äußerste Ende des eingezogenen Ruderschwanzes liegt, inserirt sich mit stark ver-

¹ VAN BENEDEN und JULIN (Arch. de Biolog. V, p. 362) lassen die larvale Egestionsöffnung durch vollkommene Verwachsung sich gänzlich schließen und die bleibende als eine Neubildung an derselben Stelle entstehen. Das habe ich nicht bemerkt, sondern höchstens eine dichte Aneinanderlagerung der Egestionsränder gefunden. Die definitive Egestionsöffnung fasse ich daher durchaus nicht als eine Neubildung auf.

jüngstem Ende ein äußerst langer, unregelmäßig geformter Anhang. In Fig. 19 ist nur sein vorderer Abschnitt eingezeichnet, der wenig mehr als $\frac{1}{4}$ der Gesamtlänge bildet. Dieser peitschenförmige Anhang hat genau das Aussehen des äußeren Mantels und stellt in der That den umgeformten Mantel des Ruderschwanzes dar, aus welchem sich alle inneren Theile herausgezogen haben. Später fällt er vollständig ab, ohne in den Mantel der ausgebildeten Form einbezogen zu werden, wie ich das schon in meiner früheren Untersuchung aus einander gesetzt habe. Da der Anhang nur sehr locker mit dem Hauptabschnitte verbunden ist, löst er sich außerordentlich leicht von diesem bei der Konservirung und der gewaltsamen Abtrennung der festsitzenden Larve von der Unterlage ab und konnte desshalb früher übersehen werden.

Am lehrreichsten für die Beurtheilung der Kiemenspaltenbildung und namentlich für die Feststellung des Antheiles beider Keimblätter sind die in frontaler Richtung geführten Längsschnitte. Drei einer solchen Serie durch eine freischwimmende Larve sind in Fig. 16—18 gezeichnet. Im Kiemenkorb ließen sich in jeder Reihe 3—4 Spalten oder Spaltenanlagen zählen. In Fig. 16 hat der Schnitt die zweite Spalte jeder Reihe getroffen, die der vorderen k_2 aber nicht in ihrer ganzen Ausdehnung. Es lässt sich aber genau der Weg bestimmen, den die Öffnung auf einem benachbarten Schnitte zeigt, und feststellen, dass die Wandung der Kiemenspalte von beiden Keimblättern, vom ektodermalen Peribranchialraume allerdings nur zum kleineren Theile, gebildet wird. Später, wenn die Perforation etwas umfangreicher geworden ist, lassen sich die Grenzen nicht mehr erkennen. Das ist auch da der Fall, wo — wie in der hinteren, zweiten Kiemenspalte k_{II} dieser Abbildung — gerade die Mitte der Spalte durchschnitten sich zeigt. Man sieht hier mit voller Deutlichkeit, dass die Spalten der vorderen und hinteren Reihe in fast senkrechter Richtung zu einander verlaufen, und das ist denn auch der Grund, wesshalb man in Querschnittsserien höchstens die Öffnungen einer Reihe in ihrer ganzen Länge vom Kiemendarm bis in den Peribranchialraum auf einem Schnitte verfolgen kann, während die der anderen Reihe immer nur als kreisähnliche Perforationen entweder der Kiemendarm- oder der Peribranchialwand erscheinen¹. Zwischen je einer vorderen und hinteren Spalte erscheint

¹ Auch bei der Betrachtung des Kiemenkorbos von der Seite aus sieht man — in so fern nicht durch den Druck des Deckglases absichtlich Verschiebungen hervorgerufen werden — höchstens die Spalten der einen Reihe in ihrer ganzen Ausbreitung. Ich glaube daher, dass VAN BENEDEEN und JULIN (Arch. d. Biolog. V) in dem in Fig. 14, Taf. XVII abgebildeten und p. 361 beschriebenen Embryo die vorderen Kiemenspaltenreihen übersehen haben.

ein ansehnlicher Raum, der im Durchschnitte ungefähr dreieckige Form zeigt; er ist auf die primäre Leibeshöhle zurückzuführen und enthält deshalb Mesenchymzellen. Die Wandungen sowohl des Peribranchialraumes als des Kiemendarmes sind bedeutend dünner geworden, und die Zellen erscheinen merklich kleiner als in dem Fig. 6—8 gezeichneten Stadium.

Der in Fig. 17 abgebildete Schnitt ist in der vorderen Reihe zwischen den beiden ersten Kiemenspalten geführt, in der hinteren trifft er bereits den ventralen Rand der ersten Spalte k_I , deren ganze Ausdehnung dann erst der dorsal zu folgende Schnitt zeigt. Diesen habe ich aber hier nicht eingezeichnet. Da die Peribranchialwand dem Kiemendarme zwischen den Spalten einer Reihe nicht dicht anliegt, steht hier der oben erwähnte Theil der primären Leibeshöhle mit dem Hauptraume in Verbindung.

Fig. 18 endlich, welche einen mehr dorsal geführten Schnitt darstellt, zeigt die Mitte der ersten vorderen Kiemenspalte durchschnitten; die erste Spalte der hinteren Reihe ist nicht mehr zu sehen, denn sie liegt bei der eingehaltenen Schnittrichtung ventralwärts.

Schnitte durch ein erheblich entwickelteres Stadium einer bereits festsitzenden Larve zeigen die Fig. 22—24 Taf. XX. In jeder Reihe sind 5 Spalten gebildet; die ältesten besitzen länglichrunde Gestalt, die jüngeren ventralen erscheinen als kleine kreisförmige Perforationen. Der Kiemenkorb hat das in Fig. 19 wiedergegebene Stadium bereits überschritten, ohne aber noch das in Fig. 20 gezeichnete Aussehen erlangt zu haben. In Fig. 22 sind die zweiten Kiemenspalten beider Reihen in ihrer ganzen Ausdehnung zu sehen, und es entspricht also dieses Bild dem für ein jüngeres Stadium in Fig. 16 Taf. XIX gezeichneten. Bei der Vergleichung ergiebt sich leicht die inzwischen vollzogene Erweiterung der Spalten, die Verdünnung sämtlicher Wandungen, obwohl der Peribranchialraum in der Richtung der Hauptachse sich kaum ausgedehnt und nur ventralwärts vorgeschoben hat. Die Grenzen des Ektoderms und Entoderms lassen sich in den Spalten nicht feststellen; wohl ist das aber zum Theil wenigstens möglich in den Schnitten, welche die jüngsten, in Bildung begriffenen Spalten getroffen haben (Fig. 23 u. 24). Da zeigt es sich unzweifelhaft, dass nicht nur die innere Wand des Peribranchialraumes zwischen den beiden Spaltenreihen rein ektodermal ist, sondern dass auch die Spalten selbst an dem in die Peribranchialhöhle führenden Theile vom äußeren Keimblatte umgrenzt werden.

Die Kiemenspalten verlängern sich nun sehr rasch, ohne dass die Zahl der Reihen zunächst zunimmt, und erhalten lange Flimmerbegren-

zung, welche die Cirkulation des Wassers besorgen hilft. Zwischen beiden Reihen erhebt sich eine gegen das Darmlumen gerichtete Querfalte der Kiemendarmwand, die ich als ersten Flimmerreifen bezeichnet und früher bereits beschrieben habe, und dorsal bildet sich auf ihr der erste Rückenzapfen. So zeigt der Kiemenkorb das in Fig. 20 gezeichnete Aussehen. Nach weiterer Vergrößerung der Spalten und Vermehrung ihrer Zahl zeigt die Region des Peribranchialraumes sich in einem Fig. 24 ähnlichen Bilde. Man erkennt, dass die Neuanlage von Spalten nicht ausschließlich am ventralen Ende, sondern auch zwischen den alten in der Mitte erfolgen kann. Erst später erfährt die Zahl der Reihen eine Vermehrung; über die Art und Weise wie das geschieht, habe ich hier keine neuen Beobachtungen vorzubringen.

Einen frontalen Schnitt durch zwei hinter einander liegende Spalten der beiden Reihen sieht man in Fig. 28. Das äußerste Ventralende des Peribranchialraumes eines ganz gleichen Stadiums ist in Fig. 29 und 30 durchschnitten. Sowohl die Wandungen des Peribranchialraumes als des Kiemendarmes sind zum größten Theile zu einem feinen Plattenepithel abgeflacht. Nur die Kiemenspalten sind von hohen Cylinderzellen begrenzt, welche sehr lange, in die cuticulare Randzone mit verbreiterten Enden eingebettete Geißeln tragen. Zwischen den beiden Kiemenspalten zeigt Fig. 28 den Durchschnitt durch den Flimmerreifen, der die beiden Reihen trennt und sich bereits weit ventral zu erstreckt, daselbst aber noch keine Flimmern trägt (Fig. 29). Da, wo eine neue Kiemenspalte sich bilden soll (Fig. 30), sieht man die Eingangsbeschriebene Verwachsung der an dieser Stelle verdickten Epithelien.

Einen Querschnitt endlich durch die ventrale Partie einer Kiemenspaltenreihe aus einer jungen 4 mm langen *Clavelina* habe ich in Fig. 34 abgebildet. Die angewendete Vergrößerung ist zu gering, um die histologischen Details erkennen zu können, doch bieten die Querschnitte in dieser Beziehung für den Peribranchialraum und die Kiemenspalten nichts Bemerkenswerthes dar, was sich nicht bereits aus den Längsschnitten ergeben hätte. Am Endostyl, dessen einzelne Abschnitte nur in Umrissen gezeichnet sind, liegen drei größere Lakunenräume, ein medianer und zwei seitliche. Sie sind erst an einzelnen Stellen von einem besonderen Endothel ausgekleidet, im Übrigen direkt von der gallertartigen Intercellularmasse begrenzt, welche die anderen Theile der primären Leibeshöhle erfüllt. Ihre Größe und Gestalt variirt außerordentlich selbst in den unmittelbar einander folgenden Schnitten der Serie, und es bestehen vielfache Verbindungen mit anderen benachbarten kleineren Lückenräumen. Sie alle stellen die Bahnen des freie Mesenchymzellen führenden Blutes dar. An die seitlichen Ränder

des Endostyls setzt sich auf jeder Seite ein Flimmerstreifen an, der aus kleinen, kubischen Zellen besteht, den Endostyl in seiner ganzen Länge begleitet und dessen Verbindung mit der übrigen Kiemendarmwand herstellt. Vorn gehen diese Flimmerstreifen in den Flimmerbogen über. Die Art und Weise der Verbindung des Peribranchialraumes und des Kiemendarmes durch die Kiemenspalten sind ohne Weiteres aus der Abbildung verständlich.

Im Anschlusse an die vorstehende Darstellung der Entwicklung des Peribranchialraumes und der Kiemenspalten möchte ich noch die Bildung eines Organs des Kiemendarmes behandeln, welches zwar mit dem Peribranchialraume selbst in keinem direkten Zusammenhange steht, aber eine nicht unwichtige physiologische Bedeutung besitzt: ich meine den Flimmerbogen oder den *sillon péricoronal* der belgischen Autoren. Wie für jüngere Stadien in Fig. 49 und 20 deutlich zu sehen ist, umkreist er den Eingang des Kiemendarmes. Dorsal zieht er dicht hinter der Mündung der Flimmergrube hin, bildet daselbst bei *Doliolum* eine Spiraltour und erweitert sich bei manchen Salpen zu einem umfangreicheren Wimperorgan; ventral geht er jederseits, wie oben schon bemerkt wurde, in die seitlich vom Endostyl verlaufenden Flimmerstreifen über, nachdem er sich in diesen eingesenkt hat. Sein Vorkommen ist bei allen Tunicaten ein sehr konstantes. In alten Thieren wird er häufig zugleich mit anderen Theilen des Kiemendarmes rückgebildet, stets zu fehlen scheint er unter den Appendicularien dem Genus *Kowalewskaja*, denn FOL^{1,2} berichtet ausdrücklich, dass es auch bei dessen Larven und Jugendzuständen gänzlich vermisst wurde.

Über die physiologische Bedeutung dieses Gebildes, sowie des Endostyls hat FOL in den beiden eben erwähnten Untersuchungen Aufschluss gegeben. Danach stellt der Endostyl lediglich ein schleimabsonderndes Drüsenorgan dar. Ein kleiner Theil des Schleimes quillt aus der Endostylspalte hervor und wird durch die Flimmerbewegung der seitlich den Endostyl begleitenden Flimmerstreifen nach hinten geführt, dort von der an den Endostyl heranreichenden und in den Ösophagus führenden Bewimperung der hinteren Kiemendarmwand übernommen und in den Verdauungskanal geleitet. Die Hauptmasse des Endostylschleimes tritt aber am vorderen Ende aus, wo der Flimmerbogen mit seinen beiden Schenkeln sich ansetzt. Dieser führt die Schleimmassen, die einzelne Fransen oder eine kontinuierliche Lamelle

¹ FOL, Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. 1872.

² FOL, Über die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten. Morph. Jahrb. Bd. I. 1876.

bilden können, gegen die Rückenseite zu. In diesen Schleimmassen werden die mit dem Athmungswasser durch die Ingestionsöffnung eintretenden Nahrungstheilchen aufgefangen und festgehalten. Auf der Rückenseite werden Schleim und Nahrungselemente zu einem »Ernährungsfaden« vereinigt, der dem Ösophagus zugeführt wird¹. Eine vollständige Erklärung für alle Details des Vorganges hat Fol allerdings damals noch nicht geben können, und es erheben sich, wie nur natürlich, nunmehr eine Reihe weiterer Fragen, die der Lösung harren.

In Fig. 32 habe ich ein Stück aus einem frontalen Längsschnitte durch eine junge festsitzende Larve gezeichnet, in welchem der Flimmerbogen quer durchschnitten ist. Er besteht aus höheren prismatischen Zellen, welche gegen das Kiemendarmmlumen zu ein dichtes Flimmerkleid tragen. Vorn geht er in das noch kubische Epithel der der Ingestionsöffnung benachbarten Region über, von welcher er durch eine sehr seichte Einkerbung abgegrenzt erscheint; nach hinten zu werden die Zellen niedriger, verlieren die Flimmern und führen allmählich in das Plattenepithel des Kiemendarmes über. Hier, sowie überall bei Tunicaten springt die erste Anlage des Flimmerbogens mit konvexer Fläche in die Athmungshöhle vor, und die Flimmern kleiden nicht etwa den Boden einer Rinne aus, sondern stehen auf der Höhle eines wulstartigen Gebildes. Ich habe daher früher schon den Ausdruck »Flimmerrinne« für dieses Organ vermieden, da er leicht zu einer falschen Vorstellung Veranlassung geben kann, und die Bezeichnung »Flimmerbogen« angewendet, die mir entsprechender zu sein scheint. Fol scheint übrigens in der That die Auffassung zu hegen (Morph. Jahrb. I, p. 235), dass die Flimmerbogen bewimperte Rinnen bilden.

Schärfer abgegrenzt von den benachbarten Plattenepithelien und

¹ Man wird demnach die Sehergabe des Prof. DOHRN, der seiner Zeit mir literarische Unkenntnis ganz ungerechtfertigt vorgeworfen hat, nicht gerade hoch anzuschlagen haben, wenn er (Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XII. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Ammocoetes und Tunicaten. Mitth. der Zool. Stat. Neapel, Bd. VII, 1887, p. 324) sagt, die Bedeutung des Endostyls und der Wimperapparate bei Tunicaten »kann vielleicht so erklärt werden, dass die Schleimmassen dazu dienen, die mit dem Meerwasser aufgenommenen Nahrungspartikel festzuhalten und durch die Wimperrinnen in den Ösophagus gelangen zu lassen. Dies wird sich vielleicht durch direkte Beobachtung wahrscheinlich machen lassen«. Wie oben aus einander gesetzt, war diese Prophezeiung des Prof. DOHRN 11 beziehungsweise 15 Jahre bevor sie ausgesprochen wurde, bereits erfüllt. Fol's zweite Arbeit scheint übrigens auch DOHRN selbst nicht unbekannt geblieben zu sein. Er citirt sie wenigstens in seiner achten Studie (Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und den Tunicaten. Mitth. der Zool. Station Neapel, Bd. VI, p. 57, erschienen 28. März 1885), hatte aber bedauerlicherweise einen wesentlichen Theil ihres Inhaltes bei der Abfassung seiner 12. Studie (erschienen 18. April 1887) nicht mehr im Gedächtnisse.

stärker in die Kiemendarmhöhle vorspringend zeigt den Flimmerbogen der in Fig. 33 abgebildete Schnitt, der einer etwas älteren Larve, die das in Fig. 20 gezeichnete Stadium schon überschritten hat, entnommen ist. Ich füge hier in Fig. 34 zur Vergleichung einen Schnitt durch den Flimmerreifen bei, welcher weiter hinten im Kiemendarme, zwischen den beiden ersten Kiemenspaltenreihen in einer etwa gleich alten Larve sich gebildet hat. Man überzeugt sich leicht von der vollständigen Übereinstimmung beider Gebilde in ihrem Baue, was ich nicht erst weiter auszuführen brauche. Bezüglich ihrer Bildung habe ich nur den Unterschied zu bemerken, dass der Flimmerreifen einmal stets später auftritt als der Flimmerbogen und zweitens nur allmählich vom Rücken aus an den beiden Seiten gegen den Bauch zu vorschreitet. Ich glaube nicht, dass man den letzteren Gegensatz besonders hoch wird anschlagen dürfen. Der erstere aber erklärt sich zur Genüge daraus, dass der Flimmerreifen eine phylogenetisch spätere Bildung darstellt. Die Appendicularien besitzen wohl das Homologon für den Flimmerbogen, aber der Flimmerreifen fehlt ihnen noch. Erst mit der Zunahme der Zahl der Kiemenspaltenreihen treten die Flimmerreifen auf, die als hintere, dem vorderen Flimmerbogen durchaus homodyname Gebilde zu betrachten sind. Es ist das nicht ohne Wichtigkeit für die Beurtheilung der Bedeutung des Flimmerbogens selbst, über welche bekanntlich DOHRN eine eigenthümliche Auffassung zur Geltung zu bringen versucht hat. Ich werde in einer späteren Abhandlung Gelegenheit finden, diese Fragen eingehender zu erörtern und möchte hier nur betonen, dass die Homodynamie von Wimperbogen und Wimperreifen durchaus nicht eine echte Segmentation des Tunicatenkörpers voraussetzt.

Fig. 35 endlich zeigt den Flimmerbogen einer jungen 5 mm langen *Clavelina* im Durchschnitte. Im Wesentlichen sind die Verhältnisse die gleichen geblieben wie im zuletzt beschriebenen Stadium. Der Bogen ist nur etwas breiter geworden und ragt tiefer in die Kiemendarmhöhle hinein. Das Epithel ist durchaus einschichtig und trägt die Flimmern in einen cuticularen Randsaum eingebettet. Ich habe in der Figur den dem Flimmerbogen benachbarten Theil der primären Leibeshöhle bis zum äußeren ektodermalen Hautepithel eingezeichnet. Man sieht die Höhle mit einer homogenen gallertartigen Masse erfüllt, die noch sehr wenig dicht zu sein scheint und in Karmin und Hämatoxylin nur äußerst zart sich färbt. Es ist daher am zweckmäßigsten sehr dicke Schnitte anzufertigen, um sie überhaupt sicher nachweisen zu können. In der Gallertmasse befinden sich zerstreut die Mesenchymzellen; ob diese letzteren sie aber gebildet haben, vermag ich nicht zuversichtlich zu behaupten, obwohl es mir am wahrscheinlichsten dünkt. Die

Gallerte erfüllt nun nicht vollkommen die primäre Leibeshöhle, sondern es bestehen zahlreiche Lakunen, die mit einander in Verbindung stehen und die Blutbahnen darstellen. Regelmäßig sind solche Bahnen in der Nachbarschaft des Flimmerbogens anzutreffen, wo sie sich aber, eben so wie am Endostyl, in überaus wechselnder Form und Größe zeigen. Eine kontinuierliche Endothelauskleidung fehlt noch.

Zum Schlusse füge ich noch zwei Holzschnitte bei, welche Schnitte durch den linken und rechten Schenkel des Flimmerbogens einer fast ausgebildeten Form darstellen. Das Thier war 20 mm lang und zeigte

fast reife Geschlechtsorgane. Auch in diesem Stadium waren die Blutbahnen nur stellenweise von einem Endothel ausgekleidet, ob sich in den vollständig ausgewachsenen Thieren dieses Verhältnis ändert, kann ich nicht angeben, da mir augenblicklich kein genügend konservirtes Material zur Verfügung steht. Auffallend ist die sehr verschiedene Art der Krümmung der beiden

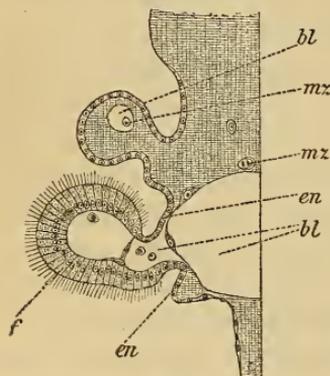


Fig. I.

Fig. I. Schnitt durch die rechte Seite des Flimmerbogens einer fast geschlechtsreifen Clavelina. 230/1.

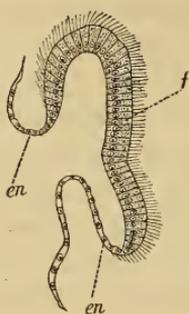


Fig. II.

Fig. II. Schnitt durch den linken Schenkel desselben Flimmerbogens. 230/1. *f*, Flimmerbogen; *bl*, Blutbahnen; *en*, Endoderm des Kiemendarmes; *mz*, Mesenchymzellen.

Schenkel des stark verbreiterten Flimmerbogens, die leicht zu erkennen ist, obwohl in Fig. II der Querschnitt nicht genau senkrecht ausgefallen ist. Es stehen diese verschiedenen Formen im Zusammenhange mit den Kontraktionen des Gesamtkörpers. Wo, wie in den abgebildeten Fällen, die Ingestionsöffnung eingezogen und der ganze Vorderkörper stark kontrahirt ist, erscheint in den Durchschnitten der Flimmerbogen außerordentlich tief in die Kiemendarmhöhle eingefaltet. Es ist leicht verständlich, dass die Einkrümmung nicht an allen Stellen in vollkommen identischer Weise sich vollzieht. Ist die Ingestionsöffnung weit geöffnet und der Vorderkörper lang ausgestreckt, so bildet auch der Flimmerbogen einen nur schwächer vorspringenden Wulst.

II. Bemerkungen zur Bildung des Kiemenkorbcs einer solitären Ascidie (*Ciona intestinalis*?).

Die Larven, an welchen ich die nachfolgenden Beobachtungen angestellt habe, zog ich im Sommer 1882 in Triest aus befruchteten Eiern

auf. Das Material hat seither in starkem Alkohol gelegen, erwies sich aber zur Untersuchung noch sehr wohl geeignet. Ich habe die Art damals als *Ciona intestinalis* bestimmt, möchte aber jetzt nicht mehr die Verantwortung dafür übernehmen, dass meine damalige Bestimmung richtig gewesen sei. Obwohl ich die erste Bildung der Peribranchialbläschen nicht habe untersuchen können, bin ich doch im Stande über die späteren Vorgänge in der Entwicklung des Kiemenkorbes Einiges vorzubringen, was vielleicht nicht ohne alles Interesse sein dürfte, und namentlich die von VAN BENEDEN und JULIN beschriebene eigenthümliche Art und Weise der Kiemenspaltenbildung bei *Phallusia scabroides* an einer anderen Art bestätigen zu können.

Fig. 36 zeigt eine festgesetzte Larve von der linken Seite. Es ist nur der vordere Theil des stoloartigen Fortsatzes an der hinteren Ventralseite gezeichnet, der die Festheftung vermittelt. Der Ruderschwanz der freischwimmenden Larve ist zu einem rundlichen, bräunlich gefärbten Zellhaufen rückgebildet, der am Verdauungskanale liegt. In jüngeren festsitzenden Stadien befindet er sich in einer stärker vorspringenden bruchsackartigen Hervorwölbung der primären Leibeshöhle auswärts vom Darmkanal, in dessen Bereich er erst allmählich hineinrückt. Eine eingehendere Beschreibung des Baues beabsichtige ich aber nicht hier zu geben und möchte nur die Verhältnisse des Kiemenkorbes aus einander setzen, die übrigens die nämlichen sind wie in den durch KOWALEVSKY und KUPFFER bekannt gewordenen Larven. Auf der Bauchseite fällt der Endostyl auf, der eine sehr tiefe, durch die ganze Länge des Kiemendarmes sich erstreckende Furche bildet; vorn sieht man den verhältnismäßig breiten Flimmerbogen. Die Seitenwand des Kiemendarmes ist von zwei mächtigen quergestellten Spalten jederseits durchbrochen. Sie liegen hinter einander, und eine jede erstreckt sich in dorsoventraler Richtung fast über die ganze Breite der Kiemendarmwand. Fast ausnahmslos war die vordere Kiemenspalte etwas länger als die hintere, wesshalb ich auch annehme, dass sie etwas früher auftritt. Die Richtung der Spalten ist wohl nie eine vollständig parallele. Ferner erkennt man zwischen den beiden Kiemenspalten, doch der vorderen näher liegend, jederseits eine mehr dorsal gelegene Öffnung (*p*) des ektodermalen Hautepithels, welche den Eingang in jedes Peribranchialsäckchen darstellt.

Einen vollständigen Einblick in die anatomischen und histologischen Verhältnisse erhält man aber erst durch Längs- und Querschnitte. Einen frontalen Längsschnitt durch ein etwas jüngeres Stadium, das aber im Wesentlichen der in Fig. 36 abgebildeten Larve gleicht, sieht man in Fig. 38. Bald hinter dem Eingange in den Kiemen-

darm trifft man die Durchschnitte durch die beiden Schenkel des Flimmerbogens, in welchen ich aber erst den Beginn einer Wimperbildung feststellen konnte. Die Bewimperung war noch unvollständig, und viele Zellen zeigten gegen die Kiemendarmhöhle zu glatte Grenzen. Doch ist es nicht unmöglich, dass dieses Verhalten lediglich durch das lange Liegen der Larven im Alkohol künstlich hervorgerufen worden ist. Der übrige Theil der Kiemendarmwandungen wird von einem zarten Plattenepithel gebildet; auszunehmen sind nur ein Wimperstreifen in der hinteren Wand, der vom Endostyl zum Ösophagus führt, und die Wandungen der Kiemenspalten. In der Abbildung erscheinen diese letzteren quer durchschnitten. So wie wir es bereits für die Spalten der vorderen und hinteren Reihe der Clavelina-Larven kennen gelernt haben, sehen wir auch hier die beiden Kiemenspalten einer jeden Seite einen gleichen Winkel mit einander bilden.

Den Peribranchialraum einer Seite und das Entoderm der Kiemenspaltenregion eines gleichen Stadiums habe ich in Fig. 39 bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben. Man erkennt sofort die vollständige Übereinstimmung mit den entsprechenden Entwicklungsformen der Clavelina in Fig. 22 oder 28 auf Tafel 20, und danach wird wohl auch hier über die Deutung keine Unsicherheit bestehen können, dass der Peribranchialraum gänzlich vom Ektoderm ausgekleidet ist. Wichtig ist die Feststellung des ektodermalen Ursprungs für die innere Wand des Peribranchialraumes (*b*), welche sich zwischen den beiden Kiemenspalten ausbreitet. Wie weit aber das Ektoderm an der Auskleidung der Spalten selbst theilhaftig ist, das möchte ich hier nicht festzustellen versuchen, ohne jüngere Stadien zu kennen. Die Spaltenwandungen bestehen aus ziemlich hohen prismatischen Flimmerzellen und schlagen sich nach innen und außen in das Plattenepithel des Kiemendarmes beziehungsweise des Peribranchialraumes um.

Zwei Querschnitte durch ein ähnliches Stadium zeigen Fig. 40 und 44; sie sind durch die Einstülpungsstellen der beiden Peribranchialsäckchen geführt worden. So wie normalerweise nur bei den Embryonen der Clavelina sind hier in der festgesetzten Larve die äußeren Öffnungen der Peribranchialtaschen stets von der Medianebene dorsal noch weit entfernt. Trotzdem erkennt man bereits, wie es ausführlich von VAN BENEDEN und JULIN für ihre Phallusia beschrieben worden ist, dass Mesenchymzellen zur Bildung der Sphinktermuskulatur der späteren Egestionsöffnung zusammengetreten sind. Der ektodermale Ursprung der Peribranchialwandungen ergibt sich aus diesen Querschnitten mit großer Wahrscheinlichkeit. Da alle Kiemenspalten schräg zur Schnittrichtung verliefen, sieht man sie in den Abbildungen

nirgend in ihrer ganzen Länge getroffen, so dass die Zeichnungen in dieser Beziehung wenig lehrreich sind.

Die weiteren Entwicklungserscheinungen habe ich nur unvollkommen an wenigen zum Theil nicht mehr gut erhaltenen Präparaten untersuchen können und wende mich daher gleich zur Beschreibung eines jungen Thieres, das jederseits sechs Kiemenspaltenreihen zeigt und in Fig. 37 abgebildet ist. Die beiden Peribranchialtaschen sind längst zu einem einheitlichen Raume verschmolzen, und auf der Rückenseite mündet die Kloake durch die unpaarige Egestionsöffnung nach außen. Alle sechs Reihen Kiemenspalten jeder Seite sind von einander verschieden; sie sind nach einander gebildet worden, und da alle den gleichen Entwicklungsverlauf durchzumachen haben, stellen die jüngsten Reihen getreue Wiederholungen des jugendlichen Aussehens der älteren Spaltenreihen dar. Danach lässt sich auch für die in Fig. 37 abgebildete Form die Reihenfolge des Auftretens der einzelnen Kiemenspalten feststellen.

In der hintersten, sechsten Reihe sind zwei Spalten zu sehen, welche zwar bereits vollständig von einander gesondert erscheinen, deren Ränder sich aber noch an einer kleinen Stelle berühren. Beide Spalten sind eben durch Theilung einer einzigen sehr langgestreckten entstanden, welche die ganze Breite der Kiemendarmwand einnahm.

In der fünften Reihe sind zwar auch nur zwei Spalten vorhanden, aber das vorgerücktere Stadium lässt sich doch daran erkennen, dass eine Berührung nicht mehr statt hat und ein ansehnlicher Zwischenraum sich gebildet hat.

In der zweiten Reihe ist jede der beiden großen Kiemenspalten im Begriff sich in weitere zu zerlegen. Die dorsale hat eine Zweitheilung fast bereits vollendet, und nur an einer ganz kleinen Stelle stehen die Lumina der neugesonderten Spalten noch mit einander in Verbindung. Die ventrale Spalte theilt sich in drei Theile; der dorsale ist fast vollkommen gesondert, während die beiden anderen erst durch eine von der hinteren Wand vorspringende Falte angedeutet sind.

Die dritte Reihe erhebt sich nicht wesentlich über das Stadium der zweiten, zeigt aber doch die Verhältnisse unter einem etwas abweichenden Bilde. Es ist hier die ventrale Spalte, welche die Zweitheilung fast beendigt hat, während die dorsale bereits die Andeutungen einer Viertheilung erkennen lässt. Eine tiefe mittlere Furche zerlegt die letztere in zwei Abschnitte, die aber noch unvollkommen getrennt sind, während gleichzeitig jeder der beiden, und zwar der ventrale durch eine tiefere, der dorsale durch eine flachere von der hinteren Wand ausgehende Falte, sich abermals in zwei Theile zu sondern beginnt.

Weiter gebildet erweist sich die vierte Reihe, in welcher drei vollständig getrennte Spalten vorhanden sind. Offenbar sind die beiden dorsalen durch Theilung einer größeren entstanden. Eine jede derselben ist aber bereits wieder im Begriffe, sich weiter zu zerlegen; in der ventralen ist die Zweitheilung bereits ziemlich vorgeschritten, die dorsale ist ziemlich unregelmäßig geformt, nur lässt sich erkennen, dass an ihrem ventralen Ende eine schräg gestellte kleinere Kiemenspalte sich abschnüren wird. Die große ventrale Spalte zeigt unregelmäßige Kontouren, aus welchen sich nur mit Wahrscheinlichkeit erschließen lässt, dass eine Zweitheilung bevorsteht. Doch sind auch hier bereits weitere Sonderungen angedeutet.

Die erste Kiemenspaltenreihe endlich ist am weitesten entwickelt. Es sind fünf vollständig gesonderte Spalten zu zählen. Die beiden größeren dorsalen und die drei ventralen sind aus je einer Spalte entstanden. Die am weitesten dorsal gelegene stellt einen lang gezogenen Querschlitz dar, in welchem ich keine Andeutungen unmittelbar bevorstehender weiterer Theilungen wahrnehmen konnte. Die ventral von ihr gelegene zeigt dagegen ein bereits weit vorgeschrittenes Stadium der Zweitheilung. Ventral zu folgen dann zwei kleine langgestreckte Kiemenspalten, eine längere und eine kürzere, deren weitere Theilung mir unwahrscheinlich zu sein scheint. Ich möchte vielmehr annehmen, dass sie direkt zu zwei bleibenden Spalten des ausgebildeten Thieres werden, ohne das allerdings beweisen zu können¹. Die am weitesten ventral zu gelegene Spalte ist wiederum schlitzförmig gestreckt, und es hat den Anschein, als ob ihr dorsales Ende zu einer kleinen Kiemenspalte sich abschnüren wollte.

Es ist nun allerdings nicht unmöglich, dass eine später auftretende Spalte eine ältere im Wachsthum und in der Entwicklung überholt, und in einem solchen Falle wird sich natürlich der Schluss vom Aussehen einer Kiemenspaltenreihe auf die Zeitfolge ihrer Entstehung als trügerisch erweisen. Eine derartige Unsicherheit kann besonders da bestehen, wo zwei oder mehrere Kiemenspaltenreihen einander sehr ähnlich sind und sehr nahe stehende Stadien darstellen. In dem vorliegenden Falle ist das die zweite und dritte Reihe. Sieht man aber von der Möglichkeit einer derartigen ungleichmäßigen Entwicklung der Spaltenreihen ab, so würde sich ihre Reihenfolge des Auftretens in der ontogenetischen Entwicklung durchaus nicht mit der Reihenfolge ihrer Lagerung, von vorn nach hinten zu gezählt, decken. Am deutlichsten lässt sich der Gegensatz durch folgendes Schema vergegenwärtigen:

¹ Zusatz bei der Korrektur. Nach der kürzlich erschienenen Untersuchung WILLEY'S bestätigt sich meine Vermuthung nicht.

Reihenfolge der Lage von vorn aus	4	2	3	4	5	6
Reihenfolge des ontogenetischen Auftretens .	I	IV	III	II	V	VI

Für die erste, dritte, fünfte und sechste Spalte würden sich demnach Lage und Reihenfolge im ontogenetischen Auftreten decken. Die zeitlich an zweiter und vierter Stelle auftretenden Spalten liegen dagegen räumlich als vierte und zweite Reihe. Als eine bemerkenswerthe Thatsache ergibt sich daraus, dass jedenfalls zwischen den beiden zuerst auftretenden Spalten neue Reihen später sich bilden. Da nun, wie wir oben gesehen haben, die innere Wand des Peribranchialraumes in den jungen Larven zwischen den beiden ersten Spalten ektodermal ist, so folgt das auch für diesen ganzen Theil des ausgebildeten Peribranchialraumes, der von zahlreichen Spaltenreihen durchbrochen wird. Damit ist VAN BENEDEN'S und JULIN'S Auffassung widerlegt, dass die Innenwand des Peribranchialraumes entodermal sei.

Für *Phallusia scabroides* sind nach den belgischen Forschern (Arch. de Biologie Bd. V, p. 620) die Beziehungen der Lage zur Zeitfolge des Auftretens der Spalten etwas andere. Sie fügen sich dem oben gegebenen Schema leicht in folgender Weise an:

Reihenfolge des ontogenetischen Auftretens der Spalten von <i>Phallusia</i>	II	IV	V	I	III	VI
--	----	----	---	---	-----	----

Der bemerkenswertheste Gegensatz liegt darin, dass es hier die hintere und nicht die vordere der beiden ersten Kiemenspalten ist, welche am frühesten auftritt und am raschesten sich entwickelt. Wichtig ist aber die Übereinstimmung des Ergebnisses, dass auf dem sechsreihigen Stadium zwischen die beiden ersten Spalten zwei neue sich eingeschoben haben. Wie ich schon in den einleitenden Worten dieses Abschnittes bemerkt habe, bilden sich nach VAN BENEDEN und JULIN, genau so wie es hier geschieht, die definitiven Kiemenspalten einer Reihe durch Theilungen aus einer einzigen schlitzförmig gestreckten Spalte.

Von der entodermalen Kiemendarmwand aus bilden sich zwischen den Spaltenreihen zapfenförmige Fortsätze, welche in das Darmlumen in wechselnden Richtungen hineinragen und den Anfang zu weiteren Komplikationen im Bau des Kiemenkorbcs darstellen, die ich aber nicht mehr untersucht habe. Im hinteren Abschnitte zwischen und an den jüngsten Kiemenspaltenreihen fehlen zunächst diese Fortsätze. Bei seitlicher Betrachtung der Totalpräparate bemerkt man zwischen je zwei Reihen in dorso-ventraler Richtung verlaufende Querbänder,

die dunkler erscheinen als die benachbarten Theile des Kiemenkorbes und leicht für bewimperte Reifen gehalten werden könnten, dem Wimperreifen ähnlich, der bei Clavelinalarven auftritt.

Frontale Längsschnitte geben sofort Aufschluss. Fig. 42 zeigt die Zwischenregion zwischen zwei Kiemenspaltenreihen durchschnitten; der benachbarte Theil des Peribranchialraumes und die epitheliale Leibeswand ist ebenfalls eingezeichnet worden. Im oberen Theile der Figur ist die hintere Kiemenspaltenwand der vorderen, im unteren die vordere Wand der hinteren Spalte zu sehen. Beide bestehen aus feinen Prismenzellen, welche sehr lange Geißeln tragen. Gegen den Peribranchialraum zu schlägt sich die Wand der Kiemenspalten in das sehr zarte ektodermale Plattenepithel um, das so ziemlich eben verläuft und nur unbedeutende wellenförmige Erhebungen und Einsenkungen aufweist. Nach der Seite des Darmlumens folgt dagegen das Plattenepithel entodermalen Ursprungs, das in rein histologischer Beziehung dem ektodermalen ganz gleicht. Zunächst verläuft es sowohl vorn als hinten eine kleine Strecke weit so ziemlich der inneren Peribranchialwand parallel, springt dann aber in großem Bogen gegen die Kiemendarmhöhle vor, so dass zwischen je zwei Kiemenspaltenreihen in der That reifenartige Hervorwölbungen entstehen. Im Gegensatze zu dem Verhalten, das wir bei *Clavelina* angetroffen haben, bestehen diese Reifen aber aus einem Plattenepithel, das nur auf ihrer Höhe ein wenig verdickt ist. Eben so wenig konnte ich in diesem Stadium eine Bewimperung der Reifen erkennen. So ist also in der Mitte der Zonen, die sich zwischen je zwei Kiemenspaltenreihen ausbreiten, ein breiter Kanal geschaffen, der sich auf die primäre Leibeshöhle zurückbeziehen lässt und mit Mesenchymzellen erfüllt ist. Im lebenden Objekte schien es mir seiner Zeit, dass sich in diesen Blutbahnen parasitäre gelbe Algenzellen ansammeln, doch konnte ich das jetzt nicht mehr im konservirten Materiale sicherstellen.

Einen Schnitt endlich durch dieselbe Region, der gleichzeitig einen in Bildung begriffenen seitlichen Zapfen (*rz*) seiner Länge nach durchschnitten hat, sieht man in Fig. 43. Bemerkenswerth gegenüber der vorhergehenden Abbildung ist die Eigenthümlichkeit, dass hier der Reifen mit verbreiteter Basis sich direkt an die Wandung der Kiemenspalten ansetzt und die Zwischenstücke vorn und hinten fehlen. Der Seitenzapfen entspringt aus der Mitte des Reifens und besteht wie dieser aus einem sehr flachen Epithel. Der Hohlraum des Fortsatzes stellt eine Blutbahn dar und führt so wie die anderen Lakunenräume der primären Leibeshöhle freie Mesenchymzellen.

III. Vergleichende Bemerkungen.

Aus der vorstehenden Beschreibung ergibt sich mit vollster Sicherheit, dass in der Embryonalentwicklung der Ascidien die gesamte Wandung des Peribranchialraumes vom Ektoderm gebildet wird. Paarige Entodermdivertikel, welche in diesen Raum einbezogen würden, fehlen durchaus, und damit ist auch der vermittelnde Standpunkt VAN BENEDEN'S und JULIN'S, den ich Eingangs erwähnt habe, als haltlos erwiesen. Im Gegensatz zur Embryonalentwicklung entsteht in den Ascidienknospen der Peribranchialraum aus Entodermdivertikeln. Ich habe früher¹ gemeint, dass bei *Clavelina* eine unpaare entodermale Peribranchialausstülpung auftrete, habe mich aber nunmehr davon überzeugt, dass ich damals ein abnormes, unsymmetrisches Verhalten für allgemeingültig gehalten, denn auch bei *Clavelina* sind es, wie bei allen anderen Ascidien, zwei paarige, symmetrisch gelagerte Entodermdivertikel, welche den Peribranchialraum bilden. Die beiden Entodermdivertikel verhalten sich bei der weiteren Entwicklung im Wesentlichen ganz ähnlich wie die beiden ektodermalen Peribranchialtaschen der Embryonen. Nothwendigerweise besteht aber eine Verschiedenheit in der Bildung der Egestionsöffnung, die in den Larven durch Verschmelzung der beiden ursprünglichen Einstülpungsstellen zu Stande kommt, in den Knospen wohl überall eine stets unpaare Bildung darstellt, an welcher das äußere Blatt sich beteiligt.

Der eben aus einander gesetzte Gegensatz in der Embryonal- und Knospenentwicklung der Ascidien ist eine Thatsache, und es ist ein verkehrtes Beginnen, wenn man diese zu bezweifeln versucht, um einen theoretischen Standpunkt zu retten, der sich auf Beobachtungen stützt, die vielleicht weniger zuverlässig sind als die über den Peribranchialraum der Ascidien. Es besteht in der That die Alternative, die VAN BENEDEN und JULIN (*Arch. d. Biolog.* Bd. V, p. 358) als undenkbar hinstellten: entweder sind die Peribranchialräume in den durch Knospung und aus befruchteten Eiern entstandenen Individuen einander nicht homolog, oder es kann ein Organ entodermalen Ursprungs einem solchen homolog sein, das aus dem Ektoderm sich bildet. Die erste Möglichkeit wird, meine ich, ernstlich gar nicht erwogen werden können. Die Übereinstimmung beider Generationen im ganzen anatomischen Bau der vollständig entwickelten Stadien ist gerade bei Ascidien eine nahezu vollkommene, was ich im Besonderen für *Clavelina* früher

¹ SEELIGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Eibildung und Knospung von *Clavelina lepadiformis*. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. Wien. Bd. LXXXV. 1882.

bereits dargelegt habe. Ich habe neuerdings noch ältere solitäre Clavelinen, die aus befruchteten Eiern entstanden waren, untersuchen können und die Anlage des Zwitterapparates beobachtet, so dass nicht einmal der von GANIN behauptete Unterschied, dass nur die durch Knospung entstandenen Individuen die Geschlechtsorgane bilden, überall besteht. Speciell die Peribranchialraumwände sind in ihrem anatomischen Bau, in ihren Lagebeziehungen zu den anderen Organen, in ihrem feinsten histologischen Verhalten in beiden Generationen identisch, und wollte man ihre Homologie in Abrede stellen, so wüsste ich nicht, wie man den Begriff »homolog« definiren könnte, wenn er überhaupt noch anwendbar bleiben soll.

Danach muss man sich nothgedrungen dazu verstehen, Homologien zuzugeben, auch wenn in der ontogenetischen Entwicklung die betreffenden Organe aus verschiedenen Keimblättern hervorgehen, wie in dem vorliegenden Falle der Peribranchialraum vom Ektoderm oder auch Entoderm ausgekleidet sein kann. Eine Erklärung dieses Unterschiedes in der Knospung und Embryonalentwicklung lässt sich in der landläufigen Art und Weise leicht vorbringen und mag einem Bedürfnis nach oberflächlicher Verständigung vielleicht genügen. Man kann von der Annahme ausgehen, dass ursprünglich in der Knospentwicklung die Peribranchialräume eben so wie im Embryo ektodermal gebildet worden seien. Allmählich aber sei durch die zuerst auftretende Kiemenspalte jeder Seite ein entodermaler Antheil für die Peribranchialwände selbst und nicht nur bloß für die Auskleidung der ersten Spalte herausgetreten, der sich nach und nach immer mehr ausgedehnt und den ektodermalen Antheil verdrängt habe. Dieser letztere sei nunmehr auf die Egestionsöffnung beschränkt. Die beiden ersten Kiemenspalten, aus welchen das Entoderm hervorgetreten sein müsste, würden dann den Stellen entsprechen, an welchen in den Knospen die entodermalen Peribranchialdivertikel hervortreten. Es lassen sich also unschwer die beiden extremen Fälle, wie sie gegenwärtig Embryonalentwicklung und Knospung der Ascidien aufweisen, durch eine kontinuierliche Reihe hypothetischer Übergangsstadien verbinden, und das mag für viele Grund genug sein, einen ursprünglich gleichen Entwicklungsvorgang anzunehmen.

Es lässt sich aber auch ein anderer Standpunkt einnehmen. Schon beim ersten phylogenetischen Auftreten der Knospung bei den Ascidien könnte das ektodermale Hautepithel der Stammform, welches zum Ektoderm der Knospe wird, einen so ausgeprägten Grad der histologischen Differenzirung besessen haben, dass eine Rückkehr auf ein mehr embryonales Stadium, wie es die Bildung der Peribranchialbläs-

chen verlangt, unmöglich war. Die ungeschlechtliche Vermehrung wurde nur dadurch möglich, dass ein anderes Keimblatt und zwar das Entoderm in dem in die Knospe übertretenden Abschnitte embryonales Material, wenn ich so sagen darf, erhalten zeigte, welches sich zur Bildung auch solcher Organe geeignet und fähig erwies, die im Embryo ektodermal entstehen. Ich habe diesen Standpunkt in meinen früheren Arbeiten über die Knospung eingenommen und halte ihn auch jetzt noch für den einzig richtigen. Ein vollständiger Parallelismus der Organentwicklung in Knospen und Embryonen besteht nicht und hat auch phylogenetisch niemals bestanden.

So wie sich das Ektoderm der Ascidien-Knospen unvermögend erweist, die Peribranchialwände zu bilden, ist es auch nicht im Stande, das Nervensystem zu liefern. KOWALEVSKY leitete das letztere vom Entoderm ab, was neuerdings von HJORT bestätigt worden ist und sich damit wohl verträgt, was ich eben über den embryonalen Charakter dieses Knospentheiles erwähnt habe. Die Annahme einer Reihe kontinuierlicher Übergangsstadien zwischen einem rein ektodermalen und entodermalen Ursprung ist weniger wahrscheinlich, und ich glaube, dass so wie der Peribranchialraum auch das Nervensystem gleich beim phyletischen Auftreten der Knospung aus dem inneren Keimblatte seinen Ursprung genommen habe. In meiner ersten Untersuchung (Sitzungsber. d. k. Akad. Wien, Bd. LXXXV, 1882, p. 400) habe ich aus rein theoretischen Gesichtspunkten, die ich nunmehr allerdings nicht mehr für durchaus zutreffend erachte, einen mesodermalen Ursprung des Ganglions für wahrscheinlich oder möglich gehalten. Im Hinblick darauf, dass ich neuerdings mehrfach — namentlich von solcher Seite, die gern bereit ist, dem Vorgänger Fehler vorzuwerfen — kurzweg als Gewährsmann für die mesodermale Entstehung des Ganglions in den Ascidienknospen genannt worden bin, möchte ich mir doch erlauben zu bemerken, dass ich mich damals mit der denkbar größten Vorsicht geäußert habe. Es wird das durch die ganze Darstellung und im Besonderen durch folgende Stellen erwiesen: »Leider konnte ich keine Knospen auffinden, in welchen das erste Auftreten dieser Organe (Ganglion und Flimmergrube) hätte beobachtet werden können. . . . Wie gesagt, fand ich keine so jungen Stadien, aus welchen eine Zurückführung des Nervenrohres auf eines der Blätter mit Sicherheit zu erkennen gewesen wäre; aber zwei Gründe zwingen mich denn doch zu dem Gedanken, dass sich hier in KOWALEVSKY'S Anschauungen ein kleiner Irrthum eingeschlichen.«

Der ganze nervöse Apparat ist bei seinem ersten Auftreten in seinen einzelnen Theilen von den umgebenden Geweben so schwer

aus einander zu halten, dass nur an der Hand der neueren technischen Hilfsmittel eine vollständig befriedigende Lösung der schwebenden Fragen möglich ist. Das ist auch der Grund, wesshalb alle älteren Untersuchungen und auch meine ersten Angaben, die nicht an vollständigen Schnittserien gewonnen wurden, Unsicherheiten bieten. Das betrifft auch die nämlichen Vorgänge in der Embryonalentwicklung. Ich habe daher im Sommer des vorigen Jahres eine nochmalige Untersuchung vorgenommen, und meine Beobachtungen waren bereits bis auf einen einzigen Punkt abgeschlossen, als die beiden vorläufigen Mittheilungen von HJORT¹ und WILLEY² erschienen, mit denen sie im Wesentlichen vollkommen übereinstimmten. Daher habe ich vorläufig von einer Ausarbeitung meiner Ergebnisse abgesehen. In den Knospen der Ascidien spielt das primäre Nervenrohr, das vom Entoderm sich bildet, die gleiche Rolle wie das vom Mesoderm entstandene primäre Nervenrohr in den Pyrosomaknospen. Ich habe³, wie ich meine, in einer klaren und jeden Zweifel ausschließenden Weise aus einander gesetzt, wie bei Pyrosoma der Vorderabschnitt des Rohres zur Flimmergrube wird und wie das Ganglion von der Dorsalwand und die Subneuraldrüse (die sogenannte Hypophysisdrüse) auf der Ventralseite des primären Nervenrohres resp. der Flimmergrube hervorknospen. SALENSKY⁴ hat einen abweichenden Standpunkt bezüglich der Bildung des nervösen Apparates in den vier ersten Ascidiozooiden der Kolonie eingenommen, und ich habe an einem anderen Orte⁵ den Gegensatz unserer Anschauungen festgestellt⁶.

Mit der Verschiedenheit in der Entwicklungsweise des Peribranchialraumes und der nervösen Apparate sind aber die Gegensätze von Embryonalentwicklung und Knospung der Ascidien noch keineswegs erschöpft. Ich darf aber wohl hier von einer weiteren Erörterung absehen, indem ich auf die Ausführungen verweise, die ich bei früheren Gelegenheiten gegeben habe.

¹ J. HJORT, Zum Entwicklungscyclus der zusammengesetzten Ascidien. Zool. Anz. 1892. p. 328.

² A. WILLEY, On the development of the Hypophysis in the Ascidians. *ibid.* p. 332.

³ SEELIGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIII. 1889.

⁴ SALENSKY, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. Zool. Jahrbücher. Bd. V.

⁵ SEELIGER, Bemerkungen zu Herrn Prof. SALENSKY's Beiträgen zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. Zool. Anzeiger 1892. Nr. 385.

⁶ Es ist mir daher geradezu unverständlich, wie Angesichts dieser klaren Sachlage HJORT (p. 330) dazu kommt, meine Auffassung Herrn SALENSKY, mir aber irgend eine andere zuzuschreiben.

Nach einer anderen Richtung scheinen mir die vorliegenden Untersuchungen und im Besonderen die über *Clavelina* geeignet zu sein, die Bedeutung der Kloake klarzustellen. Vorausschicken möchte ich nur die Bemerkung, dass ich nach wie vor den Standpunkt vertrete, es seien die Verhältnisse, die die Appendicularien in ihrem Kiemendarme aufweisen, als die der Stammform aller Tunicaten am nächsten stehenden aufzufassen. Danach hätten also zunächst zwei Kiemenspalten bestanden, je eine rechts und links gelegene, durch welche die Verbindung der Kiemendarmhöhle mit je einer tiefen ektodermalen Einstülpung hergestellt wurde. Das Vorhandensein dieser letzteren werde ich in einer demnächst folgenden Untersuchung bei den Appendicularien erweisen. Sie entsprechen den beiden Peribranchialeinstülpungen der Ascidienembryonen. Bei den Appendicularien treten die ektodermalen Einstülpungen seitlich und zwar sehr weit ventral zu auf, was wahrscheinlich bereits auf eine sekundäre Verschiebung in dieser letzteren Richtung innerhalb des Appendicularienstammes zurückzuführen ist; bei den Ascidienembryonen liegen sie ausnahmslos mehr dorsal, und die weiteren ontogenetischen Stadien zeigen eine immer weiter gegen den Rücken zu vorschreitende Verschiebung bis zur Vollendung der medianen Vereinigung.

VAN BENEDEN und JULIN lassen diese letztere dadurch zu Stande kommen, dass eine neue und von den Peribranchialeinstülpungen unabhängige Einsenkung der dorsalen Leibeswand erfolge, in welche die Peribranchialsäckchen mittels ihrer ursprünglichen beiden Öffnungen einmünden. »Quant à la cavité cloacale, qu'il convient de distinguer des cavités péribranchiales, comme le montre si bien l'histoire de la Phallusie scabroïde, elle n'est qu'une dépression de la paroi du corps dans laquelle débouchent les cavités péribranchiales« (Arch. d. Biol. VI. p. 425). Diesen Process, den sie in der ontogenetischen Entwicklung der Ascidien festgestellt zu haben glauben, beziehen sie auf einen phylogenetischen: die den ektodermalen Einstülpungen der Appendicularien vergleichbaren Gebilde »débouchent dans une dépression médio-dorsale de la surface du corps (cloaque) chez les autres Tuniciers«.

Wie ich oben für *Clavelina* aus einander gesetzt habe, giebt es eine solche von den Peribranchialeinstülpungen unabhängige dorsale Einsenkung der Leibeswand nicht. Die äußeren Öffnungen der Peribranchialsäckchen münden weiterhin nicht etwa in einen besonderen Raum, sondern bleiben bestehen und vereinigen sich zur definitiven Egestionsöffnung. Gerade dieses letztere Verhalten tritt bei der von den belgischen Forschern untersuchten *Phallusia* klar und deutlich hervor. Die beiden Hälften der Sphinktermuskeln für die Egestionsöffnung

legen sich an jeder Öffnung der Peribranchialeinstülpungen getrennt an und rücken mit diesen immer weiter dorsal gegen die Medianebene zu. Bei der *Clavelina* ist das viel weniger deutlich zu erkennen. Dazu kommt ferner, dass bei *Phallusia scabroides* die sechs Lappen, welche die Egestionsöffnung umstellen, ebenfalls in zwei Hälften zu je drei ganz getrennt angelegt werden. Wenn die beiden Einstülpungsstellen der Peribranchialbläschen noch weit von einander abstehen, bilden sich an den Rändern derselben je drei Lappen, die allmählich dorsalwärts wandern, bis füglich die Vereinigung zu einem sechslappigen Kranze vollzogen ist. Damit haben also VAN BENEDEN und JULIN so klar, wie es überhaupt nur gefordert werden kann, bewiesen, dass die alten Ränder der beiden getrennten Öffnungen der Peribranchialeinstülpungen die Egestionsöffnung umgrenzen und dass also die Kloake nicht durch eine neue dritte Einstülpung sich bildet. Durch den oben geführten Nachweis, dass ein Unterschied bezüglich der Antheilnahme der Keimblätter in den Wandungen des dorsalen und der seitlichen Abschnitte des bereits vereinigten Peribranchialraumes nicht besteht, ist ein weiterer Grund, der die belgischen Forscher zu ihrer Auffassung veranlasst hat, beseitigt. Endlich haben VAN BENEDEN und JULIN darin einen wesentlichen Gegensatz zwischen den seitlichen Peribranchialräumen und der dorsalen diese letzteren vereinigenden Kloake gefunden, dass die Kloakenwand nichts Anderes sei, als ein Theil des ursprünglichen ektodermalen Hautepithels der Larve . . . »il est clair que l'épithélium qui constitue le fond de ce cloaque, n'est autre chose que cette partie de l'épiblaste de la larve qui se trouvait interposée entre les orifices branchiaux externes et qui s'est successivement affaissée« (Arch. d. Biol. V. p. 362). Ich kann aber darin keinen Gegensatz erblicken, denn die sich einstülpenden Zellen der beiden jungen Peribranchialbläschen (vgl. Fig. 4) haben ja ursprünglich ebenfalls im ektodermalen Epithel der äußeren Leibeswand gelegen. Eben so wie die Zellen der Wände in den seitlichen Theilen des Peribranchialraumes Folgegenerationen ursprünglicher Hautzellen des Embryos darstellen, ist das auch mit denen der medianen Partie der Fall, nur dass die Einstülpung hier später aufgetreten ist. Das dorsale Hautepithel der Larve rückt durchaus nicht unverändert in die Tiefe, um den Kloakenboden zu bilden, sondern die von Zelltheilungen begleiteten Vorgänge gleichen durchaus denjenigen, welche in den Seitentheilen vorausgegangen sind. Bestände ein Gegensatz in dem von VAN BENEDEN und JULIN angenommenen Umfange, so müsste man erwarten, dass die Zellen des Kloakenbodens sowie die des Hautepithels im Unterschiede zu denen im seitlichen Peribranchialraume einen Cellulosemantel bilden, oder sich gleich mit einem solchen einsenken.

Ich bin demnach der Ansicht, dass zwischen dem dorsalen Abschnitte des Peribranchialraumes (der Kloake) und den seitlichen Theilen ein so tiefgreifender Gegensatz, wie ihn VAN BENEDEN und JULIN annehmen und worin ihnen auch SALENSKY gefolgt ist, nicht besteht. Egestionsöffnung und Kloake sind, sowie es noch gegenwärtig die ontogenetische Entwicklung zeigt, auch phylogenetisch nicht etwa aus einer besonderen medianen Einstülpung hervorgegangen, in welche die beiden seitlichen Peribranchialsäckchen, die bereits bestanden haben, sekundär sich geöffnet hätten, sondern sie kamen dadurch zu Stande, dass die beiden Peribranchialbläschen sich dorsal zu ausbreiteten und die beiden Öffnungen und die angrenzenden proximalen Abschnitte sich mit einander verbanden.

Zum Schlusse möchte ich noch einige Bemerkungen, auf die zum Theil allerdings schon von früheren Autoren, im Besonderen von VAN BENEDEN und JULIN, hingewiesen worden ist, hinzufügen. Sie betreffen die Bedeutung der zweiten Art der Kiemenspaltenbildung, die oben für *Ciona intestinalis* beschrieben wurde.

Als ein feststehendes Ergebnis der Untersuchungen muss es betrachtet werden, dass in der Embryonalentwicklung sowohl bei manchen einfachen Ascidien (*Ciona intestinalis*, *Phallusia scabroïdes*) als auch bei gewissen zusammengesetzten (*Botryllus*, nach den Untersuchungen von GARSTANG¹) eine Kiemenspaltenreihe aus einer primären, großen Spalte (Protostigma) hervorgeht, während bei anderen Arten eine jede bleibende Kiemenspalte der ausgebildeten Form sich selbständig anlegt. In wie weit die eine und die andere Entstehungsweise auf bestimmte Familien oder Gruppen beschränkt ist, lässt sich augenblicklich noch gar nicht recht übersehen, wiewohl es immerhin möglich erscheint, dass dieser Gesichtspunkt für die Systematik nicht ohne Bedeutung sein werde. Es liegt nämlich überaus nahe, die Formen, bei welchen eine Kiemenspaltenreihe ontogenetisch aus einer primären großen Querspalte entsteht, phylogenetisch von solchen Vorfahren herzuleiten, welche — wie das z. B. gegenwärtig noch bei den Pyrosomen der Fall ist — nur eine Reihe segmental hinter einander liegender Spalten besessen haben, deren jede auf jeder Seite vom Bauch bis zum Rücken sich erstreckte. Jede Kiemenspalte der Pyrosomen entspricht dann einer queren Kiemenspaltenreihe der Ascidien, obwohl man, wie

¹ GARSTANG, »On the development of the stigmata in Ascidians«. Proceed. Roy. Society. Vol. LI. 1892. Ich kenne aber diese Untersuchung nur aus dem Referate in: Journ. Microsc. Societ. 1892, Part. 6, p. 773, auf welches ich von befreundeter Seite aufmerksam gemacht worden bin.

ich meine, deshalb nicht wird versuchen dürfen, von den Pyrosomen selbst die Ascidien abzuleiten.

Würde nun auch die zweite Entwicklungsweise der Kiemenpaltenreihen, wie sie z. B. die Ontogenie der *Clavelina* zeigt, palingenetisch sein und auf einen gleichen phyletischen Ursprung hindeuten, so müsste eine ganz ähnliche Endform des Ascidien-Kiemenkorbes zweimal selbständig aus einem appendicularienähnlichen Vorfahrenstadium sich gebildet haben. Höchstens könnte man eine solche Form als letzte Stammform postulieren, in welcher einige, vielleicht nur zwei, kleinere und hinter einander gelegene Spalten jederseits vorhanden waren. Nach der einen Richtung würde die Entwicklung sich so gestaltet haben, dass die Spalten sich quer über die ganze Breite des Kiemendarmes vergrößert und dann in einzelne in Querreihen angeordnete kleinere Kiemenpalten zerlegt hätten. In der zweiten Entwicklungsreihe wären die Spalten klein geblieben, und neben ihnen würden, zu Querreihen angeordnet, neue selbständig entstanden sein. In beiden Typen konnte natürlich in den bestimmten Weisen eine nachträgliche Vermehrung der Reihen erfolgen.

Ich glaube jedoch, man wird nur dann daran denken können, die beiden ontogenetisch verschiedenen Bildungsarten der Kiemenpaltenreihen auf verschiedene phylogenetische Prozesse zu beziehen, wenn es sich in der That erweisen sollte, dass sie bei solchen Arten, die man aus vergleichend-anatomischen und bestimmten anderen entwicklungsgeschichtlichen Gründen bisher als nahe Verwandte betrachtet hat, nicht neben einander vorkommen, sondern auf zwei auch anatomisch verschiedene Gruppen der Ascidien vertheilt sind. Doch scheint mir gegenwärtig nur wenig Aussicht vorhanden zu sein, dass Letzteres in der That stattfindet. Es dürfte darauf besonders der Umstand hinweisen, dass auch bei Synascidien und zwar für Botryllusembryonen dieselbe Art der Entstehung der Kiemenpalten durch GARSTANG nachgewiesen wurde, die bei *Ciona* und *Phallusia* auftritt. Denn trotz des Vorkommens von besonderen Eigenthümlichkeiten in der Knospung der Botrylliden würde ich es mit dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis der Tunicaten nicht recht vereinbar halten, die Botrylliden von den übrigen Synascidien zu trennen und in die nächste Beziehung zu den Phallusien zu bringen. Ich halte den Standpunkt GIARD's und DRASCHE's, dass in einem natürlichen Systeme der Ascidien die einfachen und zusammengesetzten Formen nicht in zwei Gruppen getrennt werden dürften, aus den bereits früher entwickelten Gründen auch jetzt noch für nicht gerechtfertigt, da bisher weder der Beweis erbracht worden ist, dass unter den Ascidien die Knospung mehrere Male selbständig

entstanden ist, noch nachgewiesen wurde, dass die solitären Formen ursprünglich sich ebenfalls ungeschlechtlich vermehrt, dieses Vermögen aber später wieder verloren hätten.

Demnach halte ich es für wahrscheinlicher, dass die beiden in der Ontogenie auftretenden Bildungsarten der Kiemenspalten nicht auf zwei phylogenetisch ganz verschiedene und auf zwei gesonderte Ascidiestämme beziehbare Prozesse zurückzuführen seien, sondern nur Modifikationen Eines solchen darstellen. Wie dieser letztere wohl vorzustellen sei, darüber möchte ich mich hier nicht weiter aussprechen, weil ich es vermeiden möchte, das Gebiet rein hypothetischer Muthmaßungen zu betreten. Nur das Eine möchte ich hervorheben, dass es a priori wahrscheinlicher ist, es stelle die bei *Clavelina* auftretende Bildungsweise eine cänogenetisch verkürzte Form jener anderen dar. Dafür würde, obwohl diese Thatsachen gar nicht besonders stark ins Gewicht fallen, die von GARSTANG betonte Entwicklungsweise von *Botryllus* sprechen, bei welcher Form die Kiemenspalten im Embryo nach Art von *Ciona*, in den Knospen nach dem Typus der *Clavelina* entstehen. Auch dafür ließen sich übrigens Gründe finden, dass dieser letztere Typus der Kiemenspaltenbildung als ein phylogenetisch späterer bei der Vermehrung der Spalten auch an solchen Formen aufgetreten sei, die ihren Kiemenkorb anfänglich auf die Weise der *Ciona* entwickelt hatten.

Was die Bildungsweise der Kiemenspalten bei *Phallusia* und *Ciona* im Besonderen noch anbelangt, so wird man VAN BENEDEN und JULIN wohl Recht geben müssen, wenn sie ausführen, dass die Reihenfolge des Auftretens der Spalten sich mit den Vorstellungen über die Bildungsweise echter Segmente kaum in Übereinstimmung bringen lässt. Sowohl die von den belgischen Forschern gegebene Reihe II, IV, V, I, III, VI als die für *Ciona* gültige I, IV, III, II, V, VI (vgl. p. 385 dieser Abhandlung) zeigt für die ersten Kiemenspaltenreihen durchaus nicht das für die Segmentation charakteristische Auftreten der jüngsten segmentalen Bildungen am Hinterende. Freilich können Intercalationen neuer Segmente zwischen älteren wohl stattfinden; doch handelt es sich hier nicht um eine derartige zufällige Interpolation, sondern um eine bei verschiedenen Formen in identischer Weise auftretende Einlagerung zweier neuer Spalten zwischen die beiden ältesten.

Nachschrift.

Erst nach Vollendung der vorliegenden Untersuchung erschien eine Abhandlung von A. WILLEY (Studies on the Protochordata. I. On the origin of the branchial stigmata, praeoral lobe, endostyle, atrial cavities etc. in *Ciona intestinalis* with remarks on *Clavelina lepadiformis*. Quart. Journ. Microsc. Sc. Bd. XXXIV. 1893), in welcher zum Theil die nämlichen Fragen an denselben Objekten behandelt werden, wie es oben von mir geschehen ist.

Bezüglich der Entstehung des Peribranchialraumes der *Clavelina* bestätigt WILLEY im Gegensatze zu VAN BENEDEN und JULIN meine älteren Angaben und vermisst sowohl einen entodermalen Antheil in den Peribranchialwänden als auch eine besondere ektodermale Kloakaleinstülpung. Diese Frage kann somit als erledigt gelten.

Weit ausführlicher sind WILLEY's Mittheilungen über die Entwicklung des Kiemenkorbes bei *Ciona intestinalis*. Die beiden ersten Spalten jeder Seite, die bereits in einem jüngeren als dem von mir in Fig. 36 gezeichneten Stadium gesondert zu erkennen sind, leitet er durch Theilung von einer ab. Doch ist zu bemerken, dass ihn dazu mehr theoretische Gründe als Beobachtungen veranlassen, da er in überzeugender Weise eine derartige Entstehungsweise nicht gesehen hat. So wie ich es oben aus einem älteren Stadium mit sechs Kiemenpaltenreihen erschlossen habe, geht aus den beiden ersten Spalten jeder Seite in der That die erste und vierte Reihe hervor. Bemerkenswerth aber ist WILLEY's Angabe, dass die zweite und dritte Reihe nicht, wie ich auf Grund von VAN BENEDEN's und JULIN's Untersuchungen angenommen habe, aus zwei an diesen Stellen selbständig auftretenden Perforationen hervorgehen, sondern aus zwei quergestellten Kiemenpalten sich bilden, welche sich von den beiden zuerst aufgetretenen abschneiden. Diese Sonderung erfolge aber nicht etwa in der Weise, dass die der Lage nach erste Spalte die zweite bilde, die dritte dagegen sich von der vierten abschneide, sondern »the slits II and III are, however, not distinct productions of I and IV respectively, but are essentially a joint production of the two latter slits« (p. 322). Diese Entstehungsweise der Spalten II und III ist für WILLEY mit ein Grund, die beiden ersten aus einer gemeinsamen hervorgehen zu lassen. Bezüglich der fünften und sechsten Kiemenpaltenreihe stimmen wieder unsere Angaben überein. Doch sei nochmals betont, dass ich selbst keine gut erhaltenen Zwischenstadien von Larven mit zwei und vier

Kiemenspalten habe untersuchen können und dass mir auch keine älteren Thiere als das in Fig. 37 abgebildete zur Verfügung standen. Nach WILLEY'S Untersuchungen würde die Weiterentwicklung und die Bildung der definitiven Kiemenspalten in anderer Weise erfolgen als ich es nach VAN BENEDEN'S und JULIN'S Angaben vermuthet hatte. Die folgenden Reihen sollen nämlich nicht als selbständige Perforationen sondern durch Quertheilung aller Spalten der bereits gebildeten ersten sechs Kiemenspaltenreihen entstehen. Danach würden also bei *Ciona intestinalis* sämtliche Kiemenspalten jeder Seite aus drei hinter einander liegenden »primary gill-slits« abzuleiten sein, eine Entwicklungsweise, die WILLEY als eine rein palingenetische betrachtet. So gelangt er dazu, für sämtliche Tunicaten eine mit drei Kiemenspalten ausgestattete Urform zu postuliren, durch welche die Verbindung mit Amphioxus und den Vertebraten hergestellt werde. Da aber die Appendicularien nur eine Kiemenspalte jederseits besitzen, muss er sie als rückgebildete Formen betrachten. Meinen durchaus abweichenden Standpunkt will ich an dieser Stelle nicht erst besonders aus einander setzen und vertheidigen, zumal ich an einem anderen Orte Gelegenheit finden werde, dies ausführlicher zu thun als es hier angemessen wäre. Nur auf einen schwachen Punkt in WILLEY'S Beweisführung möchte ich hier gleich hinweisen. Er betrifft die Art und Weise, wie bestimmte Vorgänge in der ontogenetischen Entwicklung der *Ciona intestinalis* als palingenetische aufgefasst werden und wie auf eine mit drei Spaltenpaaren versehene Vorfahrenform der Tunicaten geschlossen wird.

WILLEY (p. 328) erwähnt selbst die Möglichkeit, dass nicht sämtliche Kiemenspalten der ausgebildeten *Ciona* durch Theilungen aus den drei primären jeder Seite entstehen, sondern dass einige direkt als besondere Perforationen auftreten, welches letzteres Verhalten als ein cänogenetisches aufzufassen sei. Danach wäre also die ontogenetische Entwicklung des Kiemenkorbes der *Ciona* nicht in allen Phasen palingenetisch und die Frage wohl berechtigt, warum gerade die Bildung der sechs ersten Spaltenpaare dem phylogenetischen Prozesse genau entsprechen soll.

Bei *Clavelina* bilden sich alle Kiemenspalten, welche meist zu sehr zahlreichen Querreihen angeordnet sind, aus gesondert auftretenden Perforationen. In den Embryonen der Botrylliden entstehen selbständig zahlreichere primäre Querspalten, welche sich durch Theilungen in die definitiven Kiemenspaltenreihen verwandeln; bei Pyrosomen endlich bildet sich ebenfalls jede der zahlreichen Querspalten aus einer selbständigen Perforation, ohne sich aber weiterhin noch in kleinere zu zerlegen. Alle diese Entwicklungsarten betrachtet WILLEY selbst als

cänogenetische und führt die zahlreicheren Spalten und Spaltenreihen auf drei ursprüngliche, hinter einander gelegene zurück. Es erlaubt also in diesen Fällen, seiner Ansicht nach, die Zahl der gesondert auftretenden primären Querspalten nicht, auf die ursprüngliche Anzahl der segmental angeordneten Kiemenspalten zu schließen. Wenn aber bei *Botryllus*, *Pyrosomen* und bestimmt noch bei einer großen Anzahl anderer Formen cänogenetische Erscheinungen zu einem zahlreicheren Auftreten von primären selbständigen Spalten in der ontogenetischen Entwicklung führen, so wird man eine überzeugendere Beweisführung, als WILLEY sie gegeben hat, dafür verlangen müssen, dass nicht auch bei *Ciona* ähnliche Verhältnisse vorliegen, sondern dass hier das selbständige Auftreten der fünften und sechsten Spalte palingenetisch allen Tunicaten gemeinsam sei. Lässt sich dieser Beweis nicht führen, und meiner Meinung nach ist er gar nicht zu erbringen, so erscheint WILLEY's Annahme, dass die Stammform aller Tunicaten jederseits drei primäre Kiemenspalten besessen haben müsse, hinfällig. Man gelangt dann vielmehr zu einer Urform mit nur einem einzigen Kiemenspaltenpaare, und damit tritt die hohe phylogenetische Bedeutung der Appendicularien in ihr volles Recht.

Berlin, im Februar 1893.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung.

a, äußere, *b*, innere Wand des Peribranchialraumes; *bl*, Blutbahnen; *c*, Cellulosemantel; *cl*, Kloake, dorsaler Theil des Peribranchialraumes nach Vereinigung der beiden Peribranchialbläschen; *ch*, Chorda; *e*, Egestionsöffnung; *ec*, ektodermale Leibeswand; *ed*, Enddarm; *en*, entodermaler Theil der Kiemenspaltenwandung; Entoderm; *ep*, Endostylfortsatz = VAN BENEDEN's Epicardium; *es*, Endostyl; *f*, Flimmerbogen; *fg*, Flimmergrube, sog. Hypophysis; *fr*, Flimmerreifen; *g*, Ganglion der ausgebildeten Form; *g₁*, Ganglion des Embryos und der freischwimmenden Larve, sog. Rumpfganglion; *gd*, Subneuraldrüse, sog. Hypophysisdrüse; *h*, Haftpapillen; *hz*, Herz; *i*, Ingestionsöffnung; *k*, Kiemenspalte; mit *k₁*, *k₂*, *k₃* sind die auf einander folgenden Spalten der vorderen, mit *k_I*, *k_{II}*, *k_{III}* die der hinteren Reihe bezeichnet; *kd*, Kiemendarm; *l*, primäre Leibeshöhle; *lm*, Längsmuskel; *lz*, Lippenzapfen; *m*, Magen; *md*, Mitteldarm; *mz*, Mesenchymzellen; *n*, dorsaler Nervenstrang, der aus dem embryonalen Nervenrohr sich bildet; *nr*, Nervenrohr, resp. Sinnesblase des Embryos und der freischwimmenden Larve; *o*, Augenanlage der Larve; *oe*, Ösophagus; *p*, Peribranchialraum, rechtes oder linkes Peribranchialbläschen = KOWALEVSKY's Kloakalbläschen; *pc*, Perikardium; *rz*, Rückenzapfen und seitliche Zapfen des Kiemendarmes; *rm*, Ringmuskeln der Ingestions- und Egestionsöffnung; *sm*, Schwanzmuskel; *t*, darmumspinnende Drüse.

Sämmtliche Abbildungen sind mit der ABBE'schen Camera lucida entworfen worden. Die Entfernung des Spiegels vom Zeichentisch betrug 20 cm.

Tafel XIX.

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Clavelina lepadiformis* und sind Schnittserien entnommen. Konserviert wurde in KLEINBERG'scher Pikrinschwefelsäure, gefärbt in Hämatoxylin. Die angewendete Vergrößerung betrug — in so fern nicht ein anderes Maß angegeben ist — 355/4, ZEISS, Obj. E, Oc. 2.

Fig. 1. Schnitt durch die linke Peribranchialeinstülpung aus einer frontalen Längsschnittserie durch einen jungen Embryo.

Fig. 2. Schnitt durch die Einstülpungsstelle eines vorgerückteren Stadiums des linken Peribranchialraumes.

Fig. 3. Schnitt durch das distale Blindende einer gleich weit vorgeschrittenen linken Peribranchialeinstülpung.

Fig. 4. Die Region des linken Peribranchialraumes aus einem frontalen Längsschnitte durch einen älteren Embryo. Bildung des ersten Kiemenspaltenpaares.

Fig. 5. Schnitt durch ein fast gleich weit entwickeltes Stadium einer Peribranchialeinstülpung.

Fig. 6—8. Aus einer schräg geführten Querschnittserie durch einen älteren Embryo; die Region der rechten Peribranchialeinstülpung. Fig. 7 u. 8 sind durch einen Zwischenschnitt getrennt. Es wurde von hinten nach vorn zu geschnitten.

Fig. 9 u. 10. Zwei Schnitte durch die rechte Peribranchialeinstülpung eines älteren Embryos. Die Schnittrichtung ist eine derartige, dass die beiden Kiemenspalten sich nicht in ihrer ganzen Ausdehnung auf einem Schnitte übersehen lassen. Fig. 9 zeigt den rechten Divertikel des Kiemendarmes, der zur Kiemenspalte führt, als ein vollkommen abgeschlossenes Lumen. Fig. 10, durch einen Zwischenschnitt von der vorhergehenden Figur getrennt, zeigt das hintere dorsale Blindende des Peribranchialsäckchens.

Fig. 11. Schnitt durch die Vereinigungsstelle der beiden Peribranchialbläschen, Bildung der Egestionsöffnung im letzten Embryonalstadium, kurz vor Sprengung der Follikelhaut. 230/4.

Fig. 12. Die dorsale Vereinigungsstelle der beiden Peribranchialbläschen aus einem medianen Längsschnitte durch eine freischwimmende Larve.

Fig. 13. Paramedianer Längsschnitt durch den rechten Rand der Egestionsöffnung einer freischwimmenden, etwas entwickelteren Larve. Die Egestionsöffnung stellt einen quergestellten, auf fünf Schnitten nachweisbaren Schlitz dar.

Fig. 14. Paramedianer Längsschnitt aus derselben Serie, zwei Schnitte weiter nach rechts zu.

Fig. 15. Querschnitt durch die Region der Peribranchialsäckchen einer freischwimmenden Larve. Die beiden Öffnungen sind dorsal noch ansehnlich weit von einander entfernt. 145/4.

Fig. 16—18. Aus einer frontalen Schnittserie durch eine freischwimmende Larve die Region des rechten Peribranchialsäckchens.

Fig. 16. Der Schnitt hat die zweiten Kiemenspalten der vorderen und hinteren Reihe getroffen.

Fig. 17. Ein dorsal zu folgender Schnitt. In der hinteren Reihe ist die Stelle kenntlich, an welcher im nachfolgenden Schnitte die erste dorsale Spalte (k_I) geöffnet erscheint.

Fig. 18. Drei Schnitte dorsal zu von Fig. 17 entfernt. Die erste Kiemenspalte der vorderen Reihe (k_1) ist an ihrer weitesten Stelle durchschnitten.

Tafel XX.

Fig. 19—35 beziehen sich auf *Clavelina*. Fig. 19—21 sind nach Totalpräparaten, alle anderen nach Schnitten gezeichnet. Es wurde, mit den besonders erwähnten Ausnahmen, bei 355facher Vergrößerung gezeichnet, in Pikrin-Schwefelsäure konserviert und in Hämatoxylin gefärbt.

Fig. 19. Festsitzende Larve mit spiralg eingerolltem Ruderschwanze (Chorda, Nervenrohr und Muskelblätter). Die Ektodermbekleidung des letzteren ist am äußersten Körperende zu einem Zellhaufen zusammengezogen, der nach und nach resorbiert wird. Der Mantel des Schwanzes haftet der Larve nur noch lose an und wird später abgeworfen; nur sein proximaler Theil ist eingezeichnet worden. 95/4, Boraxkarmin.

Fig. 20. Vorderende einer älteren festsitzenden Larve, um die Beschaffenheit des Kiemenkorbes zu veranschaulichen. Der gesammte Ruderschwanz ist zu einem dorsal vom Magen liegenden Zellhaufen rückgebildet. 145/4, Überosmiumsäure, Pikrokarmmin.

Fig. 21. Ein Theil des Kiemenkorbes einer beträchtlich älteren Larve. 145/4, Alkohol absol., Pikrokarmmin.

Fig. 22—24. Aus einer frontal geführten Längsschnittserie durch eine festsitzende Larve, die entwickelter ist als das in Fig. 19 abgebildete Stadium. Nur die Region des rechten Peribranchialraumes ist gezeichnet. Pikrinsäure.

Fig. 22. Der Schnitt ist durch die zweiten Kiemenpalten beider Reihen geführt.

Fig. 23. Der Schnitt hat die jüngsten, noch unvollkommen entwickelten fünften Palten getroffen.

Fig. 24. Der ventral zu folgende Schnitt.

Fig. 25. Querschnitt durch die noch weite Egestionsöffnung einer jungen festsitzenden Larve. 230/4, Pikrinsäure.

Fig. 26. Querschnitt durch die bereits vereinigten Peribranchialsäckchen einer fast gleich alten Larve dicht hinter der Egestionsöffnung. 230/4, Pikrinsäure.

Fig. 27. Querschnitt durch die bedeutend verengte Egestionsöffnung einer etwas entwickelteren Larve. Pikrinsäure.

Fig. 28. Aus einem frontalen Längsschnitte durch einen Kiemenkorb, der dem in Fig. 21 abgebildeten Stadium nahezu gleicht. Es sind zwei genau hinter einander liegende Spalten, die dem ventralen Ende des linken Peribranchialraumes nahe stehen, ihrer Länge nach durchschnitten. Alkohol absol.

Fig. 29 u. 30. Zwei einander nahe liegende, in derselben Richtung geführte Schnitte durch ein gleich altes Stadium. Das äußerste Ventralende des Peribranchialraumes ist durchschnitten.

Fig. 31. Aus einem Querschnitte durch die Region der vorderen Kiemenpaltenreihe einer festgesetzten 4 mm langen *Clavelina*. 145/4, Alkohol absol.

Fig. 32. Frontaler Längsschnitt durch den Flimmerbogen einer festgesetzten Larve, die nur wenig entwickelter ist als das in Fig. 19 abgebildete Stadium.

Fig. 33. In gleicher Richtung geführter Schnitt durch den Flimmerbogen einer Larve, die etwas älter ist als das in Fig. 20 gezeichnete Stadium.

Fig. 34. Längsschnitt durch die dorsale Kiemenwand einer Larve, die dem in Fig. 20 abgebildeten Stadium entspricht. Die Flimmerreifen zwischen den beiden Kiemenpaltenreihen ist quer, der dorsale Nervenstrang der Länge nach durchschnitten.

Über die Entstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien. 401

Fig. 33. Schnitt durch den Flimmerbogen einer jungen 5 mm langen Clavelina. Alkohol absol.

Fig. 36—43 beziehen sich auf *Ciona intestinalis* (?). Fig. 36 u. 37 sind nach Totalpräparaten gezeichnet worden, alle anderen stellen Schnitte dar.

Fig. 36. Junge festsitzende Larve nach Rückbildung des Ruderschwanzes zu einem Zellhaufen. Die beiden Peribranchialräume sind noch vollständig getrennt; in jeden derselben öffnen sich zwei quer gestellte Kiemenspalten (jede entspricht einer Spaltenreihe bei *Clavelina*). Übersmiumsäure. 175/1.

Fig. 37. Ein junges Thier mit sechs noch unvollständig entwickelten Kiemenspaltenreihen. Jede Reihe ist aus einer langgestreckten Spalte hervorgegangen. Alkoh. absol. 70/1.

Fig. 38. Frontaler Längsschnitt durch ein ähnliches Stadium wie Fig. 36. Osm. 230/1.

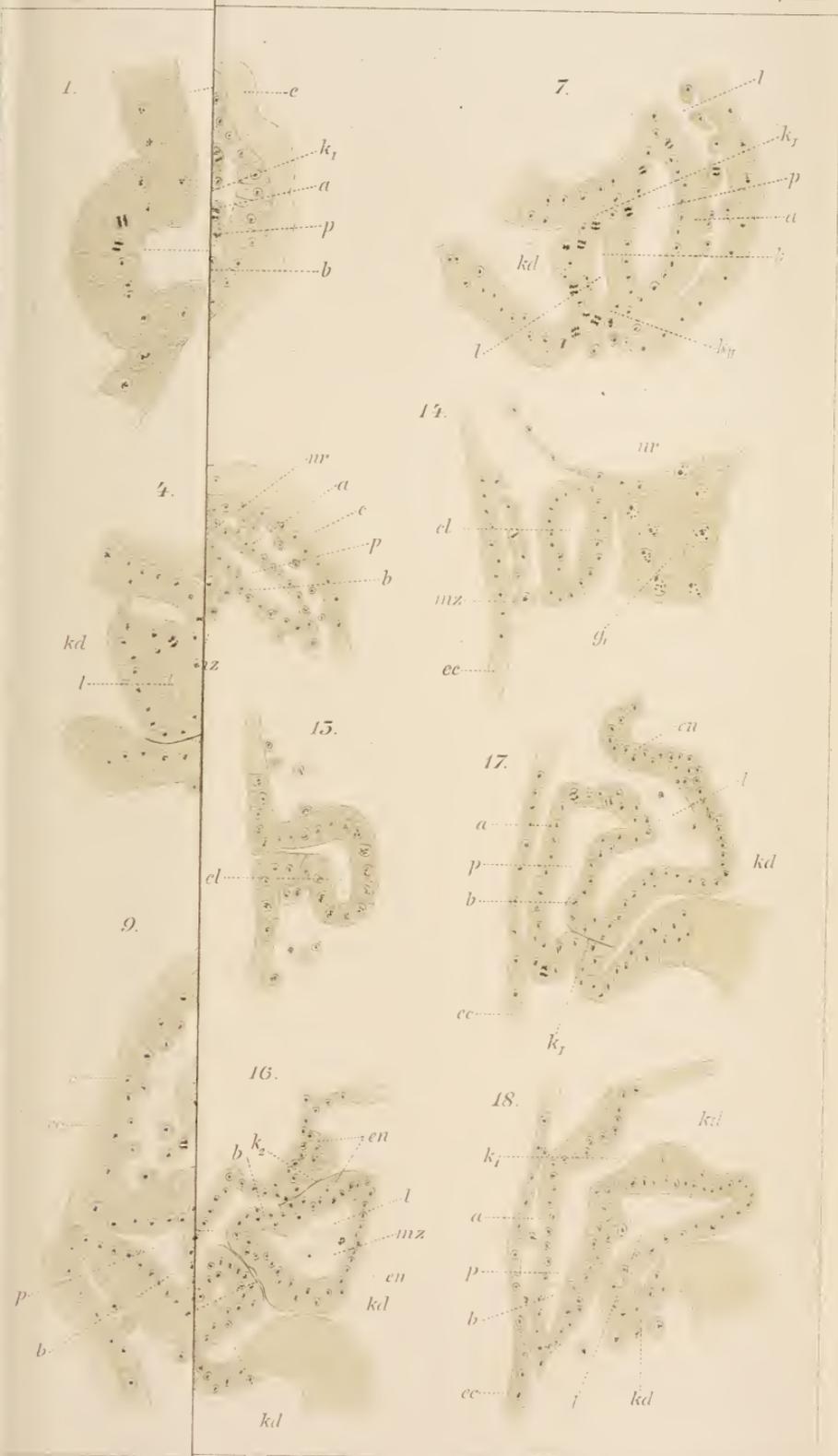
Fig. 39. Die Region des linken Peribranchialsäckchens aus einem ähnlichen Schnitte bei stärkerer Vergrößerung. Osm.

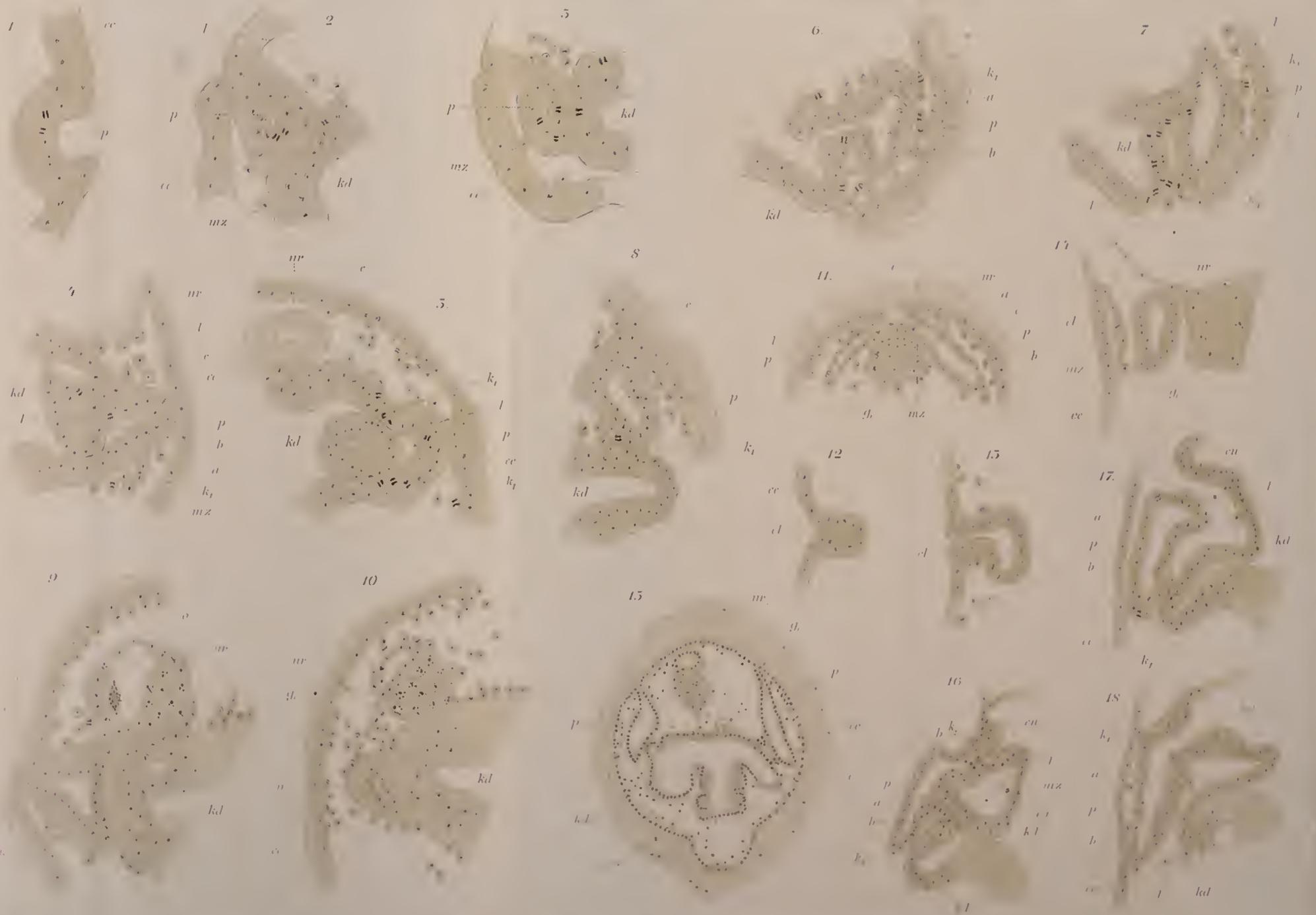
Fig. 40. Querschnitt durch ein ähnliches Stadium in der Höhe der Öffnungen der beiden Peribranchialeinstülpungen. Osm. 230/1.

Fig. 41. Drei Schnitte weiter gegen das Hinterende zu; aus derselben Serie. Nur die linke Hälfte ist gezeichnet. 230/1.

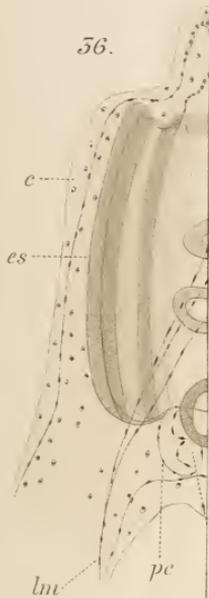
Fig. 42. Aus einem frontalen Längsschnitte durch das in Fig. 37 abgebildete Thier die zwischen zwei benachbarten Kiemenspaltenreihen gelegene Region.

Fig. 43. Aus derselben Serie ein Schnitt durch die nämliche Region mit einem seitlichen, in das Kiemendarmlumen vorspringenden Zapfen.



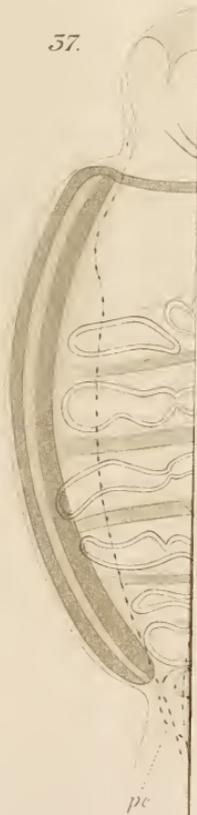


56.

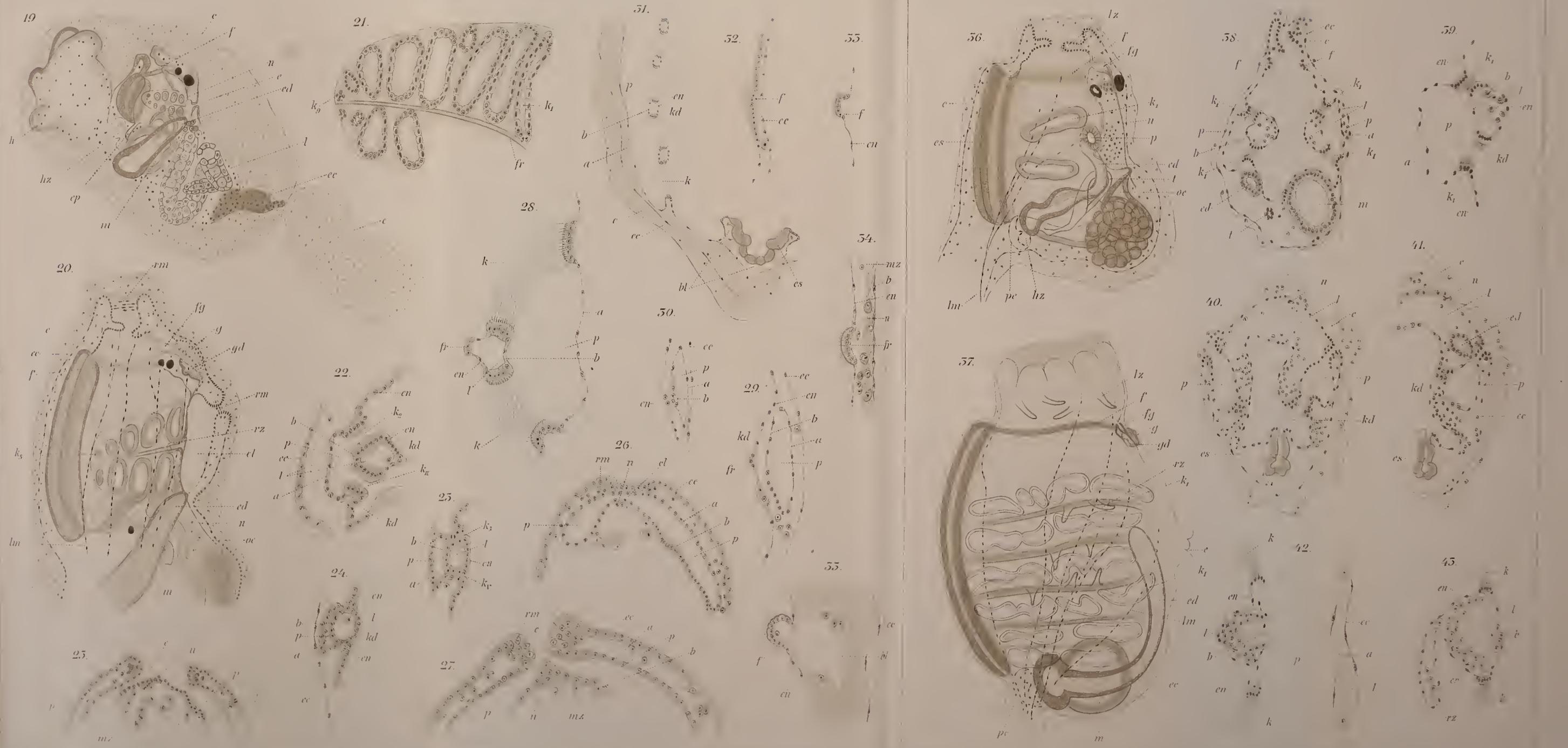


mz
b
cu
n
fr

57.



ce
pl



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Seeliger Oswald

Artikel/Article: [Über die Entstehung des Peribranchialranmes in den Embryonen der Ascidien. 365-401](#)