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

Einige Bemerkungen über den Bau des Ruderschwanzes der Appendicularien.

Von

Oswald Seeliger

(Rostock).

Mit Tafel XXI—XXIII und einer Figur im Text.

In mehreren kleineren Mittheilungen[1] habe ich im Laufe der letzten Jahre Beobachtungen über den Bau des Ruderschwanzes der Appendicularien veröffentlicht und im Besonderen versucht, die Frage nach der Segmentation dieses Körperabschnittes zur Entscheidung zu bringen. Wenn ich hier nochmals auf diese Verhältnisse zurückkomme und eine eingehendere Darstellung gewisser Organisationseigenthümlichkeiten der Copelaten auf Grund eines neuen und umfassenderen Beobachtungsmaterials vorbringe, so geschieht es nicht zum wenigsten aus Rücksicht auf die Ausführungen, die Gegenbaur[2] in seiner neuen »Vergleichenden Anatomie« der Muskulatur der Appendicularien widmet. Da diese Darstellung den Thatbestand nicht zutreffend wiedergiebt, ist bei dem hohen Ansehen und der weiten Verbreitung, deren sich das Werk mit Recht erfreut, zu befürchten, dass die richtige Auffassung nicht leicht zur Anerkennung gelangen werde.

Ich habe daher mein älteres Material an Appendicularien, das vornehmlich aus Triest und Villafranca stammt, einer erneuten Untersuchung unterzogen, wäre aber nicht in der Lage gewesen, meine Beobachtungen in der gleichen Vollständigkeit, wie es hier geschehen

[1] Seeliger, Die Bedeutung der »Segmentation« des Ruderschwanzes der Appendicularien. In: Zoolog. Anz. 1894. p. 162—165. — Die Tunicaten. In: Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. III Suppl. 1895. p. 103 bis 108, 120—126. — Die »Segmentation« des Ruderschwanzes der Appendicularien. Referat im Zoolog. Centralbl. Bd. II. 1895. p. 609—614.

[2] Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. 1898. p. 603 ff.

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

ist, auszuführen, wenn nicht im vorigen Jahre ein mehrwöchiger Aufenthalt auf der Biologischen Anstalt Helgoland mich in den Stand gesetzt hätte, namentlich junge Appendicularien in genügender Zahl zu konserviren. An einigen Tagen der Pfingstwoche erschienen vor Helgoland, zwischen der Insel und der Düne, ziemlich große Appendicularienschwärme, die zumeist aus *Oikopleura dioica* bestanden. Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Direktor der Anstalt, Herrn Prof. Heincke, und den wissenschaftlichen Beamten für ihr freundliches Entgegenkommen auch an dieser Stelle verbindlichen Dank zu sagen.

Größere Mengen des reichhaltigen Planktons hatte ich in Formol konservirt. So vorzüglich dieses Mittel sich auch in manchen Beziehungen erwies, so waren doch gerade die Muskelkerne, die für die hier zu behandelnden Fragen von der größten Wichtigkeit sind, weniger günstig erhalten als nach Konservirung mit anderen Reagentien. Ich habe mich daher vorwiegend an das Material gehalten, das mit Sublimat und Platinchloridgemischen behandelt worden war, wenngleich der Gesammthabitus der Thiere sich oft weniger getreu bewahrt zeigte.

Einige mir wichtig erscheinende Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung habe ich kürzlich in einem kleinen Vortrag[1] veröffentlicht, da ich nicht gewiss war, ob ich in der allernächsten Zeit würde dazu kommen können, die Abbildungen fertig zu stellen und meine Beobachtungen ausführlicher niederzuschreiben. Meine letzte Publikation beansprucht daher lediglich den Werth einer kurzen vorläufigen Mittheilung.

Auch an dieser Stelle beabsichtige ich keineswegs, eine vollständige Darstellung des histologischen Baues des Appendicularienschwanzes zu geben, sondern ich möchte bloß die Eigenthümlichkeiten hervorheben, die mir geeignet zu sein scheinen, darüber Aufklärung zu geben, ob das Ruderorgan einen gegliederten Leibesabschnitt darstellt oder nicht. Zu diesem Zwecke ist es ausreichend, die Muskulatur und das Nervensystem zu betrachten.

I. Die Muskulatur.

So wie die Ascidienlarven sind auch die Appendicularien in einen Rumpf- und Schwanzabschnitt gesondert, und die Übereinstim-

---

[1] Über Segmentation und Verwandtschaftsbeziehungen der Appendicularien. Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. Rostock. 1899. Nr. 3. p. 2—10.

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

mung im Bau des Ruderorgans ist bei beiden so groß, dass LEUCKART[1] noch Mitte der fünfziger Jahre — wie vor ihm auch JOH. MÜLLER[2] — die Copelaten nicht als eine selbständige Tunicatengruppe, sondern als Ascidienlarven ansehen konnte, die auf einer frühen Entwicklungsstufe geschlechtsreif werden, ohne vermuthlich jemals ihre Metamorphose zu vollenden.

In der Achse des Schwanzes verläuft die Chorda. Bei den Appendicularien erweist sie sich in so fern höher entwickelt, als der protoplasmatische, die Kerne führende Theil nur noch peripher bestehen bleibt und eine Art Chordascheide bildet, während das ganze Innere zu einem homogenen elastischen Stab umgeformt erscheint. Dorsal[3] von der Chorda verläuft das Nervensystem und seitlich je ein Muskelband. Die äußere Begrenzung wird bei den Appendicularien durch ein einschichtiges von einer Cuticula überdecktes plattes Ektodermepithel dargestellt, während bei Ascidienlarven über dem Epithel noch der äußere Cellulosemantel ausgeschieden ist. Die zwischen den inneren Organen bestehende primäre Leibeshöhle ist mit einer gallertartigen, zumeist gänzlich zellfreien Substanz erfüllt; nur an bestimmten Stellen bleiben Lückenräume erhalten, die als Blutbahnen funktioniren und bei Appendicularien die zellenfreie Blutflüssigkeit führen. Somit sind die Lagebeziehungen aller Organe genau die gleichen, nur dass Chorda und Muskelbänder bei den Larven mehr oder minder weit in den Rumpfabschnitt hineinreichen, bei den Appendicularien aber ganz auf den Schwanz beschränkt erscheinen. Das Ruderorgan erweist sich daher bei den Copelaten als ein viel schärfer abgegrenzter und selbständigerer Leibesabschnitt als bei den Ascidienlarven. (Vgl. über die gegenseitigen Lagebeziehungen der Organe im Schwanz die Querschnitte in Fig. 3, Taf. XXI; Fig. 27 u. 28, Taf. XXII; über die Beziehung zwischen Rumpf und Schwanz Fig. 33, Taf. XXII.)

Im lebenden Thier erstrecken sich die Muskelbänder kontinuirlich, ohne jede Unterbrechung oder trennende Querlinien durch die ganze Länge hindurch, und in dieser Form beobachteten sie alle

---

[1] LEUCKART, Zoologische Untersuchungen. 2. Heft. Salpen und Verwandte. 1854.

[2] MÜLLER, Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee. Archiv für Anat., Physiol. u. wiss. Medicin. 1846. p. 106. 1847. p. 158.

[3] Der Appendicularienschwanz sitzt bekanntlich an der Ventralseite des Rumpfes und erscheint um 90° in der Weise um seine eigene Achse gedreht, dass seine Dorsalseite nach links gerichtet ist.

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

älteren Autoren, auch noch Fol[1]. Erst Langerhans[2] fand, dass bei *Oikopleura velifera* und einigen anderen Formen jedes Band nach Behandlung mit 30—33procentiger Kalilauge in zehn hinter einander gelegene Stücke zerfiele, die er als »Muskelsegmente« deutete. Unter Anderen haben später auch Van Beneden und Julin[3] diese Angaben bestätigt und noch andere Agentien erwähnt (z. B. 20procentige Salpetersäure), die die gleiche Erscheinung hervorrufen; auch beim Tode des Thieres trat eine Auflösung der Muskelbänder in einzelne Segmente ein. Den meisten Beifall aber fand vielleicht eine kleine Untersuchung von Ray Lankester[4], in der für *Fritillaria furcata* sieben Muskelsegmente beschrieben werden. Jedem Segment sollte genau ein Ganglion und ein Paar motorische Nerven entsprechen, und damit schien es endgültig bewiesen zu sein, dass sich der Appendicularienschwanz aus einer Anzahl echter Segmente zusammensetze.

Gegen diese Auffassung habe ich mich bereits früher in den Eingangs angeführten Abhandlungen gewendet. Auch Lefevre[5] und Rankin[6] kommen zu dem Ergebnis, dass die einzelnen Abschnitte der Schwanzmuskulatur nicht als echte Muskelsegmente betrachtet werden dürften, weichen aber im Einzelnen nicht unerheblich von meinen Befunden ab. Lefevre fand, dass die Muskelbänder einer nicht näher bestimmten Appendicularie durch acht an bestimmten Stellen auftretende Rupturen der Fibrillen in neun hinter einander liegende Abschnitte zerfielen. Die Trennungslinien sind ihm aber nur durch die angewendeten Reagentien hervorgerufene Kunstprodukte. Allerdings vermag er es nicht genügend aufzuklären, warum die acht Querlinien jederseits immer an den bestimmten Stellen auftreten, aber er glaubt — aus nicht näher erörterten Gründen —, dass dies durch den Verlauf der peripheren Nerven bedingt werde. Er nimmt

---

[1] Fol, Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. Soc. de Phys. et d'hist. nat. Genève. T. XXI, 2. 1872.

[2] Langerhans, Zur Anatomie der Appendicularien. Monatsber. preuß. Akad. Wiss. Berlin. 1877. p. 561.

[3] Van Beneden et Julin, Recherches sur la Morphologie des Tuniciers. Arch. de Biolog. T. VI. 1886. p. 393.

[4] Ray Lankester, The Vertebration of the Tail of Appendiculariae. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXII. 1882. p. 387.

[5] Lefevre, The Vertebration of the tail of Appendiculariae. John Hopkins Univ. Circ. Vol. XIII. 1894. p. 57.

[6] Rankin, On the supposed Vertebration of the tail in Appendicularia. Zool. Jahrb. Abth. für Anatomie. Bd. VIII. 1894. p. 289.

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

nämlich an, obwohl er das Nervensystem nicht näher untersucht hat, dass dem caudalen Hauptstrang in regelmäßigen Abständen paarweise Muskelnerven entspringen. Damit stimmt Rankin in so fern überein, als auch er die trennenden Querlinien bei *Oikopleura dioica* lediglich für Kunstprodukte hält, die in keiner Weise auf eine Segmentation bezogen werden könnten. Dies ergäbe sich schon daraus, dass außer den regelmäßig gelagerten Rupturstellen in den Fibrillen ganz unregelmäßige aufträten, die sich nur über einen Theil der Breite des Muskelbandes erstreckten. Bei *Fritillaria furcata* gelang es ihm überhaupt nicht, Querrupturen aufzufinden. —

Wie jeder Querschnitt sofort lehrt, lassen sich in jedem Muskelbande zwei Schichten unterscheiden: die tiefere, der Chorda anliegende Fibrillenschicht und die oberflächliche, vom Ektoderm bedeckte Sarkoplasmaschicht (vgl. Fig. 3 u. 4, Taf. XXI; Fig. 27 bis 29, Taf. XXII). Die feinere Struktur der Fibrillenschicht ist zur Entscheidung der uns hier in erster Linie beschäftigenden Frage von nur weniger erheblicher Bedeutung und durch die älteren Untersuchungen von Retzius[1] und von mir wenigstens so weit aufgeklärt, dass weitere Details zu keinen neuen Schlussfolgerungen über die Bedeutung der Segmentation führen dürften. Von Wichtigkeit ist es, dass die Fibrillen im lebenden Thier ohne jede Unterbrechung durch die ganze Länge des Muskelbandes sich hindurch erstrecken.

Im Sarkoplasma, das als eine kontinuirliche Lage die Fibrillen bedeckt, liegen die Kerne. Sie wurden zuerst von Retzius beobachtet, aber irrthümlicher Weise als »eine baumförmige Zeichnung« gedeutet, die vielleicht mit den Nervenendigungen im Zusammenhang stehe. Der Nachweis der Muskelkerne ist für die Beurtheilung der Frage nach der Segmentation des Schwanzes von ausschlaggebender Bedeutung. Denn die Zahl und Lage der Kerne sind im ausgebildeten Muskel zumeist die einzigen Anhaltspunkte, um die Art und Weise der Zusammensetzung der Muskelbänder aus Zellen festzustellen. So gewinnt man auch die Möglichkeit, die Frage zu beantworten, was denn die »Segmente« im Appendicularienschwanz eigentlich bedeuten.

1. Die Muskulatur der Fritillaria.

Den einfachsten Bau zeigen die Muskelbänder bei den Fritillarien. Ich habe sie bei der nämlichen Form untersucht, die auch Ray Lankester beobachtete, bei *Fritillaria furcata* Fol. Obwohl bei allen

[1] Retzius, Biologische Untersuchungen. Neue Folge. I. 1890. Die Muskelfasern von Appendicularia. p. 81.

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

Arten jener Gattung der gesammte Schwanz verhältnismäßig breit und kurz ist, erscheinen doch in der Regel die Muskelbänder nur sehr schmal, zuweilen kaum breiter als die Chorda, um bei unserer Art bis auf etwa $^1/_4$ der ganzen Schwanzbreite sich auszudehnen.

Die Muskelzellkerne.

Nach geeigneter Konservirung und Färbung treten sofort die Kerne der Muskelzellen hervor. Am vortrefflichsten erwiesen sich die Thiere, die mit Platinosmiumessigsäure oder anderen Platinchloridgemischen behandelt worden waren. In Ehrlich'schem Hämatoxylin färben sich die Kerne sehr gut, wenngleich es nur schwer gelingt, aus den übrigen dicken Theilen des Muskel- und Chordagewebes den Farbstoff vollständig auszuziehen und so die Kerne allein zur deutlichen Anschauung zu bringen.

In Fig. 1, Taf. XXI habe ich das gesammte Muskelband der linken Seite eines kleineren Thieres abgebildet; die benachbarten Drüsenzellen, Chorda und Schwanzganglien sind mit eingezeichnet worden.

Im Sarkoplasma fallen sofort die zehn in einer Reihe hinter einander gelegenen Muskelkerne auf. Ihre Gestalt ist allerdings sehr eigenartig und weit verschieden von der, der man sonst gewöhnlich in Epithelmuskelzellen begegnet; sie findet aber eine ausreichende Erklärung in der außerordentlich flächenhaften Ausbreitung einer jeden an der Bildung des Muskelbandes sich betheiligenden Zelle. Die Kerne erscheinen im Wesentlichen als siebförmig durchbrochene Platten oder flachausgebreitete Netzwerke.

Am ursprünglichsten und nur wenig verändert trifft man die Muskelkerne im hintersten Schwanzabschnitt auch noch bei älteren Thieren an. Der letzte Kern erscheint auf jeder Seite als eine kleine, unregelmäßig kontourirte, zumeist ein wenig längsgestreckte Platte, in der nur wenige siebförmige Durchbrechungen aufgetreten sind (Fig. 23, Taf. XXI). Am peripheren Rand erheben sich, unregelmäßig vertheilt, eine Anzahl scharfer Spitzen und Zacken. Die vorhergehenden Kerne, den achten und neunten jeder Reihe, erkennt man bereits als ein plattes Netzwerk (Fig. 1). Es entstand dadurch, dass einmal in der Platte des Kernes neue siebförmige Poren auftraten, sodann die Randzacken unter dichotomischen, später wieder mit einander in Verbindung tretenden Verästelungen weiter wuchsen. Weiter nach vorn zu nehmen die Kerne an Größe zu; das Netzwerk bleibt zwar stets flach ausgebreitet, ist aber viel reicher verzweigt als im hintersten Schwanzabschnitt. Nur der vorderste oder die

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

beiden vordersten Kerne jeder Seite sind in der Regel wieder etwas kleiner.

Eine besondere Erwähnung verdienen die symmetrischen, schmetterlingsförmigen, wie aus zwei Hälften zusammengesetzt erscheinenden Kerne, die sich häufig im mittleren und vorderen Schwanzabschnitt finden (vgl. besonders Kerne *II*, *III*, *IV* in Fig. 1). Rankin hat ähnliche Kernformen gesehen und angenommen, dass sie in der That auch durch Verschmelzung zweier ursprünglich getrennt neben einander liegenden Kerne entstehen. Untersucht man aber jüngere Thiere, so kann man sich unschwer davon überzeugen, dass eine derartige Verschmelzung hier nicht vorkommt, denn man findet auch bei diesen nur eine Kernreihe. Fig. 2 zeigt die vordere Hälfte (nur der erste Muskelkern ist nicht eingezeichnet worden) des linken Muskelbandes eines noch recht jungen Thieres bei stärkerer Vergrößerung. Durch Vergleichung mit Fig. 1 erhält man ein hinreichendes Bild von der Entwicklung der Kernformen. Da, wo im älteren Thiere die »bilateralen Kerne« liegen, sieht man im jüngeren Stadium entweder noch ein ziemlich gleichartiges Netzwerk oder die Schmetterlingsform erst dadurch angedeutet, dass die dorsalen und ventralen Kernränder einmal durch ein dichteres Maschenwerk, sodann auch durch eine weitere Ausdehnung nach vorn und hinten ausgezeichnet sind. In den Kernmitten finden sich zwar weitere Maschen, dafür aber zumeist auch ein kräftigeres Faden- oder Balkenwerk. Kern *V* in Fig. 2 zeigt sich in der Umbildung zum »bilateralen Kern« bereits ziemlich weit vorgeschritten. Im vollendetsten Stadium erscheint die Mitte des Kernes im Verhältnis zu den dorsalen und ventralen Partien noch mehr eingeengt, und sie besteht aus einem nur so lockeren Maschenwerk, dass der Anschein erweckt wird, als ob zwei Kerne mit einander sich zu vereinigen im Begriffe wären.

Übrigens zeigen die Kernformen auch gleich alter Thiere ziemlich beträchtliche individuelle Verschiedenheiten, und nicht immer entwickelt sich die typische Schmetterlingsform. In Fig. 21 und 22 habe ich den 6. und 7. Muskelkern eines Thieres abgebildet, das etwas jünger war als das in Fig. 1 gezeichnete. Beide Kerne stellen unregelmäßig geformte Siebplatten dar, die namentlich in den mittleren Theilen von großen Öffnungen durchbrochen erscheinen; von einem bilateralen Bau aber lassen sie noch keine Andeutung erkennen, während dieser in Fig. 2 in einem beträchtlich jüngeren Stadium bereits lange erreicht ist.

Im Alter verfallen die Kerne überaus häufig einer weitgehenden

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

Rückbildung. Das Netzwerk wird fein und zeigt sehr unregelmäßig vertheilte Nodositäten und gröbere Verdickungen. An verschiedenen Stellen erscheint der Zusammenhang unterbrochen, und füglich löst sich das ursprünglich einheitliche Kernreticulum in eine sehr wechselnde Zahl verschieden großer getrennter Theile auf. Sowohl an der Peripherie als in der Mitte des Kernes können umfangreichere Resorptionen eintreten, so dass das Volumen der senil degenerirten Muskelkerne zuweilen nur sehr gering ist (vgl. Fig. 24, Taf. XXI).

Bei *Fritillaria furcata* habe ich auch in den jüngsten mir zur Verfügung stehenden Thieren, deren Schwanzlänge kaum mehr als $^3/_4$ mm betrug, die Kerne bereits stets als durchbrochene Platten angetroffen; eine Ausnahme machten höchstens die letzten Kerne der Reihe, die in den kleinsten Thieren noch undurchbohrte Scheiben darstellten. Bei anderen Fritillarien scheinen sich die scheiben- oder linsenförmigen Muskelkerne, ja zuweilen sogar fast kugelähnliche, zeitlebens auch bei der geschlechtsreifen Form zu erhalten. Wenigstens bilden sie in dieser Weise ab Lohmann[1] bei seiner neuen *Fritillaria fraudax* und *Fritillaria gracilis*[2], Fol bei *Fr. urticans*. Andererseits entfernen sich bei *Fritillaria borealis* im vollkommen entwickelten Thiere die Muskelkerne am weitesten von dem ursprünglichen Typus. Während in ganz jugendlichen Formen die Kerne bläschenförmig sind und in einer Reihe hinter einander liegen, lösen sie sich später, wie Lohmann angiebt, in einer ähnlichen Weise wie bei den Oikopleuren in ein weitverzweigtes Netzwerk auf.

Über den feinsten histologischen Bau der Muskelkerne habe ich nur wenige Bemerkungen zu machen. Eine besondere Kernmembran vermochte ich nur in den jüngsten linsenförmigen, noch undurchbrochenen Kernen mit Sicherheit nachzuweisen. Wenn später eine von Poren immer reichlicher durchbohrte Siebplatte oder ein Reticulum sich entwickelt, scheint die Membran allmählich immer feiner zu werden und füglich vielleicht gänzlich zu schwinden, wenigstens konnte ich sie nicht neben der Randschicht des Kernes selbst gesondert unterscheiden. Das Kernnetz besteht aus einem sehr

---

[1] Lohmann, Die Appendicularien der Plankton-Expedition. Ergebn. der Plankton-Expedition der Humboldtstiftung. Bd. II. E. c. 1896.

[2] Ich kann mein Bedenken nicht unterdrücken, ob die von Lohmann auf Taf. III, Fig. 3*b* gezeichneten Muskelkerne von *Fritillaria gracilis* überhaupt Kerne darstellen. So viel bisher bekannt, liegen ausnahmslos die Muskelkerne in der äußeren Sarkoplasmaschicht, niemals aber, wie in jener Abbildung zu sehen ist, direkt der Chorda an.

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

dichten unregelmäßigen Wabenwerk protoplasmatischer Substanz, die sich in Hämatoxylin etwas stärker färbt als das umgebende Sarkoplasma. Die Wabenwandungen, die den Kern gegen das Sarkoplasma abgrenzen, schienen mir etwas stärker zu sein als die anderen. Eingebettet in die Wabenwände finden sich sehr zahlreiche, äußerst kleine chromatische Mikrosomen, und neben diesen liegen beträchtlich größere, in ihren Dimensionen aber schwankende Chromatinkörner unregelmäßig vertheilt (Fig. 4). Bei nur mäßig starken oder schwachen Vergrößerungen scheint daher die gesammte Substanz des Kernes aus einer gleichartigen chromatischen Masse zu bestehen, die sich äußerst scharf von dem nur schwerer färbbaren Sarkoplasma der Muskelzellen abhebt (vgl. besonders Fig. 3).

Die Muskelzellen.

Nachdem nunmehr der Beweis geführt worden ist, dass bei den Fritillarien alle Muskelkerne jeder Seite in einer einzigen Reihe angeordnet sind, die die Mitte des Muskelbandes von vorn nach hinten zu durchzieht, erscheint auch bewiesen, dass die gesammte Schwanzmuskulatur auf jeder Seite nur aus einer Zellreihe besteht. Jede Zelle erstreckt sich durch die ganze Breite eines Muskelbandes und besitzt demnach eine verhältnismäßig sehr bedeutende Größe. Ziemlich genau in der Mitte jeder Zelle liegt der Kern. Die Zehnzahl der Kerne lässt darauf schließen, dass in die Bildung eines jeden Muskelbandes der *Fritillaria furcata* 10 Zellen eingegangen sind. Ob diese Zahl aber ein durchaus konstantes Merkmal dieser Species darstellt, ist mir nicht ganz gewiss. Ich zählte zuweilen auch nur neun Kerne, doch war dann gewöhnlich die Konservirung und Färbung nicht durchweg so günstig ausgefallen, um mit Sicherheit das Übersehen eines Kernes auszuschließen; und ferner ist eine absolut zuverlässige Zählung nur dann möglich, wenn der gesammte Ruderschwanz flach ausgebreitet daliegt und dem Beobachter eine Breitseite zukehrt, was bei den konservirten Thieren nicht zu häufig eintritt. Bei einer jugendlichen *Fritillaria borealis* zeichnet Lohmann (Taf. VIII, Fig. 3) mit vollster Deutlichkeit jederseits neun Muskelkerne.

Lässt sich schon aus der Zahl und Anordnung der Kerne mit vollster Sicherheit auf die Zusammensetzung der Muskelbänder aus 10 hinter einander gelegenen Zellen schließen, so kann man sich überdies davon auch durch direkte Beobachtung überzeugen, wenn bei günstiger Konservirung und Färbung die Zellgrenzen erkennbar

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

werden. Sie erscheinen als feine zackige Linien, die natürlich die Richtung des Fibrillenverlaufs senkrecht kreuzen und die ganze Breite der Muskelbänder quer durchsetzen.

In Fig. 1 sind die Grenzen sämmtlicher Muskelzellen, in Fig. 2 nur die der fünf vorderen eines beträchtlich jüngeren Thieres eingezeichnet. Man entnimmt leicht, dass so wie die Breite der einzelnen Zellen auch die Länge verschieden ist, ohne dass aber in diesen Beziehungen eine Gesetzmäßigkeit bestände, die von Wichtigkeit wäre. In beiden Abbildungen sind die Zellgrenzen im linken Muskelband durch stärker hervortretende, die im rechten durch schwächere Querlinien angedeutet. Man erkennt daraus, dass die Zellen des rechten und linken Bandes einander nicht genau gegenüberliegen; nur einzelne Zellgrenzen liegen so nahe an einander gerückt, dass sie sich zum Theil überdecken.

Es gelang mir nicht, mich davon zu überzeugen, dass die Zellgrenzen durch echte Zellmembranen gebildet werden. Noch weniger handelt es sich um Septen, die senkrecht die gesammte Dicke des Muskelbandes und damit auch die Fibrillenschicht durchsetzen würden, wie ja auch bereits Ray Lankester keine Septa zwischen den »Myomeren« nachweisen konnte, sondern nur annahm, dass höchstens sehr feine Trennungsmembranen vorhanden sein möchten. Rankin konnte bei *Fritillaria furcata* die Grenzen zwischen den Muskelzellen nicht auffinden, er stellt sie aber mit Unrecht in Abrede, wie schon aus meinen früheren Untersuchungen klar hervorging und wie auch hier Fig. 1 und 2 deutlich beweisen.

Der Verlauf der Zellgrenzen ist nicht überall der gleiche. Zumeist verläuft die Linie, wie bereits erwähnt wurde, nicht in einer einfachen Geraden quer durch die Breite des Muskelbandes, sondern unter scharfen, nach vorn und hinten zu gerichteten Zacken. In Fig. 6 habe ich ein Stück einer solchen Grenzregion bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet, und man sieht da, wie die Trennungslinie in wechselnden Richtungen die quergestreiften Längsfibrillen schneidet, an manchen Stellen mit diesen nahezu parallel läuft. Der Verlauf der Fibrillen erscheint nirgends gestört, denn in ganz gleichmäßiger Weise ziehen diese durch alle Muskelzellen hindurch. Dasselbe zeigt sich auch da, wo die Zellgrenze genau senkrecht die Fibrillen kreuzt (Fig. 5). Ich nehme daher an, dass die die einzelnen Muskelzellen begrenzenden Querlinien dadurch entstehen, dass die Substanz der Sarkoplasmaschicht an den Stellen, an welchen zwei benachbarte Zellen zusammenstoßen, ein wenig verändert wird. Im lebenden

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

Gewebe unmerklich, äußert sich dies bei geeigneter Konservirung und Färbung im Auftreten einer dunklen Querlinie.

Im Gegensatze zu den Oikopleuren treten bei *Fritillaria furcata* an den Zellgrenzen auch bei der Konservirung mit den verschiedensten Reagentien keine regelmäßig verlaufenden Rupturen der Fibrillen auf. Gelegentlich finden sich zwar Defekte in der Fibrillenschicht, sie sind aber durchaus inkonstant sowohl in Bezug auf die Gestalt als auch auf den Ort, an dem sie auftreten, und ich glaube, dass es sich lediglich um senile Degenerationserscheinungen, zuweilen vielleicht auch um Verletzungen beim Fange handeln möchte.

Rankin hat ganz richtig erkannt, dass bei *Fritillaria* segmental auftretende Rupturen im Muskelband nicht vorkommen, da er aber überdies niemals die Zellgrenzen nachweisen konnte, mussten ihm die Muskelbänder stets, auch im konservirten Thier, als durchaus einheitliche Gebilde erscheinen, die jede Andeutung eines segmentalen Baues vermissen lassen. Ich konnte, nachdem ich die verzweigten Muskelkerne und bei besonders geeigneten Exemplaren auch noch die Zellgrenzen aufgefunden hatte, zuerst nachweisen, dass jedes Band aus einer Zellreihe besteht, die sich aus 10 Elementen zusammensetzt. Das Vorhandensein der Muskelkerne ist seither von Rankin und Lohmann bestätigt worden, und nachdem ich oben Rankin's Einwand, dass die vorderen schmetterlingsförmigen Kerne durch Verschmelzung zweier ursprünglich getrennten hervorgehen, widerlegt habe, ist die morphologische Bedeutung der Muskelbänder der *Fritillaria* als eine einfache Zellreihe erwiesen.

Mit meinen Befunden lassen sich die älteren Angaben von Langerhans sehr wohl in Einklang bringen. Dieser Forscher fand, dass die Schwanzmuskeln von *Fritillaria furcata* und *Fr. fusiformis* nach Einwirkung gewisser Agentien in zehn durch zackige Ränder getrennte Platten zerfielen. Die Trennung bezieht sich allerdings nicht nur auf das Sarkoplasma, sondern auch auf die Fibrillenschicht. In so weit es sich um die *Fritillaria furcata* handelt, wäre in dieser Beziehung ein Beobachtungsfehler leicht entschuldbar, bei *Fritillaria fusiformis* könnte aber immerhin vielleicht in der That auch eine Trennung der Fibrillen eintreten. Bei der kurzen Fassung der Langerhans'schen Mittheilung wäre aber auch daran zu denken, dass die Beobachtung des Zerfalls der Fibrillenschicht sich überhaupt nicht auf *Fritillaria*, sondern nur auf die Oikopleuren bezieht. Jedenfalls sehe ich keinen Grund, der uns abhalten könnte, die zehn »Muskelsegmente«, die Langerhans bei der *Fritillaria* beobachtet

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

hat, vollkommen mit den von mir nachgewiesenen zehn Muskelzellen zu identificiren. Unvereinbar dagegen mit den thatsächlichen Verhältnissen ist die Darstellung, die Ray Lankester vom Bau des Ruderschwanzes der *Fritillaria furcata* gegeben hat, und es ist nicht leicht zu erklären, wie sieben gesonderte Muskelsegmente beobachtet werden konnten.

2. Die Muskulatur der Oikopleuren.

Die Muskelbänder der Oikopleuren verhalten sich etwas anders als die der Fritillarien. Im lebenden Thiere sind zwar ebenfalls keinerlei Andeutungen einer Gliederung zu erkennen, und die Fibrillen ziehen ohne Unterbrechung durch die ganze Länge hindurch; nach geeigneter Reagentienbehandlung aber ist die Sonderung der einzelnen »Muskelsegmente« in der Regel eine viel schärfere als bei *Fritillaria*, und sie erstreckt sich zumeist nicht nur auf das Sarkoplasma, sondern betrifft auch die Fibrillenschicht. Überdies ist der Formwerth der einzelnen Muskelabschnitte bei den meisten Oikopleuren ein anderer, indem in ein Segment mehrere Zellen einbezogen werden können. Die Zahl der auftretenden Abschnitte im Muskelband beträgt zumeist neun oder zehn, aber sie unterliegt selbst individuellen Schwankungen, da ein größeres Segment gelegentlich in zwei bis drei kleinere zerlegt sein kann. Die Bedeutung dieser Segmente erhellt auch hier aus den Muskelkernen.

Die Muskelzellkerne.

Nach den Angaben von Rankin würden die Muskelbänder der jugendlichen *Oikopleura dioica* Verhältnisse darbieten, die im Wesentlichen mit den Erscheinungen bei *Fritillaria* übereinstimmen, denn so wie hier soll bei dieser *Oikopleura* jedes Band aus einer Reihe hinter einander gelegener Muskelzellen bestehen. Es konnten ungefähr 12 Zellen auf jeder Seite gezählt werden; aber die Zellgrenzen sollen — wie Rankin besonders hervorhebt, ohne allerdings dafür einen Beweis anzuführen — mit den Segmentgrenzen der alten Thiere durchaus nicht übereinstimmen. Dass es *Oikopleuren* giebt, bei denen im jugendlichen Alter der geschilderte Bau der Schwanzmuskulatur sich deutlich wird nachweisen lassen, darf man wohl als gewiss annehmen, allein ich glaube nicht, dass die von Rankin beobachtete Jugendform *Oikopleura dioica* sein könne. Denn bereits in dem jüngsten, kaum 0,6 mm langen Thier, das ich im pelagischen Auftrieb fand, konnte ich in jedem Muskelbande, mit Ausnahme des

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

hintersten Endes, zwei Längsreihen von Kernen nachweisen (vgl. Fig. 56, Taf. XXIII). Vielleicht stellen sich aber in den Jugendstadien der *Oikopleura spissa* Fol die Muskelbänder als einfache Zellreihen dar, und wir müssten dann das Verhalten der ausgebildeten Form, bei der im Sarkoplasma eines jeden Bandes ein kontinuirliches Kernnetz sich findet (Fig. 45, Taf. XXIII), als eine direkte Weiterentwicklung eines *Fritillaria*-ähnlichen Stadiums auffassen. Die Weiterbildung würde dann in einer beträchtlicheren Ausdehnung und füglich eintretenden Vereinigung der ursprünglich getrennten verzweigten Kerne bestehen. Ob aber in der That das Kernnetz im Sarkoplasma der *Oikopleura spissa* auf diese Weise entstanden sei, vermag ich, da mir Jugendstadien nicht begegnet sind, nicht zu entscheiden. Nicht unwahrscheinlich ist es, dass auch bei dieser Form, so wie es weiter unten für andere Oikopleuren erwiesen werden soll, ursprünglich in jedem Muskelband eine zweireihige Anordnung der Kerne vorhanden ist.

Eine einfache Zellreihe stellt nur das hinterste Ende eines jeden Muskelbandes bei *Oikopleura dioica* dar. In jüngeren Thieren lässt sich leicht feststellen, dass — ähnlich wie bei *Fritillaria* an allen Stellen der Schwanzmuskeln — hier nur im hintersten sehr stark verschmälerten, muskulösen Schwanzabschnitt mehr oder minder reich verzweigte Muskelkerne in einer Reihe hinter einander angeordnet sind (Fig. 49, Taf. XXIII). Die Zahl dieser letzten, in der Mittellinie des Bandes einreihig stehenden Kerne dürfte wohl niemals vier oder höchstens fünf übertreffen; weiter vorn verschieben sich die Kerne abwechselnd nach dem dorsalen und ventralen Rand der Sarkoplasmaschicht zu, und die einreihige Anordnung geht in eine zweireihige über (Fig. 52), die im ganzen Muskelbande bis zum Vorderende unverändert bestehen bleibt.

Die Umbildung der Muskelkerne habe ich am genauesten bei *Oikopleura dioica* verfolgen können. In jungen 0,6 mm langen Thieren sind die Kerne flache, sehr unregelmäßig umgrenzte Scheiben. Die größten erscheinen unregelmäßig sternförmig, die kleineren zeigen beginnende oder weiter vorgeschrittene Lappenbildung, so dass die verschiedenen Kerne verschiedenen Formzuständen einer sich bewegenden Amöbe ähnlich sehen (Fig. 56, Taf. XXXIII).

Etwas vorgeschritten zeigt sich die Entwicklung der Kerne bei 0,8 mm großen Individuen. In Fig. 57 ist die Übergangsstelle der einreihigen Kernanordnung in die zweireihige dargestellt, und in

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

Fig. 55 sieht man zwei Partien aus dem mittleren und vorderen Abschnitt desselben Thieres. Es fällt nicht schwer, alle Übergänge von den für das vorhergehende Stadium beschriebenen Kernformen bis zum typisch verzweigten Kern aufzufinden, wie er aus den Malpighischen Gefäßen der Insekten bekannt ist. In Fig. 37 habe ich zwei Kerne, die verschiedene Stadien der Verzweigung darstellen, bei starker Vergrößerung gezeichnet.

Bei zunehmendem Alter der Thiere gestalten sich rasch die Verzweigungen der Muskelkerne immer reicher und mannigfaltiger, und wenn der Schwanz eine Länge von circa 2—2,5 mm erreicht hat, findet man bereits sehr komplicirte dendritische Formen. Sowie bei *Fritillaria* bestehen auch bei *Oikopleura* im hintersten Schwanzabschnitt, namentlich da, wo nur eine Kernreihe vorhanden ist, einfachere und ursprünglichere Kernformen. In Fig. 36 Taf. XXII z. B. sieht man den vorletzten Kern auf einem Stadium, wie wir es oben bei 0,8 mm langen Thieren nachweisen konnten, während im vorderen Abschnitt bereits eine reiche Verzweigung eingetreten ist (Fig. 50, Taf. XXIII). In einem anderen Thier wiederum (Fig. 49) ist der letzte Kern jedes Bandes fast fadenförmig umgestaltet, während weiter vorn immer reicher verzweigte Muskelkerne sich finden, die uns eine zusammenhängende Entwicklungsreihe bis zu den komplicirtesten Formen vorführen (Fig. 52). Zwei solcher Zwischenformen sieht man in Fig. 34 und 35, Taf. XXII bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet.

In alten Thieren gestalten sich die Kernverzweigungen noch etwas reicher als bei dem in Fig. 50 abgebildeten Stadium, und es können die Kerne sowohl ein und derselben Reihe als die der dorsalen und ventralen mit einander in Verbindung treten, indem die äußersten Gabeläste mit einander verwachsen. Doch habe ich niemals ein so dichtes Maschenwerk angetroffen wie es Fig. 45, Taf. XXIII für eine *Oikopleura spissa* zeigt.

In ganz ähnlicher Weise wie bei *Fritillaria* treten auch bei *Oikopleura dioica* Rückbildungen in den Kernverzweigungen auf. Zuweilen beginnen die Degenerationserscheinungen sehr früh, lange bevor die betreffenden Thiere ihre volle Größe erlangt haben. So zeigt Fig. 54, Taf. XXIII einen Theil des Schwanzes eines jungen nur 1,5 mm großen Individuums mit weit vorgeschrittener Reduktion der Kernverästelungen. Frühere Stadien der Auflösung sieht man bei einem älteren 3 mm langen Thiere in Fig. 47, während in Fig. 53 die Rückbildung so weit gelangt ist, dass sich nicht mehr feststellen

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

lässt, welche der isolirten Stücke früher ein und demselben Kern angehört haben.

Einen höheren Grad der Ausbildung erlangt die Kernverzweigung bei *Oikopleura cophocerca* Fol. Die sich gabelnden Äste eines Kernes endigen nur zum Theil mit freier Spitze, zumeist verwachsen sie mit einander in verschiedener Weise, so dass frühzeitig ein echtes Netzwerk entsteht, dessen Maschenräume sehr verschiedene Weiten besitzen. Indem einzelne Zweige des Kernes nicht genau in der gleichen Ebene bleiben, sondern tiefer oder höher ins Sarkoplasma vorwachsen, entwickelt sich der Kern zu einem flachen Gerüst- oder Balkenwerk. Nur in jüngeren Thieren bleiben alle Kerne isolirt (Fig. 46). In älteren sieht man die Kerne, die einer Reihe, der dorsalen oder ventralen, angehören, mit einander in Verbindung treten (Fig. 48), und eben so entstehen, bald früher bald später, Querbrücken, die die dorsalen und ventralen Kerne mit einander vereinigen (Fig. 51). Die Vereinigung der Kerne erfolgt nicht an allen Stellen eines Muskelbandes gleichzeitig; bald sieht man die dorsalen, bald die ventralen Kerne in den verschiedenen Abschnitten des Schwanzes in der Entwicklung voraneilen.

Auf diese Weise treten bei *Oikopleura cophocerca* eine Anzahl benachbarter Zellkerne zu einer enger verbundenen Gruppe zusammen. Zumeist sieht man sechs bis acht Kerne vereinigt, zuweilen aber auch nur zwei, einen ventralen und einen dorsalen. Die Zahl der Kerne, die eine Gruppe bilden, ist nur auf den ersten Stadien der Vereinigung mit Sicherheit festzustellen; ist die Verbindung weiter vorgeschritten und ein großes einheitliches Kernnetz entstanden, so lässt sich eine zuverlässige Zählung nicht mehr vornehmen. Ob bei dieser *Oikopleura* in der That, wie ich früher angenommen hatte, eine vollständige Vereinigung sämmtlicher Muskelkerne eines Bandes eintreten kann, vermag ich jetzt nicht mehr sicher zu entscheiden.

Sowohl bei *Oikopleura cophocerca* wie bei *Oikopleura dioica* liegen die Kerne in der dorsalen und ventralen Reihe eines Muskelbandes nicht immer genau neben einander, und häufig stimmen sie auch innerhalb kleiner Strecken in der Anzahl nicht überein, so dass neben zwei oder drei Kernen in der einen Reihe drei oder vier in der anderen gelegen erscheinen. Schon in jungen Stadien machen sich diese Ungleichmäßigkeiten bemerklich, wie sich aus der Vergleichung der Fig. 55 u. 56 mit Fig. 57 ergiebt. Diese Lage-

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

verschiedenheiten erklären es, dass häufig eine ungerade Zahl Kerne sich zu einer Gruppe vereinigen, indem dorsal oder ventral ein Kern mehr oder weniger zu zählen ist.

Bei beiden eben genannten Oikopleuren fand ich nur auf jugendlicheren Stadien alle Muskelkerne vollkommen getrennt, ohne jede Verbindung unter einander, und ganz ähnlich verhält es sich nach Lohmann[1] bei *Oikopleura Vanhöffeni* Loh. In alten Thieren dürfte die Kernvereinigung vielleicht bei *Oikopleura cophocerca* sich vollständiger gestalten als bei *Oikopleura dioica*; immerhin ist es bei beiden oft nicht ausführbar, die den verschiedenen Kernen zugehörenden Theile scharf aus einander zu halten.

Der feinere histologische Bau der Muskelkerne der Oikopleuren stimmt nicht vollkommen mit dem oben für *Fritillaria* geschilderten Verhalten überein. Bei *Oikopleura dioica* bieten die noch unverzweigten Kerne in jugendlichen Stadien nichts Besonderes dar. Es lässt sich eine feine achromatische Kernmembran unterscheiden, und in der achromatischen Substanz sind gröbere und kleinere Chromatinkörner suspendirt. Einen besonderen Nucleolus vermochte ich nicht zu unterscheiden (Fig. 56). Je mehr sich die Kerne verzweigen, desto mehr schien mir die Membran als ein besonderes, von der achromatischen Substanz des Kerninneren unterscheidbares Gebilde zu schwinden (vgl. Fig. 34—37). In den feinen, fadenartig ausgezogenen Kernästen älterer Stadien liegen dann die chromatischen Körner entweder nur einzeln in einer Reihe hinter einander oder zu sehr wenigen neben einander (Fig. 38). Bei den in Rückbildung begriffenen Kernnetzen machte es mir dagegen zuweilen den Eindruck, als ob die Kernbruchstücke von einer besonderen, feinen Membran umschlossen wären, während die Chromatinkörnchen zu größeren oder kleineren unregelmäßigen Klümpchen sich zusammenballen.

Bei *Oikopleura velifera* (Fig. 44, Taf. XXII) und besonders bei *Oikopleura cophocerca*, bei der im vollentwickelten Thier ein bedeutend gröberes Kernnetzwerk vorhanden ist, schien mir dagegen jederzeit eine achromatische Kernmembran erkennbar zu sein, die auch in den feinen Querschnitten durch den Ruderschwanz deutlich hervortritt (Fig. 29, Taf. XXII). In der achromatischen Substanz, die die Chromatinkörnchen trägt, lässt sich an manchen Stellen eine

---

[1] Lohmann, Zoologische Ergebnisse der Grönlandexpedition. III. Die Appendicularien der Expedition. Bibliotheca Zoologica. Heft 20. 2. 1896.

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

ziemlich deutliche Längsfaserung nachweisen, die sich in die seitlich entspringenden Nebenbalken fortsetzt (Fig. 43, Taf. XXII).

Die Muskelzellen.

In meiner ersten Mittheilung, in der ich das Vorkommen von verzweigten Muskelkernen bei Appendicularien nachwies, glaubte ich annehmen zu können, dass so wie bei den Fritillarien auch bei den Oikopleuren jederseits nur eine einzige Kernreihe vorhanden wäre. Aus der oben gegebenen Darstellung geht jedoch hervor, dass diese Auffassung für *Oikopleura dioica* und *Oikopleura cophocerca* nicht zutreffend ist, denn bei diesen Formen besteht im ganzen Muskelbande — ausgenommen das äußerste Hinterende — eine doppelte Längsreihe von Kernen. Die Muskelbänder sind also hier nicht eine, sondern zwei Zellen breit, und die durch das Auftreten der Querlinien oder Querrupturen zur Erscheinung gelangenden »Muskelsegmente« können daher auch nicht aus einer Zelle bestehen, sondern müssen mindestens aus zweien sich zusammensetzen. Wie es sich in dieser Beziehung mit *Oikopleura spissa* (Fig. 45, Taf. XXIII) und *Oikopleura velifera* (Fig. 26, Taf. XXII) verhält, vermag ich nicht anzugeben, da mir jüngere Stadien, in denen das Kernnetzwerk erst in Bildung begriffen war, nicht zur Verfügung standen.

Die nach der Konservirung zumeist auftretenden Segmentgrenzen haben bei den von mir untersuchten Oikopleuren nicht immer die gleiche Ursache. Häufig sind sie, so wie bei *Fritillaria*, einfache dunkle Querlinien, die über den Fibrillen zickzackförmig im Sarkoplasma verlaufen. Es lässt sich unschwer feststellen, dass die an bestimmten Stellen regelmäßig auftretenden Querlinien nicht die Kerne durchsetzen, sondern genau zwischen zwei benachbarten Kernnetzen sowohl in der ventralen, wie in der dorsalen Reihe hindurchgehen, Damit das bei den oft sehr unregelmäßigen Kernformen möglich werde, verläuft die Linie oft unter weiten nach vorn oder hinten gerichteten Aus- und Einbuchtungen (Fig. 39, Taf. XXII, Fig. 46. Taf. XXIII). Schon dieser Verlauf deutet mit Sicherheit darauf hin, dass die Querlinien als die Grenzen zwischen zwei vorderen und hinteren Muskelzellen zu deuten seien. Zuweilen bemerkt man überdies, dass im Sarkoplasma der vorderen und hinteren Zellen Unterschiede in der Färbbarkeit auftreten, die namentlich an der Grenzlinie schärfer hervortreten können (Fig. 39). Es ist kaum anzunehmen, dass eine derartige Differenzirung innerhalb des Sarkoplasmas einer Zelle sich entwickeln möchte.

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

Sowohl bei *Oikopleura dioica* als auch *Oik. cophocerca* und *Oik. velifera* findet man gelegentlich an Stelle der einfachen Grenzlinien quer verlaufende Spalten im Sarkoplasma, unter welchen die Fibrillen, ohne irgend eine Störung zu erfahren, erhalten bleiben. Die Spalten erscheinen bei Flächenansicht der Muskelbänder als schmale weiße Querstreifen zwischen den verzweigten Kernen. Fig. 38, Taf. XXII zeigt einen Theil einer solchen Spalte von *Oikopleura dioica*, und in Fig. 44 sieht man die Verhältnisse auf einem lateral durch den Ruderschwanz von *Oikopleura velifera* geführten Längsschnitt.

Zumeist, und wie mir schien bei etwas länger dauernder Einwirkung der betreffenden Reagentien, machen sich die Segmentgrenzen auch durch Veränderungen in der Fibrillenschicht bemerkbar. Man kann unschwer eine kontinuirliche Reihe verschieden weit vorgeschrittener Störungen und Veränderungen im Verlauf der Fibrillen feststellen. In Fig. 42, Taf. XXII sieht man im Bereiche der Segmentgrenze einer *Oikopleura dioica* zwar noch alle Fibrillen erhalten, wenngleich sie beträchtlich dünner geworden sind und nicht mehr an allen Stellen die regelmäßige Querstreifung erkennen lassen. Überdies erscheint der gerade Verlauf dadurch gestört, dass in unregelmäßiger Weise dorsal oder ventral gerichtete Ausbuchtungen aufgetreten sind. In Fig. 41 findet man einzelne Fibrillen an dieser Stelle bereits zerrissen, während andere nur die eben beschriebenen Veränderungen erkennen lassen. Bei manchen Individuen kann an den Segmentgrenzen eine Ruptur sämmtlicher Längsfibrillen des Muskelbandes eintreten, und es hat dann den Anschein, als ob das Zerreißen durch starke, nach entgegengesetzten Richtungen wirkende Zugkräfte, denen die Fibrillen nicht Stand zu halten vermochten, verursacht worden wäre.

Diese quer durch die ganze Breite des Muskelbandes sich erstreckenden Trennungslinien oder Rupturen treten — von sofort zu erwähnenden Ausnahmen abgesehen — immer an ganz bestimmten Stellen auf. Bei *Oikopleura cophocerca* zerlegen in der Regel acht Rupturen jedes Muskelband in neun Segmente (Fig. 25, Taf. XXII). Häufig erscheint das letzte Segment durch eine in der nächsten Nachbarschaft des Chordaendes auftretende Querlinie noch einmal getheilt, so dass zehn Segmente gezählt werden können. Die Segmentgrenzen der beiden Muskelbänder eines Thieres liegen einander nicht immer so genau gegenüber, wie es in Fig. 25 zu sehen ist, und namentlich im hinteren Schwanzabschnitt finden sich oft beträchtlichere Verschiebungen. Sehr konstant in der Lage sind die vorderen Segment-

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

grenzen. Die erste liegt auf jeder Seite des Schwanzes stets im Bereich des ersten großen Caudalganglions (vgl. hier auch Fig. 46, Taf. XXIII), und die zweite und dritte sind zumeist so angeordnet, dass dem zweiten Segment außer dem Hintertheil des großen Caudalganglions noch zwei weitere kleinere, dem dritten Segment in der Regel drei Ganglien zukommen. In diesem Fall liegt dicht vor und hinter der zweiten Segmentgrenze je ein Ganglion, und es bedarf nur einer sehr geringen Verschiebung, sei es eines Ganglions, sei es der Segmentgrenzen, um eine Veränderung in der Vertheilung der Ganglien auf die Bereiche der einzelnen Muskelsegmente herbeizuführen. Liegen die zweiten Segmentgrenzen des linken und rechten Bandes nicht genau einander gegenüber, so findet sich dasselbe Ganglion auf der einen Seite im Bereich des zweiten, auf der anderen in dem des dritten Segmentes. Weiter hinten im Schwanze ist ein derartiges wechselndes Verhalten die Regel (vgl. Fig. 25).

Bei *Oikopleura velifera* zählt man zumeist zehn Abschnitte in jedem Muskelbande. Innerhalb des großen achten Abschnittes können aber wiederum ein oder auch zwei Querlinien auftreten und diesen in zwei oder drei kleinere zerlegen, so dass die Segmentzahl auf elf und zwölf steigt (vgl. Fig. 26, Taf. XXII, woselbst im Segment *VIII* die drei Theile *1*, *2*, *3* wahrzunehmen sind). Dazu kommt gelegentlich noch ein weiteres »Segment«, wenn der letzte Abschnitt (*X* in Fig. 26), wie es auch häufig bei *Oikopleura dioica* eintritt, durch eine hinter dem Chordaende auftretende Querlinie ebenfalls in zwei kleinere Theile zerlegt wird. So wie bei *Oikopleura cophocerca* ist die Lage der Segmentgrenzen im vorderen Schwanztheil ziemlich fest bestimmt. Die erste Grenzlinie liegt immer im Bereich des großen Caudalganglions, die dritte und vierte stehen so, dass in dem von ihnen umschlossenen vierten Segment stets drei eigenthümliche Ganglien (Fig. 30 und 31) angetroffen werden.

Schon aus dieser bestimmten Lage der Segmentgrenzen lässt sich schließen, dass die Trennungslinien und Rupturen nicht, wie Lefevre und Rankin annehmen, lediglich bedeutungslose Kunstprodukte seien, hervorgerufen durch die angewendeten Agentien. Dazu kommt, dass die Grenzen stets zwischen den Muskelzellkernen verlaufen, an den Stellen also, an welchen die einzelnen das Muskelband bildenden Zellen an einander stoßen müssen. Es liegt demnach durchaus kein Grund vor, die Segmentgrenzen für etwas Anderes zu halten als für Zellgrenzen. Wenn Rankin dem widerspricht, so ist es schwer in eine nähere Erörterung unserer abweichenden Auffassungen einzu-

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

treten, da nicht recht ersichtlich ist, worauf jener Einwand sich gründet. Aus den von Rankin gegebenen Abbildungen wenigstens lässt sich kein Beweis für seine Anschauung herleiten.

Da, wie oben ausgeführt wurde, bei den hier beschriebenen Oikopleuren nur im hintersten Schwanzende eine Kernreihe vorhanden ist, sonst aber überall zwei, könnte nur die letzte Segmentgrenze, so wie es durchweg bei *Fritillaria* der Fall ist, der Grenze zwischen zwei einfachen Zellen entsprechen. Erscheint das letzte Segment, wie z. B. in Fig. 25 und 26, Taf. XXII, von ansehnlicher Länge, indem es ein beträchtliches Stück vor dem Chordaende beginnt, so kann man es im Hinblick auf das in Fig. 49, Taf. XXIII gezeichnete Verhalten, mit Bestimmtheit einer aus wenigen Elementen bestehenden Zellreihe gleichwerthig betrachten. Da, wo hinter dem Chordaende noch eine weitere Segmentgrenze auftritt, wird durch diese die Terminalzelle des gesammten Muskelbandes als »Endsegment« abgegliedert. Dieses Endsegment der Oikopleuren hat demnach den gleichen Formwerth wie alle Muskelsegmente der *Fritillaria*. Dass zwischen den zwei oder vielleicht auch drei vorderen Zellen des großen letzten Segmentes (*IX* in Fig. 25, *X* in Fig. 26) in der Regel keine Rupturen oder Trennungslinien auftreten, scheint mir darauf zurückzuführen zu sein, dass hier die reicher verzweigten Kerne frühzeitig zu einem einheitlichen Kernnetzwerk sich zu verbinden beginnen (vgl. hier Fig. 49, Taf. XXIII), welches von »Segmentgrenzen« nicht mehr durchsetzt werden kann.

Während im hintersten Schwanzabschnitt das kleinste Muskelsegment nur aus einer Zelle bestehen kann, ist es weiter vorn, wo das Muskelband zwei Zellen breit erscheint, mindestens aus zwei Zellen, einer dorsalen und einer ventralen, zusammengesetzt. Dieses einfachste Verhalten tritt aber wohl nur dort ein, wo ein normales größeres Segment in mehrere kleinere aufgelöst wird, oder ein besonders kleines sich abtrennt (vgl. in Fig. 26 Abschnitt *VIII*). Auch dafür möchte ich als Ursache das Verhalten der Kernnetze ansehen: wenn nämlich nur zwei neben einander liegende Kerne in mehr oder minder innige Verbindung getreten sind und von den vorhergehenden und nachfolgenden derselben Reihe sich so unabhängig erhalten haben, dass sie von diesen durch eine vom Kernnetz nicht durchzogene Querzone im Sarkoplasma getrennt bleiben. In dieser kernfreien Sarkoplasmazone kann die eine Segmentgrenze bedeutende Ruptur leicht auftreten.

Weitaus die meisten Segmente der Oikopleuren bestehen aber

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

aus zahlreicheren Zellen, die — entsprechend der oben beschriebenen Anordnung der Muskelkerne — in zwei Reihen, einer dorsalen und ventralen, gelagert erscheinen. Zellgrenzen habe ich zwischen der ventralen und dorsalen Reihe nie mehr wahrnehmen können, und auch zwischen den vorderen und hinteren Zellen derselben Reihe fehlen sie im Bereiche eines jeden größeren Kernnetzwerkes, das durch Verbindung mehrerer (sechs bis acht) ursprünglich getrennten Kerne entstanden ist. Nur zwischen diesen Gruppen vereinigter Kerne können die ursprünglichen Zellgrenzen als Segmentgrenzen auftreten, sei es als einfache Querlinien oder als Rupturen (Fig. 48 und 51, Taf. XXIII). Die Segmentgrenzen sind also hier nicht nur, wie bei *Fritillaria*, Grenzen zwischen zwei, sondern zwischen vier Zellen, zwei vorderen und zwei hinteren.

Von diesen an ganz bestimmten Stellen auftretenden, die ganze Breite des Muskelbandes quer durchsetzenden Trennungslinien und Rupturen müssen andere Risse und Defekte wohl unterschieden werden, die regellos an allen beliebigen Stellen im Sarkoplasma und in der Fibrillenschicht auftauchen können. Man wird selten eine alte *Oikopleura cophocerca* finden, bei der nicht mindestens ein, in der Regel mehrere Defekte in der Schwanzmuskulatur zu beobachten wären. Auf bestimmt geformte Rupturen (Inselbildungen) hat bereits Lefevre aufmerksam gemacht, und Rankin weist auf solche neben den Segmentgrenzen auftretende Rupturen hin, um zu beweisen, dass auch jene Grenzen lediglich zufällige, durch die Reagentien künstlich hervorgerufene Bildungen seien. Im Besonderen führt er die unregelmäßigen Rupturen an, die nur durch einen Theil der Breite des Muskelbandes sich hindurch erstrecken und nur auf einer Seite des Schwanzes sich finden.

Solche unregelmäßig auftretende Querrupturen können auf die Sarkoplasmaschicht beschränkt erscheinen, so dass der Fibrillenverlauf in der Tiefe gar nicht oder doch nur sehr wenig merklich gestört wird, oder es erfolgt auch eine ganz ähnliche Dehiscenz der Fibrillen wie in den Segmentgrenzen. So besteht zwischen Segmentgrenzen und Rupturen oft eine auf den ersten Anblick besonders auffallend erscheinende Ähnlichkeit. Der wesentliche Gegensatz aber liegt darin, dass die accessorischen Rissstellen nicht zwischen den Kernnetzen auftreten, sondern an beliebigen Stellen diese durchsetzen. Dabei werden die Äste der verzweigten Kerne zumeist vollständig durchschnitten und getrennt; zuweilen bleiben aber auch einige Zweige vollständig

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

erhalten und durchsetzen dann die Rupturstellen, um die Zusammengehörigkeit des Kernnetzwerkes wenigstens theilweise noch zu erhalten (Fig. 40, Taf. XXII). In dem abgebildeten Falle verläuft die Ruptur so wie eine Segmentgrenze senkrecht zur Längsachse des Schwanzes, oft ist sie aber auch mehr oder minder schräg gestellt und unregelmäßig gekrümmt.

Vor Allem fallen aber die »Inselbildungen« im Muskelband auf. Es sind das kreisförmige oder länglich elliptische Rupturen, die ein vom übrigen Muskelband völlig abgetrenntes Mittelfeld umschließen. Oft sind diese Inseln nur sehr klein, 0,05—0,08 mm oder noch weniger im Durchmesser; zuweilen aber erlangen die längselliptischen in ihrer Längsachse eine Ausdehnung von über 1 mm und erstrecken sich dann weit über den Bereich eines Segmentes hinaus. In Fig. 32, Taf. XXII habe ich eine Inselbildung von *Oikopleura cophocerca* abgebildet, die desshalb besonders bemerkenswerth erscheint, weil das Centrum des hier nur sehr kleinen Mittelfeldes aufgelöst ist und, wie die Ringrupturstelle selbst, weder Fibrillen noch im Sarkoplasma ein Kernnetz erkennen lässt. Ich glaube, dass man diese Erscheinungen kaum anders als senile Degenerationsvorgänge wird auffassen können. In wie weit sie aber vielleicht doch erst direkt durch die Reagentienbehandlung hervorgerufen werden, vermag ich nicht zu bestimmen, da ich darauf hin früher lebendes Material nicht geprüft habe.

II. Das Nervensystem.

Eine ausführliche Darstellung des gesammten Baues des Nervensystems der Appendicularien giebt es bisher nicht, und auch ich bin hier nicht in der Lage, diese recht fühlbare Lücke in der zoologischen Litteratur ganz auszufüllen. Zur genauen Untersuchung des Nervensystems bedarf es einer reichlicheren Menge lebenden und in ganz bestimmter Weise konservirten Materials. Das seiner Zeit von mir zu anderen Zwecken gesammelte Material reicht daher in dieser Beziehung nicht ganz aus. Immerhin geben mir aber meine Präparate vollkommen hinreichenden Aufschluss über das Verhalten der Caudalganglien, über deren Bau und über deren Anordnung und Vertheilung in den einzelnen Muskelsegmenten. Damit sind wir in den Stand gesetzt, ein zweites wichtiges Moment, das als Beweis für das Vorkommen einer echten Segmentirung bei den Appendicularien angeführt wurde, eingehend zu prüfen. Die Frage nach dem Ursprung, Verlauf und der Endigung der peripheren Nerven bleibt hier uner-

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

örtert, da ich sie in befriedigender Weise an meinem Material nicht zu beantworten vermochte.

Die Ganglien im Schwanznervenstrang hat zuerst Huxley[1] richtig als »ganglionähnliche Anschwellungen des Nervenstranges« gedeutet und namentlich das erste größere zutreffend beschrieben. Zehn Jahre später erwähnt Kowalevsky[2], dass Nogin im Appendicularienschwanz eine Reihe paariger Ganglien beobachtet hätte. Fol anerkennt aber nur das vorderste große Caudalganglion als ein aus Ganglienzellen zusammengesetztes Organ, während er die hinteren, von denen er 20 bis 40 zählen konnte, nur als einfache Anschwellungen des Faserstranges deutet, die nicht den Werth von Zellen besitzen. Dem gegenüber hat Ussow[3] durch eine Reihe vorzüglicher Abbildungen bewiesen, dass die angeblichen Anschwellungen in der That aus Ganglienzellen bestehen, und es ist wohl nur dem Umstand, dass er seine Untersuchungen in russischer Sprache veröffentlichte, zuzuschreiben, dass seine Angaben keine Anerkennung und Verbreitung gefunden haben. Ussow beschreibt 10 bis 18 dem Caudalstrang aufliegende Ganglien.

Erst nachdem Langerhans die Lehre vom segmentalen Bau des Appendicularienschwanzes im Jahre 1877 begründet hatte, legte man dem Vorkommen und der Vertheilung der Caudalganglien größere Bedeutung bei. Es verdient aber als besonders bemerkenswerth hervorgehoben zu werden, dass Langerhans selbst durchaus keine streng segmentale Anordnung der Ganglien im Schwanze festzustellen vermochte, vielmehr ausdrücklich erwähnt, dass diese ganz unregelmäßig auf die einzelnen Abschnitte des Muskelbandes vertheilt seien. Für *Oikopleura velifera* im Besonderen giebt er das folgende Verhalten an:

I.	Muskelplatte	großes Caudalganglion.
II.	»	meist kein Ganglion, selten drei kleine.
III.	»	meist ein Ganglion.
IV.	»	drei Ganglien.
V.	»	ein bis drei Ganglien.
VI.	»	drei bis vier Ganglien.
VII.	»	drei Ganglien.

---

[1] Huxley, Further Observations on the Structure of Appendicularia flabellum (Chamisso). Quart. Journ. Microsc. Scienc. Vol. IV. p. 181. 1856.

[2] Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. Scienc. St. Pétersbourg. VII. Sér. T. X. No. 15. p. 13. 1866.

[3] Ussow, Beiträge zur Kenntnis der Organisation der Tunicaten. Mém. Société Scienc. natur. de Moscou. T. XVIII. 1876.

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

VIII. Muskelplatte zwei oder vier Ganglien.
IX. u. X. » je ein Ganglion.

Regelmäßig dagegen sollen aus dem caudalen Faserstrang — nicht aus den Ganglien — paarige motorische Nerven entspringen und je eine Muskelplatte versorgen; nur vom fünften oder sechsten Segment an wird die Symmetrie dadurch gestört, dass die Nerven der rechten und linken Seite nicht mehr genau einander gegenüber entspringen. Später fügt Langerhans[1] noch hinzu, dass er nur acht derartige Nervenpaare im Schwanze beobachtet hätte; bei Oikopleuren seien sie im Bereiche der beiden letzten, bei *Fritillaria formica* im achten und neunten Muskelsegment nicht nachweisbar gewesen[2].

Von allen späteren Beobachtern hat meines Wissens nur Ray Lankester in der bereits oben erwähnten Mittheilung eine mit den Muskelsegmenten genau übereinstimmende Gliederung des Caudalnervenstrangs in Ganglien behauptet, indem er bei *Fritillaria furcata* sieben Schwanzganglien, eines in jedem Myomer, zählte.

1. Die Caudalganglien der Fritillaria.

So wenig es sich oben bestätigt hat, dass bei *Fritillaria furcata* sieben Muskelsegmente vorkommen, so wenig finden sich auch sieben regelmäßig vertheilte Schwanzganglien. Es ist allerdings richtig, dass — namentlich im vorderen Theil des Ruderorgans — sog. Muskelsegmente vorkommen, in deren Bereich ein Ganglion liegt, und man wird bei Betrachtung der Figuren 1 und 2 auf Tafel XXI mehrere solcher Abschnitte leicht auffinden (*II*, *III* und *IV* in Fig. 2). Findet sich außer dem Ganglion noch ein Chordakern im Bereiche einer Muskelzelle, so hat es bei rascher Betrachtung freilich den Anschein, als ob hier eine in allen Organen durchaus sich entsprechende Gliederung vorhanden sein möchte. Ich halte es daher auch für wahrscheinlich, dass Ray Lankester einen oder den anderen dieser kleineren Schwanzabschnitte beobachtet, das Ergebnis aber verallgemeinert und auf alle Theile des Schwanzes übertragen habe. Allerdings bleibt selbst dadurch die von Ray Lankester angenommene Siebenzahl unerklärt.

Im Bereiche der ersten Schwanzmuskelzelle fällt sofort ein

---

[1] Langerhans, Über Madeiras Appendicularien. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. p. 144. 1880.

[2] Vgl. über die Kontroversen, die über den Verlauf und die Bedeutung der peripheren Schwanznerven herrschen, meine Darstellung in »Tunicaten«. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs.

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

Caudalganglion auf, das an Größe alle anderen weit übertrifft. Es besteht aus einer größeren Anzahl verhältnismäßig großer Ganglienzellen, denen einige wenige beträchtlich kleinere vorgelagert sind (Fig. 7, Taf. XXI). Das ganze Ganglion erscheint mehr birnähnlich als spindelförmig; das verdickte Ende ist nach vorn gerichtet, während das Hinterende sich zuspitzt und füglich in eine kleinere Ganglienzelle ausläuft. Dieses Ganglion pflegt man das erste zu nennen; fast immer findet sich aber in einer beträchtlicheren Entfernung von ihm, ganz nahe dem vordersten Schwanzende, eine kleine Ganglienzelle (g_0 in Fig. 7 und Fig. 1), die man nach der bei Appendicularien üblichen Auffassung als erstes einzelliges Ganglion bezeichnen müsste.

Im Bereiche der zweiten Muskelzellen liegt in der Regel ein zweizelliges Ganglion, eine Ganglienzelle rechts, die andere links am Nervenstrange (Fig. 8). Zuweilen rücken aber die Zellen so weit aus einander, dass der sie trennende Zwischenraum $^1/_3$ der Länge der zweiten Muskelzelle betragen kann und es dann fast richtiger erscheinen möchte, nicht nur ein mehrzelliges Ganglion, sondern zwei einzellige zu zählen (Fig. 2).

Die beiden folgenden Ganglien bestehen gewöhnlich aus drei Zellen und liegen jedes zwischen dem dritten resp. vierten Paar Muskelzellen. Die Größe und die Anordnung der einzelnen Zellen zum Ganglion zeigen zahlreiche individuelle Verschiedenheiten (vgl. Fig. 9 und 10). Das hintere Ganglion (g_4) liegt zumeist dem Hinterende der vierten Muskelzelle sehr nahe und kann zuweilen, zumal wenn die Muskelzellenden rechts und links erheblich verschieden weit nach hinten reichen, auf der einen Seite ganz im Bereich des fünften Muskelelements gelagert sein. Diesen Fall ausgenommen fand ich im fünften Segment kein Ganglion.

Dagegen liegen im sechsten Segment fast immer zwei zweizellige Ganglien, das hintere davon in der Regel durch besonders kleine Zellen ausgezeichnet (Fig. 11 und 12). So wie im Ganglion des zweiten Muskelzellpaares können auch hier die im typischen Fall neben einander liegenden Zellen mehr oder minder weit aus einander rücken.

Die größten Mannigfaltigkeiten zeigt jedoch das folgende Ganglion sowohl in seinem Bau als seiner Lage. Fast stets besteht es zwar aus sechs, selten aus fünf Zellen; deren Anordnung aber zeigt beträchtliche Verschiedenheiten. Als typisch dürfte wohl das Verhalten anzusehen sein, das durch eine symmetrische Stellung der sechs Ganglienzellen in drei auf einander folgende Paare ausgezeichnet ist (Fig. 13 *A*). In diesem

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

Fall liegen zumeist alle Zellen ziemlich dicht hinter einander; zuweilen finden sich aber auch die Paare weiter von einander entfernt. In vielen Fällen verschieben sich die paarweise neben einander liegenden Zellen so weit, dass sie hinter einander zu liegen kommen. Am häufigsten beobachtet man das im vordersten Zellpaar (Fig. 13 *B*), zuweilen auch im zweiten oder dritten, und endlich findet sich das auch bei allen gleichzeitig, so dass an Stelle eines etwas kompakteren Ganglions sechs in einer Reihe hinter einander liegende Zellen angetroffen werden (Fig. 13 *C*). Dabei können einzelne Zellen sich so weit nach vorn oder hinten verschieben, dass sie von den benachbarten durch weite, die Länge einer Ganglienzelle um ein Mehrfaches übertreffende Zwischenräume getrennt werden. So wie in den schon oben erwähnten Fällen würde man auch hier, ohne Kenntnis aller die Extreme verbindenden Zwischenstadien, kaum die Reihe Ganglienzellen zu einem Ganglion zusammenfassen.

Schon diese Verschiedenheiten des Baues, die gelegentlich zu einer Streckung des Ganglions auf das Dreifache der Länge führen, bedingen es, dass in den Lagebeziehungen zu den Muskelzellen weitgehende individuelle Unterschiede vorhanden sein müssen. Während ich im siebenten Segment niemals ein Ganglion beobachtete, liegt in dem folgenden das eben beschriebene entweder ganz oder doch mindestens zum Theil. Da gerade an diesen Stellen die Muskelzellen der rechten und linken Seite nicht genau einander gegenüber liegen, sondern recht verschieden weit nach hinten und vorn reichen, kann, so wie wir es bei manchen vorderen Ganglien fanden, auch hier der Nervenknoten trotz seiner größeren Ausdehnung rechts ganz in den Bereich des achten, links des neunten Segmentes fallen (Fig. 1). Da, wo das Ganglion bei einreihiger Zellanordnung über eine größere Strecke sich hinzieht, kann es auf einer Seite (Fig. 13 *C*) oder auch auf beiden von je zwei Muskelzellen begrenzt sein.

Das letzte Ganglion findet sich stets dem Chordaende nahe, zwischen den zehnten Muskelzellen und besteht zumeist aus zwei ziemlich kleinen Ganglienzellen (Fig. 14).

Alle Ganglienzellen im Schwanz zeigen die bekannten typischen Verhältnisse. Die kleinsten sind zumeist bipolar; die größeren besitzen oft Fortsätze, die sich leicht bis zur Endigung am Muskel verfolgen lassen. Die Kerne sind bläschenförmig und in den kleinsten Ganglienzellen natürlich von außerordentlicher Kleinheit; stets sind sie alle strukturirt, mit deutlichem Nucleolus und mit achroma-

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

tischem Gerüstwerk versehen, niemals, wie RANKIN behauptet, vollkommen homogen (vgl. hier Fig. 7—18, Taf. XXI).

Im großen Caudalganglion liegen die Ganglienzellen im Wesentlichen in einer Schicht peripher um die sehr spärliche Fasersubstanz angeordnet. Nur hin und wieder erscheint im vorderen verdickten Abschnitt eine oder die andere Zelle nach innen zu so verschoben und zwischen die Nachbarzellen eingekeilt, dass es den Anschein hat, als ob sie überhaupt nicht bis zur Peripherie reichen könnte. Während man hier acht und mehr Ganglienzellen auf einem Durchschnitt findet (Fig. 15), sieht man weiter hinten im Ganglion nur drei bis vier (Fig. 16) und füglich eine dem Faserstrang aufliegende Zelle.

In allen hinteren Schwanzganglien der *Fritillaria* liegen höchstens zwei Zellen neben einander. In den Querschnitten sieht man diese Zellen dem Nervenfaserstrang auf- und anliegen, so dass bei hinreichender Größe der Ganglienzellen die Fasern zwischen ihnen eingeschlossen erscheinen können (Fig. 17 und 18).

Der caudale Nervenfaserstrang ist bei *Fritillaria* sehr fein und besteht aus nur wenigen feinsten, längsverlaufenden Fibrillen, die bei der Präparation sehr leicht mit einander verquellen und daher nicht leicht aus einander zu halten sind. Wie schon LEUCKART[1] ganz richtig beobachtet hat, wird »die streifige Masse des Nervenstammes« von einer Scheide umhüllt. Bei unserer *Fritillaria* ist sie außerordentlich zart und fein (Fig. 19); bei *Oikopleura cophocerca* dagegen, bei der das gesammte Nervensystem viel umfangreicher entwickelt ist, erscheint sie als eine deutliche doppelt kontourirte Scheide. Ich glaube, dass sich daraus auch die Beschreibungen FOL's für Oikopleuren und CHUN's[2] für *Megalocercus* verstehen lassen, die den Hauptnervenstamm als eine Röhre darstellen, die ein deutliches Lumen umschließe.

2. Die Caudalganglien der Oikopleuren.

Das Schwanz-Nervensystem der Oikopleuren zeigt gegenüber dem für Fritillarien geschilderten Verhalten keine wesentlichen Gegensätze, nur dass es, wenigstens bei den größeren Formen, einen höheren Grad der Ausbildung erreicht.

Die Zahl der gesonderten Ganglien ist beträchtlich größer als bei *Fritillaria* und kann, wie schon FOL wusste, bis auf 40 und

[1] LEUCKART, Zoologische Untersuchungen. 2. Heft. p. 85.

[2] CHUN, Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Bibliotheca Zoolog. Heft 1. 1888.

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

mehr steigen. Die Vertheilung auf die einzelnen Segmente zeigt noch weitgehendere Verschiedenheiten, als wir sie oben kennen gelernt haben. Das große Caudalganglion liegt in der Regel so, dass es in den Bereich der beiden ersten Segmente fällt. Es setzt sich bei den verschiedenen Arten aus einer sehr wechselnden Zahl Zellen zusammen, die bei den großen Formen recht ansehnlich werden kann. Eben so wenig wie bei *Fritillaria* ist dieses Ganglion das erste des Schwanzes, sondern weiter vorn liegen noch ein oder mehrere kleinere, die sich zumeist nur aus sehr wenigen, zum Theil auch nur aus einer Zelle aufbauen (Fig. 1 und 2). Neben den Unterschieden, die verschiedene Arten hierin erkennen lassen, kommen auch individuelle Variationen vor.

Da die Zahl der Ganglien die der Segmente beträchtlich übertrifft, müssen sich im Bereiche eines jeden der letzteren mehrere Nervenknoten finden. Gewöhnlich zählt man bei *Oikopleura cophocerca* zwei, drei oder auch vier; bei *Oikopleura velifera*, bei der die Gesammtzahl der Ganglien geringer ist, fast stets nur zwei oder drei und ganz ausnahmsweise vier. Das von mir in Fig. 26, Taf. XXII gezeichnete Verhalten stimmt mit der oben erwähnten Darstellung von Langerhans nicht genau überein, denn ich finde die Ganglienzahl etwas größer. Abgesehen davon, dass Langerhans das vorderste kleine Caudalganglion des 1. Segments nicht bemerkt hat, scheinen ihm auch weiter hinten einige entgangen zu sein. Übrigens lässt sich auch mit der oben mitgetheilten kleinen Tabelle nur schwer in Einklang bringen, wenn Langerhans später die Gesammtzahl der Schwanzganglien bei *Oikopleura velifera* auf 12—16 angiebt. Ich konnte wenigstens stets eine größere Anzahl zählen. Allerdings begegnen wir bei den Oikopleuren den gleichen Schwierigkeiten, die wir bei *Fritillaria* fanden, wenn wir die Zahl der Ganglien feststellen wollten. Denn sehr häufig rücken die Zellen, die bei dem einen Individuum zu einem kompakteren Ganglion verbunden erscheinen, bei einem anderen so weit aus einander, dass es kaum noch angeht, sie zu einem Nervenknoten zusammenzufassen. Bei der genauen Durchsicht der Figuren 25 und 26 wird man sich davon leicht überzeugen können. In den beiden in Fig. 48 und 51 gezeichneten Segmenten von *Oikopleura cophocerca* wird sich, wenn man nicht jede der kleinen Zellen oder Zellenpaare besonders zählen will, ebenfalls schwer eine jeden Widerspruch ausschließende Ganglienzahl feststellen lassen. Nicht anders liegt es bei *Oikopleura spissa* (Fig. 45) und den verschiedenen älteren und jüngeren Indivi-

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

duen der *Oikopleura dioica*, wie die Vergleichung der Figuren 50, 54—57, Taf. XXIII sofort ergiebt. Auch bei solchen Verhältnissen, die Fig. 44, Taf. XXII für *Oikopleura velifera* zeigt, wird nicht ein Jeder sich entschließen wollen, alle Ganglienzellenpaare, die das Bild erkennen lässt, kurzweg nur als ein einziges Ganglion zusammenzufassen, zumal hier die vorderen und hinteren Zellenpaare im Bereiche verschiedener Segmente gelegen sind.

Zuweilen erhält man allerdings durch Vergleichung verschiedener Individuen ganz zuverlässige Anhaltspunkte darüber, wie viel Ganglien zu zählen seien. So finden sich bei *Oikopleura velifera* im vierten Segment in der Regel drei Ganglien, deren jedes sich aus vier Zellen in ganz symmetrischer Weise zusammensetzt, indem immer ein Paar großer und kleiner Ganglienzellen zu einer Gruppe sich vereinigt zeigen. In den beiden vorderen Ganglien liegen die großen Elemente vor den kleineren, im hintersten ist es umgekehrt (Fig. 30, Taf. XXII). Oft rücken auch hier die einzelnen Ganglienzellen mehr oder minder weit aus einander, und es treten überdies Störungen der Art auf, dass an Stelle eines Paares kleiner eine einzige größere Ganglienzelle liegt (Fig. 31). Da sich bei der Vergleichung zahlreicher Individuen zwischen den Extremen alle Übergangsformen auffinden lassen, wird man wohl stets diesem Segment drei Ganglien zuerkennen müssen, auch da, wo die Dissociation der Ganglien sehr weit vorgeschritten ist.

Wahrscheinlich würde auch in manchen anderen Fällen, in denen die Zählung der Ganglien unsicher erscheint, durch Vergleichung zahlreicher Individuen und Feststellung der individuellen Variationsgrenzen Gewissheit zu erlangen sein. Allein es ist nicht immer möglich, das nothwendige Vergleichsmaterial zu beschaffen, und in vielen Fällen würde trotzdem — wie wir ja auch oben für gewisse Regionen des Caudalstranges bei *Fritillaria* feststellen konnten — der Zweifel bestehen, ob sich nicht ein Ganglion in der That auch in mehrere auflösen könne, die jedes für sich besonders gezählt werden müssten.

So wenig wie die Zahl der Ganglien, sind auch deren Lagebeziehungen zu den Muskelsegmenten stets an allen Stellen unveränderlich. Indem sowohl die Ganglien als auch die Segmentgrenzen nach vorn oder nach hinten zu sich verschieben können, gehört dasselbe Ganglion zuweilen in dem einen Thier diesem in dem anderen dem benachbarten Segment an. Da, wo die Segmentgrenzen rechts und links sich nicht genau gegenüber liegen, beobachtet man die

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

gleiche Erscheinung wie bei *Fritillaria*, dass nämlich dasselbe Ganglion auf der rechten und linken Seite von verschiedenen Muskelsegmenten begrenzt wird.

Das histologische Verhalten der Ganglienzellen und des Nervenfaserstranges ist das gleiche wie bei *Fritillaria*. Bei den großen Oikopleuren sind die Ganglienzellen im Allgemeinen vielleicht etwas größer und namentlich die Kerne deutlicher strukturirt; die die Nervenfasern umhüllende Membran ist — worauf oben schon hingewiesen worden ist — stärker entwickelt und deutlich doppelt kontourirt.

Das geschilderte schwankende Verhalten der Caudalganglien aller Appendicularien, die ungleichmäßige Vertheilung auf die einzelnen Muskelabschnitte und die Auflösung mancher Ganglien in einzelne Gruppen oder sogar in eine Zellreihe, deren Elemente sich nicht einmal mehr berühren, müsste in der ontogenetischen Entwicklung eine genügende Erklärung finden. Da aber jüngere Entwicklungsstadien von Appendicularien bisher so gut wie ganz unbekannt sind, bleibt nur der Weg, aus der Embryologie der Ascidien Rückschlüsse zu ziehen. Danach aber dürfte es kaum einem Zweifel unterliegen, dass entwicklungsgeschichtlich alle Caudalganglienzellen der Appendicularien aus einem zelligen primären Nervenrohr hervorgegangen sein müssen, das allerdings bisher durch direkte Beobachtung nicht nachgewiesen worden ist. Im Appendicularienrumpf bleiben die Zellen nur im Bereiche des Gehirnganglions bestehen, und wahrscheinlich dürfte auch die Otolithenblase und so wie bei den Ascidien die Flimmergrube aus dem primären Nervenrohr hervorgehen; im Verlaufe aber des Hauptnervenstranges fehlen im ausgebildeten Zustand, wie es scheint überall, zwischen Gehirn und erstem Caudalganglion nervöse zellige Elemente durchaus. Es sind demnach im Rumpfe alle Zellen des Nervenrohres, in so fern sie nicht theilweise vielleicht resorbirt worden sein sollten, zur Bildung des Gehirns und der benachbarten Organe zusammengetreten, nachdem sie sich vom Nervenfaserstrang zurückgezogen haben.

Im Ruderschwanz der Appendicularien entwickeln sich aus den Zellen des Nervenrohres die Ganglienzellen. Im Larvenschwanz der Ascidien werden bekanntlich während der Metamorphose alle Zellen des primären Nervenrohres resorbirt. Im Appendicularienschwanz scheint eine Rückbildung von solchen Zellen überhaupt nicht vorzukommen, wenigstens liegen keine Gründe vor, sie anzunehmen,

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

und es dürften sämmtliche Elemente bei der Entwicklung des Caudalstranges zu Ganglienzellen werden. Bei dieser Umwandlung erfolgen Lageveränderungen der Zellen. Denn während sich im Nervenrohr in gleichmäßiger Weise die Elemente an einander reihen, gruppiren sich die Ganglienzellen nach Ausbildung des Faserstranges in unregelmäßiger und wechselnder Weise zu Ganglien. Dabei können, wie es scheint bei allen Arten, vereinzelte Zellen auf dem Nervenstrang an verschiedenen Stellen liegen bleiben.

Danach wird es vielleicht zweifelhaft erscheinen können, ob man überhaupt, wie es z. B. oben p. 389 bei der Darstellung des verschiedenen Verhaltens der Ganglien im vierten Segment der *Oikopleura velifera* geschehen ist, von einer Auflösung der Ganglien sprechen dürfe, wenn Ganglienzellen mehr oder minder ungeordnet dem Faserstrang aufliegen, ohne zu einer Gruppe inniger verbunden zu sein. In der That bin ich auch geneigt, alle die erwähnten Verschiedenheiten im Verhalten des Nervensystems nur dadurch zu erklären, dass die Differenzirung zu einem eine bestimmte Anzahl gesonderter Ganglien tragenden Faserstrang auf verschiedenen Entwicklungsstufen stehen bleibt. Eine typisch segmentale Gliederung des Nervensystems ist bei keiner der von mir untersuchten Appendicularien bereits erreicht, und selbst die verschiedenen Individuen einer Art erweisen sich in Bezug auf diese Entwicklung verschieden weit vorgeschritten.

Zur Annahme, dass ursprünglich bei den Appendicularien eine schärfer ausgeprägte Segmentation des Nervensystems bereits vorhanden gewesen, später aber wieder verloren gegangen sei, scheint mir jede Grundlage zu fehlen. Von Wichtigkeit ist jedenfalls das Ergebnis, zu dem die direkte Beobachtung mit Sicherheit uns führt, dass bei keiner *Fritillaria* und *Oikopleura* die Zahl der Ganglien und Muskelsegmente übereinstimmt. Im Bereiche jedes aus zahlreicheren Zellen sich zusammensetzenden Muskelabschnittes der Oikopleuren finden sich auch mehrere Ganglien, aber deren Zahl ist keineswegs stets ganz fest bestimmt, sondern vorn und hinten sowie auch bei verschiedenen Individuen verschieden. Auch in solchen Segmenten, in denen keine isolirten Ganglienzellen vorkommen, sondern alle Elemente zu mehrzelligen Ganglien fest verbunden sind, finden sich derartige Verschiedenheiten.

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

III. Zusammenfassung und Schlussfolgerungen.

Die vorliegende Untersuchung hat ergeben, dass der Bau und das Verhalten der Muskulatur und des Nervensystems im Ruderschwanze der Fritillarien und Oikopleuren im Wesentlichen übereinstimmen, und das Gleiche gilt auch von den anderen bisher bekannt gewordenen Gattungen der Appendicularien.

Überall stellt das Muskelband eine einschichtige frei in der primären Leibeshöhle liegende Zellplatte dar, die bei Fritillarien sich lediglich aus zehn großen in einer Reihe hinter einander angeordneten Muskelzellen aufbaut, bei den meisten Oikopleuren dagegen, mit Ausnahme des äußersten Hinterendes, zwei Zellen breit ist. Die zehn Segmente entsprechen daher bei *Fritillaria* den zehn Muskelzellen; die Segmentgrenzen sind einfache Zellgrenzen. Bei den Oikopleuren besteht aber jedes Segment aus mehreren, im einfachsten Fall aus zwei neben einander liegenden Zellen, deren Kerne zumeist zu einem Kernnetzwerk mehr oder minder innig verwachsen sind; die Segmentgrenzen sind daher die Grenzen zwischen einem vorderen und hinteren Zellenpaar.

Bei allen Appendicularien zeigt der caudale Nervenfaserstrang eine Reihe gangliöser Anschwellungen, die aus einer sehr wechselnden Zahl von Ganglienzellen bestehen, zuweilen nur aus einer einzigen. Die Feststellung der Ganglienzahl bietet häufig desshalb Schwierigkeiten, weil es sich bei gewissen Anordnungen der Ganglienzellen nicht sicher entscheiden lässt, welche von den etwas weiter zerstreuten Elementen zu einem Nervenknoten gehören.

Bei *Fritillaria* findet sich an mehreren Stellen des Schwanzes im Bereiche einer Muskelzelle auch ein Ganglion, und da zuweilen auf derselben Strecke nur ein Chordakern liegt, wird der Eindruck einer sehr regelmäßigen segmentalen Gliederung hervorgerufen (Fig. 2). Das Segment besteht demnach aus einem Ganglion, einer Chordazelle und auf jeder Seite aus einer Muskelzelle. Doch findet sich dieses Verhalten niemals auf der ganzen Länge des Schwanzes, sondern stets nur streckenweise. Die Gesammtzahl der Ganglien und Muskelabschnitte stimmt nicht überein.

In noch erhöhtem Maße ist das bei den Oikopleuren der Fall, bei denen im Bereiche von annähernd zehn Muskelsegmenten ungefähr die drei bis vierfache Ganglienzahl zu finden ist. Auch in den einzelnen Segmenten ist die Zahl der Ganglien verschieden, und eben so kommen individuelle Schwankungen in den gleichwerthigen

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

Segmenten vor. Auch wenn man in der Erwägung, dass bei *Fritillaria* zuweilen im Bereiche einer Muskelzelle ein Ganglion liegt und bei den Oikopleuren das Muskelsegment aus zahlreicheren Zellen sich zusammensetzt, die Zahl der Ganglien einer *Oikopleura* mit der der Muskelzellen oder Muskelzellpaare vergleicht, gelangt man höchstens zu einer nur ganz annäherungsweisen, niemals zu einer vollständigen Übereinstimmung.

Es entspricht daher durchaus nicht dem thatsächlichen Verhalten, wenn Gegenbaur behauptet: »Bei den *Appendicularien*, deren Schwanz bestehen bleibt, nimmt diese zu einer breiten bandartigen Masse gestaltete Muskulatur allmählich einen metameren Charakter an. Solcher scharf abgegrenzter Myomeren sind zehn bei Oikopleura und Fritillaria unterschieden (Langerhans). Jedes Myomer korrespondirt mit einem der Ganglien, welche aus der Fortsetzung des Centralnervensystems auf die Länge des Schwanzes entstanden sind, und empfängt von daher einen Nerv.« (Vgl. Anatomie der Wirbelthiere p. 604.) Wie hier ausführlich von mir dargethan wurde, besteht nirgends eine derartige Übereinstimmung zwischen der Gliederung des Nervensystems und der Muskulatur.

In allen diesen wichtigen Zügen stimmen die am einfachsten und komplicirtesten gebauten Appendicularien, die daraufhin bisher überhaupt untersucht worden sind, vollkommen überein. Es ist freilich nicht unwahrscheinlich, dass die von der deutschen Tiefseeexpedition erbeuteten riesigen Appendicularien, deren Ruderschwanz 9 cm misst, noch verwickeltere Verhältnisse darbieten werden[1]. Ich glaube aber nicht, dass der Bau dieser großen Formen von dem geschilderten typischen Verhalten in wesentlichen Zügen abweichen werde.

Als eine der wichtigsten allen Appendicularien gemeinsame Eigenthümlichkeit im Bau der Muskulatur betrachte ich die, dass das ge-

---

[1] Über diese Appendicularien liegt bislang nur der kurze Bericht Chun's vor: »Unter den in der letzten Zeit« (auf der Fahrt Kamerun — Kap) »erbeuteten pelagischen Tiefsee-Organismen sei speciell noch einer Appendicularie gedacht. Die bisher bekannten Vertreter dieser Ordnung besitzen mikroskopische Größe mit Ausnahme einer relativ großen Art, die früherhin in den tieferen Schichten des Mittelmeeres nachgewiesen wurde. Die letztere ist ein Zwerg im Vergleich mit den neuerdings erbeuteten Riesenformen, deren Körper Nussgröße aufweist und deren mit einer Rückensaite (sie besitzt die Dicke der Rückensaite von Neunaugen) ausgestatteter Ruderschwanz eine Länge von 9 cm erreicht.« (Die Deutsche Tiefsee-Expedition. 1898/1899. Sonderabdr. aus der Zeitschr. der Gesellsch. für Erdkunde Berlin. 1899. Bd. XXXIV. p. 17.)

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

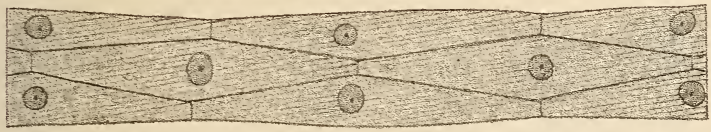
sammte Muskelband auf jeder Seite nur eine einschichtige Zellplatte darstellt, die ganz in der primären Leibeshöhle liegt und kein Enterocoel begrenzt. Das gesammte Mesoderm des Schwanzes wird durch diese beiden Muskelzellplatten gebildet; nur bei einigen Formen finden sich überdies einzelne oder in Gruppen angeordnete Mesenchymzellen, die man Subchordalzellen genannt hat. Es fehlt daher allen Appendicularien durchaus ein der enterocoelen Leibeshöhle der Vertebraten vergleichbarer Raum und die Sonderung des Mesoderms in ein äußeres und inneres Blatt. Es ist nicht die geringste Aussicht vorhanden, dass wir, wenn die Entwicklung der Appendicularien erforscht sein wird, auf frühen embryonalen Stadien auch nur Andeutungen einer sekundären Leibeshöhle antreffen werden.

Dieser Gegensatz im Verhalten des Coeloms und des Mesoderms bei Vertebraten und Copelaten scheint mir ein so bedeutungsvoller zu sein, dass sich dadurch der Versuch von vorn herein verbietet, die einzelnen Abschnitte im Ruderschwanz der Appendicularien mit den Ursegmenten des Amphioxus und der übrigen Wirbelthiere zu homologisiren. Jedenfalls ist es unzutreffend, wenn Gegenbaur der oben (p. 393) bereits angeführten Beschreibung des Baues des Appendicularienschwanzes hinzufügt: »In der Gesammtheit dieser Einrichtungen bieten die Organe eine in allen Hauptzügen mit dem Verhalten der niedersten Zustände der Wirbelthiere übereinstimmende Disposition.«

Ich kann demnach in den einzelnen Abschnitten der Schwanzmuskulatur der Appendicularien keine echten, den Ursegmenten oder Urwirbeln der Vertebraten vergleichbaren Myomere erblicken. Jedes Muskelband bildet vielmehr ein durchaus einheitliches, ungetheiltes und daher unsegmentirtes Organ. Das beweist schon der im lebenden Thiere stets kontinuirliche durch die ganze Schwanzlänge sich hindurch erstreckende Verlauf der Fibrillen. Das Auftreten der Quergrenzen, das eine Gliederung vortäuscht, ist ursächlich bedingt durch die Anordnung der Muskelzellen in einer oder zwei Reihen und dadurch, dass entweder nur die Zellgrenzen nach Anwendung geeigneter Reagentien sichtbar werden oder der Fibrillenverlauf in Folge der Behandlung eine Störung erfährt. Bei den Ascidienlarven, bei denen das Muskelband drei Zellen breit ist und die spindelähnlichen Elemente so angeordnet sind, dass die Zellenden der mittleren Reihe in denselben Querebenen liegen, wie die Zellmitten der dorsalen und ventralen Reihe, fehlt auch die segmentale Gliederung der Muskulatur (vgl. die nebenstehende Textfigur). Eben so wenig ist auch im Nervensystem der Ascidienlarven bisher

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

eine echte Gliederung nachgewiesen worden, obwohl sich mehrfach in der Litteratur die Angabe findet, dass schon längst durch Kupffer dafür der Beweis erbracht worden sei. Indessen hat Kupffer[1] bei der Larve der *Ascidia mentula* lediglich im vordersten Schwanzabschnitt drei Paar flache Fibrillenbündel aus dem Nervenrohr austreten sehen. Die Entfernung zwischen dem ersten und zweiten und diesem und



Seitliche Ansicht des Muskelbandes einer *Clavelina lepadiformis*. Nur die äußeren Fibrillen sind eingezeichnet worden; sie werden von den basalen im spitzen Winkel gekreuzt.

dem dritten Paar war nur unbedeutend verschieden. Segmental angeordnete Ganglien wurden überhaupt nicht beobachtet.

Wenn sich nun auch nirgends bei den Tunicaten eine mit den Vertebraten übereinstimmende Myomerie und Neuromerie findet, bleibt doch noch die Möglichkeit bestehen, dass das Verhalten bei den Manteltbieren als ein sekundär erworbenes zu betrachten und von einer ursprünglich vorhandenen echten Segmentirung abzuleiten sei. Wir kennen ja genugsam Fälle, in denen die Zahl der gesondert nachweisbaren Ganglien von der ursprünglichen, in anderen Organen bewahrten Segmentzahl nicht unerheblich sich unterscheidet. Doch handelt es sich dann in der Regel um eine mehr oder minder erhebliche Reduktion der gesonderten Ganglien, indem diese in mehr oder minder großer Anzahl nachträglich mit einander verschmelzen. Für die Annahme, dass die Appendicularien derartig rückgebildete Formen seien, fehlt aber bisher jeder Anhaltspunkt, und ich habe oben bereits aus einander gesetzt, dass wir das Verhalten des caudalen Nervensystems wohl in einer ganz anderen Weise zu erklären haben dürften. Meiner schon früher geäußerten Auffassung, dass die Organisationseigenthümlichkeiten des Appendicularienschwanzes durch Rückbildung aus einem höheren segmentirten Vorfahrenstadium nicht erklärt werden könnten, haben sich neuerdings sowohl Lefevre wie Rankin angeschlossen.

Beide Forscher stimmen mir auch darin bei, dass die einzelnen Abschnitte der Schwanzmuskeln der Appendicularien überhaupt nicht als echte Muskelsegmente betrachtet werden dürften, Lefevre

[1] Kupffer, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv für mikr. Anat. Bd. VIII. 1872.

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

glaubt aber allerdings, dass die Querrupturen in den Muskelbändern wenigstens als der phylogenetische Anfang einer sich ausbildenden Segmentation zu deuten seien. Meine oben (p. 390) mitgetheilten Erörterungen über die caudalen Ganglien lassen sich mit einer derartigen Auffassung sehr wohl in Einklang bringen, denn es erscheint durchaus annehmbar, dass die phylogenetische Entwicklung der Appendicularien dahin ziele, einen Caudalstrang zu schaffen, der in gleichmäßigen Abständen wohl differenzirte vielzellige Ganglien trägt. Ob aber eine ähnliche Annahme in Bezug auf die Muskulatur gerechtfertigt sein möchte, ist mir doch einigermaßen zweifelhaft. Ich meine dabei allerdings nicht die schärfere Sonderung der einschichtigen Muskelplatten in mehrere hinter einander gelegene Abschnitte, denn eine solche könnte vielleicht schon bei den neuerdings aufgefundenen Riesenformen vorhanden sein und sich lediglich im Zusammenhang mit der bedeutenden Schwanzlänge entwickelt haben. Nur das halte ich für sehr unwahrscheinlich, dass im Appendicularienschwanz eine enterocoele Leibeshöhle mit nach Art der Urwirbel gegliedertem Mesoblast zur Ausbildung gelangen könnte.

Geht man von der nunmehr allgemein anerkannten Voraussetzung aus, dass die Appendicularien die ursprünglichsten aller Tunicaten seien und demnach deren Stammform am nächsten stehen, so ergeben sich ohne Weiteres aus den hier mitgetheilten Thatsachen wichtige Schlussfolgerungen für die Beurtheilung der Verwandtschaftsbeziehungen der Vertebraten und Manteltbiere. Sind die Appendicularien und damit auch die Tunicaten als ursprünglich ungegliederte, eine enterocoele Leibeshöhle entbehrende Formen erwiesen, so können die Verwandtschaftsbeziehungen zu den Wirbelthieren keine so innigen sein, als man zumeist annimmt. Alle Wirbelthiere stammen von einer gegliederten, mit enterocoeler Leibeshöhle ausgestatteten Stammform ab, die sich eben durch diese Gliederung und das Coelom wesentlich über die Urform der Tunicaten erhebt. Die letzte gemeinsame Vorfahrenform dieser beiden Thierstämme muss daher noch ungegliedert gewesen sein und eine so einfache Organisation besessen haben, dass der Wirbelthiertypus in ihr höchstens erst angedeutet, keineswegs aber bereits vollkommen entwickelt gewesen sein konnte.

Rostock, im December 1899.

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

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Abbildungen wurden mit der Camera entworfen. Aus den Bildgrößen lassen sich durch entsprechende Division durch die für jede Zeichnung angegebene Vergrößerung sofort die wahren Größen der Objekte bestimmen.

Buchstabenbezeichnung:

bb, Blutbahnen im Appendicularienschwanz;
c, cuticulare Bildung im Ektodermepithel der Haut;
ch, Chorda;
chk, Chordakern;
chz, Chordazellen;
dr, Drüsenzellen;
ec, ektodermales Hautepithel;
eck, Ektodermkerne;
f, Fibrillen und Fibrillenschicht der Schwanzmuskelzellen;
g, Ganglien des Schwanznervenstranges;
gt, Gallerte, die primäre Leibeshöhle erfüllend;
gz, Ganglienzellen;
mb, Muskelband, auf jeder Seite des Schwanzes gelegen;
mk, Muskelzellkerne;
ms, Mesenchymzellen;
mz, Muskelzellen;
n, dorsaler Nervenstrang des Schwanzes;
nf, Nervenfasern des dorsalen Nervenstranges;
s, Sarkoplasmaschicht der Muskelzellen;
sg, sog. Segmentgrenzen.

Tafel XXI.

Sämmtliche Abbildungen (Fig. 20 ausgenommen) beziehen sich auf *Fritillaria furcata* Fol.

Fig. 1. Chorda, Nervenstrang und Muskulatur des Ruderschwanzes von der linken Seite aus gesehen. Mit *I—X* sind die auf einander folgenden Muskelzellen bezeichnet; die Grenzen zwischen den zehn Muskelzellen der rechten Seite sind durch schwächere Linien angedeutet. 144/1.

Fig. 2. Stück aus dem linken Muskelband einer ganz jungen *Fritillaria*, um die Beziehungen der Ganglien zu den auf einander folgenden Muskelzellen (*I—V*) zu zeigen. Die Muskelzellgrenzen der rechten Seite sind durch schwächere Linien bezeichnet. 450/1.

Fig. 3. Querschnitt durch die Mitte des Ruderschwanzes. 396/1.

Fig. 4. Stück aus einem anderen Querschnitt derselben Serie, um die Struktur des Muskelbandes zu zeigen. 1500/1.

Fig. 5 u. 6. Zwei sog. Segmentgrenzen, in Wirklichkeit Grenzen zwischen zwei Muskelzellen, bei Flächenansicht des Muskelbandes. 1500/1.

Fig. 7. Das Vorderende des Schwanznervenstranges mit dem ersten großen Schwanzganglion eines mittelgroßen Thieres. 500/1.

Fig. 8. Das zweite Ganglion desselben Thieres. 1000/1.

Fig. 9. Das dritte Ganglion desselben Individuums. 1000/1.

Fig. 10—12. Das vierte, fünfte und sechste Ganglion desselben Thieres. 1000/1.

Fig. 13. Das siebente Ganglion von drei verschiedenen Thieren, um die auffallenden individuellen Variationen zu zeigen. 1000/1.

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

Fig. 13 *A* stammt von demselben Individuum wie die vorhergehenden Abbildungen,

Fig. 13 *B* von einem gleich großen Thier,

Fig. 13 *C* von einem etwas größeren Individuum.

lsg, linksseitige } Zellgrenze zwischen der achten und neunten Muskel-
rsg, rechtsseitige } zelle jedes Muskelbandes.

Fig. 14. Terminales Schwanzganglion desselben Thieres, dem Fig. 7—12 entnommen sind. 1000/1.

Fig. 15 u. 16. Schnitte durch die Mitte und das Ende des ersten großen Schwanzganglions. 1500/1.

Fig. 17. Schnitt durch das hinterste Ende des ersten Ganglions nahe der Übergangsstelle in den dorsalen Nervenfaserstrang. 1500/1.

Fig. 18. Schnitt durch das vierte Ganglion desselben Thieres. 1500/1.

Fig. 19. Aus derselben Serie, Schnitt durch den Nervenstrang zwischen zwei Ganglien. 1500/1.

Fig. 20. Schnitt durch den Nervenstrang zwischen zwei Ganglien einer alten *Oikopleura cophocerca* Fol. 1200/1.

Fig. 21 u. 22. Zwei Muskelkerne (sechster und siebenter der Reihe) aus der hinteren Hälfte eines Muskelbandes einer jungen *Fritillaria*. 500/1.

Fig. 23. Letzter (zehnter) Muskelkern desselben Thieres. 500/1.

Fig. 24. Senil degenerirter Kern der achten Muskelzelle eines älteren Thieres. 500/1.

Tafel XXII.

Sämmtliche Abbildungen beziehen sich auf die Gattung *Oikopleura*.

Fig. 25. Ruderschwanz einer alten *Oikopleura cophocerca* Fol von rechts gesehen. Nach der Konservirung sind in jedem Muskelband neun Abschnitte zu unterscheiden; die der linken Seite sind durch schwächere Linien angedeutet. Ca. 24/1.

Fig. 26. Muskulatur, Chorda und Nervensystem des Ruderschwanzes einer *Oikopleura velifera* Lang. von links gesehen. Die Trennungslinien im Muskelband traten nach Konservirung mit Sublimatessigsäure hervor. Nur auf der linken Seite war das achte »Muskelsegment« (*VIII*) durch zwei schwächere Querlinien in drei kleinere Abschnitte (*1*, *2*, *3*) zerlegt. 144/1.

Fig. 27. Querschnitt durch den vorderen Schwanzabschnitt einer alten *Oikopleura cophocerca*. 62/1.

Fig. 28. Querschnitt durch den hinteren Schwanztheil von *Oikopleura cophocerca*. 85/1.

Fig. 29. Stück aus einem Querschnitt durch die Mitte des Ruderschwanzes einer alten *Oikopleura cophocerca*, um das Verhalten der Muskulatur und der Leibeswand zu zeigen. 1000/1.

Fig. 30. Nervenstrang mit Ganglien aus dem Bereiche des vierten Muskelsegmentes einer kleinen *Oikopleura velifera*. Stück aus einem frontalen Längsschnitt durch den Ruderschwanz. 1500/1.

Fig. 31. Dieselbe Region aus einem anderen jungen Individuum, um die Variabilität der Ganglienzellengruppirung zu zeigen. 1000/1.

Fig. 32. Inselbildung in der Schwanzmuskulatur einer mittelgroßen *Oikopleura cophocerca*. Stück aus dem dritten Segment; das vierte desselben Thieres zeigt Fig. 51. 267/1.

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

Fig. 33. Lateraler Längsschnitt durch die Mitte des Vorderendes eines Ruderschwanzes von *Oikopleura velifera*. 500/1.

Fig. 34 u. 35. Zwei Muskelzellkerne aus dem hinteren Abschnitt des 2,5 mm messenden Ruderschwanzes einer *Oikopleura dioica* Fol. 550/1.

Fig. 36. Vorletzter Muskelzellkern des linken Muskelbandes einer jüngeren *Oikopleura dioica* (aus demselben Thier stammt auch Fig. 50). 550/1.

Fig. 37 *A* u. *B*. Zwei Muskelzellkerne einer jungen 0,8 mm langen *Oikopleura dioica*. Dasselbe Individuum wie in Fig. 55. 1000/1.

Fig. 38. Stück aus der Grenzregion zwischen zwei sog. Muskelsegmenten einer *Oikopleura dioica*. Die scharf hervortretende Segmentgrenze ist hier durch einen feinen Spalt im Sarkoplasma bedingt. 1000/1.

Fig. 39. Die Region einer Segmentgrenze im Muskelband einer *Oikopleura dioica*. Das Sarkoplasma der vorderen Zellen zeichnet sich im unmittelbaren Bereich der Grenze durch stärkere Tinktionsfähigkeit aus. 500/1.

Fig. 40. Querspalt im Sarkoplasma innerhalb eines »Segmentes«. Die Kernnetze erscheinen nur an einigen Stellen durch dieses Artefakt bereits gespalten. Die Grenzregion zwischen erstem und zweitem Segment ist in Fig. 46 abgebildet. *Oikopleura cophocerca*. 267/1.

Fig. 41 u. 42. Stücke aus zwei »Segmentgrenzen« aus Muskelbändern einer *Oikopleura dioica*. Der Fibrillenverlauf erscheint an den betreffenden Stellen gestört. 550/1.

Fig. 43. Stück aus einem Kernnetz einer alten *Oikopleura cophocerca* bei Flächenansicht. 1000/1.

Fig. 44. Lateraler Längsschnitt durch die Grenzregion zweier Muskelsegmente (zweites und drittes) von *Oikopleura velifera*; Spaltung im Sarkoplasma. 500/1.

Tafel XXIII.

Sämmtliche Abbildungen beziehen sich auf das Genus *Oikopleura*.

Fig. 45. Stück aus der Mitte eines Muskelbandes mit einheitlichem Kernnetz von *Oikopleura spissa* Fol. 267/1.

Fig. 46. Die Grenzregion zwischen erstem und zweitem Muskelsegment von *Oikopleura cophocerca*. Demselben Thier entstammt Fig. 40. 267/1.

Fig. 47. Stück aus dem Muskelbande einer *Oikopleura dioica*. Beginn der Auflösung der verästelten Kerne. 267/1.

Fig. 48. Das fünfte rechtsseitige Muskelsegment einer erwachsenen *Oikopleura cophocerca*. Verschmelzungen der verästelten Kerne besonders auf der dorsalen Kernreihe vorgeschritten. 85/1.

Fig. 49. Hinterende des rechten Muskelbandes einer jungen *Oikopleura dioica*. 396/1.

Fig. 50. Stück aus der Mitte des linken Muskelbandes von *Oikopleura dioica*. 396/1.

Fig. 51. Das vierte Muskelsegment der linken Seite einer mittelgroßen *Oikopleura cophocerca*. Kernverschmelzung in der ventralen Kernreihe vorgeschrittener als in der dorsalen. 144/1.

Fig. 52. Aus dem Hinterende eines Muskelbandes einer 2 mm langen *Oikopleura dioica*. Übergang der zweireihigen Muskelkernanordnung in die einreihige des äußersten Endstückes. 396/1.

Fig. 53. Stück aus dem Muskelband von *Oikopleura dioica* Fol. Weit vor-

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

geschrittene Auflösung eines einheitlichen Kernnetzes in isolirte Bruchstücke. 550/1.

Fig. 54. Aus dem Muskelbande einer jungen *Oikopleura dioica*; ein etwas weniger weit vorgeschrittenes Stadium der Muskelkernauflösung, die gleichmäßig beide Kernreihen betrifft. 396/1.

Fig. 55. Zwei Partien aus dem Muskelband einer jungen 0,8 mm langen *Oikopleura dioica*, um die zweireihige Anordnung der nur wenig verästelten Muskelzellkerne zu zeigen. 550/1.

Fig. 56. Stück aus dem Muskelband einer ganz jungen 0,6 mm langen *Oikopleura dioica*. Die zweireihig angeordneten Muskelkerne sind erst sehr wenig verändert und stimmen in der Vertheilung mit den Ganglienzellen des Nervenstranges durchaus nicht überein. 1000/1.

Fig. 57. Hintertheil eines Muskelbandes einer jungen 0,8 mm langen *Oikopleura dioica*. Übergangsstelle der zweireihigen Anordnung der Muskelkerne in die einreihige. Die vorderen Kerne zeigen etwas stärkere Tendenz zur Verästelung als die hinteren. 550/1.

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

Fig. 1

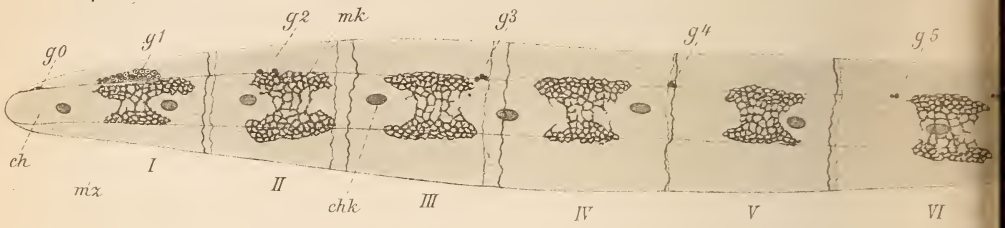


Fig. 2.

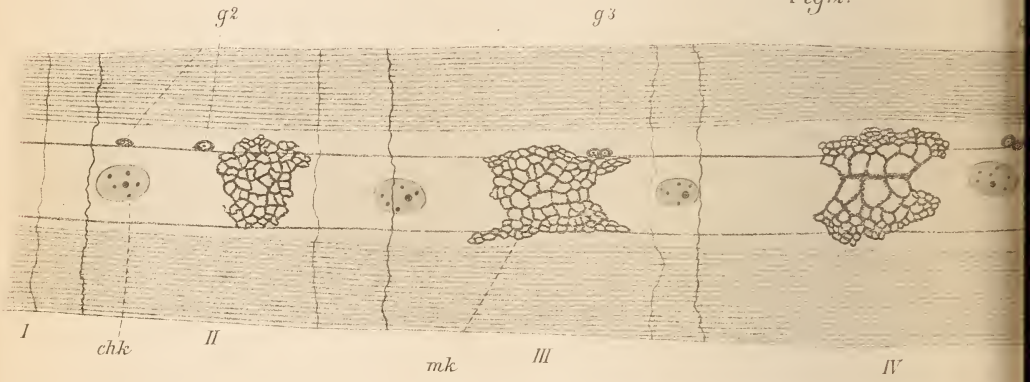


Fig. 7.

Fig. 8.

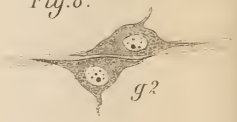


Fig. 11.

Fig. 12.

B

C

Fig. 15.

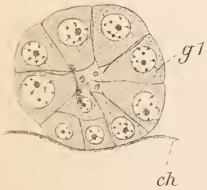


Fig. 16.

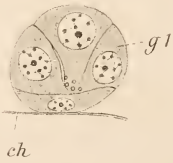
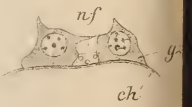


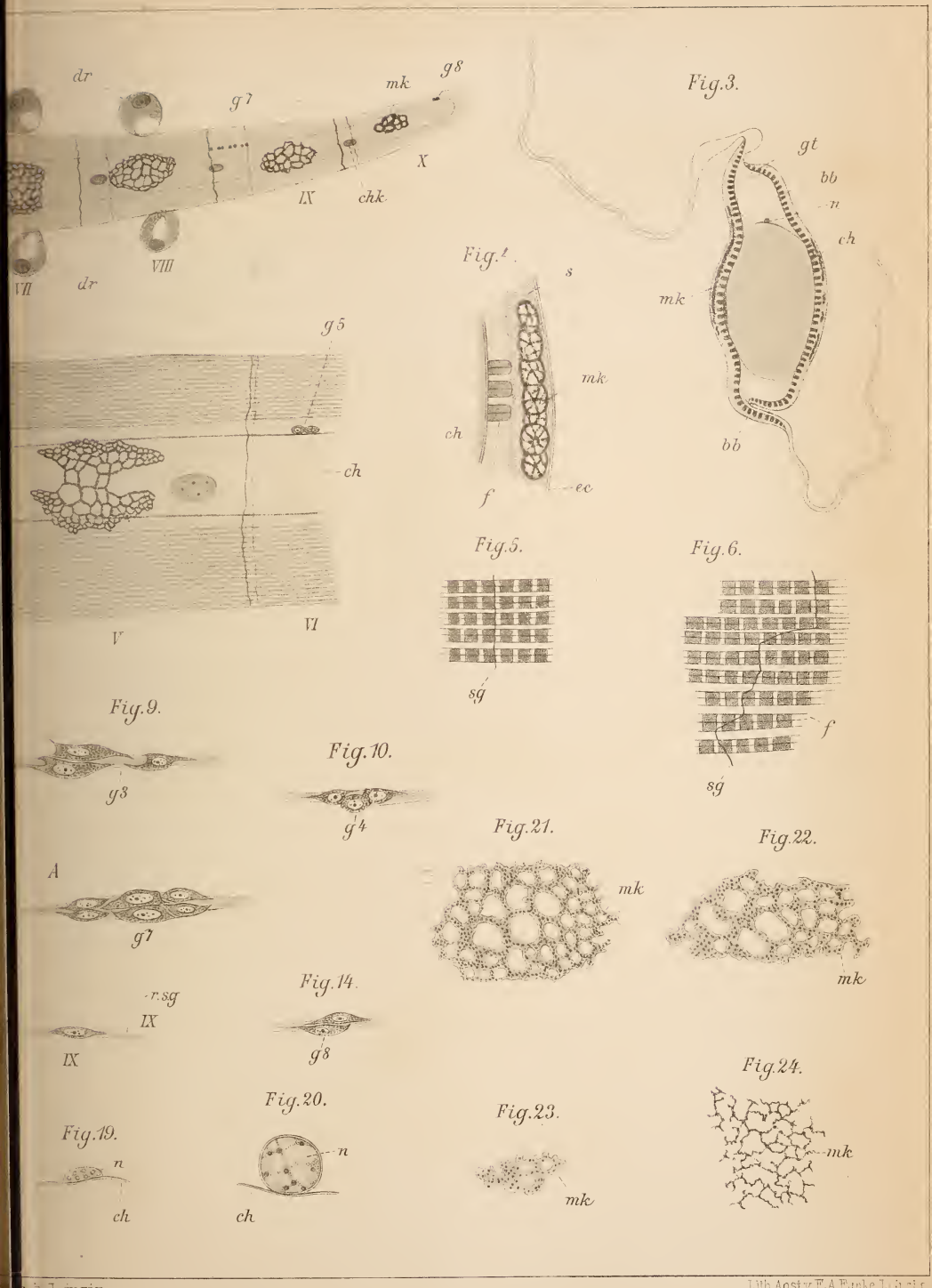
Fig. 17.

Fig. 18.



Verlag v. Wilhel

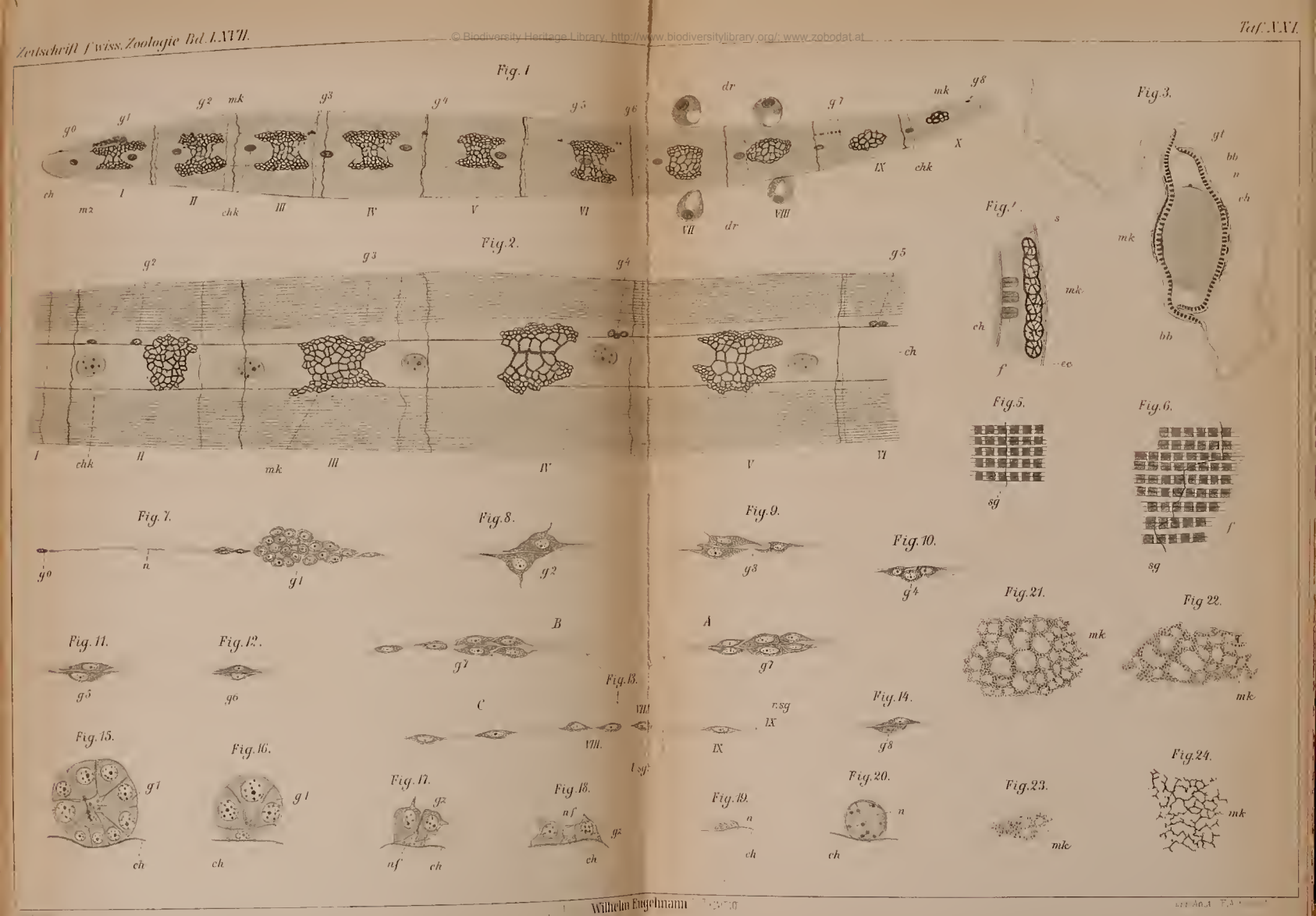
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Leipzig.

Lith. Anst. v. F. A. Funke Leipzig.

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



Wilhelm Engelmann

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

Fig. 25.

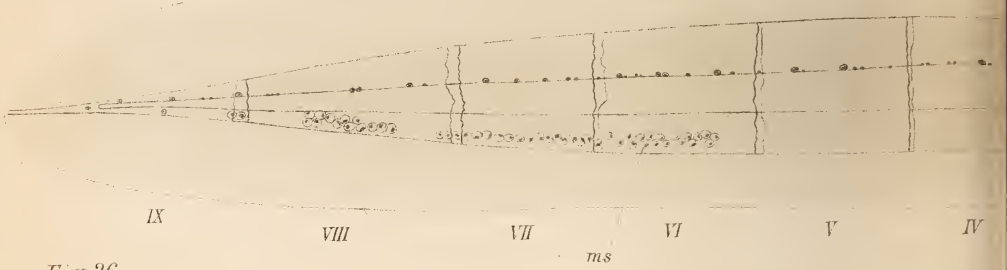


Fig. 26.

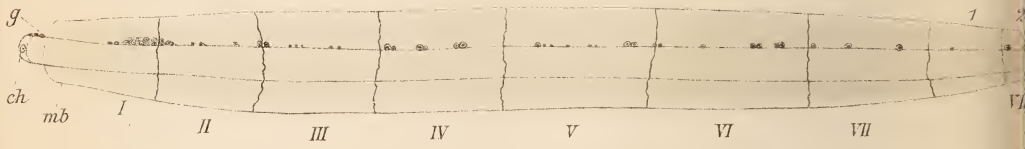


Fig. 27.

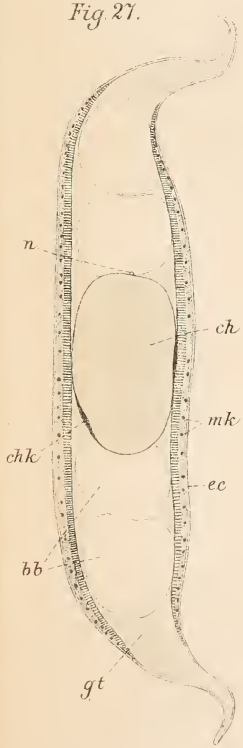


Fig. 28.

Fig. 29.

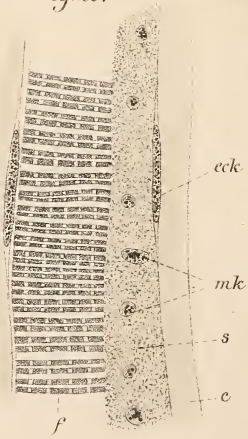


Fig. 30.

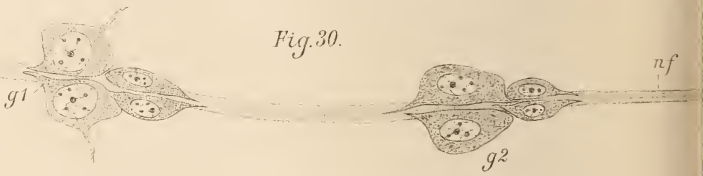


Fig. 31.

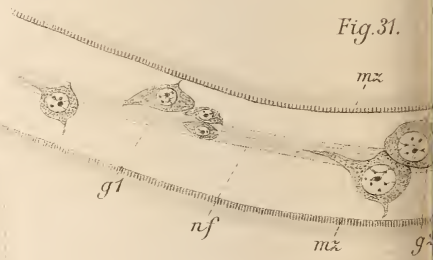
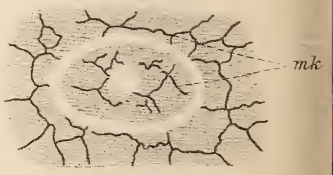
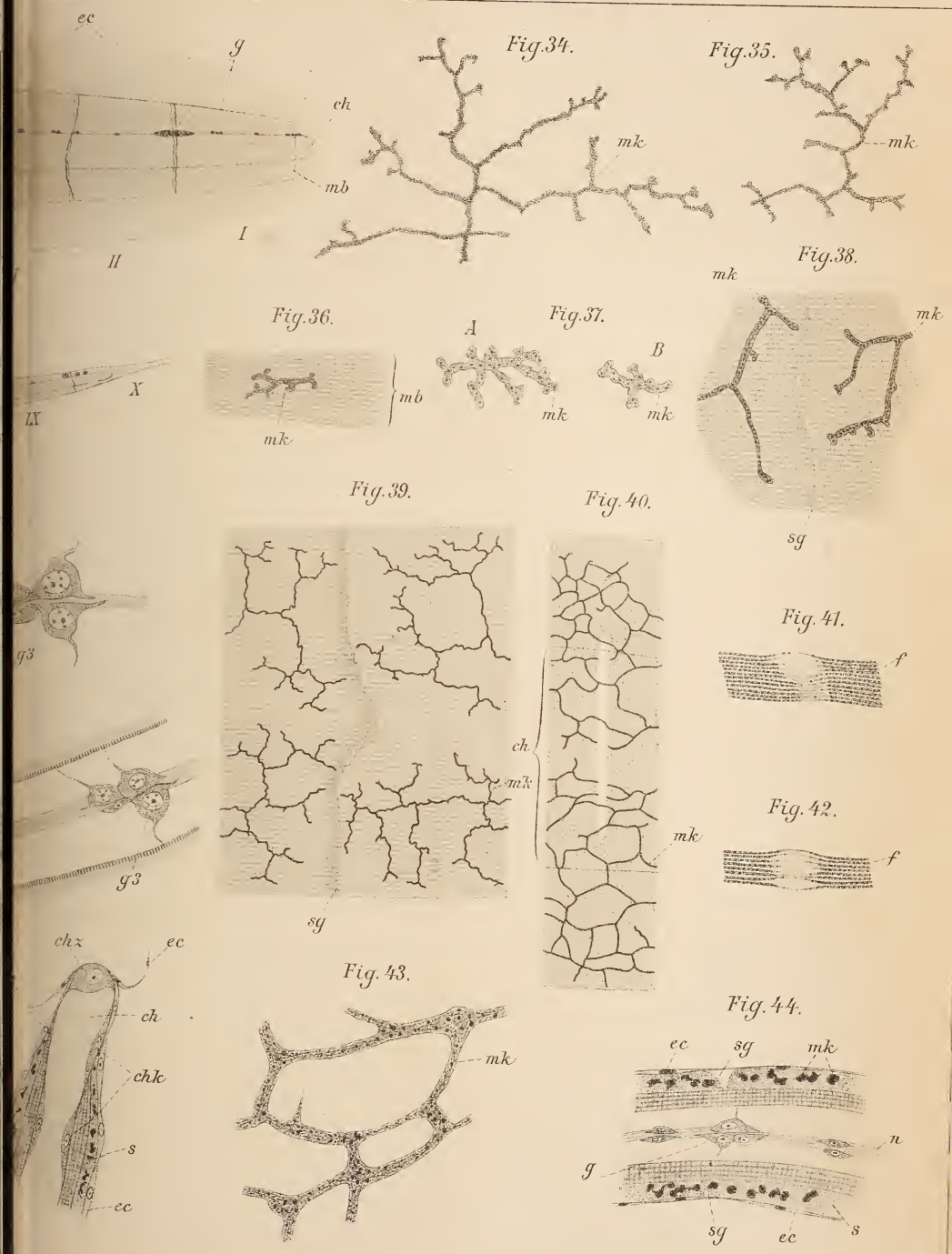


Fig. 32.

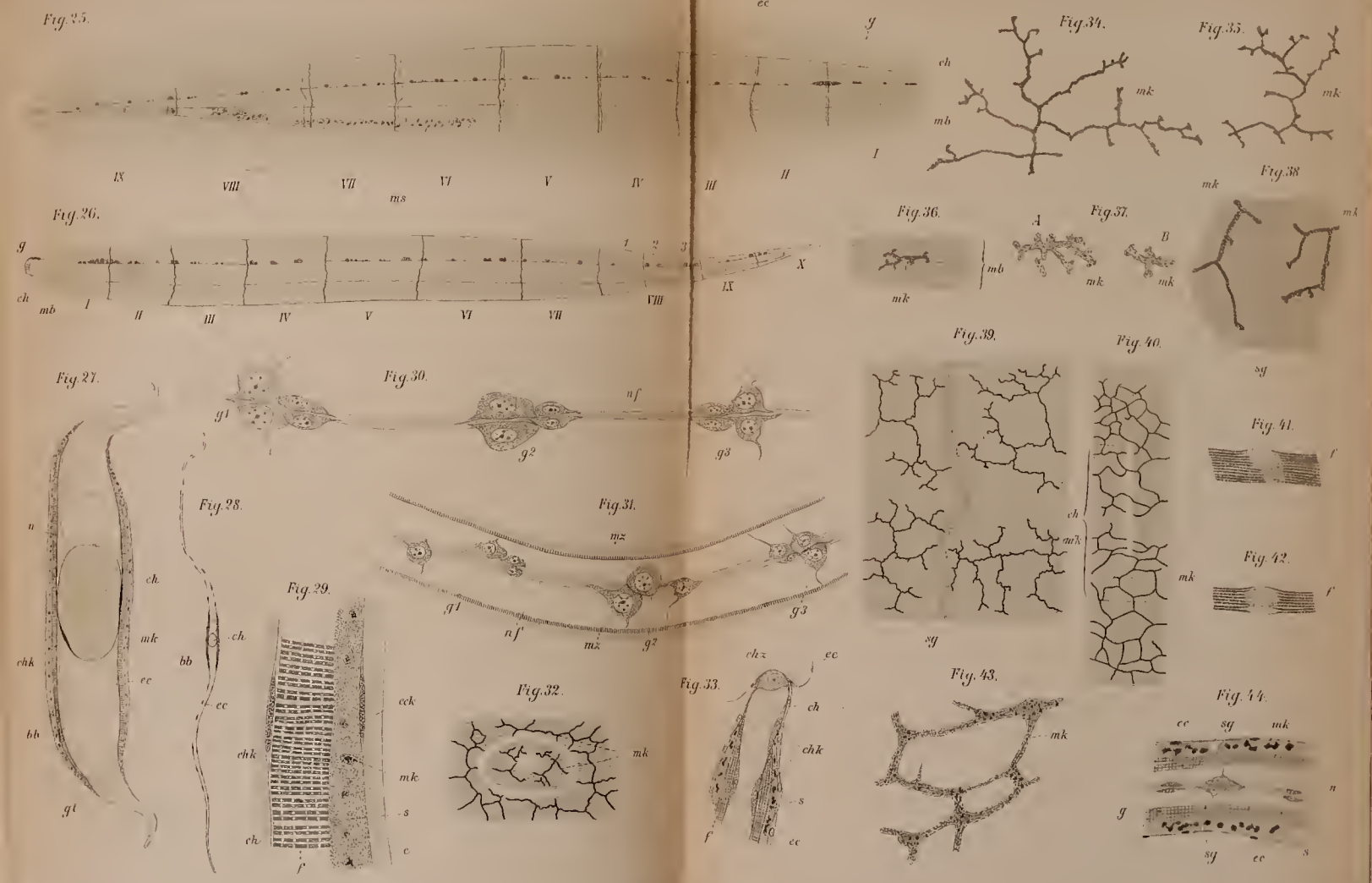


© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



n in Leipzig.
Lith. Anst. v. F. A. Brockhaus in Leipzig.

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



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

Fig. 45.

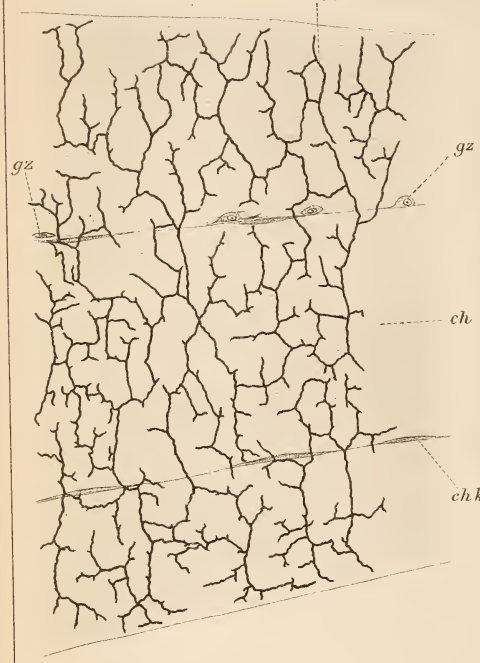


Fig. 46.

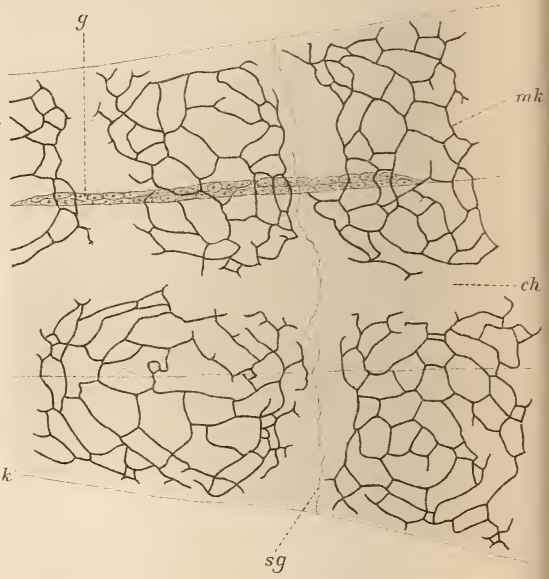


Fig. 50.

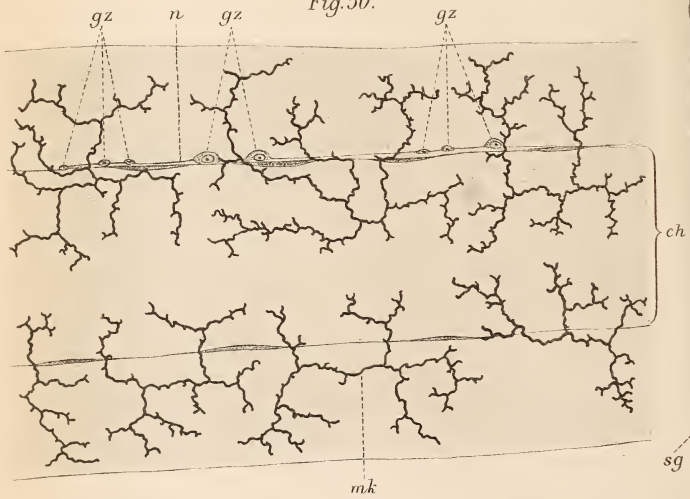


Fig. 51.

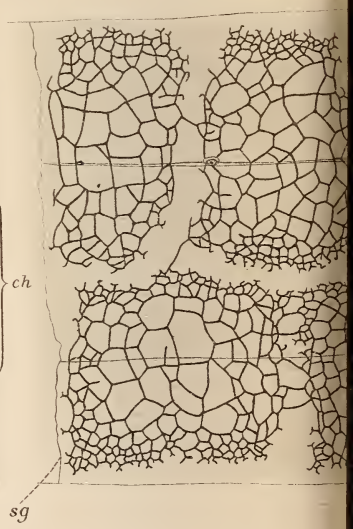
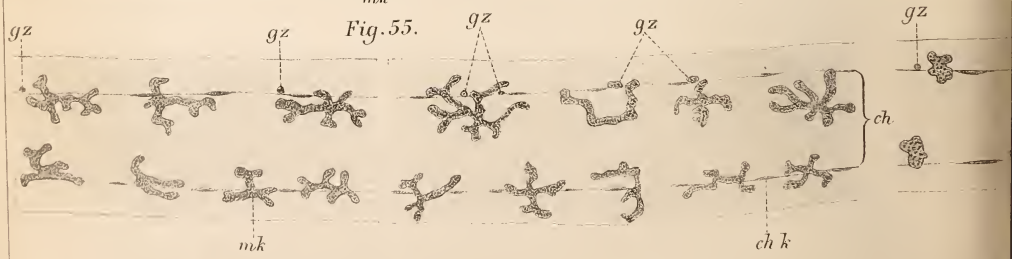


Fig. 55.



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

Fig. 47.

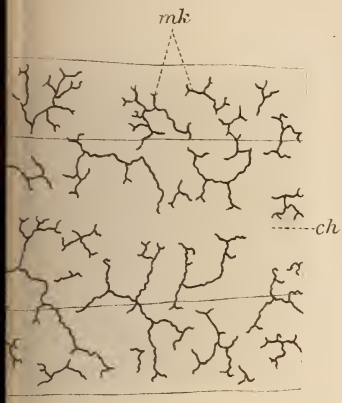


Fig. 48.

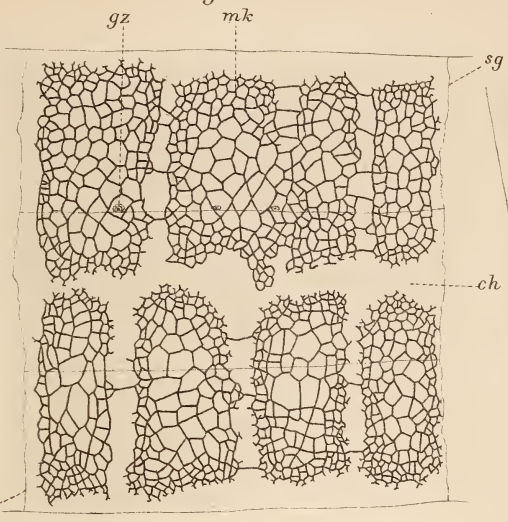


Fig. 49.

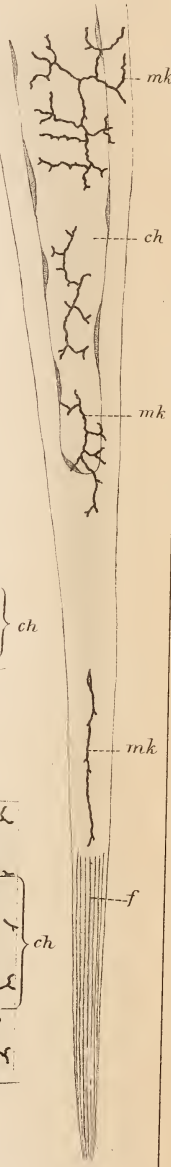
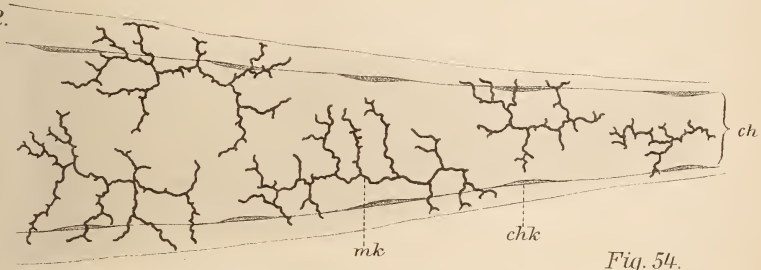


Fig. 52.



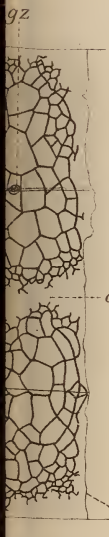


Fig. 53.

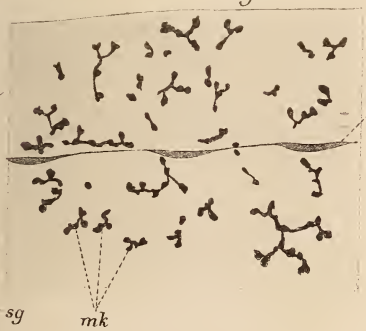


Fig. 54.

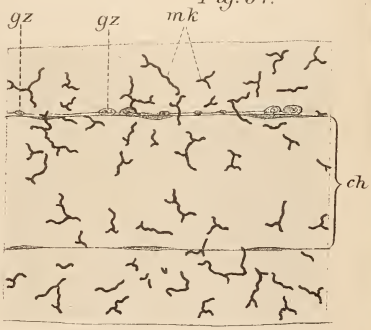


Fig. 56.

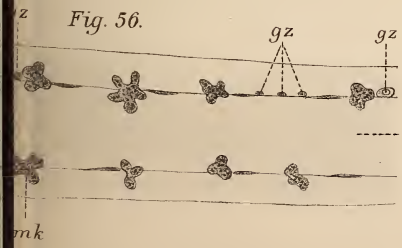
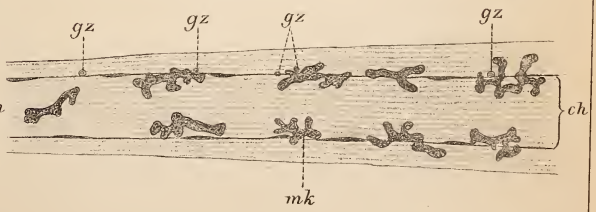


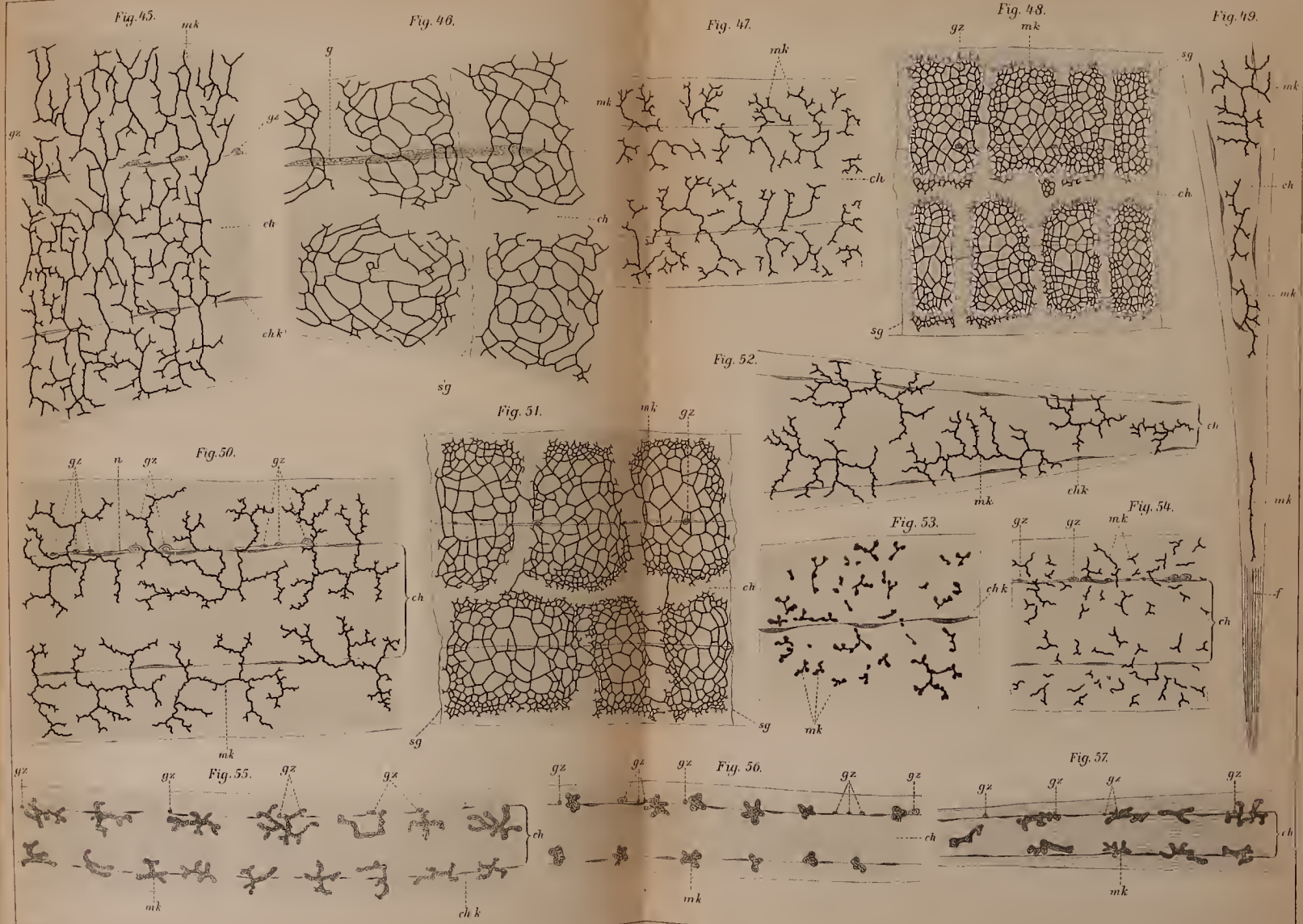
Fig. 57.



Leipzig.

Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig.

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



Wilhelm Engelmann Leipzig

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1899-1900

Band/Volume: 67

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

Artikel/Article: Einige Bemerkungen über den Bau des Ruderschwanzes der Appendicularien. 361-400