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

# Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms und den Bau des Ruderschwanzes bei den Ascidienlarven.

Von

**Philipp Heinemann**
aus Flensburg.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Rostock.)

Mit Tafel I—IV.

Die embryonale Entwicklung der Ascidien hat schon seit der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts die Aufmerksamkeit der Zoologen in Anspruch genommen. Die vielen Kontroversen, die über die Entstehung und Ausbildung des Mesoderms und über den feineren Bau des Schwanzanhanges der Larve herrschen, haben mich veranlaßt, auf Vorschlag meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Professor Dr. Seeliger, nähere Untersuchungen über diese Verhältnisse anzustellen. Das Material für meine Arbeit, auf das ich unten noch näher zurückkommen werde, lieferten die Embryonen und Larven von *Ciona intestinalis*, *Clavelina lepadiformis* und *Molgula nana*, die von Herrn Professor Dr. Seeliger gesammelt und auf die verschiedensten Arten vortrefflich konserviert waren. Ich erfülle nur eine angenehme Pflicht, wenn ich an dieser Stelle Gelegenheit nehme, Herrn Professor Dr. Seeliger meinen ergebensten Dank auszusprechen, sowohl für die Anregung zu vorliegender Arbeit, als auch für die gütige Überlassung des wertvollen Materials und der einschlägigen Literatur, sowie für die Liebenswürdigkeit, mit der Herr Professor Dr. Seeliger mich durch seinen Rat bei der Ausführung meiner Untersuchungen nach jeder Richtung hin unterstützte.

Die mir zur Verfügung gestellten *Ciona*-Embryonen wurden von Herrn Professor Dr. Seeliger im Mai und Juni 1894 in Triest gezüchtet. Die Entwicklung der Eier ging in den kalten Kellerräumen der zoologischen Station viel langsamer vor sich als in den zeitweilig auf über 20° erwärmten Laboratoriumsräumen. In diesen waren beispielsweise in etwa 11 Stunden nach der künstlichen Befruchtung



Smithsonian Institution, APR 15 1906, 195336, National Museum.

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



bereits freischwimmende Larven ausgebildet, während in einer Parallelzucht im Keller erst nach 20—24 Stunden das Larvenstadium erreicht war. Von Zeit zu Zeit wurde ein Teil der Embryonen den Aquarien entnommen, in Alkohol-Essigsäure, Platin-Osmium-Pikrin, Formol, Sublimat, Pikrin-Essigsäure oder Platin-Chrom-Osmiumsäure fixiert und in 95 %igem Alkohol aufbewahrt.

Die den Abbildungen der Mesodermbildung von *Ciona intestinalis* (Taf. I, Fig. 1—13) zugrunde liegenden Präparate waren in Alkohol-Essigsäure konserviert, und es erwies sich diese bei den jungen Individuen gewählte Methode als eine glückliche.

Zu Totalpräparaten freischwimmender Larven verwandte ich die in Platin-Osmium-Pikrin oder Formol fixierten Tiere. Das Osmium hatte auf die Individuen so vorzüglich eingewirkt, daß die Konturen der Muskelzellen und die Fibrillen derselben, ohne jede Nachfärbung klar hervortraten. Auch für Schnittpräparate verwendete ich das eben erwähnte Material.

Ebenso entstammen die meisten Embryonen und Larven der *Clavelina lepadiformis* dem Triester Hafen, ein andrer Teil wurde in Pantano bei Messina gesammelt. Sie sind teils im Glase gezüchtet, teils direkt den Peribranchialräumen entnommen, in Alkohol oder Pikrin-Schwefelsäure konserviert und in 95 %igem Alkohol aufbewahrt worden.

Die Totalpräparate, die ich von freischwimmenden Larven anfertigte, waren mit der zuletzt erwähnten Flüssigkeit fixiert, während sich für Schnittpräparate die andre Konservierungsmethode als am günstigsten erwies.

Wenn die Embryonen und Larven von *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* erst fixiert wurden, nachdem sie dem Muttertier entnommen waren, so ist bei *Molgula nana*, die bei Bergen in Norwegen gefunden wurde, eine andre Methode eingeschlagen worden. Die jungen Tiere blieben im Kloakenraum und wurden mit dem Muttertier zusammen in 96° Alkohol aufbewahrt, ohne daß irgend eine andre Fixierungsflüssigkeit in Gebrauch genommen wurde. Diese Art der Konservierungsmethode erwähnt Seeliger (14) schon am Eingang seiner Arbeit über die Entwicklung der sozialen Ascidien, indem er sagt: »Mir scheint die einfache Behandlung mit absolutem Alkohol die einfachste Konservierungsmethode zu sein.«

Das so gewonnene Material ließ nichts zu wünschen übrig und zeigte die histologischen Einzelheiten in geradezu hervorragender Weise, so daß diese Fixierungsmethode sehr zu empfehlen ist. Ob

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



diese einfache Art jedoch am Platze ist, wenn man das Material längere Zeit aufbewahren will, scheint mir sehr fraglich.

Die unter das Mikrotom kommenden Objekte wurden in Paraffin eingebettet und ungefähr 6 Stunden im Ofen gelassen, im flüssigen Paraffin bei schwacher Vergrößerung orientiert und schließlich im erstarrten Paraffin noch kontrolliert. So konnte genau die Schnittrichtung festgestellt werden, so daß nur gut orientierte Präparate meinen Zeichnungen zugrunde liegen.

Bei Anfertigung der Präparate muß bei der Zartheit der Objekte recht gewissenhaft zu Werke gegangen werden, und möchte ich vor allem die Anwendung von Nelkenöl empfehlen, bevor die Schnitte endgültig im Balsam eingeschlossen werden. Führte ich nämlich die Schnittpräparate der jungen Embryonen vom absoluten Alkohol in wasserfreies Xylol über, so trat sehr oft eine Dissoziation der Entoderm- oder Mesodermzellen ein; seltener beobachtete ich diesen Vorgang beim Ektoderm. Um diesem Übelstande aus dem Wege zu gehen, setzte ich an Stelle des Xylols Nelkenöl, was den erwünschten Erfolg hatte; die Zellen blieben aneinander gelagert, und es waren keine Zwischenräume mehr wahrzunehmen. Das Entstehen derselben bei dem zuerst erwähnten Verfahren führe ich auf zu starke Diffusionsströmung zurück.

Die besten Tinktionen erhielt ich mittels Doppelfärbung des Delafieldschen Hämatoxylin und Alaunkarmin oder Methylenblau und Hämatoxylin nach Heidenhain. Auch nahm ich Doppelfärbungen mit Hämatoxylin und Orange vor, wodurch jedoch keine besseren Resultate erzielt wurden als mit den eben erwähnten Methoden. Bei Anwendung der Hämatoxylin-Alaunkarminfärbung wurden die Objekte zuerst in toto mit Alaunkarmin oder Boraxkarmin vorgefärbt und dann Schnittserien hergestellt, die in alter schwacher Delafieldscher Hämatoxylinlösung stark überfärbt wurden. Hierauf wurden die Objekte etwa eine Stunde lang in Leitungswasser gestellt, die überschüssige Farbe in 70%igem salzsauren Alkohol ausgezogen, die Schnitte in schwach ammoniakhaltigem 70%igen Alkohol neutralisiert und so allmählich durch die höheren Alkohole und das Vorharz in Kanadabalsam gebracht.

Die mit Hämatoxylin nach Heidenhain gefärbten Präparate ließen auf Querschnitten die Fibrillen als stark lichtbrechende Punkte erkennen, was jedoch auch fast in demselben Maße mit der Delafieldschen Hämatoxylinlösung erreicht wurde.

Um bei den Totalpräparaten der freischwimmenden Larven die

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



Konturen und Fibrillen der Muskelzellen des Schwanzanhanges zur Ansicht zu bringen, färbte ich die Objekte mit Methylenblau und fertigte Glycerinpräparate davon an. Im Glycerin wurde das Methylenblau allmählich ausgezogen, und in einem gewissen Zeitabschnitt konnte man die Zellkonturen und die Fibrillen deutlich hervortreten sehen und so mit Bestimmtheit die Form der Muskelzellen und die Richtung der Fibrillen feststellen.

Durch dieselbe Methode erhielt ich auch vorzügliche Kernfärbungen im Ektoderm, nach denen die Fig. 74, 75 und 76 gezeichnet sind.

In der nachfolgenden Darstellung ist der Stoff in zwei gesonderten Abschnitten behandelt. Der erste wird uns die Entwicklung des Mesoderms und einen kurzen darauf bezüglichen Literaturauszug vorführen, während der zweite Teil den Schwanzanhang der freischwimmenden Larve und die darüber erschienenen Arbeiten behandeln soll.

## I. Die Entwicklung des Mesoderms.

Die Angaben der Autoren in bezug auf die Entstehung des Mesoderms zeigen sich sehr widersprechend. Abgesehen von den Arbeiten M. Milne-Edwards (1)[1], P. J. van Beneden (2) und Krohn (3) (mir nicht zugänglich gewesen), welche die Entstehung der Keimblätter nur wenig berühren, ist wohl A. Kowalevsky (4) der erste, der uns Genaueres über die embryonalen Zustände der Ascidien mitteilt. Er hebt hervor, daß zur Zeit der Schließung des Blastoporus aus der eingestülpten Schicht ein Zellstrang, die spätere Chorda, entsteht, und daß am hinteren Ende des Embryo zwischen diesem Zellstrang und der äußeren Epithelschicht sich eine unregelmäßige Anhäufung von Zellen vorfindet, die ebenfalls vom Entoderm gebildet werden. Gleichzeitig mit dieser Teilung des Entoderms schließen sich die ektodermalen Wülste zum Nervenrohr.

Bald nach der Publikation dieser Untersuchungen unternahm El. Metschnikoff (5) die Prüfung der Angaben Kowalevskys. In bezug auf die Entstehung des Muskelsystems und der Chorda stimmt er mit Kowalevsky überein, doch schreibt er dem Nervensystem einen entodermalen Ursprung zu.

In den Jahren 1869 und 1870 trat Kupffer (6 und 7) mit seiner Ansicht über die Entstehung des mittleren Blattes bei *Ascidia canina*

[1] Die den Autoren beigefügten Zahlen beziehen sich auf das Literaturverzeichnis.

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



(*Ciona intestinalis*) hervor. Er stellt fest, abweichend von Kowalevsky, daß bei der Darmeinstülpung kein einfacher Doppelsack gebildet wird, daß vielmehr schon vorher innere Zellen vorhanden sind. Nach der Einstülpung haben wir also nicht zwei Blätter, sondern es liegen zwischen den beiden primären Keimblättern schon Zellen, die sich an dem Aufbau der zwischen Ectoderm und Entoderm später auftretenden Organe beteiligen. Jetzt beginnen die Zellen der einschichtigen Darmwand sich zu teilen, so daß die Wand aus mehreren Zellenlagen zusammengesetzt ist. »Die äußerste Schicht des Darmsackes,« sagt Kupffer, »ist ohne Zweifel mit dazu bestimmt, die Zellen zu liefern, die später die geräumig gewordene Leibeshöhle zwischen Darmsack und Oberhaut anfüllen, und aus denen das Herz und die Blutelemente entstehen.« Es wird also das mittlere Keimblatt nach Kupffer während zweier verschiedener Entwicklungsstadien gebildet: 1) schon vor der Darmeinstülpung direkt aus gewissen Furchungskugeln und 2) nach der Entstehung der Gastrula durch Teilung der den Urdarm begrenzenden Zellen.

M. Ganin (8) hält die von Kowalevsky mitgeteilten Befunde über die embryonale Entwicklung der einfachen Ascidien für durchaus falsch und versteigt sich zu folgender ungerechtfertigten Kritik: »Viele Beobachtungen von Kowalevsky über die Entwicklung der einfachen Ascidien sind nicht richtig und existieren die meisten von ihm beschriebenen embryonalen Vorgänge nicht.«

Demgegenüber hält Kowalevsky (9) im Jahre 1871 seine fünf Jahre früher gemachten Angaben als richtig aufrecht und schließt sich in den Hauptpunkten den Ansichten Kupffers (6, 7 und 11) an. Nach diesen beiden Autoren wird das Nervensystem vom Ectoderm gebildet, während das Mesoderm entodermaler Herkunft ist, und zwar liegt das mittlere Blatt zwischen Chorda und Entoderm einerseits und Ectoderm anderseits.

Die Ansicht Kowalevskys, daß das ganze zentrale Nervensystem nur aus dem oberen Blatte stammt, kann Metschnikoff (10) nicht teilen, er schreibt vielmehr dem Nervensystem sowohl einen ectodermalen als auch einen entodermalen Ursprung zu.

Noch in demselben Jahre erschien eine Arbeit über die Embryologie der Ascidien von Alfred Giard (11), der Kowalevskys und Kupffers Ansichten teilt. Nach Schluß des Blastoporus bemerkte er ventral vom Nervensystem zwei längliche Zellen, die zur Chorda wurden. Jederseits von dieser entstehen etwas später zwei Zell-

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



komplexe, die nur das mittlere Blatt darstellen und den Ursprung der Muskelzellen des Schwanzanhanges bilden.

Im Jahre 1881 veröffentlichte dann Edouard van Beneden (13) im Zoologischen Anzeiger eine vorläufige Mitteilung, in welcher er angibt, daß die Mesodermanlage im vorderen Körperabschnitt aus zwei Zellenlagen besteht und durch seitliche Divertikel, die sich vom Urdarm abfalten, gebildet wird, während sie in der hinteren Region des Embryo nur einreihig ist. Letztere stellt den Ursprung für die Muskelzellen des Schwanzanhanges dar, erstere verliert im Laufe der Entwicklung ihren epithelialen Charakter und wird zu Blutelementen, Bindegewebe usw.

Dieser Ansicht des belgischen Forschers konnte sich Seeliger (14) auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen über die Entwicklung der sozialen Ascidien nicht anschließen; es war ihm nicht möglich, diese seitlichen Darmausstülpungen an seiner *Clavelina* festzustellen. Auch schon im Jahre 1882 erwähnt er die seitlichen Mesodermstreifen, ohne von dem van Benedenschen Divertikel zu sprechen. Nach Seeliger hängt das Auftreten des Mesoderms eng mit der Bildung der Chorda und des Nervenrohres zusammen. Er sagt: »In Fig. 25 (Taf. III) zeigt der optische Querschnitt das innere Blatt kontinuierlich geschlossen. Sobald nun in der Medianlinie die Nervenrinne sich bildet, werden die darunter liegenden oben als Chordazellen bezeichneten Entodermzellen aus dem Zusammenhang der übrigen beiderseits herausgerissen und ventralwärts vorgeschoben. So erscheint also die Chorda auf dem Querschnitt (Fig. 89, Taf. VIII) von beiden Seiten und ventral von einem einschichtigen Kranz von Entodermzellen eingeschlossen, der nur dorsal offen ist. Diese offene Stelle aber wird durch die Medullarplatte und später durch das Nervenrohr geschlossen. Die beiden die Chorda seitlich begrenzenden Zellstreifen werden zum Mesoderm und liefern im hinteren Körperabschnitt die Schwanzmuskulatur, im vorderen die freien Mesodermzellen.« Die Mesodermstreifen der letzteren Körperregion bleiben im Gegensatz zu den Zellen des hinteren Teiles nicht einschichtig; es findet vielmehr eine rege Zellteilung statt, wodurch das Mesoderm einen mehrschichtigen Charakter annimmt. Von diesem so entstandenen Zellenkomplex löst sich eine große Anzahl Zellen los und durchwandert die ganze primäre Leibeshöhle, wo die einen zu Blutzellen, die andern zu Bindegewebszellen, Muskelfäden oder Pigmentzellen werden. Die zu Muskelzellen des Schwanzanhanges sich ausbildenden Mesodermzellen des caudalen Abschnittes bleiben zeit ihres

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



Lebens einschichtig und lassen auch keine Vermehrung der Zellen erkennen.

Zwei Jahre später traten Edouard van Beneden und Charles Julin (16) mit der Abhandlung »Recherches sur la morphologie des Tuniciers« hervor, durch welche sie die vorläufige Mitteilung van Benedens (13) weiter ausführten und begründeten. Schon auf dem Gastrulastadium unterscheiden diese Forscher im Entoderm zwei Abschnitte, da ihnen auffiel, daß die Zellen in der Blastoporusregion kleiner sind, als die in der Tiefe liegenden (vgl. Planche VII, Fig. 1*e*). Aus den kleinen Zellen geht die Chorda und das Mesoderm hervor, und zwar sind die Anlagen paarig, was auch vom ectodermalen Nervenrohr gilt. Erst nach Schluß des Blastoporus tritt eine äußere Sonderung der Chorda und der Mesodermanlage vom Entoderm ein. Die Chorda, die eine leicht dorsalwärts gekrümmte Platte darstellt, bildet das Dach des Darmes, der nach beiden Seiten Falten ausstülpt, die vom Mesoderm begrenzt werden. Diese Falten haben van Beneden und Julin jedoch nur auf ganz jungen Stadien im vorderen Abschnitt des Embryo beobachtet; später verschwinden sie, und das ursprünglich in zwei Schichten angeordnete Mesoderm besteht nunmehr im vorderen Teil des Körpers aus mehreren Reihen unregelmäßig gelagerter Zellen, die zwischen Entoderm und Ectoderm eingekeilt liegen. Im caudalen Abschnitt des Individuums besteht das Mesoderm aus einer einfachen Lage größerer, in drei Längsreihen angeordneter Zellen, die später zu Muskelzellen des Schwanzanhanges umgebildet werden.

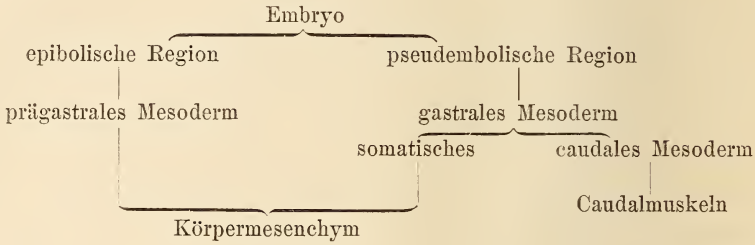
L. Chabry (17) schließt sich der Auffassung der Autoren, welche die Mesodermanlage als Abkömmlinge des Entoderms betrachten, an. Indem sich das eingestülpte Blatt in vier Gruppen teilt, entsteht zuerst die Chorda und bald darauf das Mesoderm. »Peu après l'individualisation de la chorde«, sagt Chabry, »ou peut-être simultanément survient celle du mésoderme, celui-ci est composé comme Kowalevsky l'a le premier reconnu de trois rudiments différents: deux bandelettes latérales et une bandelette médiane ventrale.«

Die Jahre 1887—1891 bringen uns die ausführlichen Untersuchungen M. von Davidoffs (18 und 19). Er zerlegt den jungen Embryo in einen vorderen epibolischen und in einen hinteren pseudembolischen Abschnitt. Über das erste Auftreten der Mesodermzellen teilt er mit, daß diese lediglich aus dem invaginierten Entoderm der pseudembolischen Körperregion des Embryos hervorgehen. »Hier entsteht das Mesoderm aus paarigen, bilateralen Anlagen; im vorderen

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



epibolischen Teil kommt es hingegen viel später und auch nicht mehr in bilateraler Weise zur Differenzierung.« Diese beiden Arten der Mesodermbildung trennt DAVIDOFF scharf voneinander und bezeichnet das Mesoderm des hinteren pseudembolischen Teiles als axiales oder gastrales, das des vorderen epibolischen als prägastrales oder sekundäres. Der gastrale Teil des mittleren Blattes teilt sich in das somatische Mesoderm und in das des Schwanzanhanges, das caudale. Aus letzterem geht die Caudalmuskulatur hervor, während ersteres mit dem prägastralen Mesoderm das Körpermesenchym liefert. In Form einer Tabelle hat DAVIDOFF die Mesodermentwicklung wie folgt zusammengestellt:




In derselben Arbeit gibt DAVIDOFF eine genauere Untersuchung über die Entwicklung des Mesoderms bei *Clavelina Rissoana* und kommt zu dem Resultat, daß sie ebenso vor sich geht wie bei *Distaplia*. Er kann die Angaben VAN BENEDENS und JULINS, daß das Mesoderm zuerst in Form zweier Cölomdivertikel auftritt, nicht bestätigen; er schließt sich vielmehr der Ansicht SEELIGERS an, indem er sagt: »Die Mesodermzellen tragen niemals zur Begrenzung der Darmhöhle, resp. ihrer Divertikel bei, sondern liegen immer zwischen den beiden primären Keimblättern.«

Die Arbeit W. SALENSKYS (20) über die Entwicklung der *Pyrosoma* bringt dieselbe Ansicht, wie sie VAN BENEDEN und JULIN von der Mesodermentwicklung bei *Clavelina* haben. Er sagt: »Die erste Differenzierung der Keimblätter zeigt sich in der Scheidung der Zellen des Keimes in zwei Keimblätter: ein Ectoderm und ein Mesoentoderm, von denen das letztere sich weiter in ein mehrschichtiges Mesoderm und ein einschichtiges Entoderm differenziert. Das Mesoderm tritt in Form von zwei typischen Cölomsäcken auf.«

Diese bei *Pyrosoma* beobachteten Darmdivertikel konnte SALENSKY (21 und 22) jedoch nicht bei den Embryonen von *Diplosoma Listeri* und *Didemnum niveum* feststellen. Bei diesen Synascidien »fehlen

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



die Höhlen den Mesodermplatten, so daß sie keineswegs Mesodermsäcke genannt werden können«.

Daß bei *Clavelina* keine Cölomdivertikel auftreten, ist wohl durch die übereinstimmenden Untersuchungen Seeligers und Davidoffs erwiesen. Inwieweit jedoch die Angaben Salenskys über *Pyrosoma* zutreffend sind, läßt sich wohl nicht ohne weiteres feststellen, und würde eine Nachuntersuchung dieses Materials wohl erst definitiv eine Entscheidung bringen.

Ganz andre Resultate, wie die bisherigen Forschungen über die Entstehung des mittleren Keimblattes ergeben haben, teilt W. C. Castle (23) mit in seiner Arbeit über: »The Early Embryology of *Ciona intestinalis* Flemming«. Nach ihm entstehen die Muskelzellen der Larve aus einem ectodermalen Zellenring, der den Blastoporus umgibt und gleichzeitig das Nervenrohr bildet. Das Mesenchym und die Chorda stammen aus einem andern Zellenring, einem Teil des primären Entoderms, der unter dem inneren Rande des Urmundes liegt.

Aus der angeführten Literatur ist wohl ersichtlich, daß die meisten Autoren dem Mesoderm einen entodermalen Ursprung zuschreiben, wenn auch über die Art der Entstehung aus diesem Keimblatt verschiedene Ansichten herrschen. Nur Castle (23) läßt auf Grund seiner Untersuchungen an *Ciona intestinalis* das Mesoderm des vorderen Körperabschnittes aus dem Entoderm, das Mesoderm des hinteren Abschnittes, d. h. die Muskulatur des künftigen Schwanzanhanges, aus dem Ectoderm entstehen.

Bei diesen zahlreichen Kontroversen ist es ausgeschlossen, etwas absolut Neues über die Entwicklung des Mesoderms zu sagen, und meine eignen Untersuchungen haben nur zwischen dieser oder jener Ansicht zu entscheiden.

Die nachfolgenden Ausführungen beziehen sich auf die Embryonen der *Ciona intestinalis* und der *Molgula nana*. Zunächst werde ich die Mesodermentwicklung bei *Ciona intestinalis* besprechen und daran anschließend meine bei der Untersuchung der *Molgula nana* gewonnenen Anschauungen vortragen.

## 1. Ciona intestinalis.

(Taf. I, Fig. 1—13.)

Die ersten Entwicklungsvorgänge der Ascidien sind zur Genüge von Kowalevsky (4), Seeliger (14), van Beneden und Julin (16), Davidoff (19) und Castle (23) klar gelegt. Von einem echten embolischen Gastrulationsakt kann auch bei *Ciona intestinalis* keine

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



Rede sein, da nur geringe Spuren einer Furchungshöhle zwischen der späteren Ectoderm- und Entodermschicht beobachtet werden können (siehe Castle Pl. X, Fig. 65, 66, 67). Dieses hat Seeliger (14) ausführlich in seiner Arbeit über »Die Entwicklung der sozialen Ascidien« besprochen; er kommt zu dem Resultate, daß die Gastrula durch einen Prozeß zustande kommt, der zwischen Invagination und Umwachsung die Mitte hält. Ein typischer Gastrulationsprozeß, wie ihn Kowalevsky (4) bei *Phallusia mamillata* festgestellt hat, kann bei *Ciona intestinalis* nicht beobachtet werden. Auch Davidoff (19) und van Beneden und Julin (38) stimmen darin überein. Die beiden letztgenannten Autoren äußern sich: »La face endodermique ou dorsale s'aplatit d'abord; puis elle devient concave et la dépression délimitée par l'endoderme s'approfondissant de plus en plus, devient l'archenteron de la gastrula. Cette cavité est dirigée, chez la gastrula, de haut en bas et d'arrière en avant. La calotte ectodermique est devenue plus mince; elle s'est étendue en surface; elle gagne bientôt la face dorsale de la larve. Le bord de la calotte atteint alors le bord de l'orifice d'invagination, qui n'est autre que le blastopore.«

Kupffer (7) will schon vor dem Gastrulationsakt drei Keimblätter gesehen haben, er äußert sich darüber wie folgt: »Es sind bei Beginn der Einstülpung nicht zwei Blätter vorhanden, sondern es liegen Zellen zwischen ihnen, die an der Bildung der zwischen Oberhaut und Darm entstehenden Organe sich beteiligen.« Dieses kann ich nicht bestätigen, denn nach der Einstülpung kann man bei *Ciona intestinalis* nur ein einschichtiges Ectoderm und Entoderm unterscheiden, während zwischen diesen beiden Blättern keine Mesodermzellen wahrzunehmen sind.

Die Schließung des die ganze dorsale Fläche des Embryo einnehmenden Blastoporus erfolgt von vorn nach hinten, so daß schließlich der Urmund eine kleine Öffnung am hinteren Körperende darstellt, was durch meine Fig. 1 veranschaulicht wird; es wachsen die beiden Seitenränder der Gastrula einander entgegen (Fig. 5), bis sie sich in der Medianebene vereinigen (Fig. 4). Schon während der Gastrulation ist der Embryo in die Länge gewachsen, so daß derselbe noch vor beendetem Blastoporusschluß eine ovale Form angenommen hat (Fig. 1). Von jetzt an beginnt eine große Veränderung in dem dorsalen Teil des Embryo sich abzuspielen. In dieser Körperregion bilden sich die wichtigsten Organe, nämlich die Chorda, das Mesoderm und das Nervenrohr. Wir werden sehen, daß aus den dorsal

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



gelegenen Ectodermzellen, die ich schon mit *nz* bezeichnet habe (Fig. 1), das Nervenrohr entsteht, während aus den dem Nervenrohr anliegenden Entodermzellen das Mesoderm und die Chorda ihren Ursprung nehmen. Diese eben erwähnten Organe gehen aus paarigen Anlagen hervor. Das Mesoderm behält diesen Charakter, indem es zwei seitliche Mesodermstreifen bildet (Fig. 4). Bei dem Nervensystem und der Chorda dagegen vereinigen sich die Doppelanlagen (Fig. 5) zu einheitlichen Gebilden (Fig. 8), und zwar geht die Vereinigung dieser beiden Organanlagen gleichzeitig vor sich. Ein Bild wie es Castle (23) in seiner Fig. 91 dargestellt hat, habe ich nie gefunden; ich glaube, daß bei dem dieser Zeichnung zugrunde liegenden Individuum eine Anomalie vorliegt, indem die Nervenanlage in ihrer Entwicklung zurückgeblieben ist. Davidoff (19) schildert die Bildung dieser dorsalen Organe genau so, wie ich es gesehen habe, indem er sagt: »Die Rückenorgane der Ascidien entstehen aus zwei seitlich symmetrischen, anfangs durch die ganze Breite des Blastoporus voneinander entfernten Anlagen, welche in der dorsalen Medianlinie immer näher aneinander rücken und vorn zuerst, später in der ganzen Medianlinie des Rückens zur Vereinigung kommen.«

Nachdem ich nun den allgemein bekannten Vorgängen bis zur Schließung des Urmundes kurz Erwähnung getan habe, wende ich mich zu der mir gestellten Aufgabe, die Bildung des mittleren Blattes zu untersuchen.

Die erste Entstehung des Mesoderms ist schon bei Embryonen zu beobachten, bei denen der Blastoporus noch nicht vollständig geschlossen ist. Was den Ursprung der Mesodermzellen anlangt, so muß ich Seeliger (14) recht geben, wenn er sagt: »Die beiden die Chorda begrenzenden entodermalen Zellstreifen werden zum Mesoderm und liefern im hinteren Köperabschnitt die Schwanzmuskulatur, im vorderen die freien Mesodermzellen.« Dieser Angabe Seeligers, daß die seitlich gelegenen Zellen des primären Entoderms sich zu Mesodermzellen umwandeln, kann Davidoff (19) nicht beistimmen. Nach ihm entstehen zwar die Mesodermzellen aus dem Entoderm, jedoch nicht durch Umwandlung, sondern durch Abschnürung von der Mesodermmutterzelle (Gonade), deren einer Teil Mesodermzelle wird, während der andre Teil Entodermzelle bleibt. Ich kann mich der Ansicht Davidoffs in dieser Hinsicht nicht anschließen, indem ich der Meinung bin, daß das Mesoderm direkt aus den Entodermzellen entsteht, die unter dem Nervenrohr und den sich daran anschließenden Ectodermzellen liegen.

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



Meine Fig. 2—6 stellen Querschnitte einer Serie eines Stadiums dar, das etwas jünger ist wie das in Fig. 1 abgebildete. Die Zeichnung 2 ist dem vorderen Ende des Embryo entnommen, und zwar ist es der vierte Schnitt der Serie. Wir können hier nur Ectoderm und Entoderm unterscheiden; die im Innern liegenden Entodermzellen sind nach außen vollständig von den Ectodermzellen abgeschlossen. Zwischen den regelmäßig mit Dotterschollen angefüllten Ectoderm- und Entodermzellen läßt sich kein histologischer Unterschied feststellen, nur zeigen die vier dorsal gelegenen Ectodermzellen eine andre Differenzierung, indem sie plasmareicher sind und weniger Dotterschollen enthalten als die übrigen. Diese sich stärker färbenden Zellen (*np*) bilden das vorderste Ende der Nervenplatte, aus der im Laufe der Entwicklung das Nervenrohr gebildet wird. Schon auf dem nächsten Schnitt bemerkt man jedoch auch im Entoderm direkt unter den Nervenzellen gelegene Elemente, die denselben histologischen Charakter zeigen wie die Zellen des Nervensystems (Fig. 3), was oft zu falschen Deutungen über den Ursprung des Nervensystems geführt hat (Metschnikoff [5]). Diese Zellen stellen nur die erste Anlage des Mesoderms dar und lassen sich in der Serie bis zum äußersten Ende des Embryo verfolgen. Meine Fig. 4 und 5 zeigen deutlich, daß die Mesodermzellen mit zur Begrenzung des Darmes beitragen (was nach Davidoff [19] nicht der Fall sein soll), jedoch niemals besondere Divertikel desselben bilden, wie es von van Beneden und Julin (16) hervorgehoben wird: »A droite et à gauche de la notocorde l'entoderme se constitue de petites cellules. Ces cellules contribuent à délimiter la cavité archentérique qui se prolonge à droite et à gauche en deux diverticules latéraux. Ces portions latérales de l'entoderme constituent les ébranches de la partie antérieure du mésoblaste.« Auch Salensky (20) will bei *Pyrosoma* diese Divertikel gesehen haben, während er bei *Diplosoma Listeri* und bei *Didemnum niveum* nur solide Mesodermanlagen feststellen konnte. Diese von van Beneden und Julin (16) und Salensky (20) im vorderen Teile des Embryo angetroffenen Darmausstülpungen, die an die Entwicklung des mittleren Blattes des *Amphioxus* erinnern, hat Seeliger (14) nicht nachweisen können. Auch Giard (12) (zitiert nach Seeliger 14) hat derartige Gebilde nicht erwähnt. Im Anschluß daran schreibt Seeliger (14): »Giards Mitteilungen über *Lithonephria* lauten in Bezug auf die Mesodermbildung leider nur sehr kurz, aber das Eine scheint mir doch aus ihnen mit Sicherheit ersichtlich zu sein, daß die seitlichen Mesodermstreifen nur einschich-

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



tig sind, und daß dieselben somit keine Darmdivertikel einschließen, welche als Enterocöl irgendwie gedeutet werden könnten.«

Hier will ich nicht unterlassen, zu erwähnen, daß ich bei einigen meiner Präparate bemerkte, daß am Urdarm eigenartige Ausstülpungen aufzutreten schienen, sobald ich als Vorharz Xylol benutzt hatte. Diese Ausstülpungen waren jedoch Kunstprodukte, Lückenräume zwischen Mesoderm- und Entodermzellen, die infolge zu starker Diffusionsströmung entstanden waren, denn bei Anwendung von Nelkenöl (statt Xylol) trat eine Dissoziation der den Darm umgebenden Zellen nicht ein. Leider haben van Beneden und Julin sowie Salensky es unterlassen, ihre Methode anzugeben, woraus man eventuell folgern könnte, daß auch die von diesen Autoren als Divertikel bezeichneten Ausstülpungen Kunstprodukte sind.

Eine vollständig isoliert dastehende Schilderung über die Entstehung des Mesoderms hat Castle (23) vor einigen Jahren veröffentlicht. Das Mesoderm des vorderen Abschnittes läßt er gleich den früheren Autoren aus dem Entoderm entstehen, und stimme auch ich mit ihm in diesem Punkte überein. Dagegen schreibt er dem hinteren Teile des Mesoderms, der künftigen Muskulatur des Schwanzanhanges, einen ectodermalen Ursprung zu. »The nervous system and the longitudinal musculature of the larva are derived from a common fundament, which is a (neuro muscular) ring of cells encircling the margin of the blastopore. This ring of cells must be regarded as a part of the primary ectoderm. The chorda and mesenchyme (or trunk mesoderm) are derived from another ring of cells lying just within the margin of the blastopore. This ring of cells is to be regarded as a part of the primary entoderm. The mesoderm of Ascidiens is therefore derived in part from the primary ectoderm, and in part from the primary entoderm.« Ich glaube, daß Castle (23) sich durch das auffallend ähnliche Verhalten der Mutterzellen für das Nervensystem und das Mesoderm gegenüber den Farbstoffen hat dazu verleiten lassen, diesen beiden Anlagen denselben Ursprung zu geben, in welchen Fehler auch Metschnikoff (5) verfiel. Metschnikoff ließ das Nervenrohr aus dem Entoderm entstehen, sah jedoch bald seinen Irrtum ein und gab in einer brieflichen Mitteilung an Kowalevsky (9) diesem Forscher recht, wenn er das Nervenrohr aus dem oberen Blatte sich bilden ließe. Nie habe ich beobachten können, daß Zellen des Ectoderms sich über den Rand des Blastoporus hineinstülpten, um sich dann zwischen Ectoderm und Entoderm einzukeilen, und hier das mittlere Blatt des hinteren Körperabschnittes

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



zu bilden. Nach meinen Beobachtungen geht die Differenzierung der zum Mesoderm werdenden Zellen an Ort und Stelle vor sich. Ich muß mich daher den älteren Autoren wie Kowalevsky (9), Seeliger (14), van Beneden und Julin (16) und Davidoff (19) anschließen, wenn sie behaupten, daß das Mesoderm sowohl im vorderen wie auch im hinteren Körperabschnitt aus dem Entoderm abzuleiten ist.

Auf einem etwas älteren Stadium, bei dem der Blastoporus vollständig geschlossen ist, und die Nervenrinne sich zu bilden beginnt, treten die beiden obenerwähnten Abschnitte des mittleren Blattes noch deutlicher hervor, indem die Zellen des vorderen Körperabschnittes in rege Teilung eintreten und drei Lagen kleiner Zellen bilden, die sich später aus dem Verbande loslösen und zu freien Mesodermzellen werden, während die Mesodermzellen der hinteren Körperregion eine einfache Schicht großer, in drei Längsreihen angeordneter Zellen darstellen, aus denen die Muskulatur des Larvenschwanzes hervorgeht. Meine Fig. 7, 7*a*, 8 und 9 führen uns einige Querschnitte eines solchen Stadiums vor; nur auf einem Schnitt konnte ich noch ein Darmlumen wahrnehmen (Fig. 8). Es wird also der Urdarm allmählich infolge der Zellvermehrung verdrängt.

Fig. 7*a* ist der zehnte Schnitt der eben erwähnten Serie. An beiden Seiten des Embryos sehen wir eine Gruppe kleiner, sich stark färbender Zellen, die stellenweise in drei Schichten angeordnet sind. Nach vorn nimmt die Mächtigkeit der Mesodermstreifen ab; sie werden zwei- und schließlich einschichtig (Fig. 7). Auch nach hinten geht die Mesodermanlage kontinuierlich in die einschichtige Schwanzmuskulatur über. Diesen Übergang zeigen uns die Fig. 8 und 9. Direkt unter der Nervenanlage zwischen Chorda und Ectoderm sehen wir in Fig. 8 eine große, mit *sm* bezeichnete Zelle liegen, während ventralwärts noch ein zweischichtiger Strang zu beobachten ist, der uns die letzten Ausläufer des Mesoderms des vorderen Abschnittes wiedergibt. Schon auf dem nächsten Schnitt hat sich hier die Mehrschichtigkeit verloren, und es liegt an beiden Seiten der Chorda ein einschichtiges aus drei Zellreihen bestehendes Blatt, deren zellige Elemente später zu den Muskelzellen des Schwanzanhanges werden. Diese Befunde stimmen mit den Aufzeichnungen Seeligers (14) überein, wenn er sagt: »Ein jeder Streifen setzt sich aus drei Zellreihen zusammen, die nach hinten zu kontinuirlich in die seitlichen Muskelbänder des Schwanzes übergehen.«

Aus dem hier über die Mesodermentwicklung Gesagten geht also hervor, daß die Angaben Kowalevskys (9) und Seeligers (14) zu

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



Recht bestehen. Die seitlich, direkt unter dem Nervenrohr und dem Ectoderm gelegenen Entodermzellen werden zu den Zellen des mittleren Blattes, was im Widerspruch mit den Ausführungen Davidoffs (19) steht, nach welchem das Mesoderm aus Mesodermgonaden hervorgehen soll, d. h. eine Entodermzelle teilt sich, und ein Teilprodukt wird zur Mesodermzelle, das andre bleibt Entodermzelle. Darmdivertikel, wie sie van Beneden und Julin (16) gesehen haben, konnte ich nie beobachten, wohl aber trugen die Mesodermanlagen zur seitlichen Begrenzung des Urdarmes bei. Mit den Angaben Castles (23) sind meine Untersuchungen betreffs des Mesoderms des vorderen Körperabschnittes wohl in Einklang zu bringen, doch kann ich seine über das Mesoderm des hinteren Abschnittes gemachten Mitteilungen, nach welchen das mittlere Blatt dieser Körperregion aus dem Ectoderm entstehen soll, nicht bestätigen.

Es sei mir hier noch gestattet, etwas von meinem Thema abzuschweifen, um mit einigen Worten die Bildung der Chorda und des Nervenrohres klarzulegen.

Chorda. Daß die Chorda entodermalen Ursprungs ist, darüber sind sich alle Autoren klar. Sobald die Gastrulation vollendet ist, beginnt auch schon der sich über den ganzen Rücken des Embryos ausbreitende Blastoporus sich von vorn nach hinten zu schließen, indem die Seitenränder einander entgegenwachsen. Dies wird durch meine Fig. 5 klargelegt; hier haben sich die Doppelanlagen der Chorda noch nicht miteinander vereinigt. Links in der Zeichnung sehen wir drei Chordazellen, von denen die eine im Begriff ist, sich zu teilen, während rechts nur zwei derartige zur Chorda werdende Entodermzellen liegen. Gleichzeitig mit der Schließung des Blastoporus vereinigen sich nun auch die Doppelanlagen zu einem einheitlichen Gebilde, dessen längliche Zellen regelmäßig wie Palisaden aneinander gereiht stehen (Fig. 8). Daß die Chordazellen bei jüngeren Stadien ein Lumen zwischen sich frei lassen, wie es van Beneden und Julin (16) wahrgenommen haben, kann ich nicht bestätigen.

In späteren Entwicklungsstadien verschieben sich die Chordazellen untereinander und stellen zunächst einen Doppelstrang dar (Fig. 36), der schließlich ein einschichtiger, im Querschnitt rundlicher (Fig. 39) Strang wird, dessen Zellen geldrollenartig angeordnet sind (Fig. 38).

Dieser kurze Hinweis auf die Art der Entstehung der Chorda möge genügen. Im zweiten Teil meiner Arbeit, der den Schwanz-

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



anhang der *Ciona intestinalis* behandelt, werde ich auf die weitere Entwicklung dieses Zellstranges, der zu einer homogenen Achse wird, eingehen.

Nervenrohr. Bei der Schließung des Blastoporus vereinigen sich, wie ich dies eben erwähnte, gleichzeitig mit den Chordazellen die Ectodermzellen der beiden seitlichen Anlagen (Fig. 5 und 4) und bilden nach Schwund des Urmundes eine über die ganze Länge des Embryorückens verlaufende Platte. Diese Zellen des äußeren Blattes sind plasmareicher als die andern Elemente und führen nur noch wenige Dotterschollen (Fig. 1). Was das Schicksal dieser Ectodermzellen angeht, so kann ich auf Grund meiner Untersuchungen angeben, daß diese Zellen später als Nervenrohr sich einsenken, weshalb ich ihnen hier schon die Bezeichnung Nervenzellen gebe. Schon Kowalevsky (9) erkannte, daß das ganze Nervensystem unmittelbar aus dem oberen Blatte stammt, welche Ansicht auch von den späteren Autoren geteilt wird.

Während der Bildung des Nervenrohres bleibt nach Kowalevsky (9) der Urmund als enger Spalt bestehen, er äußert sich darüber: »Während der Schließung der Rückenrinne ist die Einstülpungsöffnung von oben gar nicht mehr zu beobachten, und man kann nur deren Rest an optischen Längsschnitten als eine feine Spalte sehen, vermittels deren das sich schließende Nervenrohr mit der Darmhöhle kommuniziert.« Dieser Auffassung kann ich nicht beistimmen, ich muß mich vielmehr den Beobachtungen Seeligers (14) und Davidoffs (19) anschließen, die festgestellt haben, daß der Urdarm vollständig abgeschnürt ist, bevor das Nervenrohr aus der dorsalen Ectodermplatte gebildet wird.

Die Nervenplatte, die also aus allen medianen Zellen des Rückenteils des oberen Blattes besteht (Fig. 2 und 3), bildet im Laufe der Entwicklung durch Hebung der äußeren Randzellen, die dann die Medullarwülste darstellen, eine Nervenrinne, und zwar entsteht diese Nervenrinne auf der ganzen Länge des Rückens. Die Rinnenbildung beginnt am hintersten Ende, so daß man in dieser Region eine tiefe Einstülpung bemerken kann (Fig. 8 und 9), die nach dem Vorderende des Körpers zu immer seichter wird (Fig. 7*a*) und füglich als Nervenplatte ausläuft (Fig. 7). Die Nervenrinne schließt sich zum Nervenrohr, und dieses tritt, der Beschaffenheit der Nervenrinne entsprechend, zuerst im hinteren Körperabschnitt des Embryos auf; dadurch erhält die Nervenanlage das Aussehen einer vorn abgeschrägten Röhre (Fig. 10—13). Sobald die Nervenzellen zu einem Rohr zusammen-

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



getreten sind, überwächst das Ectoderm die Nervenanlage. Nur am vordersten Ende bleibt das Nervenrohr längere Zeit durch den Neuroporus nach außen zu geöffnet. Endlich schließt sich auch dieser.

Über die Art und Weise, wie sich die Nervenplatte zu einem Rohr schließt, sind verschiedene Meinungen laut geworden. Im Nachfolgenden will ich die Ansicht Davidoffs (19) betreffs dieser Frage wörtlich anführen: »Die obere Kante der Medullarwülste wird aber stets von Zellen eingenommen, die durch ihren indifferenten Charakter noch zu den Ectodermzellen zu rechnen sind. Vorher wird dies nicht so deutlich wie später, wenn die Differenzierung der nervösen Zellen fortgeschritten ist. Dann sieht man vorn die Nervenplatte wie früher aus einer queren Reihe von vier Zellen zusammengesetzt; diesen schließen sich seitlich je eine Ectodermzelle an, welche vorn noch seitlich von den lateralen Zellen der Nervenplatte liegen (Taf. XXII, Fig. 63), weiter hinten aber durch die Erhebung der Medullarwülste allmählich eine dorsale Stellung zu ihnen gewinnen und so über den lateralen Rand der Nervenplatte zu liegen kommen (Fig. 64). Zwei Schnitte weiter nach hinten (Fig. 65) haben sich die Medullarwülste noch mehr erhoben und sind in Fig. 66 auch schon nahe aneinander gerückt. In Fig 67 endlich ist der Verschluß erfolgt. Diese drei letzten Figuren zeigen, daß die ursprünglich an der Kante der Medullarwülste gelegenen Ectodermzellen mit in den Bereich des Medullarrohres hineingezogen worden sind, so daß die Wandung des letzteren nicht, wie zu erwarten war, aus vier, sondern aus sechs Zellen besteht. Das Dach des Nervenrohres wird eben durch die erwähnten ‚Kantenzellen' gebildet, welche auch jetzt noch den histologischen Charakter der Ectodermzellen bewahrt haben und sich von den übrigen Zellen der Rohrwand wesentlich unterscheiden. Auf dem nächst hinteren Schnitt, Fig. 68, sind sie ebenfalls zu sehen, selbst in Fig 69 sind noch Andeutungen von ihnen vorhanden. Weiter hinten aber scheint die Beteiligung der Kantenzellen an der Bildung des Medullarrohres nicht mehr stattzufinden, denn letzteres wird immer nur von vier Zellen gebildet, welche auch nur selten noch ein Lumen zwischen sich erkennen lassen (Taf. XXII, Fig. 70, 60, 61). Sehr bald nehmen die ‚Dachzellen' des Nervenrohres die Beschaffenheit echter Nervenzellen an und sind dann nur ihrer Lage nach von den übrigen Zellen zu unterscheiden.«

Nach Davidoff (19) vollzieht sich also der Verschluß der Nervenrinne infolge Auftretens zweier Deckzellen. Zu gleichem Resultat kommt Salensky (21) bei der von ihm untersuchten *Diplosoma Listeri*,

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



indem er beim Schluß der Nervenrinne eine derartige Deckzelle konstatieren kann, die er mit den beiden Dachzellen der *Distaplia magnilarva* homologisiert. Denselben Befund kann Salensky (22) jedoch nicht bei *Didemnum niveum* feststellen. Hier erwähnt er keine Deckzellen, sondern läßt das Nervenrohr einfach durch Einstülpung der Rückenplatte entstehen. Dieser letzten Ansicht Salenskys muß ich beistimmen, ich habe niemals derartige in der Entwicklung so auffallend zurückgebliebene Deckzellen, wie sie Davidoff (12) angibt, vorgefunden.

Meine Fig. 10—13 stellen Querschnitte durch die Rückenregion eines Embryo dar, bei welchem die Nervenrinne zur Hälfte geschlossen ist. Im vorderen Körperabschnitt setzt sich das Nervensystem aus bedeutend mehr Zellen zusammen, wie im hinteren. Ich fand vorn meist sechs Zellen, doch konnte ich die Beobachtung machen, daß hier und da auch sieben bis acht Nervenzellen auf einem Querschnitt auftraten, die alle die diesen Zellen eigne Differenzierung aufwiesen. Im hinteren Abschnitt setzt sich das Nervenrohr immer nur aus vier Zellen zusammen, und diese liegen so ineinander gekeilt, daß das Lumen, das im vorderen Teile deutlich zu erkennen ist (Fig. 12), hier vollständig schwindet (Fig. 13), was auch schon von Davidoff (19) festgestellt wurde. Ich kann mich der Äußerung Seeligers (14) anschließen, wenn er sagt: »Im vordersten Teile ist die sich einsenkende Medullarplatte um vieles breiter als im hinteren, und so erscheint also auch später das Nervenrohr nach vorn zu verbreitert und bedeutend angeschwollen.«

Die Fig. 10 zeigt uns den vordersten Teil der Nervenanlage. Wir haben hier sechs große plasmareiche Zellen, in denen nur noch vereinzelt Dotterschollen auftreten; das Plasma tritt in der Umgebung des Kernes stark hervor und bildet eine Sternform. Zwar ist in den Nervenzellen, die in der Mitte liegen, die Dotterresorption etwas weiter vorgeschritten, als in den am Rande auftretenden, doch habe ich nie einen so auffallenden Unterschied in histologischer Beziehung zwischen den Kantenzellen (Davidoff [19]) und den in der Mitte liegenden Nervenzellen beobachten können, wie es Davidoff bei *Distaplia magnilarva* beschrieben hat. Die Randzellen der Nervenplatte sind sehr wohl als Nervenzellen zu erkennen und deutlich vom Ectoderm abgegrenzt.

Etwas weiter hinten hat sich schon eine Nervenrinne gebildet; es treten die Medullarwülste stark hervor (Fig. 11). In Fig. 12 haben sich die Medullarwülste in der Mittellinie zu einem Rohr vereinigt.

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



Dieses Rohr wird von sechs Zellen gebildet, von denen die beiden mit *x* bezeichneten Zellen den Dachzellen Davidoffs (19) entsprechen. Recht deutlich geht jedoch aus meiner Zeichnung hervor, daß diese Zellen dieselbe Differenzierung aufweisen, wie die vier in der Tiefe liegenden. Diese dorsal gelegenen Zellen sind also hier sehr wohl schon als Nervenzellen anzusprechen, und es liegt kein Grund vor, ihnen eine gesonderte Stellung einzuräumen. Über dem Nervenrohr hat sich das Ectoderm noch nicht geschlossen; die Nervenplatte bildet sich also erst vollständig zu einem Rohre um, und dann erst rücken die Zellen des ectodermalen Hautepithels von der Seite her gegen die Mittellinie vor, wo sie sich vereinigen.

Nach hinten zu nimmt die Zahl der Nervenzellen ab, und unsre Fig. 13 weist nur noch vier derartige Zellen auf, die so dicht aneinander gelagert sind, daß in ihrer Mitte kein Lumen mehr zu erkennen ist.

Wie wir eben die Nervenrohrbildung im hinteren Abschnitt des Embryos besprochen haben, genau so wiederholt sie sich bei etwas älteren Individuen im vorderen, bis schließlich über die ganze Rückenfläche ein Rohr hinwegzieht, das in dorsoventraler Richtung abgeflacht erscheint. Es geht also die Entstehung des Nervenrohres von hinten nach vorn vor sich; in dieser Hinsicht kann ich mich Seeliger (14) anschließen, wenn er sagt: »Mit dem Verschluß des Blastoporus rückt die Bildung des Nervenrohres in der dorsalen Medianlinie nach vorn zu immer mehr vor, so daß im hinteren Körperteil bereits ein vollständig geschlossenes Rohr vorhanden ist, während im Vorderteil noch eine weite muldenförmige Vertiefung der entsprechenden Ectodermpartie zu erkennen ist. Wir finden dieselben Vorgänge bei der Nervenrohrbildung im vorderen Körperteile älterer Embryonen, wie in der hinteren Leibesregion jüngerer Stadien.«

Wie bereits erwähnt, besteht das Nervensystem vorn aus sechs bis acht Zellen, während hinten stets nur vier derartige Elemente auftreten. Im Laufe der Entwicklung vermehren sich die Nervenzellen der vorderen Region, und es geht aus ihnen die Sinnesblase, Flimmergrube und das Rumpfganglion hervor; die Zellen des hinteren Körperteils, der durch Längsstreckung zum Schwanzanhang wird, behalten ihre Vierzahl bei und bilden zwischen Ectoderm, Muskelzellen und Chorda an der dorsalen Seite des Ruderorgans liegend, das Nervenrohr desselben (siehe II. Teil meiner Arbeit).

Nachdem ich im vorstehenden die Entstehung der Dorsalorgane bei *Ciona* klargelegt zu haben glaube, schreite ich jetzt zur Be-

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



schreibung der von mir an *Molgula nana* beobachteten Vorgänge betreffs des Ursprungs des Mesoderms. Wir werden erfahren, daß hierin die *Molgula nana* im wesentlichen mit der *Ciona intestinalis* übereinstimmt.

### 2. Molgula nana.

(Taf. I, II u. III, Fig. 14—35.)

Schon die ersten Stadien bis zur Gastrulation zeigen uns dieselben Vorgänge, wie ich sie bei *Ciona intestinalis* beschrieben habe. Die langgestreckten Entodermzellen werden von den kubischen Ectodermzellen kalottenförmig umgeben, ohne daß zwischen ihnen eine Furchungshöhle zu bemerken ist. Es kann also auch hier die Gastrulation nicht durch Einstülpung zustande kommen, und es wird der Urdarm in genau derselben Weise gebildet, wie dieser von Seeliger (14) bei *Clavelina lepadiformis* und von mir bei *Ciona intestinalis* festgestellt wurde.

Die noch vor vollendeter Gastrulation von Kupffer (7) zwischen Ectoderm und Entoderm beobachteten Zellen, die er als mittleres Blatt deutet, konnte ich bei *Molgula* nicht wahrnehmen, es besteht vielmehr der Embryo nach beendeter Gastrulation nur aus zwei Keimblättern: dem Ectoderm und dem Entoderm.

Bald nach dem Auftreten des Gastrulastadiums beginnt auch der Urmund, der die ganze Dorsalseite einnimmt, sich in derselben Weise zu schließen, wie ich es bei *Ciona intestinalis* auseinandergesetzt habe. Die Verlagerung des Blastoporus nach dem hinteren Körperende kommt auch hier durch das schnellere Wachstum der vorderen Lippe zustande (Fig. 14).

In der Umgebung des Blastoporus und im Urdarm bemerken wir in meiner Fig. 14 verschiedenartig gestaltete Zellen liegen, deren Plasma ein starkes Netzwerk darstellt, und die einen deutlich hervortretenden, wandständigen Kern haben. Diese Zellen wurden schon von Seeliger (Testazellen), Davidoff (Abortiveier) und Salensky (Kalymmocyten) beobachtet. Man findet sie auch nach Schluß des Blastoporus im Urdarm (Fig. 22 und 24). Das Auftreten an dieser Stelle ist wohl leicht zu erklären, da die Testazellen zwischen Eihülle und Embryo gelagert sind und bei Bildung der Gastrula leicht in den Urdarm gelangen, um dann durch Schluß der Blastoporusränder von der Außenwelt abgeschnitten zu werden. Hier im Urdarm gehen diese Zellen ihrem Untergang entgegen, indem sie, wie Davidoff beobachtete, den Entodermzellen zur Nahrung dienen.

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



Im engen Zusammenhang mit der Schließung des Blastoporus steht auch bei *Molgula nana* die Entwicklung des Mesoderms. Auch hier entsteht das mittlere Blatt direkt aus dem Entoderm. Das Entoderm teilt sich, wie wir es bei *Ciona* feststellen konnten, in drei (vier) Teile: Chorda, Mesoderm (zwei) und sekundäres Entoderm.

Die erste Anlage der Mesodermzellen bemerken wir auf einem Stadium, dessen Blastoporus noch nicht ganz geschlossen ist, und das ungefähr dem in Fig. 14 gezeichneten Embryo entspricht. Die Schnitte 15—18 liegen vor dem Blastoporus, die Schnitte 19 und 20 haben den Blastoporus in der Mitte bzw. dem hinteren Teile getroffen. Auf dem Schnitt 15 können wir nur zwei Keimblätter beobachten; in der Mitte die großen Entodermzellen, umgeben vom Ectoderm, deren dorsale Zellen wie bei *Ciona intestinalis* eine eigenartige Differenzierung aufweisen, was sich durch den ganzen Embryo verfolgen läßt. Diese Zellen bilden die Nervenplatte, die durch Einstülpung zum Nervenrohr wird. Der Schnitt 16 ist der siebente der Serie, er trifft das vorderste Ende des Urdarmes. Die mit *mz* bezeichnete Zelle stellt uns die erste Mesodermzelle dar. Einige Schnitte weiter nach hinten sehen wir an derselben Stelle eine in Teilung begriffene Mesodermzelle, und zwar teilt sich die Zelle radial, indem die Spindel eine tangentiale Stellung einnimmt. Im Schnitt 18 sehen wir, wie die Mesodermzellen sich an der Bildung des Urdarmes beteiligen, ohne daß irgendwie von Divertikel im Sinne von van Beneden und Julin (16) die Rede sein könnte. Diese von mir als Mesodermzellen bezeichneten im Entoderm liegenden Elemente unterscheiden sich in histologischer Hinsicht in keiner Weise von den übrigen Entodermzellen. Die Zellen sind sowohl im Entoderm als auch im Mesoderm gleichmäßig mit Dotterschollen erfüllt, und auch die Kerne zeigen keine Merkmale, die uns veranlassen könnten, die Zellen verschiedenen Keimblättern angehören zu lassen. Betrachten wir jedoch ein etwas weiter entwickeltes Stadium, so wird es klar werden, daß die in Fig. 16—18 mit *mz* bezeichneten Zellen diejenigen Entodermzellen sind, aus denen das mittlere Blatt des vorderen Körperabschnittes hervorgeht.

Die Fig. 25—27 führen uns Schnitte vor aus der vorderen Körperregion eines Embryo, bei dem der Blastoporus schon geschlossen ist, und das Nervenrohr sich zu bilden beginnt. Hier liegen genau an der Stelle, wo wir im vorigen Stadium die großen mit *mz* bezeichneten Zellen vorfanden, zahlreiche kleine Zellen, die durch Teilung aus diesen hervorgegangen sind. Daß diese sich deutlich

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



vom Entoderm abhebenden kleinen Zellen das mittlere Keimblatt darstellen, darüber kann wohl kein Zweifel sein. Auf dem Schnitt der Fig. 25, welcher der vordersten Region angehört, ist das Mesoderm einschichtig; weiter nach hinten wird es jedoch zweischichtig (Fig. 26), bis es schließlich eine Mächtigkeit von drei Zellenlagen aufweist (Fig. 27). Nach hinten zu nimmt dann wieder das Mesoderm kontinuierlich ab und wird endlich wieder einschichtig. Das Verhalten des Mesoderms im vorderen Körperabschnitt gleicht mithin vollständig dem bei *Ciona intestinalis*, nur besteht der folgende Unterschied. Während sich nämlich die Mesodermelemente der *Ciona* durch Plasmareichtum und wenig Dotterschollen vom Entoderm unterscheiden, können wir bei den Mesodermzellen der *Molgula* nur eine geringere Größe gegenüber den Entodermzellen feststellen; eine Differenz in der Beschaffenheit des Zellplasmas war nicht zu erkennen.

Schreiten wir jetzt zur Betrachtung des mittleren Blattes im hinteren Körperabschnitt. Nach der Abhandlung von Castle (25) entstehen, wie erwähnt, die zu Muskelzellen werdenden Mesodermzellen dieser Region ebenso wie das Nervenrohr aus dem Ectoderm, indem das obere Blatt von hinten in das Innere eindringt. Diese Entstehung der Schwanzmuskelzellen kann ich auch bei *Molgula* nicht auffinden. Wohl bemerkte ich bei einigen Individuen, daß von hinten her die Ectodermzellen über den Rand des Entoderms hinweggriffen (Fig. 20), ich konnte jedoch nie feststellen, daß diese, nach meiner Ansicht zum Nervenrohr werdenden Zellen des oberen Blattes, als Mesoderm in die Tiefe rückten. Die von mir in Fig. 19 und 20 mit *mz* bezeichneten Zellen halte ich für die Entodermzellen, die zu den späteren Muskeln des Ruderorgans werden.

Im Gegensatz zu den Mesodermzellen der vorderen Leibesregion beginnen die Zellen des mittleren Blattes im hinteren Teile sich frühzeitig histologisch zu differenzieren (Fig. 21—24). Diese Differenzierung macht sich durch Schwinden der Dotterschollen und durch Auftreten von körnigem Plasma in der Umgebung des Kernes bemerkbar. Der Umstand, daß die Bildung des Protoplasmas immer in der Umgebung des Kernes auftritt, könnte uns dazu bestimmen, dem Kern bei diesem Akt eine gewisse Rolle beizumessen. Doch konnte ich keinerlei amöboide Formveränderungen am Kern wahrnehmen; ich fand ihn vielmehr immer fast kugelrund vor, was wohl darauf schließen läßt, daß der Kern für die Dotterresorption keine hervorragende Bedeutung hat.

Infolge dieser Veränderung sehen wir eine große Ähnlichkeit

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



der Zellen des Mesoderms mit denen des Nervenrohres, was auch wohl Castle (23) veranlaßt hat, den Zellen einen gemeinsamen Ursprung zu geben. Daß diese histologische Übereinstimmung jedoch durchaus nicht beweisend ist für eine Entstehung aus gemeinsamer Anlage, zeigen deutlich meine Fig. 21—24, bei denen Zellen, die zweifellos dem Entoderm entstammen, genau dieselbe Differenzierung in der Umgebung des Kernes aufweisen, wie ich dies bei der Nervenanlage beobachten konnte. Daraus geht deutlich hervor, daß die Umwandlung der plasmaarmen, dotterreichen Zellen in plasmareiche aber dotterarme an Ort und Stelle vor sich geht, und zwar schreitet der Prozeß von hinten nach vorn vor, was nach Betrachtung meiner Zeichnungen 21—24 wohl keiner näheren Erörterung mehr bedarf.

Auf einem etwas älteren Stadium tritt die Differenzierung der Zellen des mittleren Blattes im hinteren Abschnitt noch deutlicher hervor. Die Fig. 28—30 entstammen einem Embryo, dessen Nervenrohr in der hinteren Hälfte bereits geschlossen ist, in der vorderen noch als Platte offen liegt, und zeigen uns die allmählich fortschreitende Umbildung. In Fig. 30 sieht man an jeder Seite der Chorda drei plasmareiche Zellen; weiter vorn liegen noch dotterreichere Elemente, und endlich trifft man, wie dieses Fig. 29 und 28 beleuchten, im vordersten Körperabschnitt die Entoderm ähnlichen plasmaarmen Mesodermzellen, die mit den Schwanzmuskelzellen kontinuierlich verbunden sind. In gleicher Weise konnte ich dieses bei *Ciona intestinalis* verfolgen. Bei *Molgula nana* unterscheidet sich das Mesoderm im vorderen und hinteren Embryonalabschnitt nicht nur dadurch, daß es vorn mehrschichtig, hinten einschichtig ist, sondern überdies zeigt es hinten die oben erwähnte Eigentümlichkeit der Zellkörper. Bei *Ciona* ließ sich das letztere nicht nachweisen, und erst später differenzieren sich die Schwanzmuskelzellen in einer vom vorderen Mesoderm abweichenden Weise.

In allen wesentlichen Zügen stimmt aber die Bildung des Mesoderms bei *Molgula nana* mit der bei *Ciona intestinalis* überein. Die seitlich gelegenen Entodermzellen wandeln sich direkt zu Zellen des mittleren Blattes um und treten vorn in Gruppen zusammen, die aus mehreren Schichten bestehen, während in der hinteren Leibesregion das Mesoderm einschichtig bleibt.

Wie ich bei *Ciona intestinalis* im Anschluß an die Mesodermbildung die Chorda und das Nervenrohr kurz behandelt habe, will ich auch die Entwicklung der erwähnten Organe der *Molgula nana* hier berücksichtigen.

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



Chorda. Dieses dorsal gelegene Gebilde entsteht auch bei *Molgula nana* aus zwei seitlichen Entodermanlagen, die, nachdem sie sich in der Mittellinie vereinigt haben, das Dach des Urdarmes bilden (Fig. 18). Dieser Strang wird dann zweischichtig (Fig. 59) und schließlich durch Verschiebung der Zellen einschichtig (Fig. 61), wie ich dieses auch bei *Ciona intestinalis* beschrieben habe. Nachdem sich der Schwanzanhang vollständig ausgebildet hat, beginnen die Zellen in einen gallertartigen Strang überzugehen, der von einer Zellenscheide umschlossen ist und das Stützorgan des Ruderschwanzes vorstellt (vgl. II. Teil meiner Arbeit).

Nervenrohr. Hand in Hand mit der Vereinigung der beiden seitlichen Chordaanlagen geht die Bildung der Rückenplatte, und zwar treffen beide gleichzeitig in der Mitte zusammen. Denselben Befund konnte ich bei *Ciona intestinalis* feststellen, und da mußte ich schon hervorheben, daß ich einen Vorgang, wie ihn Castle (23) in seiner Fig. 91 wiedergibt, nicht bestätigen konnte.

Nach Schluß des Blastoporus nimmt die Nervenplatte die ganze Rückenfläche ein; vorn besteht sie aus sechs bis acht Zellen (Fig. 31 und 32), hinten immer nur aus vier (Fig. 35). Diese Zellen unterscheiden sich durch ihre Differenzierung und Form von den Ectodermzellen. Sogenannte Randzellen, die noch die Struktur der Ectodermzellen haben sollen, wie es Davidoff (19) beschreibt, sind mir nicht aufgefallen; das über diese Zellen bei der Besprechung der *Ciona* Gesagte trifft auch bei *Molgula* voll und ganz zu.

Durch Einstülpung der Medullarplatte entsteht eine Rinne, die sich nach vorn zu allmählich abflacht. Die Rinnenbildung beginnt hinten und schreitet nach vorn zu vor, und in der gleichen Weise vollzieht sich die Umbildung zum Nervenrohr. Dieses wird uns durch meine Fig. 31—35 veranschaulicht, die uns Schnitte eines Stadiums vorführen, auf dem der vordere Teil der Rinne noch offen ist. In Fig. 31 besteht die Nervenanlage aus sieben Zellen, in Fig. 32 aus acht, die alle den Charakter der Nervenzellen zeigen und sich schar von dem Ectoderm abheben. Die mittleren Zellen zeigen zwar eine vorgeschrittenere Differenzierung als die am Rande liegenden, doch kann ich nicht den Unterschied zwischen diesen Elementen wahrnehmen, wie ihn Davidoff (19) hervorhebt. Diese beiden Zeichnungen (31 und 32) sind den Fig. 10 und 11 der *Ciona intestinalis* gleichzustellen. In Fig. 33, die dem Schnitt 12 entspricht, haben sich die Medullarwülste vereinigt und stellen ein deutliches Rohr dar, dessen Wandungen aus vier großen in der Tiefe liegenden und

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



zwei die Decke bildenden kleinen Zellen zusammengesetzt sind. Diese beiden kleinen Zellen sind den Dachzellen Davidoffs (19) zu homologisieren, zeigen jedoch dieselbe Differenzierung wie die übrigen Nervenzellen, indem die Dotterschollen fast vollständig verzehrt sind und sich in der Umgebung des Kernes körniges Plasma angesammelt hat; sie weisen also nicht mehr den Charakter des Ectoderms auf und müssen daher jetzt schon als Nervenzellen gedeutet werden. Die Ectodermzellen haben sich noch nicht miteinander vereinigt; erst in Fig. 34 berühren sich die Zellen des Hautepithels und schließen das hier nur noch aus vier Zellen bestehende Rohr vollends ab. Dieses tritt noch deutlicher in Fig. 35 (vgl. Fig. 13) hervor. Hier weist die Nervenanlage kein Lumen mehr auf, sie besteht vielmehr aus vier keilförmig ineinander greifenden Zellen, deren Anlage in dorsoventraler Richtung etwas abgeflacht ist und im Querschnitt ein Oval darstellt.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß die Differenzierung der zu Nervenzellen werdenden Ectodermzellen vor Beginn der Einfaltung auftritt, und daher eine Verschiedenheit der das Nervenrohr bildenden Zellen, wie es Davidoff (19) bei *Distaplia magnilarva* beobachtete, nicht wahrgenommen werden kann.

So wie sich hinten die Nervenrinne zu einem Rohr umbildet, geschieht das auch im vorderen Teil, so daß die Rückenregion von einem Rohr eingenommen wird, dessen Lumen vorn am weitesten ist, während im hinteren Abschnitt das Lumen allmählich schwindet.

Aus diesem einfachen Rohr geht das Nervensystem hervor, das bei der ausgebildeten Larve aus drei Teilen besteht: Sinnesblase und Flimmergrube, Rumpfganglion und Nervenstrang, der an der Dorsalseite des Schwanzanhanges ein aus vier Zellen sich zusammensetzendes Rohr darstellt (siehe II. Teil meiner Arbeit).

In bezug auf die Bildung der Chorda und des Nervenrohrs sehen wir also auch bei *Molgula nana* dieselben Vorgänge, wie ich sie bei *Ciona intestinalis* hervorhob; die Chorda entsteht durch Abschnürung von Entoderm aus der dorsalen Wand des Urdarmes, das Nervensystem dagegen aus dem Ectoderm durch Einstülpung.

## II. Der Schwanzanhang der freischwimmenden Larve.

Der nun folgende zweite Teil meiner Untersuchungen beschäftigt sich mit dem Ruderapparat der freien Larve und seinen Organen. Bevor ich jedoch zu meinen eignen Untersuchungen übergehe, will

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



ich einen Überblick über die bisher erschienenen wichtigsten Arbeiten geben, die auf diesen Schwanzanhang näher eingehen.

Zuerst waren es Milne Edwards (1) und P. J. van Beneden (2), die dieses Organ kurz beschrieben. Ihre Aufzeichnungen wurden durch die Untersuchungen Kowalevskys (4) bedeutend erweitert. Nach ihm besteht der Schwanzanhang der Ascidienembryonen aus Epithelialschicht, Achsenstrang und einer zwischen diesen beiden Gebilden liegenden Muskelschicht. Aus den Zellen des Achsenstranges, der von der Nervenblase bis zum Ende des Schwanzes reicht, entsteht die Chorda und die Chordascheide. Über die Entstehung dieser beiden Gebilde schreibt Kowalevsky: »Zwischen je zwei Nachbarzellen erscheint anfangs in der Mitte ein fast punktartiges stark lichtbrechendes Körperchen, welches mehr und mehr anwächst und die Zellsubstanz aus der Mitte des Stranges verdrängt. Endlich, nachdem diese Substanz schon so angewachsen ist, daß der zentrale Teil der Zellen ausgepreßt ist, schmilzt sie zusammen und es entsteht in der Mitte des einfachen Zellstranges ein Strang von fester Gallertsubstanz, der als Skelett des Schwanzes anzusehen ist. Das Plasma der Zellen wird ganz an die Peripherie gedrückt und stellt die Scheide dar, die schließlich aus einer Reihe von Kernen und einer unbedeutenden Menge Protoplasma besteht.«

Metschnikoff (5) fügt den von Kowalevsky (4) beschriebenen Organen noch ein Nervensystem hinzu, das aus dem großen Hirnganglion entspringen soll, nach hinten schmäler wird und in das Innere des Schwanzes eindringt. Abweichend von den Resultaten Kowalevskys (4) hat Metschnikoff (5) in der Chordascheide keine Kerne konstatieren können.

Durch die Beobachtungen Kupffers (6 und 7) und Dönitz' (24) werden die bisherigen Befunde im wesentlichen um nichts erweitert. Kupffer will bei der von ihm untersuchten Larve eine Muskelschicht gesehen haben, die aus zwei Zellenlagen bestehen soll, während Dönitz den Achsenstrang nicht als Chorda bezeichnet wissen will.

In seiner Arbeit über »Neue Tatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien« teilt Ganin (8) über die Entstehung der Chorda folgendes mit: »Die sehr charakteristischen, großen Zellen des Larvenschwanzes (Chorda dorsalis) entstehen, nach der Absonderung der Hautschicht aus den großen Zellen der Embryonalanlage. Die Zellen der Chorda dorsalis existieren nur kurze Zeit, dann fließen sie zusammen, und es entsteht an ihrer Stelle im Larvenschwanze ein Zentralkanal.«

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



Ein Jahr später macht Kowalevsky (9) über die Entwicklung der Chorda wichtige Mitteilungen. Nach ihm entsteht die Chorda aus mehreren Zellreihen, die sich im Laufe der Entwicklung so zwischen einander einschieben, daß schließlich nur eine Zellreihe vorhanden ist. Das Schwinden der Kerne in den Chordazellen, wie es von Metschnikoff (5) beobachtet wurde, kann Kowalevsky nicht bestätigen, da er dieselben noch in der Chordascheide hat auftreten sehen. Die Zellen des an der ventralen Seite des Schwanzanhanges liegenden Entodermstreifens verlieren ihren Zusammenhang, sobald die Larve frei zu schwimmen beginnt, werden in die hintere Region des Individuums gedrängt und gehen dort in Blutkörper über.

Der erste, der von Fibrillen an der der Chorda anliegenden Muskelschicht spricht, ist Kupffer (11), indem er sagt: »Die Fibrillen der äußersten Längsfaserschicht des Markes treten in dem Moment des Todes bestimmter hervor.« Weiter erwähnt er nichts über die Muskelzellen, doch nach seiner Zeichnung 9, Taf. XXVII, kann man dieselben als spindelförmig bezeichnen.

Nach Giard (12) soll sich das Nervenrohr nicht in den Schwanzanhang verlängern.

Derselbe Autor beschäftigt sich im Jahre 1874 ausgiebig mit der Strahlung des Flossensaumes bei Ascidienlarven. Es wird hervorgehoben, daß die Strahlen der Schwanzflosse in frappanter Weise an diejenigen der Embryonen der Fische erinnern. Diese stark sichtbaren Strahlen fallen im rechten Winkel zur Längsachse, am Schwanzende divergieren sie schnell und werden schließlich parallel der Achse.

Eine eigenartige Beschreibung des Schwanzanhanges von *Botryllus violaceus* gibt H. Reichert (25). Nach ihm besteht das Ruderorgan aus drei Teilen: Die cellulose Schicht, der Achsenstrang und die kontraktile Schicht. Der Achsenstrang, der durch die ganze Länge des Schwanzes zieht, reicht nicht in den Körperabschnitt hinein und ist von der kontraktilen Schicht umgeben, die aus acht Zellreihen zusammengesetzt ist. Infolge leichter Pressung mit dem Deckglas konnte Reichert die kontraktile Schicht in so viele Längsbänder auflösen, als longitudinale Zellreihen vorhanden waren (vgl. Taf. IV, Fig. 6); auch war es ihm möglich einzelne Muskelzellen zu isolieren (vgl. Taf. IV, Fig. 6 und Taf. V, Fig. 9 und 10). Die einzelnen Zellkörper sind nicht spindelförmig, sondern stellen Rechtecke dar. Fibrillen hat Reichert an den Muskelzellen nicht nachweisen können; er schreibt die kontraktilen Eigenschaften dieser Zellen-

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



elemente dem Protoplasma zu. Ferner meint Reichert, daß Kowalevsky (4 und 9) und Kupffer (6, 7 und 11) die kontraktile Schicht für das Epithel des Schwanzes gehalten haben, doch bin ich geneigt, die kontraktile Schicht Reicherts mit der von Kowalevsky und Kupffer beobachteten spindelförmigen Zellschicht zu identifizieren und anzunehmen, daß Reichert das Ectodermepithel übersehen hat. Dasselbe gilt für das Nervenrohr und für den Entodermstreifen, deren Vorhandensein Reichert ebenfalls an seinem Objekte nicht hat feststellen können.

Seeliger (14) kann im Jahre 1884 den von Kowalevsky (4 und 9) und Kupffer (6, 7 und 11) beobachteten Aufbau des Schwanzanhanges bestätigen. Aus der Arbeit ersehen wir, daß die Schwanzmuskulatur, die durch die langgezogene sechseckige Form ihrer zelligen Elemente charakterisiert ist, aus zwei seitlich von der Chorda verlaufenden einschichtigen Streifen besteht. Jeder Streifen ist aus drei längs verlaufenden Zellreihen zusammengesetzt, die den ganzen Raum zwischen Ectoderm und Chorda einnehmen, während dorsal das Nervenrohr, ventral der Entodermstreifen liegt. Seeliger beschreibt die Lage und den Verlauf der an den Muskelzellen auftretenden quergestreiften Fibrillen wie folgt: »Eine jede Muskelzelle scheidet sowohl an der der Chorda als auch an der dem Hautepithel zugekehrten Seite, außer den die das Nervenrohr und den Entodermfortsatz begrenzenden Zellen an der diesen Gebilden zugewendeten Fläche Fibrillen aus. Die Fibrillen verlaufen nicht in der Längsrichtung der Zellen, sondern kreuzen diese unter einem spitzen Winkel und verstreichen parallel zur Zellgrenze.«

In der gleichzeitig mit ebenerwähnter Abhandlung erschienenen Arbeit über das Zentralnervensystem der Ascidien von van Beneden und Julin (26) wird auch kurz auf die einzelnen Teile des Schwanzanhanges eingegangen. In Fig. 10, Taf. XVII geben diese belgischen Forscher einen Querschnitt durch den Schwanz eines *Clavelina*-Embryo, auf dem jederseits von der Chorda drei Muskelzellen gezeichnet sind, die alle an ihrer ganzen Peripherie Muskelfibrillen ausgeschieden haben, was also in Widerspruch mit den Beobachtungen Seeligers (14) steht, der, wie wir gesehen haben, an den Flächen, mit denen die drei Muskelzellen eines jeden Bandes zusammenstoßen, keine Fibrillen antraf. Im übrigen stimmen die Aufzeichnungen mit denen Seeligers (14) überein.

Die oben erwähnte Reichertsche (25) Arbeit findet durch die im Jahre 1890 erschienenen Untersuchungen Lahilles (27) keine

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



Bestätigung. Nach ihm treten auch bei *Botryllus smaragdus* jederseits der Chorda drei Muskelzellen auf, ferner ein Nervenrohr und ein Entodermfortsatz, welche Gebilde alle vom Ectoderm eingerahmt sind, wie dies schon von früheren Autoren bei den einfachen Ascidien gefunden wurde. Es ist wohl dadurch erwiesen, daß die Angaben Reicherts (25) nicht zutreffend sind, und daß *Botryllus* in bezug auf die den Schwanzanhang zusammensetzenden Organe nicht eine so gesonderte Stellung einnimmt, wie es nach der Darstellung Reicherts (25) erscheinen möchte. Die Vermutung Seeligers (14) hat sich durch die Untersuchungen Lahilles (27) als gerechtfertigt erwiesen, denn er sagt: »Ich zweifle durchaus nicht, daß die Larven der zusammengesetzten Ascidien einfacher organisiert sein werden, aber manches in Reicherts Darstellung scheint mir denn doch dem Tatbestande nicht zu entsprechen und auf eine ungünstige Konservierung seiner Objekte schließen zu lassen.«

Nachdem ich durch Vorstehendes den wesentlichen Inhalt der wichtigsten Arbeiten über den Schwanzanhang der Ascidienlarven vorausgeschickt habe, wende ich mich jetzt zu meinen eignen Beobachtungen, und möchte ich gleich hier bemerken, daß meine Untersuchungen an mehreren Species vorgenommen wurden und zwar an *Ciona intestinalis*, *Clavelina lepadiformis* und *Molgula nana*. Ich werde jede Form einzeln besprechen und, um allzuvielen Wiederholungen aus dem Wege zu gehen, die den Schwanzanhang aufbauenden Organe gesondert behandeln. Ein Vergleich der von mir bearbeiteten Organe soll an passender Stelle während der Beschreibung eingeschaltet werden.

### 1. Ciona intestinalis.

(Taf. III, Fig. 36—50.)

Wie wir schon in dem Abschnitt, der die Mesodermbildung von *Ciona intestinalis* behandelt, sahen, beginnt zur Zeit der Schließung des Blastoporus und der Bildung des Nervenrohres der Embryo in die Länge zu wachsen, um dann durch Verjüngung des hinteren Körperabschnittes eine birnförmige Gestalt anzunehmen (Fig. 36). Dieses verjüngte hintere Ende des Körpers zieht sich nun in die Länge und wird so zum Schwanzanhange des Tieres. Den vorderen Abschnitt nennen wir von jetzt an kurz Körper des Embryo, da aus ihm die Organe des ausgebildeten Individuums hervorgehen, während der Schwanzanhang der freien Larve als Fortbewegungsorgan dient. Reichert (29) bezeichnet diesen hinteren Teil als Fortsatz des Körpers.

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



Dieser Körperfortsatz umwächst nun den vorderen Teil des Embryo, schließt sich eng an das Ectoderm des Körpers an und liegt oft in einer rings um den Körper verlaufenden Rinne, wodurch die Orientierung dieser Objekte sehr erschwert wird.

In den meisten Fällen beobachtete ich, daß der Anhang nur einmal um den Körper herum reichte, doch habe ich auch Individuen angetroffen, bei denen er $^5/_4$mal den vorderen Teil des Tieres umfaßte.

Im weiteren Entwicklungsgange nimmt der Rumpfabschnitt des Embryo eine längliche Form an, dies ist das Stadium kurz vor dem Ausschlüpfen. Nach der Zerreißung des Follikels, die nach Seeliger (14) durch kräftige, rasch aufeinander folgende Kontraktionen des Körperfortsatzes hervorgerufen wird, streckt sich der Schwanzanhang und wir haben die freie Larve vor uns. Ich selbst hatte nicht Gelegenheit diesen Vorgang zu beobachten, da mir kein lebendes Material zur Verfügung stand.

Erwähnt wurde schon, daß der Schwanzanhang bei den einzelnen Embryonen nicht dieselbe Länge aufweist, was natürlich auch bei der freischwimmenden Larve zur Geltung kommt. Das Verhältnis der Länge des Körpers zu der des Schwanzanhanges konnte ich infolge mehrerer Messungen als $1 : 3^1/_2$ feststellen. Die Form des freien Ruderorgans bezeichnet man am besten als lanzettförmig.

Alles dieses sind Erscheinungen, die schon zur Genüge von früheren Forschern wie Kowalevsky, Kupffer, Seeliger usw. klar gelegt sind; daher beschränke ich mich auf diese einfache Beschreibung meiner Beobachtungen.

Über den anatomischen Bau des Larvenschwanzes der *Ciona intestinalis* kann ich folgendes angeben: Zu äußerst wird das Ruderorgan vom Cellulosemantel, der hier die Form eines Flossensaumes hat, umgeben. In der zentralen Achse des Schwanzanhanges liegt die Chorda, an deren Seiten, rechts und links, je ein Muskelband verläuft, während dorsal und ventral von dem Achsenstrange das Nervenrohr resp. der Entodermfortsatz sich finden. Eingeschlossen sind alle diese Organe von einem einschichtigen Ectoderm. In folgendem werde ich nun zur genaueren Untersuchung der einzelnen den Schwanzanhang ausmachenden Bestandteile schreiten.

### Der Cellulosemantel.

Der Cellulosemantel besitzt eine lanzettförmige Gestalt. Er überzieht sowohl den Körper als auch den Schwanzanhang der Larve,

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



und zwar gehen beide Mantelabschnitte fast immer kontinuierlich ineinander über. Dies wurde schon von Reichert (25) bei *Botryllus violaceus* festgestellt, während Milne Edwards (1) bei *Amarouque prolifère* eine tiefe Einkerbung an der Stelle des Überganges beobachtet hat. Nur äußerst selten konnte ich eine Einkerbung feststellen; war eine solche vorhanden, so trat sie jedoch nicht in dem Maße auf, wie Milne Edwards (1) dies gezeichnet hat.

Meine Fig. 43 stellt uns einen Querschnitt durch den mittleren Abschnitt des Ruderorgans dar, wodurch die Form der Cellulosehülle am besten vor Augen geführt wird. Die ausgezogenen Enden liegen an der Seite des Nervenrohres resp. des Entodermstreifens, während die den Muskelbändern anliegende Celluloseschicht nur sehr wenig entwickelt ist. Wir sehen in der homogenen Cellulosesubstanz große, bläschenförmige Zellen mit wandständigem Kern auftreten. Diese bläschenförmigen Zellen konnte ich auch an Totalpräparaten wahrnehmen; sie treten hier sehr deutlich hervor, da sie die Tinktionsmittel bedeutend intensiver aufnehmen als die Cellulosesubstanz. Auch konnte ich feststelleu, wie dieses schon Seeliger (14) bei *Clavelina lepadiformis* beobachtete, daß die Zellen meist in den ausgezogenen Enden über dem Nervenrohr und dem Entoderm liegen; seitlich von den Muskelbändern sah ich nur selten derartige Zellenelemente liegen. Das Auftreten dieser bläschenförmigen Zellen im Cellulosemantel verneint Reichert (25), indem er sagt: »In der Substanz der Flosse kommen an keiner Stelle, auch nicht im Bereiche des Flossenanhanges, ganze Zellkörper oder Teile derselben vor.« Ob diese Zellen von Reichert übersehen sind, kann ich mit Bestimmtheit nicht feststellen, da mir kein Material von *Botryllus* zur Verfügung stand. Da jedoch an allen drei Arten, die ich untersuchte, solche Zellen im Cellulosemantel auftreten, und da die Arbeit Reicherts in vielen Punkten an Genauigkeit zu wünschen übrig läßt, so ist wohl anzunehmen, daß Reichert die fraglichen Zellen übersehen hat.

In der Cellulosesubstanz sieht man, vor allem am Schwanzende, eine feine Strahlung auftreten, die Reichert (25) sehr treffend mit den Strahlen der Schwanzflosse eines homocerken Fisches vergleicht. Genau wie Reichert (25) und Seeliger (14) diese Strahlung bei *Botryllus* resp. *Clavelina* und *Perophora* beobachtet haben, verläuft sie bei *Ciona intestinalis*.

Die mit *aov* bezeichneten, dem Cellulosemantel aufsitzenden Zellen stellen den Rest der Testazellen dar, deren Plasma netzförmig angeordnet ist, und deren Kerne oft sehr deutlich hervortreten. Diese

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



meine Beobachtung findet, soweit mir bekannt, in der Literatur nur in den Angaben Oskar Hertwigs (28) eine Bestätigung. Er sagt: »Bei einer eben ausgeschlüpften Larve, an der der Schwanz noch erhalten ist, fällt es auf, daß die gelben Testazellen meist nur äußerst spärlich vertreten sind, und daß die noch vorhandenen den feinen hyalinen Saum, der das ganze Tier umgibt, stets äußerlich aufgelagert sind, indem sie gleichsam an ihm anzukleben scheinen. Bei mehreren Larven in diesem Stadium konnte ich nur zwei oder drei anhaftende Zellen finden. Erzeugt man bei Larven mit einer größeren Anzahl gelber Zellen (Testazellen) einen Strudel unter dem Deckglas, so gelingt es nicht selten einige der adhärenten Zellen hinwegzuschwemmen.« Wenn ich nun auch nicht dies von Hertwig angewandte Experiment gebraucht habe, so ist es mir doch möglich die Angaben dieses Autors zu bestätigen, da ich sowohl Individuen vorfand, die diese Testazellen besaßen und wieder solche, an denen ich keine derartigen Zellenelemente feststellen konnte. Bei letzteren Tieren werden die Testazellen sich wahrscheinlich bei den Ruderschlägen, infolge der Reibung mit dem Wasser, von dem Schwanzanhange gelöst haben.

Der Flossensaum dient wohl einzig und allein dazu, um der Larve eine bessere Fortbewegung zu ermöglichen, da durch das Auftreten dieses Gebildes das Ruderorgan eine größere Flächenausdehnung erhält, was natürlich bei seinen Schlägen von Wichtigkeit ist.

### Das Ectoderm.

Betrachten wir zunächst das Ectoderm bei einem Individuum, das eine birnförmige Gestalt hat, bei dem also die erste Anlage des Schwanzanhanges zu beobachten ist. Fig. 36 stellt uns einen Längsschnitt, Fig. 37 einen Querschnitt durch das hintere Ende eines solchen Embryo dar. Das Ectoderm besteht aus einer einschichtigen Zellenlage, die dem Nervenrohr, den beiden Muskelbändern und dem zweireihigen Entodermfortsatz eng aufliegt. Diese Zellenschicht, die noch verhältnismäßig dick ist, besteht aus kubischen Zellen. Nach vorn geht das Ectoderm des birnförmigen Fortsatzes kontinuierlich in das des Körpers über (Fig. 36), dessen Zellen jedoch höher sind, gegen die also das ectodermale Hautepithel des Schwanzanhanges abgeflacht erscheint. Dieser Gegensatz zwischen dem Ectoderm des vorderen und dem des hinteren Körperabschnittes tritt noch in weit größerem Maße hervor, wenn der Schwanzanhang seine volle Ausbildung erreicht hat. Ein Blick auf Fig. 40 und Fig. 42 und 43

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



zeigt uns am deutlichsten diese Unterschiede. Das Ectoderm der Körperregion läßt noch ein typisches Epithel von kubischen Zellen erkennen (Fig. 40), während das Ectoderm des Schwanzanhanges ein Plattenepithel darstellt, in welchem man deutliche Kerne wahrnehmen kann. Das Ectoderm ist mithin im Laufe der Entwicklung im Fortbewegungsorgan stark abgeflacht, und zwar bemerkt man, wie Seeliger (14) schon bei *Clavelina* beobachtete, daß die Zellen in dem dem Nervenrohr und dem dem Entodermfortsatz anliegenden Teil höher sind, wie die Zellen des ectodermalen Abschnittes, die den Muskelsträngen angrenzen. Dies dürfte wohl auf den Druck zurückzuführen sein, dem letztgenannter Abschnitt des Ectoderms im Follikel ausgesetzt ist.

Wie schon oben erwähnt, schließt sich das Ectoderm bei jungen Stadien eng an Nervenrohr, Muskelplatten und Entodermfortsatz; dies ist auch noch beim vollständig ausgebildeten Anhang der Fall, nur ist ein kleiner Zwischenraum zwischen Nervenrohr und Ectoderm bzw. Entoderm und Ectoderm zu erkennen, der dadurch entsteht, daß die Muskelzellen sich sehr stark entwickeln, während das Nervenrohr sich infolge des Längenwachstums des Schwanzes verdünnt, und die Zellen des Entoderms sich sogar, wie wir später sehen werden, aus ihrem Zusammenhang loslösen und zu amöbenartigen Gebilden werden. Diese langgestreckten, durch den ganzen Schwanzanhang ziehenden Lückenräume stehen mit der primären Leibeshöhle in Verbindung und dienen als Blutbahnen. Die hier und da an Querschnitten zu beobachtenden Spalten zwischen Ectoderm und Muskelsträngen sind Kunstprodukte, die durch Einwirkungen der Konservierungsflüssigkeit entstanden sind. Fig. 44 weist z. B. diese Spalträume nicht auf, es liegt vielmehr das Ectoderm den Muskelzellen eng an. Bei *Clavelina* hat Seeliger (14) dasselbe beobachtet, er äußert darüber: »Das ectodermale Hautepithel zieht sich zu einem äußerst feinen Plattenepithel aus, das im lebenden Objekt der Muskelschicht ziemlich dicht anliegt, über dem Nervenrohr und der entodermalen Zellreihe aber, die nicht die Höhe der Muskelzellen erreichen, einen kleinen Spalt freiläßt, der nach vorn zu in die primäre Leibeshöhle des Tieres übergeht. An konserviertem Material wurden diese Spaltenräume weiter, und an Querschnitten erscheint das Hautepithel allseitig mehr oder minder weit abgehoben.

Nach vorn geht das ectodermale Hautepithel des Ruderorgans in das des Körpers über; hinten bildet es den Abschluß der Chorda, indem es die Spitze derselben mit einer kalottenförmigen Zelle umgibt.

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



**Das Entoderm.**

Schon Kowalevsky (9) beobachtete, daß das Entoderm des Körpers in den Schwanzanhang hineinreicht. Diese Ansicht wurde schon des öftern bestätigt, und auch ich kann mich auf Grund meiner Untersuchungen dieser Tatsache anschließen.

Die Entodermzellen des Ruderorgans liegen in zwei Reihen nebeneinander und stellen einen durch die ganze Länge des Bewegungsorgans ziehenden Streifen dar. Dieser liegt an der ventralen Seite, ist vom Ectoderm, den ventralen Zellen der Muskelbänder und der Chorda begrenzt und steht bei jungen Stadien mit dem Entoderm des Körpers in Verbindung, was leicht bei Verfolgung einer Querschnittserie festgestellt werden kann. Dieser Zusammenhang schwindet später, indem sich das Entoderm des Rumpfes beim Eintritt in den Schwanzanhang an dieser Stelle abschnürt.

Sobald der Embryo die Eihülle gesprengt hat und zur freien Larve geworden ist, bemerken wir die schon von Kowalevsky (9) beschriebene Umbildung der Entodermzellen. Es lösen sich nämlich die Zellen aus ihrem Zusammenhange los, runden sich ab und nehmen eine amöbenartige Gestalt an, so daß sie den freien Mesodermzellen des Larvenkörpers gleichen. Man könnte sagen, daß aus dem Entodermstreifen durch Umbildung der einzelnen Zellenelemente ein Mesodermstreifen wird.

Diese frei gewordenen Zellen zeigen meist eine birnförmige Gestalt; am einen Ende sind sie zugespitzt, am andern erweitert. Der Kern liegt in dem breiten Teil der Zelle, ist verhältnismäßig groß und besitzt einen deutlichen Nucleolus (Fig. 42). Die Zellen selbst bestehen aus einem feinkörnigen Protoplasma.

Kowalevsky (9) beschreibt, daß bei der freischwimmenden Larve die umgewandelten Entodermzellen des Schwanzanhanges nacheinander aus dem Ruderorgan in den hinteren Abschnitt des Rumpfes wandern und dort in Blutkörperchen übergehen. Wenn Kowalevsky einen gelinden Druck auf die freischwimmende Larve ausübte, bemerkte er, wie die im hinteren Körperabschnitt angesammelten Zellen in den Schwanzanhang zurückgingen. Dieses wollte mir zwar nicht gelingen, doch nehme ich an, daß Kowalevsky dieses Experiment an lebendem Material ausgeführt hat und daß, wie wohl leicht begreiflich, bei konservierten Individuen ein derartiger Versuch nicht gelingt. Durch einen Vergleich älterer Larven mit jüngeren kann ich jedoch die Angaben Kowalevskys bestätigen. Bei einer älteren Larve bemerkte

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



ich nämlich im hinteren Körperabschnitt eine bedeutend größere Anzahl von amöbenartig gestalteten Zellen, wie bei jüngeren. Auch konnte ich feststellen, daß bei älteren Larven die Entodermzellen des Bewegungsorgans viel spärlicher waren und nicht mehr so regelmäßig gelagert erschienen, wie es bei jüngeren Stadien der Fall war. Sahen wir, daß bei jungen Individuen die Entodermzellen einen ununterbrochenen Zellstreifen von zwei nebeneinander liegenden Zellen repräsentierten, so müssen wir bei der freien Larve die Wahrnehmung machen, daß dieser Zusammenhang vollends aufgehoben ist. Am besten beobachtet man dies auf Querschnitten. So zeigt die Fig. 42 drei umgebildete Entodermzellen nebeneinander, die Fig. 44 nur eine, während an der Fig. 43 an der Stelle, die im jugendlichen Stadium von den Entodermzellen eingenommen war, überhaupt keine Zellen zu beobachten sind; es müssen mithin die Entodermzellen in Wanderung begriffen sein. Hierfür spricht wohl auch die Umwandlung der Entodermzellen in solche mit amöboider Gestalt, welche Form sie wohl annehmen, um nach Art einer Amöbe sich vorwärts zu bewegen und vom Schwanzanhang in den hinteren Körperabschnitt übersiedeln zu können.

### Das Nervenrohr.

Die Entstehung und Bildung des Nervenrohres habe ich ausführlich im ersten Teil meiner Arbeit behandelt, daher will ich jetzt gleich zur Beschreibung des Nervensystems der freischwimmenden Larve schreiten. Bei Betrachtung einer geschwänzten Larve fällt auf, daß das Nervensystem aus drei Abschnitten zusammengesetzt ist. Der vordere Abschnitt entwickelt zunächst die Sinnesblase, aus deren vorderem Teil bei älteren Larven die Flimmergrube entsteht. In der Verlängerung der Sinnesblase nach hinten zu finden wir das Rumpfganglion und das Nervenrohr. Die beiden ersten Teile (Sinnesblase mit Flimmergrube und Rumpfganglion) liegen in der dorsalen Seite des Körpers, während das Nervenrohr den Raum einnimmt, der zwischen der Chorda, den beiden dorsalen Muskelzellreihen und dem ectodermalen Plattenepithel bis zum Ende des Schwanzanhanges zieht. Der Schwanzabschnitt ist um 90° gedreht, so daß er dorsal links zu liegen kommt. Die Sinnesblase setzt sich in das ziemlich umfangreiche Rumpfganglion fort, das mehrschichtig ist (Fig. 40) und kontinuierlich in das Nervenrohr übergeht.

Bei jungen Individuen stellt das hintere Nervenrohr eine einschichtige Röhre mit deutlichem Lumen dar. Die Zahl der diese

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



Röhre bildenden Zellen ist ziemlich konstant. Meist treten im Querschnitt vier Nervenzellen auf (Fig. 13), doch konnte ich im vorderen Ende oft sechs solcher Zellenelemente beobachten (Fig. 11).

Im Laufe der Entwicklung bildet sich jedoch, wie schon oben erwähnt, das Rumpfganglion aus, indem eine Vermehrung der Nervenzellen eintritt. Fig. 40 und Fig. 41 zeigen uns Querschnitte durch den dorsalen Teil des hinteren Körperabschnittes einer freischwimmenden Larve; es geht die Fig. 40 durch die Mitte des Rumpfganglions, die Fig. 41 durch das Ende desselben kurz vor dem Übergang in das Nervenrohr. Recht deutlich tritt die Mehrschichtigkeit des Rumpfganglions hervor. Die Anlage besteht aus mehrfach dicht übereinander liegenden Nervenzellen, die einen großen Kern mit starkem Nucleolus besitzen. Die Decke des Rumpfganglions ist immer einschichtig und wird von vier nebeneinander liegenden Zellen gebildet. Auf der ganzen Serie ließ sich ein ziemlich großes Lumen wahrnehmen, das bald rund bald etwas schlitzförmig erschien und eine Fortsetzung des Nervenrohres darstellt. Die Anzahl der Zellen des Rumpfganglions nehmen nach dem Körperende zu ab, bis schließlich das Ganglion nur noch einschichtig ist und ohne scharfe Grenze in die Ventralwand des hinteren Nervenrohres übergeht. Ein Querschnitt durch diese Körperregion ist in Fig. 41 wiedergegeben. Das Dach wird auch hier noch von vier abgeflachten Zellen gebildet, während die Basis nicht mehr vielschichtig ist, sondern ebenfalls aus vier Zellen besteht, die aber bedeutend höher sind als die Dachzellen. Verfolgen wir nun die Schnittserie weiter, so sehen wir, daß dieser Schnitt das Ende des Rumpfganglions repräsentiert, und daß die Zahl der Nervenzellen immer mehr abnimmt, bis schließlich die Zahl vier erreicht ist; es geht also, wie erwähnt, das Rumpfganglion allmählich in das Nervenrohr des Schwanzanhanges über.

Fast durch die ganze Länge des Ruderorgans kann man im Nervenrohr ein Lumen wahrnehmen, das jedoch hinten bedeutend feiner ist, wie das im Bereich des Rumpfganglions. Auch kann man beobachten, daß das Lumen um so feiner wird, je näher man dem Schwanzende kommt, bis es schließlich überhaupt nicht mehr wahrzunehmen ist. Es keilen sich die Nervenzellen im äußersten Schwanzende so ineinander ein, daß das Lumen vollständig verdrängt wird.

### Die Muskulatur.

Das erste Auftreten von Muskelzellen läßt sich schon bei Embryonen konstatieren, deren hinteres Ende sich eben birnförmig

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



auszuziehen beginnt. Fig. 36 stellt uns einen Längsschnitt durch die hintere Körperregion eines solchen Stadiums dar. Jederseits der mehrschichtigen Chorda liegen ungefähr acht kubische Zellen, die dank ihrer intensiven Färbung deutlich hervortreten. Dieses eigentümliche Verhalten zum Farbstoff wird durch das Schwinden der Dotterschollen bedingt, welche die Zellen im Laufe ihrer Entwicklung als Nährstoffe verwandt haben. Die Zellen sind plasmareicher geworden und färben sich daher stärker als die Zellen des Ectoderms, des Entoderms und der Chorda, die fast noch prall mit Dotterkörperchen angefüllt sind. Vor allem in der Umgebung der Kerne dieser die Chorda umgebenden Zellen sieht man keine Dotterschollen mehr, und nur noch vereinzelt am Rande der Zellen treten diese auf. Diese Zellen repräsentieren die späteren Muskelzellen des Schwanzanhanges. Am Grunde der Chorda zwischen den beiden letzten Muskelzellen erblickt man vier Zellen, die uns das Ende des Nervenrohres darstellen; diese vier Zellen lassen jedoch kein Lumen mehr zwischen sich frei.

Betrachten wir einen durch eben besprochenes Stadium gelegten Querschnitt (Fig. 50), so sehen wir, daß jederseits der Chorda drei Muskelzellen liegen, die dorsal an das Nervenrohr stoßen, ventral mit dem Entodermfortsatz in Berührung treten, während außen das Ectoderm diesen Zellen eng aufliegt.

Aus diesem eben beschriebenen birnförmigen Embryo bildet sich nun durch Wachstum des hinteren Körperabschnittes die geschwänzte Larve. Über die Entstehung des Ruderorgans schreibt Seeliger (14): »Das Längenwachstum des Schwanzteiles dürfte nur durch eine Streckung sämtlicher Hinterleibszellen zustande kommen, bis endlich der plumpe zweite Leibesabschnitt (Fig. 34) in das langgestreckte schmale Ruderorgan umgewandelt ist.« Diesen Ausführungen Seeligers kann ich mich voll und ganz anschließen. Wie ich schon oben erwähnte, liegen bei einem Embryo von birnförmiger Gestalt an jeder Seite der Chorda ungefähr acht Muskelzellen (Fig. 36). Diese Zahl fand ich bei einer freischwimmenden Larve im Schwanzanhang wieder. Ich skizzierte nämlich eine Querschnittserie des ganzen Schwanzanhanges und konnte ebenfalls nur acht langgestreckte Muskelzellen feststellen, indem ich die Kerne, die in einem Muskelstrange hintereinander liegen, zählte. Auf Längsschnitten war dies nicht möglich festzustellen, da ich nicht genügend ausgestreckte Larven vorfand. Auch Totalpräparate von freischwimmenden Larven, die mit Methylenblau gefärbt waren und in Glycerin betrachtet wurden, ließen die

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



Zellgrenzen der Muskelzellen und vor allem die Kerne so deutlich hervortreten, daß man die Zahl derselben mit Leichtigkeit bestimmen konnte. Die Muskelzellen nehmen also in dem Maße an Länge zu, wie der hintere Teil des Körpers sich streckt, bis sie schließlich eine lange, spindelförmige Gestalt angenommen haben. Hierdurch findet also die Angabe Seeligers, daß das Ruderorgan sich durch Streckung sämtlicher Zellen des hinteren Körperabschnittes bildet, eine Bestätigung.

Eine Betrachtung der Fig. 36, 38 und 46 zeigt uns auch die verschiedenen Formen der Muskelzellen auf den verschiedenen Entwicklungsstufen. Fig. 36 stellt uns ein Stadium dar, auf welchem der Schwanzanhang auszuwachsen beginnt; wir sehen, daß hier die Muskelzellen noch dicker wie lang sind. Bei einem etwas weiter entwickelten Stadium (Fig. 38) hat die Länge der Zellen jedoch bedeutend zugenommen, bis schließlich im ausgebildeten Schwanz jede Muskelzelle eine langgestreckte Spindel darstellt (Fig. 46).

Bei der freischwimmenden, ausgebildeten Larve finden wir also langgestreckte, sechseckige, spindelförmige Muskelzellen vor (Fig. 46), die sich ineinander keilen. Jederseits der Chorda liegen im mittleren Teile des Schwanzanhanges drei solcher Zellen nebeneinander (Fig. 43), jedoch beobachtete ich, daß die Muskelzellen nach den beiden Enden der Chorda zu an Zahl abnehmen (Fig. 42 und Fig. 44), bis schließlich die Chorda überhaupt nicht mehr von Muskelzellen umgeben ist (Fig. 45). Im Schwanzende wird die Chorda dann vom Ectoderm abgeschlossen, während im Körperabschnitt das Chordaende nur von der Chordascheide umgeben ist. Hier will ich nicht unerwähnt lassen, daß die Abnahme der Muskelzellen rechts und links der Chorda nicht immer gleichmäßig vor sich geht. Ich stieß auf Individuen, bei denen ich auf Querschnitten an der einen Seite zwei, auf der andern Seite drei Muskelzellen konstatieren mußte. Dieses kommt jedoch selten vor, denn meistens sieht man auf beiden Seiten der Chorda gleichzeitig den Fortfall einer Muskelzelle, und zwar schwindet immer zuerst die mittlere. Diese Abnahme der die Chorda umgebenden Muskelzellen beginnt vorn in den meisten Fällen neben dem Teil der Chorda, der in den Rumpfabschnitt des Tieres hineinragt, doch kann man auch hier und da im freien Schwanzende in unmittelbarer Nähe des Körpers nur zwei seitliche Muskelzellen beobachten.

Was den histologischen Bau dieser spindelförmigen Muskelzellen anbetrifft, so haben wir es mit plasmareichen, quergestreiften Elementen zu tun. Das Plasma zieht in Strängen durch die Zellen und

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



bildet dadurch ein deutliches Netzwerk (Fig. 43). Die scharf konturierten runden Kerne liegen in der Mitte der Zellkörper und besitzen oft eine auffallende Größe. Sie zeigen deutlich die Struktur ruhender Kerne und einen großen, stark hervortretenden Nucleolus. Charakteristisch für die Muskelzellen ist das Auftreten von Fibrillen an der Peripherie des Muskelbandes.

Über den Bau und den Verlauf der Fibrillen finden wir in der Literatur die verschiedensten Angaben. Der erste, der diese Muskelelemente beobachtete, ist Kupffer (11), doch läßt er sich über den feineren Bau nicht näher aus, sondern macht nur die Mitteilung, daß die Fibrillen im Moment des Todes bestimmter hervortreten.

Reichert (25) kann bei *Botryllus violaceus* keine Fibrillen konstatieren; er schreibt vielmehr dem Protoplasma die kontraktilen Eigenschaften dieser Zellenelemente zu.

Über die Ansichten Seeligers (14) und van Benedens und Julins (26) habe ich schon oben Bericht erstattet. Die Angaben gehen insofern auseinander, als Seeliger bei jungen, freischwimmenden Larven an den Seiten, mit welchen die drei Muskelzellen zusammenstoßen, keine Fibrillen beobachtet hat, während van Beneden und Julin solche feststellen mußten.

Bei *Appendicularia flabellum* konnte Retzius (29) die Fibrillen, die der Längsachse des Schwanzanhanges parallel angeordnet sind, aus zwei nebeneinander liegenden Fibrillen zusammengesetzt nachweisen, da er in der Längsrichtung der Fäserchen eine helle Linie wahrnahm.

Der Angabe van Benedens und Julins, daß jede Muskelzelle in ihrem ganzen Umkreis Fibrillen besitzt, kann ich nicht beistimmen, ich muß mich vielmehr der Ansicht Seeligers (14) anschließen, daß an den Seiten der drei Muskelzellen, wo diese zusammenstoßen, die Fibrillen fehlen. Ein Querschnitt durch den Schwanzanhang, wie er in Fig. 43 dargestellt ist, zeigt am deutlichsten die Anordnung der Fibrillen. Wir sehen, daß die Muskelzellen an den der Chorda und den dem Ectoderm zugewandten Flächen, wie auch an den dem Nervenrohr und dem Entoderm anliegenden Seiten Fibrillen ausgeschieden haben. Es besitzt also das Muskelband im ganzen Umkreis Fibrillen, nur die Zwischenwände desselben sind von solchen Gebilden frei.

Meine Fig. 46 zeigt uns ein Stück des caudalen Abschnittes und soll den Verlauf der Muskelfibrillen klarlegen. Der rechts von der Linie *ab* dargestellte Teil führt uns die Richtung der Fibrillen bei

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



hoher Einstellung vor Augen, es sind also dies die Fibrillen der Muskelzellenflächen, die dem Ectoderm anliegen. Die Fibrillen laufen, wie es Seeliger (14) schon bei *Clavelina lepadiformis* beobachtete, parallel der Zellgrenze, nicht genau in der Längsrichtung der Zellen, wie es bei den kontraktilen Elementen der Appendicularien der Fall ist. Die der Chorda anliegenden Fibrillen, die wir bei tiefer Einstellung sehen, stellt uns der linke Abschnitt der Zeichnung dar, und zwar kreuzen diese Fibrillen diejenigen der äußeren Schicht.

Es gelang mir nicht bei den Fibrillen (Fig. 47) die Zusammensetzung aus zwei Streifen zu erkennen. Dies möchte ich jedoch auf die Feinheit der Fibrillen zurückführen, denn bei *Clavelina lepadiformis* wie auch bei *Molgula nana*, bei denen die Fibrillen stärker entwickelt sind, fand ich, wie ich hier voraussendend bemerken will, in der Längsrichtung der Fibrillen (Fig. 58 und 72) einen feinen, hellen Achsenstreifen, der schon von Retzius bei *Appendicularia flabellum* beobachtet wurde. Es läge kein Grund vor, bei *Ciona intestinalis* etwas andres anzunehmen, nur reichten meine optischen Hilfsmittel nicht aus, diese Zusammensetzung der Fibrillen wahrzunehmen.

Über das erste Auftreten der Fibrillen an den spindelförmigen Muskelzellen vermag Seeliger (14) nichts Genaues anzugeben. Er beobachtete zuweilen bei verhältnismäßig jungen Individuen schon Kontraktionen des Ruderorgans, während dies bei manchen älteren Larven nicht zu konstatieren war. Dies läßt wohl darauf schließen, daß die Ausscheidung der Fibrillen von seiten der Muskelzellen bei den einzelnen Individuen während verschiedener Entwicklungsstadien erfolgt. Auch ich beobachtete eine große Variabilität in bezug auf den Zeitpunkt des ersten Auftretens der Fibrillen. Konstant traten Fibrillen erst dann auf, wenn der Schwanzanhang vollständig ausgebildet war.

### Die Chorda.

Im ersten Teil meiner Arbeit erwähnte ich schon, daß die Chorda entodermalen Ursprungs ist. Sie zeigt bei einem birnförmigen Embryo eine längsgestreckte Gestalt (Fig. 36) und ist zunächst zweireihig. Die Zellen sind ineinander gekeilt, sehr dotterreich und besitzen einen deutlichen Kern, der meist an dem zugespitzten inneren Ende einer jeden Chordazelle liegt; die vorderste und hinterste Chordazelle bilden einen kalottenförmigen Abschluß.

Die Zellen dieses zweireihigen Stranges schieben sich beim

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



Längenwachstum des Schwanzes ineinander, bis sie schließlich eine Zellenreihe darstellen, deren Elemente geldrollenartig angeordnet sind (Fig. 38). Unter Berücksichtigung der Fig. 39, die einen Querschnitt durch eben erwähntes Stadium repräsentiert, läßt sich feststellen, daß die Chordazellen eine scheibenförmige Gestalt und geringe Dicke besitzen, und daß die Kerne in der Mitte liegen. Im Laufe der Entwicklung wird jedoch infolge der Längsstreckung des Schwanzanhanges aus der flachen Zelle eine langgestreckte, zylinderförmige, die meistens so lang ist, wie der Durchmesser der Scheibe (Fig. 48).

Ebenso wie wir bei der Längsstreckung der Muskelzellen des Schwanzanhanges keine Vermehrung der Zellen beobachten konnten, sehen wir dies auch bei den Chordaelementen. Zunächst liegen sie in zwei Reihen, dann werden sie einreihig, und schließlich nehmen die scheibenförmigen Zellen langgestreckte, zylindrische Form an. Diese Umwandlung erfolgt nur aus dem Grunde, weil die Chorda infolge des Längenwachstums des Schwanzanhanges einen größeren Raum einnehmen muß. Dieselbe Ansicht vertritt Seeliger (14), indem er sagt: »Wenn im weiteren Wachstum der Schwanz sich in die Länge zieht, verlieren die einzelnen Chordazellen um ein Bedeutendes an ihrem Umfang, gewinnen aber an Dicke (Fig. 37). In diesem Sinne schreitet ihre Formveränderung weiter vor (Fig. 41 und 42), bis sie endlich ebenso breit als hoch erscheinen, ja schließlich sogar die Dicke der Scheibe ihren Durchmesser übertrifft (Fig. 45). Auf diese Weise erklärt es sich, daß eine Längsstreckung des Schwanzanhanges möglich wird, ohne daß gleichzeitig die Zahl derselben um ein Merkliches vergrößert würde.«

Sobald die Streckung des Schwanzanhanges abgeschlossen ist, beginnt auch die Bildung der eigentlichen Chordasubstanz, die Kowalevsky (4) als »Skelett des Schwanzes« bezeichnet. An den Zellgrenzen, mit denen die zylinderförmigen Zellen zusammenstoßen, bemerken wir ein Auseinderweichen der Zellgrenzen, und es entstehen Vacuolen, die mit einer wasserhellen Substanz angefüllt sind. Zunächst stellen diese Vacuolen einen feinen Schlitz dar, der allmählich umfangreicher wird und eine halbmondförmige Gestalt annimmt (Fig. 48). Genau erkennt man in dem feinkörnigen Protoplasma noch die Kerne.

Die Umbildung des Plasmas schreitet nun immer weiter vorwärts, bis die Vacuolen so an Umfang zugenommen haben, daß sie ineinander überfließen (Fig. 49). Auf dem optischen Längsschnitt erscheint nun das Plasma wie eine Wellenlinie, die an Höhe immer

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



mehr abnimmt (Fig. 50). Schließlich wird das Plasma vollständig wandständig, doch sind immer noch die Kerne deutlich zu erkennen.

Am besten sieht man diese Wandständigkeit des Plasma auf Querschnitten. Fig. 44 zeigt uns nur eine ganz dünne Plasmaschicht, in der ein großer Kern liegt. Von dem Plasma ziehen noch einige feine Plasmastränge durch die gallertartige Chorda, die auch mit der Zeit verloren gehen; dann stellt die Chorda einen durch und durch homogenen Zylinder dar, der von einer feinkörnigen Protoplasmaschicht umgeben ist. Der Behauptung Metschnikoffs (5), daß hier die Kerne fehlen, kann ich mich nicht anschließen. Ich fand überall in dem peripheren Plasma Kerne, so daß wohl die Annahme gerechtfertigt erscheint, daß die diesem Forscher zur Verfügung stehenden Objekte infolge einer ungünstigen Konservierungsmethode nicht alle histologischen Details erkennen ließen. Diese von dem ursprünglichen Chordazellstrange zurückbleibende Plasmaschicht bildet die Chordascheide.

Die Vacuolen entstehen zuerst im mittleren Teile des Schwanzanhanges und schreiten von da nach vorn und hinten fort. So kommt es vor, daß in der Mitte die homogene Chorda schon vollständig ausgebildet ist, während an den beiden Enden die Vacuolen sich noch nicht miteinander vereinigt haben. An der Bildung des homogenen Stranges nehmen alle Zellen teil, mit Ausnahme der beiden Endzellen. Diese bleiben zeit ihres Lebens bestehen; ihr Plasma ist faserig und bildet ein Netzwerk (Fig. 40 und 45).

Schon bei der Besprechung der Muskulatur hob ich hervor, daß die Muskelzellen nicht ganz bis an die beiden Enden der Chorda reichen, diese also nicht umgreifen können. Das im Körper liegende freie Chordaende ist nur von der Chordascheide umgeben, während die äußerste Spitze der Chorda im Schwanzende vom Ectoderm abgeschlossen wird.

Das vordere Ende der Chorda reicht ziemlich weit nach vorn bis in die Region des Darmes, so daß wir auf einem Querschnitt durch den hinteren Körperabschnitt die Chorda und den Darm treffen müssen (Fig. 40 und 41).

Diese von mir beobachtete Bildung der Chorda bei *Ciona intestinalis* stimmt mit den Untersuchungen Kowalevskys (4) und Seeligers (14) vollständig überein. (Seeliger konnte bei *Clavelina* das Zusammenfließen der Vacuolen zu einem kontinuierlichen, homogenen Achsenzylinder in keinem Falle beobachten, wohl aber bei *Perophora Listeri*, bei der die Entwicklung der Chorda weiter vorschreitet und

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



im Endstadium eine homogene Masse, den axialen Teil des Ruderorgans einnimmt.) Diese beiden Autoren sprechen auch von einem zuerst zweischichtigen Chordastrang, der einschichtig wird und dann im axialen Teil durch Verschmelzung der immer größer werdenden Vacuolen die homogene Chorda bildet, die von dem wandständigen Protoplasma, der Chordascheide, umgeben ist. Kowalevsky (4) sagt wörtlich: »Das Plasma der Zellen wird ganz an die Peripherie gedrückt und stellt die Scheide dar, die schließlich aus einer Reihe von Kernen und einer unbedeutenden Menge Protoplasma besteht.«

Hiermit habe ich die Besprechung der den Schwanzanhang der *Ciona intestinalis* aufbauenden Organe beendet und wende mich nun zu *Clavelina lepadiformis*, um auch hier die Verhältnisse zu schildern und gleichzeitig die Ruderorgane dieser beiden Individuen miteinander zu vergleichen.

## 2. Clavelina lepadiformis.

(Taf. IV, Fig. 51—58.)

Schon Seeliger (14) hat im Jahre 1884 in seiner Arbeit »Die Entwicklungsgeschichte der sozialen Ascidien« eine ausführliche Schilderung des Schwanzanhanges der *Clavelina lepadiformis* veröffentlicht. Da jedoch seitdem Arbeiten erschienen, die in einigen Punkten nicht mit den Resultaten Seeligers übereinstimmen, so hielt ich es für angebracht, auch diese Form noch einmal einer Untersuchung zu unterziehen. Da nun meine Ergebnisse sich vollständig mit denen Seeligers decken, so werde ich in nachfolgender Beschreibung der einzelnen Organe des Schwanzanhanges auf einige Zeichnungen Seeligers hinweisen, deren nochmalige Aufzeichnung nur eine Wiederholung bedeuten würde.

Der Schwanzanhang der *Clavelina lepadiformis* entwickelt sich genau so wie das Ruderorgan der *Ciona intestinalis*. Das hintere Ende des Embryo, der während der Schließung des Blastoporus eine Eiform angenommen hat, verjüngt sich allmählich, und das jugendliche Individuum erhält die bekannte typische birnförmige Gestalt. Jetzt beginnt das zugespitzte Ende in die Länge zu wachsen und legt sich, da die Eihülle eine Streckung in der Richtung der Längsachse verhindert, um den Körper herum. Der so entstandene Schwanzanhang reicht wie bei *Ciona intestinalis* oft mehr als einmal um den abgerundeten Körper und liegt nicht selten in einer rings um den Körper verlaufenden Rinne. Hat der Schwanzanhang seine volle Ausbildung erreicht, so sprengt er den Follikel, und der Embryo

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



wird zur freien Larve. Die Länge des Schwanzanhanges ist bei den einzelnen Larven ziemlich unterschiedlich, und kann ich mich der Beobachtung Seeligers (14) anschließen, wenn er sagt: »Der Schwanzanhang übertrifft den Vorderkörper um das zwei- bis dreifache an Länge.«

Die Organe, die wir bei *Ciona intestinalis* im Schwanzanhange vorfanden, treten uns ebenso bei *Clavelina lepadiformis* entgegen. Zum Zwecke der besseren Bewegung tritt auch hier der schon bei *Ciona intestinalis* beobachtete Flossensaum auf, der in den Cellulosemantel des Körperabschnittes übergeht.

### Der Cellulosemantel.

Der Cellulosemantel des Ruderschwanzes stellt einen Flossensaum dar, der am äußersten Ende die Form einer Lanzettspitze hat, nach vorn aber sich verdickt und in den Cellulosemantel des Körpers übergeht. An der Übergangsstelle sehen wir immer eine kleine Einkerbung, die ja auch bei *Ciona intestinalis* hier und da bemerkt wurde, doch konnten beide Abschnitte auch ganz allmählich ineinander übergehen, was bei *Clavelina lepadiformis* nie der Fall ist.

An einem Querschnitt durch den mittleren Teil des Schwanzanhanges läßt sich am besten seine Form beobachten (siehe Seeliger [14] Taf. V, Fig. 52). Den Flossensaum schildert Seeliger (14) folgendermaßen: »Der Cellulosemantel bildet sich nicht nach allen Richtungen hin gleichmäßig, und so kommt es zur Ausbildung eines seitlich komprimierten, in der Medianebene langgestreckten Ruderorgans.«

»Das Auftreten der Hautepithelzellen zur Bildung des Mantels erfolgt nicht auf der ganzen Oberfläche des Schwanzes in gleicher Weise. In der Medianebene ist es außerordentlich bedeutend, in der Region der seitlichen Muskelbänder nur sehr spärlich.«

Diese Mitteilung Seeligers (14) muß ich bestätigen, denn sowohl an Schnitt- als auch an Totalpräparaten konnte ich die Form des Flossensaumes, wie auch die Anordnung seiner zelligen Elemente feststellen, genau so, wie Seeliger dieses schildert. Die aus dem Mesoderm ausgewanderten Zellen erschienen, wie bei *Ciona intestinalis*, bläschenförmig und mit homogenem Plasma erfüllt. Der Kern der Zelle tritt stark hervor und ist immer wandständig.

Die von Oskar Hertwig (28) beobachteten Testazellen, die noch vereinzelt dem Cellulosemantel anhaften, finden wir auch bei *Clavelina lepadiformis*. Sie zeigen denselben Bau, wie ich es schon bei

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



*Ciona intestinalis* hervorhob. Diese Zellenelemente sind jedoch nicht bei jeder freischwimmenden Larve wahrzunehmen, da sie sich schon bald nach der Sprengung des Follikels infolge mechanischer Einflüsse vom Cellulosemantel loslösen.

In der homogenen Masse des Flossensaumes sieht man vor allem am hinteren Ende eine sich stärker als die Cellulosesubstanz färbende Streifung auftreten, die SEELIGER (14) in seiner Fig. 49, Taf. V, wiedergibt. Diese Streifung bemerkt man fast ausschließlich im letzten Viertel des Schwanzanhanges. Was könnte man nun als Grund dieser eigenartigen Bildung anführen?

Ich glaube, daß das Auftreten dieser Strahlen nur dazu dient, um dem Ende des Flossensaumes, das weit über das Ende des ectodermalen Hautepithels hinausreicht, eine gewisse Festigkeit und Widerstandsfähigkeit zu geben. Der mittlere und vordere Teil des Lokomotionsorgans erfahren durch die in der Achse liegenden Organe einen genügenden Halt, während das äußere Ende des Schwanzanhanges einer solchen axialen Stütze ganz entbehrt, und diese wird durch das Auftreten der Streifung ersetzt. Erklärlich ist es auch, daß die Strahlung bereits im hinteren Bereich der axial gelegenen Organe auftritt. Das äußerste Ende dieser Achse läuft nämlich spitz zu und ist mithin nicht mehr so widerstandsfähig wie der mittlere Teil. Dieses über das Auftreten der Streifung Gesagte gilt natürlich auch von *Ciona intestinalis*, bei der wir ja die gleichen Gebilde vorfanden.

Über die Entstehung der Strahlen läßt sich SEELIGER (14) folgendermaßen aus: »Was nun den Ursprung der Streifung anbelangt, so kann ich nur REICHERT (25) beistimmen, wenn er sagt, daß die Regelmäßigkeit und Beständigkeit der Erscheinung unzweifelhaft beweise, daß von einer zufälligen Faltenbildung in der Flosse nicht die Rede sein könne. Auch mir scheinen die Bilder auf eine strahlenartige Anordnung einer Substanz hinzuweisen, die sich entweder chemisch oder vielleicht auch nur durch eine festere Konsistenz von der übrigen Cellulosesubstanz des Mantels unterscheidet.« Ist das letztere der Fall, so wäre meine Annahme, daß die Streifung zur Festigung des Flossensaumes dient, voll und ganz gerechfertigt, da durch eine festere Konsistenz der Cellulosemasse dem Flossensaum auch eine bedeutende Widerstandsfähigkeit verliehen wird.

### Das Ectoderm.

Was ich bei der Beschreibung des Ectoderms der *Ciona intestinalis* gesagt habe, trifft ebenso bei *Clavelina lepadiformis* zu. Bei

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



jugendlichen Individuen ist das Ectoderm ungefähr kubisch (Fig. 51). Beginnt nun die Bildung des Schwanzanhanges, so werden die Zellen immer flacher (Fig. 53), bis sie schließlich beim ausgebildeten Ruderorgan ein Plattenepithel darstellen, das aber an der dorsalen und ventralen Seite eine größere Dicke aufweist (Fig. 56).

Auch die Ectodermzellen des Körperabschnittes, die in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem ectodermalen Plattenepithel des Schwanzanhanges stehen, erleiden infolge des Wachstums des Embryo eine Abflachung, jedoch nur in geringem Maße, so daß diese Zellen ihre kubische Form bewahren (Fig. 55). Das Ectoderm des Schwanzanhanges liegt bei jungen Tieren dem Nervenrohr, dem Entodermfortsatz und den beiden Muskelbändern dicht auf (Fig. 52). Bei der ausgebildeten Larve bemerkt man jedoch, daß die Muskelzellen das Nervenrohr und den Entodermfortsatz an Dicke bedeutend übertreffen, wodurch Hohlräume über dem Nervenrohr und dem Entoderm zurückbleiben, die mit der primären Leibeshöhle in Kommunikation stehen. Diese beiden Spalten ziehen sich durch den ganzen Schwanzanhang hindurch und stellen die Blutbahnen dar (Fig. 56).

### Das Entoderm.

Da der Schwanzanhang nur das langgestreckte hintere Ende des Embryo darstellt, so ist auch wohl anzunehmen, daß im Ruderorgan Entodermzellen vorhanden sind. Ein Blick auf einen Querschnitt durch den Schwanzteil eines jungen Embryo bestätigt diese Annahme. Fig. 52 stellt einen solchen Querschnitt dar; an der ventralen Seite der Chorda sieht man zwei Zellen nebeneinander liegen, die im Zusammenhang mit dem Entoderm des Vorderabschnittes stehen. Im Laufe der Entwicklung wird jedoch der zweireihige Entodermstreifen des Schwanzanhanges von dem Entoderm des Körpers getrennt, und nun beginnt eine eigentliche Umwandlung der Entodermzellen des Ruderorgans. Diese Zellen treten, was bereits bei *Ciona intestinalis* konstatiert werden konnte, aus ihrem Zusammenhang heraus, runden sich ab und nehmen eine amöbenartige Gestalt an (Fig. 56). Hier kann ich nur das über diese Zellen schon bei *Ciona* Gesagte wiederholen, indem ich der Meinung bin, daß diese umgebildeten Entodermzellen den Schwanzanhang vermittels amöboider Bewegung verlassen, um sich im hinteren Körperabschnitt anzusammeln. Die Zellen selbst bestehen aus einem feinkörnigen Protoplasma mit ziemlich großem Kern.

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



### Das Nervenrohr.

Die drei Teile, die das Nervensystem der *Ciona intestinalis* ausmachten, finden wir bei *Clavelina lepadiformis* ebenfalls vor. Der Vorderabschnitt des embryonalen Nervenrohres teilt sich in Flimmergrube und Sinnesblase. Während die letztere die Sinnesorgane (Auge und Otolith) enthält, öffnet sich die seitlich von ihr verlaufende Flimmergrube vorn in den Kiemendarm. Hinten stehen beide Abschnitte miteinander in Verbindung und setzen sich in das Rumpfganglion fort, das endlich in das Nervenrohr des freien Larvenschwanzes ausläuft. An dem Rumpfganglion kann man eine einschichtige Decke und eine mehrschichtige Basis unterscheiden, die ein verhältnismäßig großes Lumen umgeben. Nach dem Ende des Ganglions zu nehmen auch an der Basis die Zellen ab, bis sie schließlich auch hier nur eine Zellenlage ausmachen. In Fig. 55 sehen wir die Übergangsstelle des Rumpfganglions in das Caudalrohr dargestellt, sowohl das Dach, wie auch die Basis werden von je drei Zellen gebildet.

Schon einige Schnitte weiter nach hinten stoßen wir auf das Nervenrohr des Schwanzanhanges, das zwischen Ectoderm und den dorsalen Zellen der Muskelbänder der Chorda anliegt und aus vier Zellen besteht (Fig. 56). Hier will ich noch bemerken, daß man bei Verfolgung einer Querschnittserie durch das Ruderorgan die Beobachtung machen kann, daß dieses sich um seine Achse gedreht hat, wodurch natürlich auch eine Lageveränderung des Nervenrohres hervorgerufen wird. Hierüber schreibt Seeliger (14): »Fast ausnahmslos wächst dabei (beim Längenwachstum des Schwanzes) das Hinterende des Schwanzes am Vorderteil des Embryo rechts vorbei (Fig. 38 und 39), nicht ohne gleichzeitig eine Drehung um seine Achse auszuführen. Dabei wird der dorsale, durch den Verlauf des Nervenrohres bestimmte Teil nach links gedreht (Fig. 39 und 40).«

Im Schwanzanhang besteht das Nervenrohr im Querschnitt aus vier Zellen, die ein deutliches Lumen begrenzen (Fig. 57). Dieses Lumen nimmt nach dem Schwanzende zu ab, bis es schließlich vollständig verschwindet, so daß dort alle vier Zellen eng aneinander liegen. Die Nervenzellen selbst sind keilförmig, besitzen ein feinkörniges Protoplasma und große deutliche Kerne.

### Die Muskulatur.

Auch hier bei *Clavelina lepadiformis* will ich die Entwicklung der Schwanzmuskelzellen von ihrem ersten Auftreten an verfolgen.

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



Schon bei jugendlichen Stadien, welche die bekannte typische birnförmige Gestalt angenommen haben, liegen an jeder Seite der Chorda drei Zellreihen. Fig. 52 stellt uns einen Querschnitt, Fig. 51 einen Längsschnitt durch den hinteren Körperabschnitt des betreffenden Embryo dar. Ebenso wie bei *Ciona intestinalis* sehen wir, daß jede der drei seitlichen Zellreihen aus etwa sieben bis acht hintereinander liegenden Zellen besteht. Die Gestalt dieser Zellen ist kubisch, doch verlieren sie bald diese Form, denn es beginnt der Embryo seinen hinteren Körperteil immer mehr zu strecken und in das definitive Ruderorgan umzuwandeln.

Wir erfuhren schon oben bei der Besprechung der Schwanzmuskulatur der *Ciona intestinalis*, daß Seeliger (14) der Ansicht sei, daß bei *Clavelina lepadiformis* das Längenwachstum des Schwanzes durch Längsstreckung der einzelnen Zellen zustande kommt, daß aber eine Zellenteilung nicht stattfindet. Dies stimmte mit den Befunden, die ich an *Ciona intestinalis* beobachtet hatte, überein, und auch durch meine Untersuchungen am selben Material, das der Arbeit Seeligers zugrunde liegt, kann ich diesen Befund bestätigen. In Fig. 51 sind die die Chorda begrenzenden Zellen noch höher als lang; in Fig. 53 haben sie jedoch bedeutend an Höhe abgenommen, sind dafür aber in die Länge gewachsen. Betrachten wir schließlich das Endstadium der Entwicklung (siehe Seeliger [14] Taf. V, Fig. 50), so sehen wir, daß die Muskelzellen eine langgestreckte sechseckige Gestalt angenommen haben.

Zählt man die in einer Reihe hintereinander liegenden Zellen, sei es in Totalpräparaten, sei es durch Skizzierung einer Querschnittserie, so kommt man zu dem Resultat, daß die Zellzahl dieselbe geblieben ist, wie sie schon bei ganz jugendlichen Individuen festgestellt werden konnte. Dies spricht wohl klar und deutlich für die unumstößliche Richtigkeit der Mitteilung Seeligers (14), daß ein Zuwachs der Muskelzellen im Schwanzanhang der *Clavelina lepadiformis* nicht wahrzunehmen ist. Das Wachstum der Muskelzellen hält also mit dem Längenwachstum des Körperfortsatzes gleichen Schritt, so daß von einer Teilung dieser zelligen Elemente keine Rede sein kann.

Auf einen Vergleich der Fig. 51, 53 und der Fig. 50 (siehe Seeliger [14] Taf. V) mit den Fig. 36, 38 und 46 hier noch näher einzugehen, wäre nach dem Gesagten überflüssig, da ja ein Blick auf diese Figuren uns deutlich zeigt, daß die Verhältnisse bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* dieselben sind.

Kehren wir jetzt zu den ausgebildeten Muskelzellen und ihren

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



feineren Bau zurück. Ich habe diese Zellen bereits als langgestreckte, sechseckige Gebilde beschrieben, die an beiden Seiten der Chorda liegen und dorsal am Nervenrohr, ventral am Entodermfortsatz anstoßen. In der Mitte des Körperfortsatzes bemerken wir an jeder Seite drei Muskelzellen (Fig. 56), während nach dem Ende des Ruderorgans zu und im Körper selbst die Zahl zunächst auf zwei sinkt (Fig. 55 und 57), bis schließlich die Chorda an ihren äußersten Enden überhaupt nicht mehr von Muskelzellen umgeben ist.

Im ausgebildeten Zustande liegt das Plasma mehr wandständig, und durch die innere homogene Substanz ziehen Plasmafäden, die ein Netz darstellen. In der Mitte der Muskelzelle liegt ein großer Kern mit deutlichem Nucleolus. An der Peripherie haben die Muskelzellen Fibrillen abgesondert, doch treten diese nie an den Zellseiten auf, mit welchen die Muskelzellen einer Platte aneinanderstoßen, vielmehr nur an der Peripherie des Muskelbandes. Ich verweise nur auf meine Fig. 56, die nach einem Objekt entworfen ist, welches die Fibrillen mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit hervortreten ließ. Also auch bei *Clavelina lepadiformis* bestätigt sich die Angabe von van Benedens und Julins (26) nicht, daß die Muskelzellen in ihrem ganzen Umkreise Fibrillen absondern, es muß vielmehr die Angabe Seeligers (14) voll und ganz aufrecht erhalten werden, wenn er sagt: »Eine jede Muskelzelle scheidet sowohl an der der Chorda als auch an der dem Hautepithel zugekehrten Seite, außerdem die das Nervenrohr und den Entodermfortsatz begrenzenden Zellen an der diesen Gebilden zugewendeten Fläche Fibrillen aus.«

Erst in alten Larven, die sich eben festgesetzt haben, oder, nachdem sie eine Zeitlang umhergeschwärmt haben, zur Festsetzung reif sind, beginnt Dissociation der Muskelzellen, und wir erhalten dann Bilder, wie van Beneden und Julin (26) sie gezeichnet haben.

Schon bei *Ciona intestinalis* sahen wir, daß die Fibrillen parallel zur Zellgrenze ohne Unterbrechung durch die Muskelzellen ziehen, wie ich dies in Fig. 46 abgebildet habe. Auch bei *Clavelina lepadiformis* ist dies der Fall, und ein Vergleich meiner Fig. 46 mit der von Seeliger (14) wiedergegebenen Fig. 50, Taf. V, kann jedes Wort ersparen. Es streichen die Fibrillen parallel den Zellgrenzen, und zwar kreuzen die Fibrillen der äußeren diejenigen der inneren Schicht des quergestreiften Muskelbandes.

In den Fibrillen habe ich sehr klar bei 1375 facher Vergrößerung einen feinen hellen Mittelstreifen gesehen, der darauf schließen läßt, daß jede Fibrille aus zwei nebeneinander liegenden Primitivfibrillen

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


besteht (Fig. 58). Dieses hat schon Retzius (29) bei *Appendicularia flabellum* festgestellt, während ich bei *Ciona intestinalis* die Zusammensetzung einer Fibrille aus zweien nicht konstatieren konnte (Fig. 47), was ich jedoch auf die Feinheit des Materials zurückführte.

Dasselbe, was ich über das erste Auftreten der Fibrillen bei *Ciona intestinalis* gesagt habe, gilt auch für *Clavelina lepadiformis*. Es läßt sich dieses auch hier nicht genau feststellen, da in der Ausbildung der Muskelzellen zu große Schwankungen und individuelle Verschiedenheiten herrschen.

### Die Chorda.

Es bleibt mir nur noch von den Organen des Schwanzanhanges der *Clavelina lepadiformis* die Entwicklung der Chorda zur Besprechung übrig. Die Chorda ist das erste Organ, das nach dem Schluß des Blastoporus entsteht. Es stellt frühzeitig einen Doppelstrang von Zellen dar, und zwar keilen sich die Zellen ineinander (Fig. 51). Das Nervenrohr, die beiden Muskelplatten und der Entodermfortsatz umrahmen gleichsam die Chorda (Fig. 52). Beginnt jetzt der hintere Körperabschnitt in die Länge zu wachsen, so sehen wir, wie aus dem zweireihigen Strange allmählich ein einreihiger wird (Fig. 53), indem sich die Zellen von beiden Seiten her zwischeneinander einschieben. Die einzelnen Chordazellen haben dann eine scheibenförmige Gestalt angenommen (Fig. 54), bei denen der Kern ziemlich in der Mitte liegt. Um nun aber bei dem immer weiter fortschreitenden Wachstum des Schwanzanhanges den Raum ausfüllen zu können, muß entweder eine Teilung oder eine Längsstreckung der Chordazellen stattfinden. Das letztere geschieht in Wirklichkeit, und wir bemerken dann auch bald, daß die scheibenförmigen Chordazellen an Dicke zunehmen.

Der Anfang der Bildung der eigentlichen Chorda, d. h. die Umwandlung der Chordazellen in den homogenen Achsenstrang, tritt bei *Clavelina lepadiformis* sehr spät ein, und zwar erst kurz bevor der Embryo die Eihülle sprengt. Die Vacuolenbildung in dem Zellenstrang habe ich sowohl an Totalpräparaten als auch an Längsschnitten verfolgen können. Bei dieser meiner Beschreibung verweise ich auf die von Seeliger (14) gegebene Abbildung Fig. 49, Taf. V, da diese mit meinen Befunden vollständig übereinstimmt, und eine von mir wiederzugebende Zeichnung meiner Präparate nur das gleiche Bild auf das Papier werfen könnte. Die Bildung der Vacuolen beginnt im Schwanzanhang in dem dem Körper zunächst

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



liegenden Abschnitt. Die Vacuolen nehmen also nach dem Schwanzende zu immer mehr ab, bis sie zuletzt vollständig verschwinden.

Nachdem bei *Ciona intestinalis* die zwischen den Chordazellen auftretenden Vacuolen einen gewissen Umfang angenommen hatten, flossen diese zusammen und bildeten einen durch die ganze Länge des Schwanzanhanges ziehenden homogenen, gallertartigen Achsenstrang. Auch bei *Clavelina* bemerkte ich hier und da, daß zwei nebeneinander liegende Vacuolen miteinander verschmolzen, doch nie habe ich, auch nicht bei alten freischwimmenden Larven, die Beobachtung machen können, daß alle Vacuolen zu einem homogenen Stab sich vereinigt hatten. Oben erwähnte ich schon, daß die Vacuolenbildung bei *Clavelina lepadiformis* erst sehr spät auftritt, und glaube ich, daß die kurze Zeit der freischwimmenden Lebensweise der Larve nicht genügt, um die Ausbildung des Achsenstranges zum Abschluß zu bringen. Dieses deckt sich mit den Befunden Seeligers (14), der an einer Stelle sagt: »In Fig. 49 Abschn. B sind die Vacuolen sehr groß geworden, und die eigentliche Zellsubstanz erscheint zu dünnen, schwach gekrümmten Scheiben reduziert, die in ihrer Mitte den Kern tragen und zur Längsrichtung des Schwanzes nahezu senkrecht stehen. Damit ist der Höhepunkt der Chordaorganisation im Larvenschwanze der *Clavelina* erreicht, und es leitet sich jetzt die Rückbildung derselben ein. Einen kontinuierlichen homogenen Achsenzylinder habe ich in keinem Falle beobachten können.«

Am äußersten Ende wird die Chorda noch vom Ectoderm umschlossen, während das vordere Ende frei in den Körper hineinragt und meist bis in die Region des Darmes reicht, so daß man auf einem Querschnitt durch den hinteren Körperabschnitt einer freischwimmenden Larve Chorda und Darm gleichzeitig durchschneiden muß (Fig. 55).

Aus dem über die Organe des Schwanzanhanges der *Clavelina lepadiformis* Gesagten geht wohl klar hervor, daß alle Organe des Körperfortsatzes dieses Individuums den gleichen Aufbau zeigen, wie diejenigen der *Ciona intestinalis*, nur erreichte die Chorda nicht dieselbe Entwicklungsstufe. Diese Befunde ließen nun auch die Vermutung gerechtfertigt erscheinen, daß auch die Organe des Schwanzanhanges der *Molgula nana*, zu deren Besprechung ich jetzt übergehen werde, denselben Bau zeigen, wie wir es bei *Ciona* und *Clavelina* angetroffen haben. Hier will ich jedoch voraussendend bemerken, daß die Verhältnisse bei *Molgula nana* etwas andre sind. Wir

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


werden sehen, daß sowohl in bezug auf die Muskelzellen als auch in bezug auf die Chorda Verschiedenheiten bestehen.

### 3. Molgula nana.

(Taf. IV, Fig. 59—76.)

Bevor ich zur Beschreibung der Organe des Schwanzanhanges der *Molgula nana* schreite, muß ich zunächst einige wenige Worte über die früheren Arbeiten vorausschicken, die von der Gattung *Molgula* speziell handeln.

Lacaze-Duthiers (30) teilt mit, daß aus dem Ei der *Molgula tubulosa* nicht eine sich lebhaft bewegende, geschwänzte Larve entsteht, sondern ein amöbenartiges, ungeschwänztes Individuum, das nach Sprengung der Eikapsel auf den Boden fällt und sich dort anheftet. Lacaze-Duthiers hebt hervor: »Il reste donc acquis dès aujourd'hui que le corps de la jeune Molgule, souple et contractile, modifiant lentement ses formes par des mouvements améboides, ne jouit jamais de cette agilité, de cette activité si remarquable des premiers moments de la vie des autres Ascidies dont l'embryogénie a été étudiée.«

Hancock (31) dagegen bezweifelt, daß die *Molgula tubulosa*, die der Gegenstand der Untersuchungen Lacaze-Duthiers' war, zu der Gattung *Molgula* zu rechnen ist und beschreibt eine seiner Meinung nach unzweideutige *Molgula*, die er als *Molgula completa* bezeichnet, bei der er im Kloakenraum geschwänzte Larven beobachtet hat.

Den Angaben Lacaze-Duthiers' stimmt Kupffer (11) bei, denn auch er hat bei *Molgula simplex* keine geschwänzten mit einer Skelettachse ausgestatteten Larven beobachten können. Der Embryo zeigte sich jedoch nicht amöbenartig, wie es Lacaze-Duthiers angibt, sondern es entwickelten sich in der Eihülle alle Organe, die eine ausgewachsene Ascidie besitzt. Nur im Hinterteil des Körpers bemerkte Kupffer einen mesodermalen Zellenhaufen, aus dem er Blutkörper und Herz entstehen läßt. Diese Anhäufung von Zellen im hinteren Körperabschnitt erinnert an den Zellenhaufen, den wir auch bei eben festgesetzten Larven beobachten können.

Die Molgulidenembryonen, die mir zur Verfügung standen, waren ebenfalls geschwänzte Individuen, wie Hancock (31) sie beschreibt, und auch ich fand alle Stadien vom Ei bis zur geschwänzten Larve im Kloakenraum einer alten *Molgula nana* vor. Aus dem Gesagten geht wohl hervor, daß die Gattung *Molgula* eine eigenartige Ausnahme unter den einfachen Ascidien aufweist, indem die Entwick-

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



lung bei einigen Arten direkt und ohne Larvenmetamorphose verläuft, während bei andern Formen eine geschwänzte Larve auftritt. Lacaze-Duthiers (32 und 33) hat auf Grund derselben Beobachtungen eine Spaltung der Gattung *Molgula* vorgenommen, in solche, die kein freischwimmendes Larvenstadium besitzen, und solche, die während ihrer Entwicklung geschwänzte Larven aufweisen. Erstere hat er *Anunella*, letztere *Molgula* genannt. Diese systematische Teilung ist jedoch unhaltbar, da beide Familien dieselbe Organisation zeigen.

Bei der *Molgula nana* sehen wir genau so wie bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* den Schwanzanhaug aus dem hinteren Abschnitt des ovalen Embryo entstehen. Das hintere Ende wächst in die Länge, verjüngt sich, und es entsteht die typische birnförmige Gestalt. Da nun der Embryo noch immer in der Eikapsel steckt, und die Streckung dieses hinteren Endes noch fortdauert, so krümmt sich der Hinterkörper und wächst um den vorderen Abschnitt herum, bis er seine vollständige Länge erreicht hat.

Es kann vorkommen, daß der Schwanzanhang sich mehr als einmal um den Rumpfteil herumlegt. Hieraus geht schon hervor, daß die relative Länge des Schwanzes sehr wechselnd ist, er ist oft $2^1/_2$-, oft $3^1/_2$mal so lang wie der Körper selbst.

Aus der näheren Betrachtung des Schwanzanhanges geht nun hervor, daß er alle Einzelheiten aufweist, die uns schon bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* begegneten.

### Der Cellulosemantel.

Der Cellulosemantel überzieht als homogene gallertartige Substanz die ganze freischwimmende Larve und stellt eine vollständig geschlossene Hülle dar. Im Rumpfabschnitt bildet er eine ziemlich dünne Lage und grenzt sich durch eine seichte Einschnürung von der Celluloseschicht des Schwanzanhanges ab. Diese letztere ist zu einem umfangreichen Flossensaum geworden, der nach dem Schwanzende zu spitz ausläuft. Fig. 64 zeigt uns die Gestalt des Flossensaumes eines Embryo, der noch im Follikel liegt, Fig. 68 die bei einer freischwimmenden Larve. Wir sehen also, daß der Cellulosemantel des Schwanzanhanges schon auf Embryonalstadien die flossenförmige Gestalt angenommen hat.

In der homogenen Cellulosesubstanz treffen wir auch die schon bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* besprochenen, bläschenförmigen Zellen mit ihrem deutlich hervortretenden Kern an, deren Vorhandensein ja Reichert (25), wie oben erwähnt, leugnet.

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



Auch bei *Molgula nana* weist das hinterste Ende des Flossensaumes eine Strahlung auf, die an die Flossenstrahlen homocerker Fische erinnert. Ich schreibe ebenfalls hier dieser Strahlung die Aufgabe zu, dem Schwanzende eine größere Festigkeit zu geben, wie ich es bei der Besprechung des Flossensaumes der *Clavelina lepadiformis* näher ausgeführt habe.

Es bliebe mir nur noch übrig, der Testazellen Erwähnung zu tun, die hier und da dem Flossensaum aufsitzen. Bei *Molgula nana* waren diese zelligen Elemente noch recht zahlreich zu beobachten, da ich ja die geschwänzten Larven dem Kloakenraum entnommen hatte, und der Schwanzanhang also nicht in Funktion getreten war. Die anhaftenden Zellen konnten daher noch nicht abgescheuert werden. Meine oben ausgesprochene Vermutung, daß sich die Testazellen infolge der mechanischen Einwirkung des Wassers vom Cellulosemantel abtrennen, bestätigt sich also. Die Form der Zellen ist sehr verschieden, das Plasma ist netzartig angeordnet, wie dieses ja meine Fig. 68 deutlich zeigt.

### Das Ectoderm.

Bei Betrachtung der Fig. 60, 61, 63 und 68 wird klar, daß im Ectoderm des Schwanzanhanges der *Molgula nana* dieselbe Umwandlung vor sich geht, wie wir dies bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* feststellen konnten. Fig. 60 stellt einen Querschnitt durch den hinteren Abschnitt eines birnförmigen Individuums dar; die Zellen des Ectoderms zeigen meist eine kubische Gestalt. Bei einem etwas älteren Stadium sind die Ectodermzellen schon ein wenig abgeflacht (Fig. 61), bis sie schließlich an den Seiten der Muskelbänder als platte Zellen erscheinen, während die dem Nervenrohr und dem Entodermfortsatz anliegenden Ectodermzellen noch eine gewisse Dicke aufweisen (Fig. 63 und 68).

Bis zum Stadium der Fig. 63 liegt das Ectoderm dem Nervenrohr, den beiden Muskelbändern und dem Entodermfortsatz eng an. Im Laufe der weiteren Entwicklung entsteht jedoch sowohl zwischen Ectoderm und Nervenrohr als auch beim Entodermfortsatz ein kleiner Spalt, der dadurch zustande kommt, daß die Muskelzellen das Nervenrohr bzw. den Entodermfortsatz an Dicke übertreffen (Fig. 68). Diese beiden durch die ganze Länge des Tieres ziehenden Spalten, welche die Blutbahnen des Schwanzanhanges repräsentieren, stehen mit der primären Leibeshöhle des Rumpfes in Verbindung.

Beim vollständig ausgebildeten Schwanzanhang der *Molgula nana*

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



beobachtete ich sowohl in dem dem Nervenrohr als auch in dem dem Entoderm benachbarten Ectodermabschnitt eigenartige Kernbildungen, und zwar lagen immer zwei bis drei Kerne nebeneinander. Fig. 74 zeigt uns ein Stück dieses Entodermteiles. Es ist einem Präparat entnommen, das mit Methylenblau stark überfärbt wurde, alsdann so lange in salzsaurem Alkohol blieb, bis der Flossensaum und das Plasma des Ectoderms fast vollständig entfärbt waren, und so die Kerne mit ihren histologischen Details stark hervortraten.

Im Ectoderm der Appendicularien sind ähnliche Kerne schon von älteren Autoren beschrieben worden. Besonders eingehend erwähnte sie zuerst Klaatsch (34). Er beschreibt unregelmäßig gestaltete Kerne, und zwar nur in den Zellen der Oikoblastenzone, d. h. in den zelligen Elementen, die sich an der Bildung des Gehäuses beteiligen. Klaatsch sagt darüber folgendes: »An den Teilen, die an der Gehäusebildung gar nicht, oder in nur untergeordnetem Maße beteiligt sind, findet man in den Zellen rundliche, relativ große Kerne. Ihr Chromatin färbt sich nicht sehr intensiv. In den verschiedensten Abstufungen begegnen uns dann Kerne, welche eine unregelmäßige Gestalt darbieten, sich in die Länge strecken oder Fortsatzbildungen zeigen. Dabei verändert sich die Beschaffenheit des Chromatins. Die Kerne werden stärker lichtbrechend und färben sich viel intensiver.«

Ähnliche Umwandlungen der Kerne, wie es Klaatsch bei *Oikopleura cophocera* beschrieben hat, konnte ich im Ectoderm des Schwanzanhanges der *Molgula nana* beobachten. Hinsichtlich der verschiedenen Gestalten der Kerne des Ectoderms verweise ich auf meine Fig. 75 *a—h*. Die ursprünglichste Form ist wohl zweifellos die in Fig. 75 *a* wiedergegebene. Der Kern zeigt eine ovale Gestalt, ein starkes Chromatingerüst und einen großen, sich intensiv färbenden Nucleolus. Von dieser ovalen Form sind wohl die übrigen dargestellten Kerne abzuleiten, indem nach der einen Seite hin sich der Kern in die Länge gestreckt hat (Fig. 75 *b*, *c*, *d*), nach der andern Seite jedoch eine Einschnürung vor sich gegangen ist, und so die Typen *e*, *f*, *g* und *h* der Fig. 75 entstanden sind. Diese verschiedenen Kernformen liegen im ectodermalen Epithel bunt durcheinander. Welche Form eigentlich vorherrscht, läßt sich schwer sagen. Sehr häufig fand ich die langgestreckten Kerne, die bald unverzweigt, bald verzweigt waren und dann die verschiedenartigsten Fortsätze aufwiesen. Am seltensten trat die Hufeisenform (Fig. 75 *e*) auf.

In den Kernen selbst, vor allem in den langgestreckten (Fig. 75 *b*, *c*, *d*), bemerkt man eine oder mehrere große Vacuolen. Jeder Kern besitzt

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



ein dichtes Chromatingerüst und ein oder zwei Kernkörperchen, und zwar liegen diese meist im breitesten Teile des Kerns. Gelegentlich fehlen sie aber auch und dann findet sich eine größere Anzahl kleinerer Nucleoli (Fig. 75*e* und *f*). Umgeben ist jeder Kern von einer achromatischen Membran, die auch die äußersten und zartesten Fortsätze des Kerns überzieht.

Schon oben erwähnte ich, daß fast immer zwei bis drei Kerne nebeneinander liegen, und so kommt es denn auch, daß wir auf Querschnitten durch den Schwanzanhang einer freien Larve dem Nervenrohr und dem Entodermfortsatz gegenüber im Ectoderm meist zwei bis drei Querschnitte dieser in Fig. 74 dargestellten Ectodermkerne vorfinden. Die Querschnitte der Kerne bieten auch die verschiedensten Formen dar. Vergleicht man diese Querschnitte mit den an Totalpräparaten hervortretenden Bildern (Fig. 74), so wird man zu der Überzeugung kommen, daß die Fortsätze in verschiedenen Ebenen auftreten und daß die Verzweigung eine reiche ist.

Von solchen Formveränderungen der Kerne des Ectoderms habe ich bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* nichts wahrnehmen können. Hier traten meist runde, höchstens etwas längliche Kerne auf, die jedoch nie derartige Fortsätze oder Umformungen zeigten, wie ich dies von den Ectodermzellen des Schwanzanhanges der *Molgula nana* beschrieben habe.

Das hintere Ende des Ectoderms ist verdickt und umgibt calottenförmig das Chordaende. In Fig. 76 ist ein optischer Längsschnitt dieser Region dargestellt. Nach vorn geht das Ectoderm des Schwanzanhanges in das des Körpers über, deren zellige Elemente jedoch nur wenig abgeflacht erscheinen und ihre kubische Gestalt ziemlich bewahrt haben.

### Das Entoderm.

An der ventralen Seite des birnförmig ausgezogenen Körperabschnittes eines jungen *Molgula*-Embryo liegen zwischen den Muskelbändern zwei entodermale Zellreihen, die durch die ganze Länge des Schwanzanhanges hindurchziehen und vorn in das Entoderm des Körperabschnittes übergehen. Sie sind noch prall mit Dotterschollen angefüllt und zeigen dieselben histologischen Details, wie das Ectoderm und die Chorda, während die Muskelanlage und das Nervenrohr schon plasmareicher geworden sind.

Bei einem Embryo, bei dem der Schwanzanhang schon ein halbes Mal um den Körper herumreichte, bildeten die Entodermzellen

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



noch immer einen zusammenhängenden Streifen, der noch aus zwei Zellenreihen besteht (Fig. 63). Jedoch schon auf einem etwas älteren Stadium tritt eine Umwandlung dieser Zellen ein. Sie runden sich ab, nehmen amöboide Form an und bleiben infolgedessen nicht mehr im Zusammenhang, so daß wir bei dem vollständig ausgebildeten Schwanz eigentlich nicht mehr von einem Entodermfortsatz reden können, da an der Stelle des früheren Fortsatzes nur einzelne Zellen liegen. Und auch diese bleiben nicht mehr lange im Ruderorgan, sie wandern allmählich in den hinteren Teil des Körperabschnittes über, um dort mit den freien Mesodermzellen die Blutkörperchen zu bilden. Dem Entoderm des Schwanzanhanges der *Molgula nana* widerfährt also dasselbe Schicksal, wie das der *Ciona intestinalis* und der *Clavelina lepadiformis*, bei denen ebenfalls der Entodermstreifen in verschiedenartig geformte Zellkörper aufgelöst wird, die den Schwanzanhang verlassen, um sich im hinteren Ende des Körpers anzuhäufen. Diese schon von Kowalevsky (9) im Jahre 1871 gemachte Beobachtung findet also bei allen drei von mir untersuchten Species eine Bestätigung.

Als ich bei *Molgula nana* die Beobachtung machte, daß die mittlere Zellreihe der beiden Muskelbänder sich allmählich rückbildet, drängte sich mir der Gedanke auf: Sollte die Umbildung der Entodermzellen nicht auch als Beginn der Degeneration des Ruderorgans anzusehen sein? Wie wir durch Kupffer (7) und Seeliger (14) erfahren, beginnt gleich nach der Festsetzung der Larve die Einziehung des Schwanzanhanges, der sich im hinteren Körperabschnitt spiralig aufrollt. Es unterliegt daher wohl keinem Zweifel, daß die Loslösung der Entodermzellen aus ihrem Verbande und ihre Übersiedelung in den Körperabschnitt als Vorläufer des Degenerationsprozesses des Ruderorgans angesehen werden können.

Früher glaubte man, daß die Zellen des eingezogenen Schwanzanhanges sich allmählich von dem entstandenen Zellenhaufen loslösten und als freie Mesodermzellen in den Blutkreislauf einbezogen würden. Seeliger und Kowalevsky (36) haben jedoch später erkannt, daß die zelligen Elemente des Bewegungsorgans einer fettigen Degeneration anheimfallen.

### Das Nervenrohr.

Ich habe die Bildung des Nervenrohres bis zu dem Stadium verfolgt, wo es ein geschlossenes Rohr darstellt. In dem vorderen Ende des Körpers setzt es sich aus ungefähr sechs Zellen zusammen,

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



während weiter nach hinten nur vier Zellen zur Bildung des Nervenrohres zusammentreten. Im Laufe der Entwicklung vermehren sich nun die Zellen des vorderen Körperabschnittes und bilden die primäre Sinnesblase. Diese spaltet sich durch Längsteilung in die Flimmergrube und definitive larvale Sinnesblase, in der die Sinnesorgane zur Ausbildung gelangen. Wir können also am Nervensystem beim ausgewachsenen Embryo drei Abschnitte unterscheiden, die Sinnesblase mit der Flimmergrube, das Rumpfganglion und das Nervenrohr, das bis in die äußerste Spitze des Schwanzanhanges reicht. Das Rumpfganglion, das ein verhältnismäßig großes Lumen besitzt, ist mehrschichtig (Fig. 67), und zwar wird die Decke meist aus vier Zellen gebildet, die in einer Schicht liegen, während der ventrale Abschnitt mehrere Zellschichten aufweist.

Nach hinten geht das Rumpfganglion kontinuierlich in das Nervenrohr des Schwanzanhanges über. Hier sehen wir immer nur vier Zellen das nach hinten immer enger werdende Lumen umgeben (Fig. 68), bis schließlich die Zellen sich so ineinander keilen, daß auch das Lumen verschwindet.

Periphere Nerven, wie Kupffer (11) sie in dem Caudalabschnitt bei der Larve von *Ascidia mentula* im Momente des Todes feststellte, habe ich nicht beobachten können, da mir lebendes Material nicht zur Verfügung stand.

Während der sich bildende Schwanzanhang um den Körper des Embryos sich herumlegt, führt er eine Drehung um seine Achse nach links aus, wie ich dies bei den beiden andern von mir untersuchten Formen ebenfalls feststellen konnte. Das Nervenrohr des Schwanzes liegt dann natürlich nicht mehr in der durch den Rumpfabschnitt geführten Medianebene, sondern um fast 90° aus dieser verschoben.

Alles dies über das Nervensystem der *Molgula nana* Gesagte entspricht in jeder Hinsicht dem oben über *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* Mitgeteilten.

### Die Muskulatur.

Die Untersuchungen über die Muskelanlage der *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* haben gezeigt, daß an jeder Seite der Chorda zwei Muskelstreifen verlaufen, die aus drei nebeneinander liegenden Zellenreihen bestehen. Die Muskelzellen nahmen während des Wachstums des Schwanzes nicht an Zahl zu, erhielten aber schließlich eine lange sechseckige, fast spindelförmige Gestalt. Die quergestreiften Muskeln produzierten an ihrer inneren und äußeren

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



Fläche parallel den Zellgrenzen verlaufende Fibrillen, so daß die Fibrillen der inneren und äußeren Schicht sich unter einem spitzen Winkel kreuzten, was aus meiner Fig. 46 recht deutlich zu erkennen ist.

Nur bei jugendlichen Individuen der *Molgula nana*, etwa bis zu dem Stadium, wo der Schwanzanhang ein halbes Mal um den Körper herumgeht — genau läßt sich das Stadium nicht feststellen, da es bei den einzelnen Individuen variiert — ist die Entwicklung des Muskelsystems des Schwanzanhanges identisch mit dem der vorher besprochenen Formen. An jeder Seite der Chorda treten im Querschnitt drei Muskelzellen auf (Fig. 60), die ungefähr gleich groß sind. Hier muß ich schon darauf aufmerksam machen, daß die mittlere Zelle in der Entwicklung etwas zurückgeblieben ist, indem sie noch mehr einen entodermalen Charakter trägt. Im übrigen zeigen die Muskelzellen einen ähnlichen Bau wie eine Eizelle, wie es schon Pizon (35) in seiner Fig. 71 für *Botryllus* dargestellt hat. Im Zentrum liegt der große, bläschenförmige Kern mit deutlichem Nucleolus, umgeben vom körnigen Protoplasma, dem wieder peripher die Dotterschollen aufliegen. Auch die Zellen des Nervenrohres sind sehr plasmareich, wodurch diese beiden Gebilde sich deutlich vom Ectoderm, Entoderm und der Chorda abheben, in denen die Dotterschollen noch in großer Menge auftreten und gleichmäßig im Protoplasma verteilt liegen. Der Unterschied in der Größe der Kerne ist oft sehr charakteristisch. Die Kerne der Muskelzellen sind häufig sehr bedeutend größer als die der andern Gewebe.

Der oben erwähnte Unterschied der mittleren Muskelzelle von den beiden äußeren verliert sich mit der Zeit und auf einem Stadium, bei dem das Ruderorgan schon zur Hälfte um den Körper reicht, ist eigentlich keine Verschiedenheit im Bau der einzelnen Muskelzellen zu bemerken. Fig. 63 führt uns einen Querschnitt durch den Schwanzanhang eines solchen Stadiums vor Augen. Jederseits der Chorda liegen drei vollständig intakte Zellen, an deren Peripherie aber noch keine Fibrillen aufgetreten sind. Diese werden erst im weiteren Verlaufe des Wachstums des Schwanzanhanges gebildet.

Die Anordnung der Muskelzellen ist dieselbe wie bei *Ciona* und *Clavelina*. Am Vorderende der Chorda bemerken wir überhaupt keine Muskelzellen, erst weiter hinten treten sie auf, und zwar erst eine an jeder Seite, dann zwei (Fig. 67) und, nachdem die Chorda in den Schwanzanhang eingetreten ist, jederseits drei Muskelzellen (Fig. 68). Im mittleren Teile des Schwanzanhanges liegen immer

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



drei Zellreihen, am Hinterende sowie vorn nur zwei und endlich eine (Fig. 69 und 70). Nicht immer nimmt die Zahl der Muskelzellen rechts und links in gleicher Weise ab; man kann vielmehr an Querschnitten die Beobachtung machen, daß an der einen Seite zwei, an der andern drei Muskelzellen liegen.

Im ausgebildeten Schwanzanhang liegen sechs bis sieben Zellen in einer Reihe hintereinander. Diese Zahl finden wir auch schon bei jugendlichen Stadien (Fig. 59), so daß ich auch bei *Molgula nana* keine Zunahme der Muskelzellen konstatieren kann, weil nur eine allmähliche Streckung der Muskelzellen während der Bildung des Schwanzanhanges stattfindet. Ich verweise auf meine Fig. 59, 61 und 71, welche die successive Streckung der Muskelzellen veranschaulichen und nach dem bisher Gesagten einer weiteren Erläuterung nicht bedürfen.

Die beiden dorsalen und ventralen Zellreihen der Muskelbänder, von denen jetzt überhaupt nur die Rede sein wird, bestehen nicht aus spindelförmigen, sondern aus langgestreckten rechteckigen Elementen. Die Ecken, vor allem die dem Ectoderm zugekehrten, sind oft etwas abgerundet (Fig. 73). Die Länge der Zellen ist bei verschiedenen Larven verschieden, da ja auch die Länge des Schwanzanhanges individuellen Schwankungen unterworfen ist. Jedoch auch die Zellen desselben Tieres zeigen eine ungleiche Größe, und so fand ich, daß die Zellen, die dem Körperabschnitt am nächsten liegen, meist etwas kürzer sind, als die des mittleren Teiles des Schwanzes. Recht eigenartig zeigt sich der histologische Bau der ausgebildeten Muskelzellen. In der Mitte liegt der große bläschenförmige Kern mit einem deutlichen Chromatingerüst und einem großen Kernkörperchen. Um den Kern herum bildet das Protoplasma eine dichte, körnige Masse, die nach den beiden Enden der Zelle zu abnimmt (Fig. 68 und 73). Hier verliert das Protoplasma mehr und mehr seinen feinkörnigen Bau und erscheint als eine flüssige, durchsichtige Substanz, die sich in nichtbegrenzten Vacuolen vorfindet. In der Umgebung des Kernes bleibt natürlich das körnige Plasma bestehen, ebenso sehen wir an den Rändern der Zellen noch einen Plasmasaum zurückbleiben, von dem feine Fäden ausgehen, welche die verflüssigte Plasmamasse durchkreuzen und dadurch ein Netzwerk darstellen. Das körnige Protoplasma ordnet sich also teilweise wandständig an, teilweise wird es in Netzform zusammengedrängt. Am besten machen die Fig. 68 und 73 die Anordnung des Protoplasmas deutlich. Rechts in der Fig. 68 sind die Muskelzellen in der Mitte getroffen, wir

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



finden den Kern und die ihn umgebende körnige Plasmaschicht vor; links ist das Ende der Muskelzellen durchschnitten, und wir sehen das wandständige Plasma, von dem aus feine Fäden in Form eines Netzwerkes die Vacuolen durchziehen. Die Fig. 73 führt uns einen Längsschnitt vor, zu dessen Verständnis ich nichts Näheres hinzuzufügen brauche.

In Hinsicht der Fibrillen zeigt die Muskulatur der *Molgula nana* ganz andre Bilder als *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis*. Sahen wir, daß die Fibrillen bei diesen beiden Individuen über das ganze Muskelblatt hinwegzogen, so müssen wir bei *Molgula nana* die Wahrnehmung machen, daß jede Zellenreihe ihre gesonderten Fibrillen besitzt, die spiralig um dieselbe herumlaufen, so daß die Fibrillen der äußeren Schicht diejenigen der inneren unter einem spitzen Winkel zu kreuzen scheinen. Meine Fig. 71 zeigt links vom Strich *a b* die Muskelzellen bei hoher Einstellung, wodurch die Fibrillen der äußeren Fläche zur Ansicht gebracht werden, die alle von ventral hinten nach dorsal vorn streichen, während die rechte Seite der Abbildung die Fibrillen der inneren Fläche der Muskelzellen vorführt, die eine entgegengesetzte Richtung aufweisen, indem sie von ventral vorn nach dorsal hinten verlaufen. Eine Folge der spiralig um die Zellenreihe sich windenden Fibrillen ist natürlich das Auftreten solcher auf der ganzen Peripherie der Zelle, was auf Querschnitten deutlich zu erkennen ist (Fig. 66, 68 usw.).

Diese Tatsachen stimmen also nicht mit meinen Beobachtungen überein, die ich bei den Larven der *Ciona* und *Clavelina* machte.

Jetzt habe ich nur noch über den feineren Bau der Fibrillen einige Worte zu sagen. Betrachtet man die Fibrillen, die übrigens bei *Molgula nana* sehr stark entwickelt sind und bei schwächerem System schon beobachtet werden können, mit $^1/_{18}$ Ölimmersion und Ocular III, so läßt sich mit Leichtigkeit feststellen, daß durch die ganze Länge der Fibrillen ein heller Streifen zieht, der die Vermutung nahelegt, daß die Fibrille aus zweien zusammengesetzt ist (Fig. 72), wie ich es ja auch bei *Clavelina lepadiformis* konstatierte (Fig. 58).

Über das erste Auftreten der Fibrillen läßt sich auch bei *Molgula nana* nichts Bestimmtes angeben; dieses ist eben bei den einzelnen Individuen verschieden, bald treten sie früher, bald später auf. Bis zu dem Stadium, bei dem der Schwanzanhang nur ein halbes Mal um den Körper herumgeht, habe ich niemals an den Muskelzellen Fibrillen feststellen können (Fig. 63). Mithin wird die

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



kontraktile Substanz erst in der zweiten Hälfte der Entwicklung des Ruderorgans von den Muskelzellen ausgeschieden und auch während dieser Periode zu verschiedenen Zeiten.

Lenken wir jetzt unsre Aufmerksamkeit auf die mittlere Zellreihe des Muskelstranges, die wir in einem Stadium verließen, wo sie noch ein gleiches Aussehen zeigte, wie die beiden schon besprochenen (Fig. 63). Allmählich beginnen jedoch die mittleren Zellen sich zurückzubilden, eine Eigentümlichkeit, von der in der Literatur der bisher beschriebenen Ascidien, soweit mir bekannt, kein Analogon beobachtet ist. Ein genauer Zeitpunkt über den Beginn der Rückbildung läßt sich nicht angeben, da hierin gar keine Konstanz zu beobachten ist. Bei dem einen Individuum beginnt die Rückbildung der mittleren Muskelzelle früher, bei einem andern wieder etwas später. In den meisten Fällen beginnt die Rückbildung schon, wenn der Schwanzanhang noch aufgerollt ist, so daß bei einer freien Larve anstatt der Muskelzelle eine dünne Schicht Sarkoplasma und Fibrillen der Chorda aufgelagert erscheinen (Fig. 68). Hier will ich jedoch nicht unerwähnt lassen, daß ich vereinzelt geschwänzte Larven antraf, bei denen die mittlere Zelle noch den äußeren Kontur aufwies.

An der Hand meiner Abbildungen 63, 64, 65, 66 und 68 will ich nun die Rückbildung der mittleren Muskelzelle klarzumachen suchen. In Fig. 63 fanden wir die Zellen der mittleren Reihe den andern Muskelzellen noch vollständig gleichgebildet. Auch auf dem in Fig. 64 gezeichneten Stadium haben wir noch eine intakte Zelle mit körnigem Protoplasma und einem deutlichen Kern; die Zelle selbst erscheint jedoch etwas abgeflacht. Jetzt beginnt das Protoplasma sich aufzulösen. An der Basis besitzt die Zelle noch eine Plasmaschicht, in der der Kern eingebettet liegt (Fig. 65). Immer weiter schreitet die Rückbildung vor, die Membran schwindet, und wir sehen an der Chorda nur noch eine Schicht von Sarkoplasma, von der feine Plasmafäden ausgehen, die bis an das Ectoderm reichen (Fig. 66). Alles dieses sind Vorgänge, die sich meistens in der letzten Zeit des embryonalen Lebens abspielen. Sobald der Embryo frei wird, schwinden auch die Plasmafäden, die bis an das Ectoderm reichen, und wir bemerken an Stelle der ursprünglichen mittleren Zelle nur noch eine dünne Protoplasmalage, die der Chorda eng aufliegt und an der Basis Fibrillen zeigt (Fig. 68).

Infolge der Rückbildung der mittleren Muskelzellreihe wird im Schwanzanhang der *Molgula nana* noch eine dritte und vierte Blutbahn geschaffen, die ebenso wie die über dem Nervenrohr und dem

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



Entodermfortsatz verlaufenden Blutbahnen mit der primären Leibeshöhle des Rumpfes in Verbindung treten.

Was nun die Fibrillen der mittleren Muskelzelle anbetrifft, so läßt sich darüber folgendes sagen: Die mittlere Muskelzelle erreicht nach meinen Beobachtungen nie die Vollkommenheit der beiden sie seitlich begrenzenden. Sie entwickelt nur an der der Chorda anliegenden Seite Fibrillen (Fig. 64, 65 usw.). Es war mir nicht möglich, auch bei den stärksten Vergrößerungen weder an Querschnitten noch an Längsschnitten an den dem Ectoderm und den den beiden seitlichen Muskelzellen angrenzenden Flächen Fibrillen nachzuweisen. Sollten da doch Fibrillen sein, so bin ich der Ansicht, daß diese nicht kontinuierlich auftreten und so fein sein müssen, daß sie nicht wahrzunehmen sind.

Bei Betrachtung eines Längsschnittes durch den Schwanzanhang bemerkt man bei hoher Einstellung überhaupt keine Fibrillen an der mittleren Zelle (Fig. 71 links), während bei tiefer Einstellung die Fibrillen sichtbar werden, die der Chorda anliegen. Es laufen diese Fibrillen der Längsachse des Schwanzanhanges parallel, und nicht, wie die Fibrillen der beiden seitlichen Muskelreihen, schräg (Fig. 71 rechts).

Oben erwähnte ich schon, daß ich geneigt sei, die Umbildung der Entodermzellen des Schwanzanhanges in amöboide Gebilde als Vorläufer der Metamorphose anzusehen, was natürlich auch für die Verhältnisse bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* gilt. Hier bei *Molgula nana* kommt nun noch die Rückbildung der mittleren Muskelzelle hinzu, was wohl auch als verfrühte Degeneration des Schwanzanhanges anzusehen ist.

Zum Schluß der Betrachtung der Muskulatur von *Molgula nana* möchte ich noch die Frage aufwerfen: Worin findet die frühzeitige Rückbildung der mittleren Muskelzelle ihre Begründung? Ich glaube dieses im folgenden beantworten zu können: Wenn sich die Muskulatur des Schwanzanhanges der *Molgula nana* hauptsächlich durch frühe Rückbildung der mittleren Zelle von den übrigen hier betrachteten Formen auszeichnet, so ist dieser Unterschied wohl mit der Lebensweise der Larve in Zusammenhang zu bringen. Die Larve der *Molgula nana* verläßt erst kurz vor ihrer Festsetzung die Kloakenhöhle und braucht daher den Schwanzanhang fast gar nicht als Ruderorgan. Man kann annehmen, daß das Larvenstadium vor langer Zeit freischwimmend gewesen ist, denn sonst würde wohl überhaupt ein Ruderschwanz nicht angelegt sein. Im Laufe der Zeit hat jedoch

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



die Larve die freischwimmende Lebensweise aufgegeben, so daß jetzt das Fortbewegungsorgan überflüssig ist, was die allmähliche Rückbildung, die uns schon durch die mittlere Muskelzelle angedeutet ist, herbeiführen muß. Daß sich diese Rückbildung gerade zuerst an den Muskelzellen zeigt, ist wohl leicht erklärlich, da diese vollständig außer Funktion gesetzt sind, und das Nichtbrauchen eines Organs bedeutet für dieses einen Rückgang.

Oben erwähnte ich schon, daß der durch die Rückbildung der mittleren Muskelzelle entstandene Raum zwischen Ectoderm und den beiden seitlichen Zellen des Muskelbandes zur Blutbahn würde. Es könnte natürlich auch die Ansicht eine gewisse Berechtigung haben, daß die beiden Blutbahnen, die über dem Nervenrohr und dem Entodermfortsatz liegen, nicht in der Lage sind, den ausgebildeten Schwanzanhang genügend zu ernähren, und daher schafft sich das Individuum Rat und bildet neue Blutbahnen. Aus demselben Grunde wandeln die drei besprochenen Formen auch vielleicht nur den Entodermfortsatz um, damit die Blutbahn erweitert wird und dem sehr schwer zu ernährenden Schwanzanhang die Nahrung besser zugeführt werden kann.

### Die Chorda.

Die Achse des Schwanzanhanges wird ebenso wie bei allen andern Ascidienlarven von der Chorda eingenommen, die beim ausgebildeten Individuum in die Leibeshöhle frei hineinragt und ungefähr bis zur Höhe des Darmes reicht. In ihren ersten Entstehungsphasen gleicht sie vollständig der Chordaanlage der beiden oben von mir erwähnten Formen, während die Bildung des homogenen Achsenstranges eine ganz andre Richtung einschlägt.

Bei jugendlichen Embryonen ist die Chorda im Querschnitt aus mehreren Zellen zusammengesetzt, wie dies Fig. 60 zeigt. Im Längsschnitt (Fig. 59) bilden die Chordazellen einen Strang, der aus zwei Reihen von Zellen gebildet erscheint, die sich mit ihren Enden keilförmig ineinander schieben. Wenn der stumpfe Schwanzteil sich in die Länge streckt, verschieben sich die Zellen, bis sie schließlich geldrollenförmig in einer einzigen Reihe hintereinander angeordnet liegen (Fig. 61). Oft findet man noch Zwischenstadien, indem auf einem Längsschnitt durch den Schwanzanhang eines jungen Individuums auf einer Strecke schon die geldrollenförmige Anordnung beobachtet werden kann, während in einem andern Teile die Einkeilung noch nicht zum Abschluß gekommen ist.

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



Bis hierher ist die Bildung der Chorda vollständig identisch mit der Entwicklung des Achsenstranges der *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis*. Wie wir sahen, traten im weiteren Laufe der Entwicklung bei den beiden zuletzt genannten Individuen an der Grenze je zweier aufeinander folgender Chordazellen, nachdem diese an Länge zugenommen hatten, Vacuolen auf, die mit einer Gallerte angefüllt waren. Die Vacuolen nahmen allmählich so an Umfang zu, daß die einander benachbarten miteinander verschmolzen, wodurch bei *Ciona intestinalis* ein homogener zylindrischer Strang entstand, der von den an die Wand gedrängten ursprünglichen Chordazellen als Chordascheide umgeben wird. Bei *Clavelina lepadiformis* gingen nur wenige Vacuolen ineinander über, so daß ein durch die Länge des Schwanzanhanges ziehender homogener Strang nicht entsteht.

Ganz anders gestaltet sich jedoch die Umwandlung der Chordazellen zu der homogenen Gallertsubstanz bei *Molgula nana*. Nachdem sich der Schwanzanhang in die Länge gestreckt hat, wird der Zellenstrang der Chorda wieder mehrreihig, und es beginnt jetzt in der Mittellinie des Stranges, da wo die einzelnen Zellen zusammenstoßen, eine Umwandlung der Protoplasmasubstanz in eine elastische homogene und resistente Masse (Fig. 67). Diese wird immer größer, und die vorher keilförmigen Zellen des Chordastranges haben jetzt eine abgeflachte Gestalt angenommen und sind zur Chordascheide geworden (Fig. 65, 66 usw.). Es ist also gleichsam ein langer Zylinder entstanden, der mit einer homogenen Substanz erfüllt ist. Einen derartigen Zylinder sehen wir in der Fig. 73, die einen Teil eines Längsschnittes durch den Körperfortsatz der *Molgula nana* darstellt, wiedergegeben; jederseits liegen drei Zellen, die einen stark hervortretenden Kern aufweisen, und zwar liegen die Kerne einander gegenüber, was nicht der Fall sein könnte, wenn die Chorda denselben Bau hätte, wie ich ihn bei *Ciona intestinalis* und *Clavelina lepadiformis* beobachtet habe. Es ist der homogene Strang im Umkreis von mehreren Zellen bedeckt. Dies bestätigt sich bei Betrachtung von Querschnitten. Die Zahl der Zellen ist sehr verschieden, sie schwankt zwischen vier und sieben (Fig. 67 und 68).

Es müssen also, da die Zahl der Zellen in der Chordascheide größer ist als die der scheibenförmigen Chordazellen in jüngeren Stadien, Kern- und Zellteilungen stattgefunden haben, was bei *Ciona* und *Clavelina* nicht der Fall war.

Nach beiden Enden läuft die Chorda spitz zu, und vorn und

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



hinten bildet eine Zelle den Abschluß, ohne sich an der Bildung der homogenen Zentralmasse zu beteiligen.

Aus der Beschreibung, die ich im vorstehenden über den Schwanzanhang der *Ciona intestinalis*, der *Clavelina lepadiformis* und der *Molgula nana* gegeben habe, ersieht man, daß die Ruderorgane dieser drei Arten aus gleichen Teilen aufgebaut sind, wenn auch bei den einzelnen Organen in histologischer Hinsicht kleine Abweichungen zu verzeichnen waren. In allen drei Fällen besteht der Körperfortsatz aus der zentral gelegenen Chorda, die vom Nervenrohr, den beiden Muskelbändern, dem Entodermfortsatz und dem Ectoderm umgeben ist, und dem Flossensaum, der dem Anhang das Aussehen eines Ruderorgans gibt.

Rostock, im Oktober 1903.

---

## Literaturverzeichnis.


1. M. Milne Edwards, Observations sur les Ascidies composées des côtes de la Manche. Mémoires de l'Académie Royale des sciences de l'Institut de France. Tome XVIII. Paris 1842.
2. P. J. van Beneden, Recherches sur l'embryologie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Mémoires de l'Académie Royale de Belgique. Vol. XX. 1846.
3. Krohn, Über die Entwicklung der Ascidien. Müllers Archiv für Naturgeschichte 1852.
4. A. Kowalevsky, Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Serie. Tome X. No. 15. 1866.
5. Elias Metschnikoff, Embryonalentwicklung der einfachen Ascidien. Bulletin de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. Tome XIII. 1869.
6. C. Kupffer, Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Briefliche Mittheilung an Max Schultze. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. V. 1869.
7. —— Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. VI. 1870.
8. M. Ganin, Neue Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Diese Zeitschr. Bd. XX. 1870.
9. A. Kowalevsky, Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. VII. 1871.
10. El. Metschnikoff, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Diese Zeitschrift. Bd. XXII. 1872.
11. C. Kupffer, Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. VIII. 1872.

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



12. Alfred Giard, Etude critique des travaux d'embryogénie relatifs à la parenté des Vertébrés et des Tuniciers. Archives de Zoologie expérimentale et générale. Tome I. Paris 1872.

13. Édouard van Beneden, Existe-t-il un Coelome chez les Ascidies? Vorläufige Mittheilung. Zoologischer Anzeiger. IV. Jahrg. Nr. 88. 1881.

14. Oswald Seeliger, Die Entwicklung der socialen Ascidien. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XVIII. Neue Folge Bd. XI. 1884/85.

15. —— Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Eibildung und Knospung von Clavelina lepadiformis. Sitzungsberichte der kaiserlich-königlichen Akademie der Wissenschaften. Bd. LXXXV. Heft V. 1882.

16. E. van Beneden et Charles Julin, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Archives de Biologie. Tome VI. 1886.

17. L. Chabry, Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journal de l'Anat. et de la Physiol. Tome XXIII. 1887.

18. M. v. Davidoff, Über die ersten Entwicklungsvorgänge bei Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. Anat. Anzeiger. II. Jahrg. 1887.

19. —— Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. II. Abschnitt. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Keimblätter. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. IX. 1889—1891.

20. W. Salensky, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosoma. Biologisches Centralblatt. Bd. X. 1890—1891.

21. —— Über die Entwicklung von Diplosoma Listeri. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. XI. S. 368—474. 1895.

22. —— Über die Entwicklung von Didemnum niveum. Ibid. Bd. XI. S. 488 bis 630. 1895.

23. W. E. Castle, The Early Embryology of Ciona intestinalis Flemming. Bulletin of the Museum of Comparative Zoölogy at Harvard College. Vol. XXVII. No. 7. January 1896.

24. W. Dömitz, Über die sogenannte Chorda der Ascidienlarven und die vermeintliche Verwandtschaft von Wirbellosen und Wirbelthieren. Archiv für Anatomie, Physiologie und Medicin. 1870.

25. H. Reichert, Zur Anatomie des Schwanzes der Ascidienlarven. Physikalische Abhandlungen der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1845.

26. van Beneden et Julin, Le système nerveux central des Ascidies adultes et ses rapports avec celui des larves urodèles. Archive de Biologie. Tome V. 1884.

27. Fernand Lahille, Contributions à l'étude anatomique et Taxonomique des Tuniciers. Thèses présentées à la Faculté des sciences de Paris pour obtenir le grade de Docteur ès sciences naturelles. 1890.

28. Oskar Hertwig, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Cellulosemantels der Tunicaten. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaften. Bd. VII. 1873.

29. Gustaf Retzius, Die Muskelfasern von Appendicularia. Biologische Untersuchungen. 2. Muskelfibrillen und Sarcoplasma. Neue Folge I. 1890.

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



30. H. de Lacaze-Duthiers, Recherches sur l'organisation et l'Embryogénie des Ascidies (Molgula tubulosa). Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences. Tome LXX. May 30. 1870.
31. F. L. S. Albany Hancock, On the Larval State of Molgula; with Descriptions of several new Species of Simple Ascidians. The Annals and Magazine of natural history. Vol. VI. Fourth series. 1870.
32. H. de Lacaze-Duthiers, Les Ascidies simples des côtes de France. Première Partie. Archives de zoologie expérimentale et générale. Tome III. 1874.
33. —— Histoire des Ascidies simples des côtes de France. Deuxième Partie. Ibid. Tome VI. 1877.
34. H. Klaatsch, Über Kernveränderungen im Ectoderm der Appendicularien bei der Gehäusebildung. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XXIII. Heft 1. 1895.
35. M. A. Pizon, Histoire de la Blastogénèse chez les Botryllidés. Annales des sciences naturelles. Tome XIV. 1892.
36. A. Kowalevsky, Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Série. Tome XXXVIII. No. 10. 1892.
37. van Beneden et Julin, La segmentation chez les Ascidiens dans ses rapports avec l'organisation de la larve. Archives de Biologie. Tome V. 1884.
38. Alfred Giard, Note sur quelques points de l'embryogénie des Ascidies. Association française pour l'avancement des sciences Congrès de Lille 1874. Au secrétariat de l'association.

---

## Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen:

*aov*, Abortiveier (Testazellen);
*bl*, Blastoporus;
*ch*, Chorda;
*d*, Darm;
*ect*, Ectoderm;
*en*, Entoderm;
*enf*, Entodermfortsatz des Schwanzanhanges;
*fmz*, freie Mesodermzellen;
*h*, hinten;
*mdw*, Medullarwulst;
*mz*, Mesodermzellen noch im Zusammenhang;
*np*, Nervenplatte;
*nr*, Nervenrohr;
*nrn*, Nervenrinne;
*nz*, Nervenzellen;
*rg*, Rumpfganglion;
*sm*, Schwanzmuskel;
*t*, Cellulosemantel;
*tz*, Zellen des Mantels;
*ud*, Urdarmhöhle;
*v*, vorn.

Sämtliche Figuren wurden mit dem Zeissschen Zeichenapparate entworfen. Mit Ausnahme der Fig. 40—45, bei deren Untersuchungen ein Seibertsches Mikroskop benutzt wurde, sind alle Abbildungen unter Hinzuziehung eines Zeissschen Mikroskops entstanden. Die Tubuslänge betrug 17 mm. Bei jeder Figur ist die Vergrößerung, unter welcher das Präparat gezeichnet ist, angegeben.

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



Die histologischen Details sind mit Oc. III, Ölimmersion 1/18, Vergrößerung 1335 kontrolliert.

Bei den Fig. 1—35 ist der Follikel fortgelassen, wo dieses sonst noch geschehen ist, habe ich es jedesmal erwähnt.

Die Zeichnungen sind so orientiert, daß die dorsale Seite dem Beschauer abgewandt liegt.

## Tafel I.

Die Fig. 1—13 beziehen sich auf Embryonen der *Ciona intestinalis.*

Fig. 1. Medianer Sagittalschnitt durch einen Embryo mit eben geschlossenem Blastoporus. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 2—6. Querschnitte durch einen Embryo mit nahezu geschlossenem Blastoporus, etwas jünger als das in Fig. 1 dargestellte Stadium.

Fig. 2—4 zeigen uns den vierten, sechsten und achten Schnitt der Serie, die alle vom Blastoporus aus nach vorn liegen. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergrößerung 605. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 5. Querschnitt, durch den Blastoporus gehend, neunter Schnitt. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 6. Querschnitt durch das hinterste Ende des Embryo. Oc. I. Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 7—9. Querschnitte aus einer Serie durch ein Stadium mit vollständig geschlossenem Blastoporus; etwas älter wie der in Fig. 1 wiedergegebene Embryo. Beginn des Schlusses der Nervenrinne.

Fig. 7. Querschnitt durch das vordere Ende, Schnitt 7. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 7*a*. Schnitt 10 der Serie. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 8. Querschnitt durch das hintere Ende, Schnitt 13; Darmlumen noch vorhanden. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 9. Querschnitt durch das hintere Ende, Schnitt 14. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 10—13. Schnitte durch den dorsalen Teil eines Embryo mit zur Hälfte geschlossener Medullarrinne, zur Demonstrierung der Bildung des Nervenrohres. Oc. I, Ölimmersion 1/18, Vergr. 605. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$. Fig. 10 ist der 7. Schnitt, Fig. 11 der 9., Fig. 12 der 11., Fig. 13 der 14.

Fig. 14. Medianer Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Molgula nana* mit noch offenem Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 $\mu$.

## Tafel II.

Alle Figuren (Fig. 15—26) gehören zu einem Embryo von *Molgula nana.*

Fig. 15—20. Querschnitte aus einer Serie eines Embryo von dem Stadium der Fig. 14.

Fig. 15—18. Diese Schnitte liegen vor dem Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 $\mu$. Fig. 15 ist der fünfte, Fig. 16 der siebente, Fig. 17 der neunte, Fig. 18 der elfte Schnitt der Serie.

Fig. 19. Querschnitt durch die Mitte des Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 $\mu$. Schnitt 14.

Fig. 20. Querschnitt durch das hintere Ende des Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 $\mu$. Schnitt 14.

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



Fig. 21—24. Querschnitte durch das hintere Ende eines Embryo, etwas älter wie der in Fig. 14 abgebildete.

Fig. 21. Der Schnitt liegt vor dem Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 $\mu$.

Fig. 22. Der Querschnitt geht durch den Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 $\mu$.

Fig. 23 u. 24. Diese Schnitte liegen hinter dem Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 $\mu$.

Fig. 25 u. 26. Querschnitte einer Serie durch einen Embryo mit vollständig geschlossenem Blastoporus und zur Hälfte geschlossener Nervenrinne. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$. Fig. 25 ist der 9., Fig. 26 der 13. Schnitt.

## Tafel III.

Fig. 27—30 stellen uns den 15., 17., 18 und 30. Schnitt dar desselben Präparates, das den Fig. 25 u. 26 zugrunde liegt.

Fig. 31—35. Querschnitte durch den dorsalen Teil eines Embryo mit zur Hälfte geschlossenem Blastoporus. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 10 $\mu$.

### Fig. 36—50 beziehen sich auf Embryonen und Larven der *Ciona intestinalis*.

Fig. 36. Frontalschnitt durch das hintere Ende eines birnförmigen Embryo. Der Follikel ist fortgelassen. Oc. II, Obj. F, Vergr. 485. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 37. Querschnitt durch das hintere Ende eines Embryo des Stadiums der Fig. 36. Der Follikel ist nicht gezeichnet. Oc. II, Obj. V, Vergr. 485. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 38. Stück eines Längsschnittes durch den Schwanzanhang parallel zum Nervenrohr eines Embryo mit etwas ausgebildetem Schwanz. Oc. II, Obj. F, Vergr. 485. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 39. Querschnitt durch den Schwanzanhang eines ebenso alten Embryo. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 40, 41. Querschnitte durch die Rückenregion des hinteren Teiles des Körperabschnittes einer freischwimmenden Larve. Der Cellulosemantel ist weggelassen.

Fig. 40. Der Querschnitt geht durch die Mitte des Rumpfganglions. Oc. III, Obj. $V^1/_2$, Vergr. 886. Schnittdicke 10 $\mu$.

Fig. 41. Der Querschnitt trifft das Ende des Rumpfganglions. Oc. III, Obj. $V^1/_2$, Vergr. 886. Schnittdicke 10 $\mu$.

Fig. 42—45. Querschnitte durch den Schwanzanhang einer freien Larve.

Fig. 42. Querschnitt durch den Larvenschwanz in unmittelbarer Nähe des Körperabschnittes. Der Cellulosesaum ist weggelassen. Oc. III, Obj. $V^1/_2$, Vergrößerung 886. Schnittdicke 10 $\mu$.

Fig. 43. Querschnitt durch die mittlere Region des Schwanzanhanges derselben Larve. Oc. III, Obj. $V^1/_2$, Vergr. 886. Schnittdicke 10 $\mu$.

Fig. 44 u. 45. Querschnitte durch das Schwanzende. Bei Fig. 44 ist nur die eine Hälfte wiedergegeben. Der Cellulosemantel ist fortgelassen. Oc. III, Obj. $V^1/_2$, Vergr. 886. Schnittdicke 10 $\mu$.

Fig. 46. Die Schwanzmuskulatur mit ihren Fibrillen. Die rechte Hälfte zeigt die Fibrillen der äußeren Muskelfläche, die linke die Fibrillen der inneren Schicht. Der Flossensaum ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385, Totalpräparat.

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



Fig. 47. Fibrillen der Schwanzmuskulatur von der Fläche gesehen, bei starker Vergrößerung. Oc. III, Ölimmersion 1/18, Vergr. 1335. Totalpräparat.

Fig. 48. Optischer Längsschnitt durch einen Teil des Larvenschwanzes, um die Bildung der Chorda zu zeigen. Der Cellulosemantel ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Totalpräparat.

Fig. 49. Optischer Längsschnitt durch ein Schwanzstück einer etwas älteren Larve. Der Flossensaum ist nicht wiedergegeben. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385, Totalpräparat.

Fig. 50. Eine Partie des Ruderorgans als optischer Längsschnitt einer noch älteren Larve. Celluloseschicht nicht gezeichnet. Oc. I, Obj. F, Vergr. 355. Totalpräparat.

## Tafel IV.

Fig. 51—58 beziehen sich auf Embryonen und Larven der *Clavelina lepadiformis.*

Fig. 51. Frontalschnitt durch das hintere Ende eines Embryo. Der Follikel ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 52. Querschnitt durch das hintere Ende eines birnförmigen Embryo, etwas älter als das Stadium der Fig. 51. Der Follikel ist nicht wiedergegeben. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 53. Ein zum Nervenrohr parallel laufender Längsschnitt des Schwanzanhanges eines Embryo mit etwas ausgebildetem Schwanz. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 54. Querschnitt durch den Schwanzanhang eines ebenso alten Embryo. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 55. Querschnitt durch den dorsalen Teil einer freischwimmenden Larve, in der Höhe des Rumpfganglionendes. Der Cellulosemantel ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 885. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 56. Querschnitt durch die Mitte des Schwanzanhanges eines alten Embryo. Der Cellulosemantel ist nicht gezeichnet. Oc. III, Obj. F, Vergr. 885. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 57. Querschnitt durch das Ende des Schwanzanhanges eines alten Embryo. Der Flossensaum ist fortgelassen. Oc. III, Obj. F, Vergr. 885. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 58. Fibrillen der Muskulatur in der Flächenansicht. Oc. III, Obj. F, Vergr. 1335. Totalpräparat.

Fig. 59—76 beziehen sich auf Embryonen und Larven der *Molgula nana.*

Fig. 59. Frontalschnitt durch das birnförmig ausgezogene Ende eines Embryo. Der Follikel ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 60. Querschnitt durch diesen Körperteil. Der Follikel ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 61. Längsschnitt parallel zum Nervenrohr des Schwanzanhanges eines Embryo mit etwas ausgebildetem Ruderorgan. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 62. Querschnitt durch den Schwanzanhang eines solchen Stadiums. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 63. Querschnitt durch die Mitte des Schwanzanhanges eines Stadiums,

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



dessen Schwanz ein halbes Mal um den Körper herum reicht. Der sich bildende Flossensaum ist fortgelassen. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 10 $\mu$.

Fig. 64. Querschnitt durch die mittlere Region des Körperfortsatzes eines Embryo mit vollständig ausgebildetem Schwanz. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 65. Querschnitt durch die Mitte des Schwanzanhanges eines etwas älteren Embryo, wie der der vorigen Zeichnung zugrunde liegende. Der Cellulosemantel ist fortgelassen. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 66. Querschnitt durch den mittleren Teil des Ruderorgans einer freien Larve. Der Flossensaum ist nicht gezeichnet. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 67. Querschnitt durch die Rückenregion des hinteren Rumpfabschnittes; er trifft die Mitte des Ganglions. Cellulosemantel, Ectoderm und Darmepithel sind weggelassen. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 68. Querschnitt durch die Mitte des Schwanzanhanges einer freien Larve, die der Festsetzung nahe ist. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke $7^1/_2$ $\mu$.

Fig. 69, 70. Querschnitte durch das Ende des Schwanzanhanges. Der Cellulosemantel ist fortgelassen. Oc. III, Obj. F, Vergr. 860. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 71. Teil eines Längsschnittes durch den Schwanzanhang einer freischwimmenden Larve. Links von der Linie *a b* der Verlauf der Fibrillen der dem Ectoderm anliegenden Schicht der Muskelzellen, rechts die Fibrillen der der Chorda zugewandten Fläche. Der Flossensaum ist nicht wiedergegeben. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 72. Fibrillen der Muskulatur des Schwanzanhanges im Flächenpräparat. Oc. III, Ölimmersion 1/18, Vergr. 1335. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 73. Längsschnitt durch den Schwanzanhang parallel zum Nervenrohr. Der Flossensaum ist fortgelassen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Schnittdicke 5 $\mu$.

Fig. 74. Flächenansicht eines Teils des dem Nervenrohr anliegenden Ectoderms des Schwanzanhanges von der dorsalen Seite gesehen. Oc. I, Obj. F, Vergr. 385. Totalpräparat.

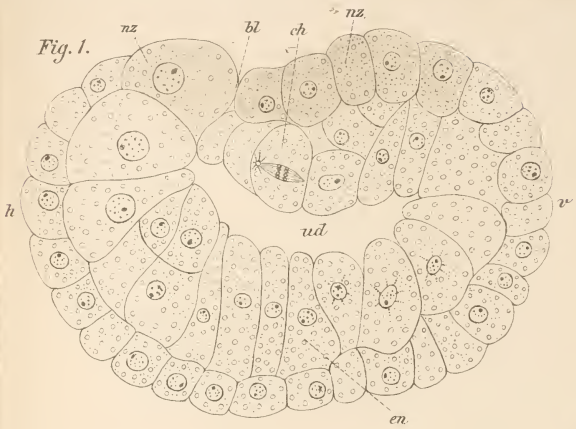
Fig. 75 *a—h*. Einige Zellen des Schwanzectoderms bei starker Vergrößerung. Oc. III, Ölimmersion 1/18, Vergr. 1335. Totalpräparat.

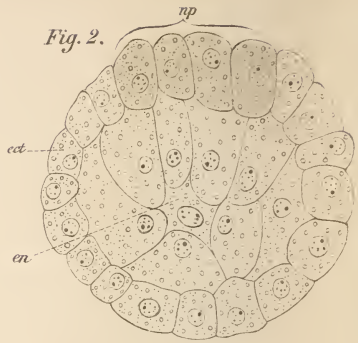
Fig. 76. Optischer Längsschnitt des Ectodermendes des Schwanzanhanges. Oc. III, Ölimmersion 1/18, Vergr. 1335. Totalpräparat.

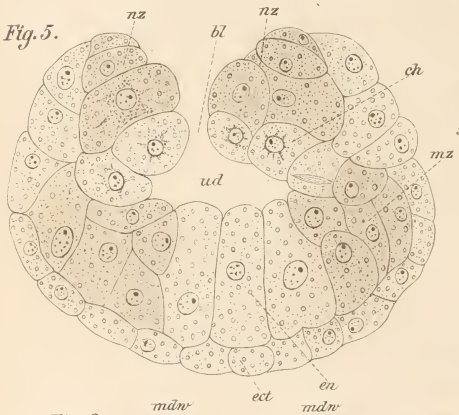
---

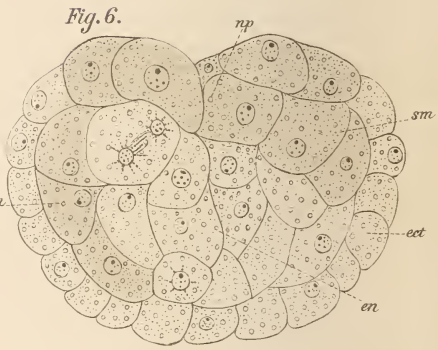
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

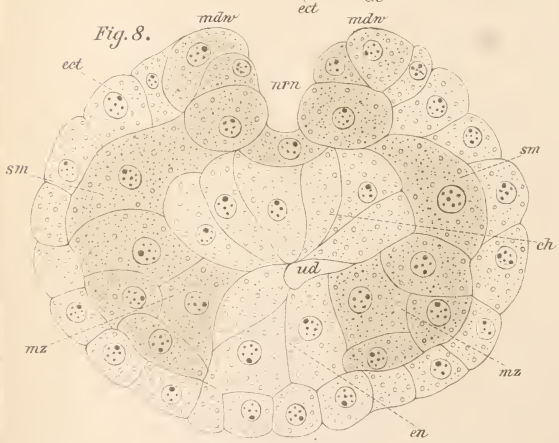


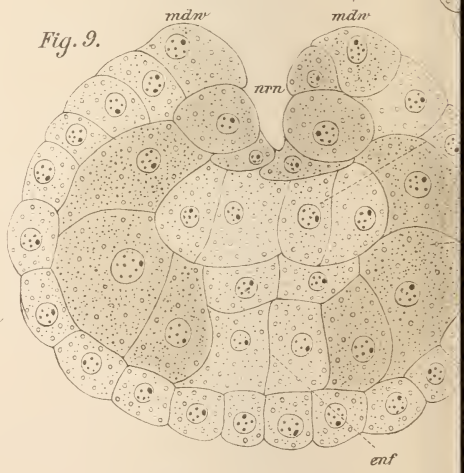


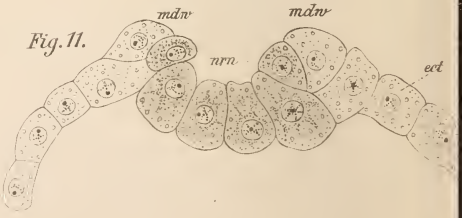





© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Fig. 3.

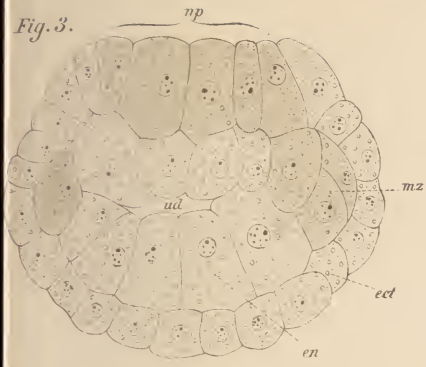



Fig. 4.

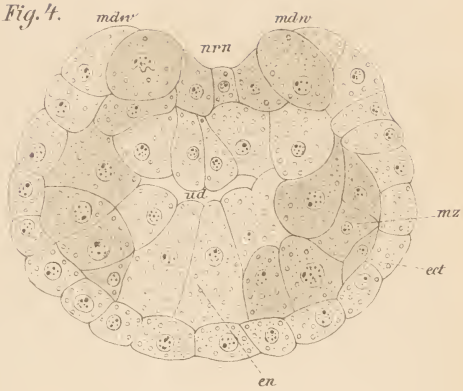



Fig. 7.

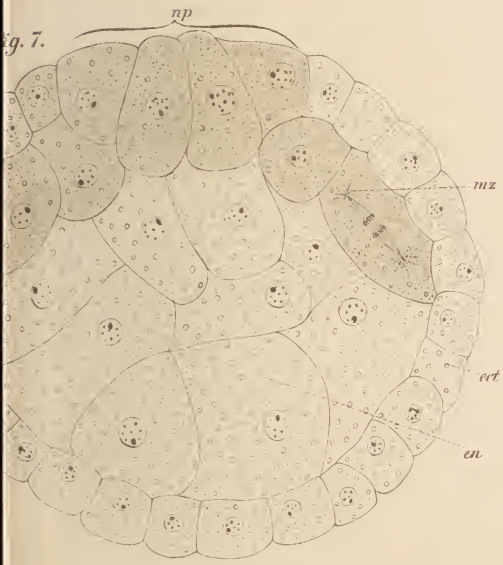



Fig. 7a.

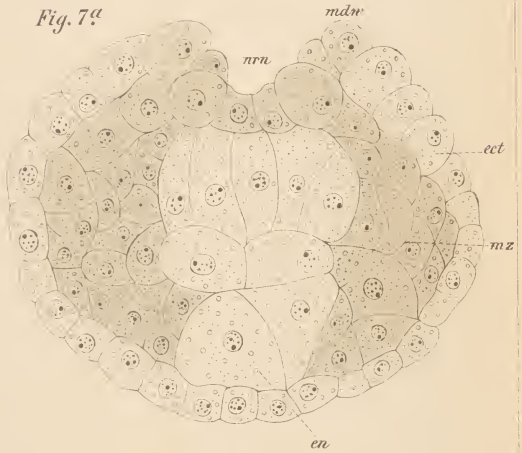



Fig. 12.

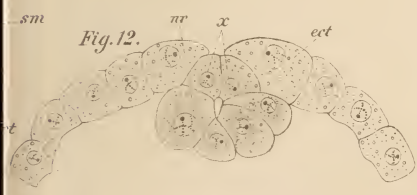



Fig. 13.

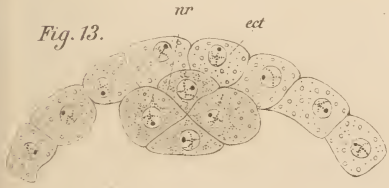
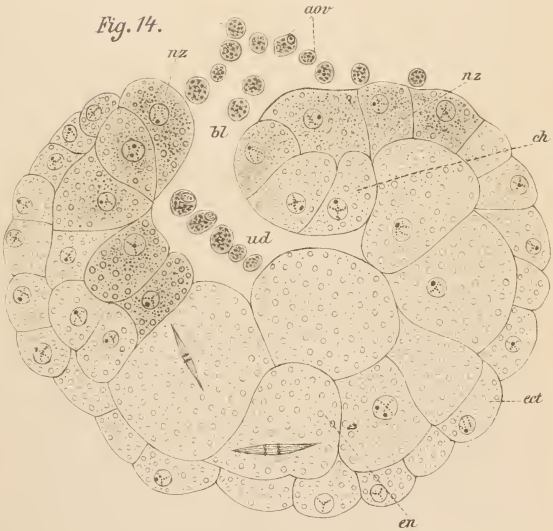


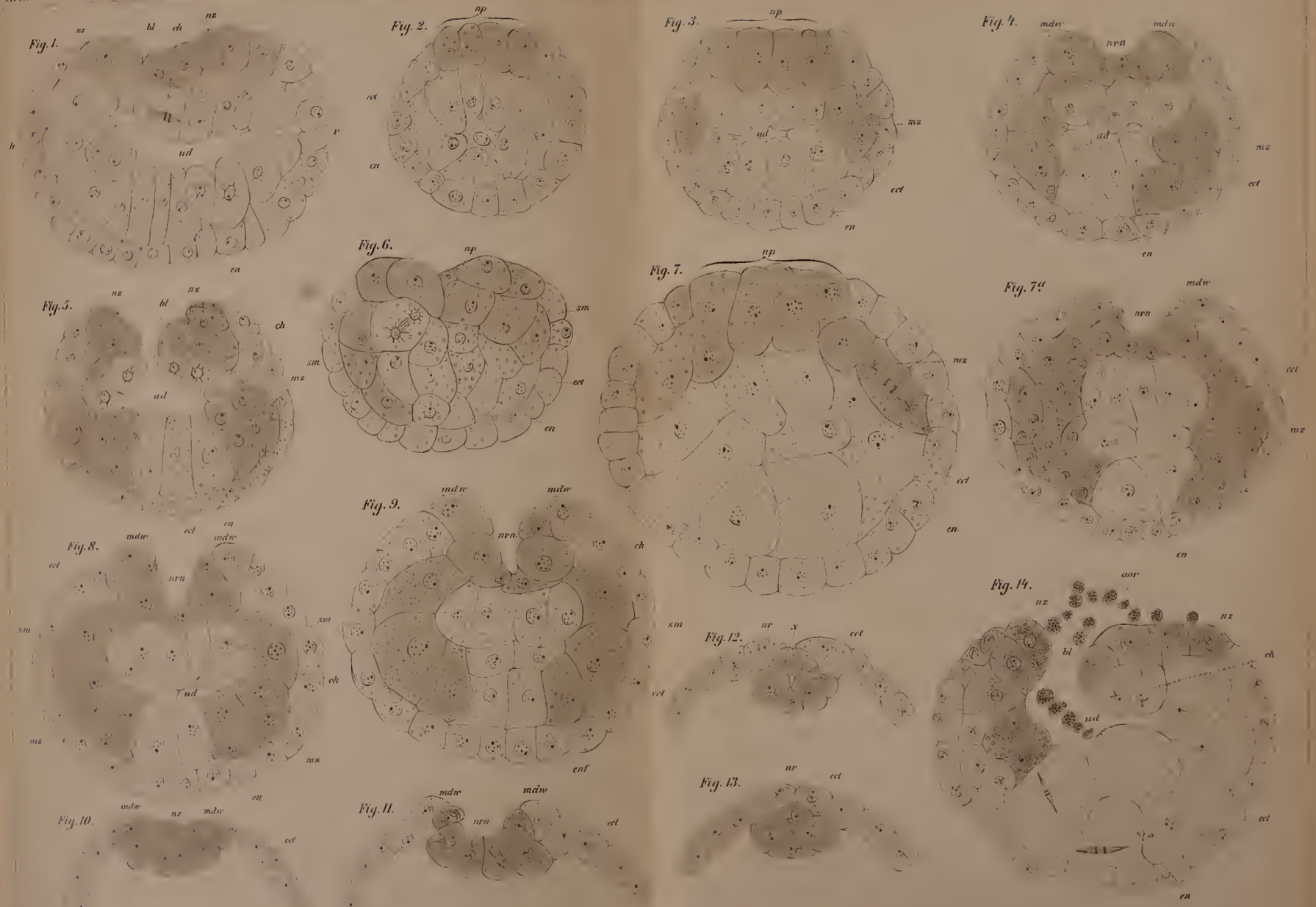

Fig. 14.




Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig

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





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



Fig. 15.

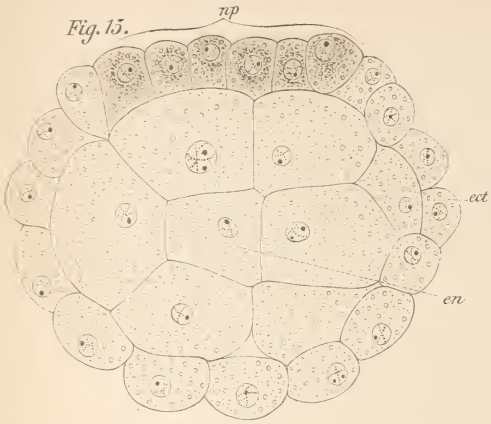



Fig. 16.

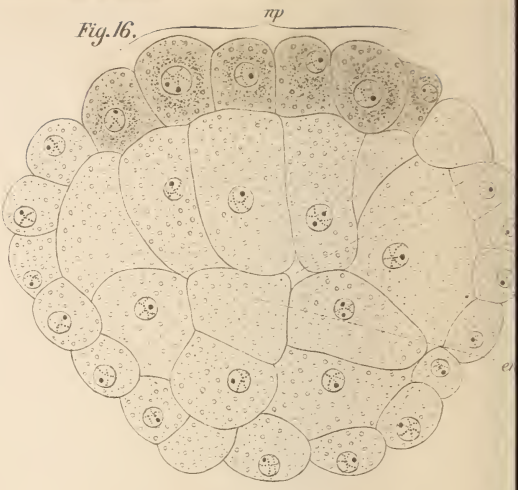



Fig. 18.

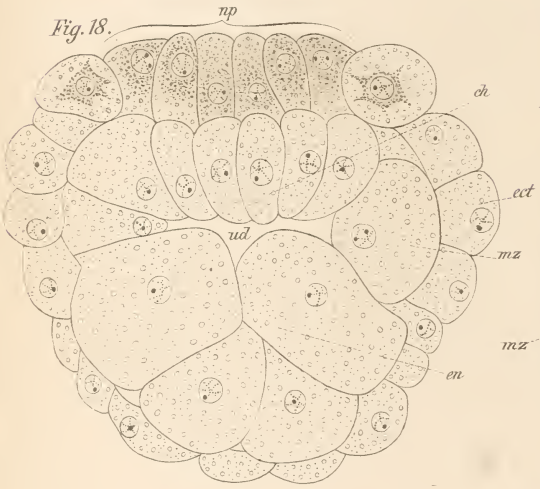



Fig. 19.

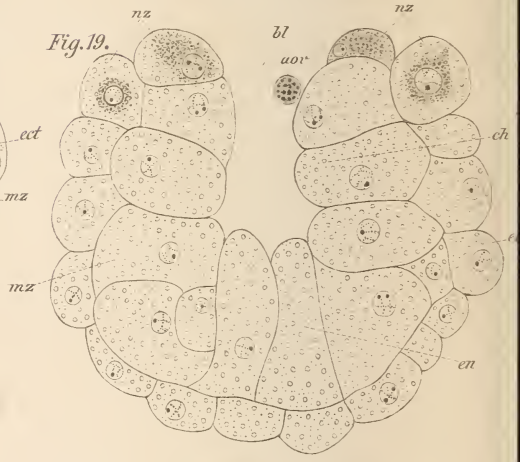



Fig. 23.

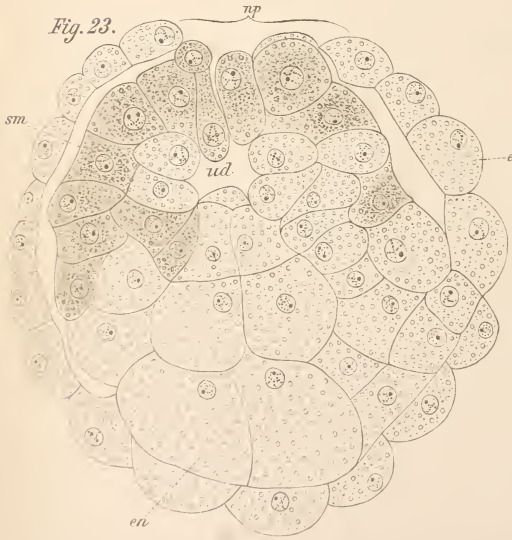
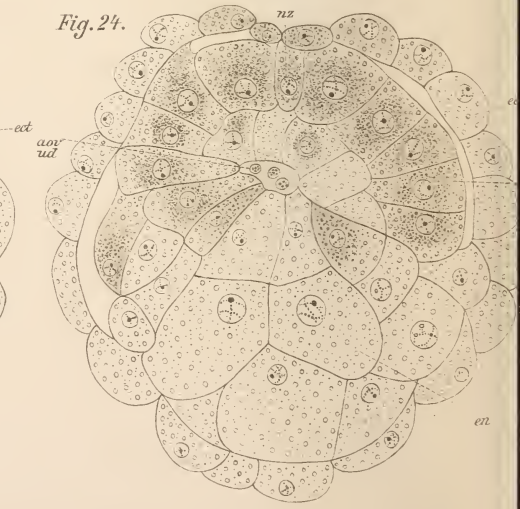



Fig. 24.



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



Fig. 17.

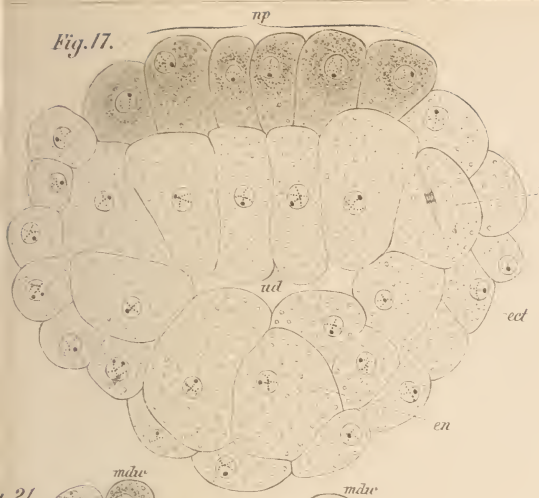



Fig. 20.

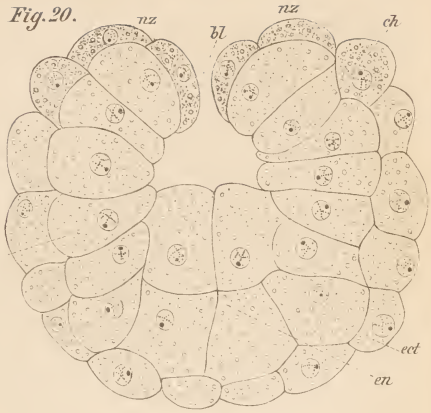



Fig. 21.

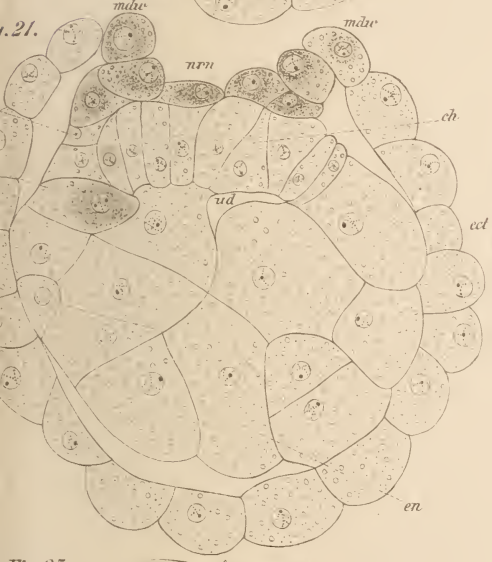



Fig. 22.

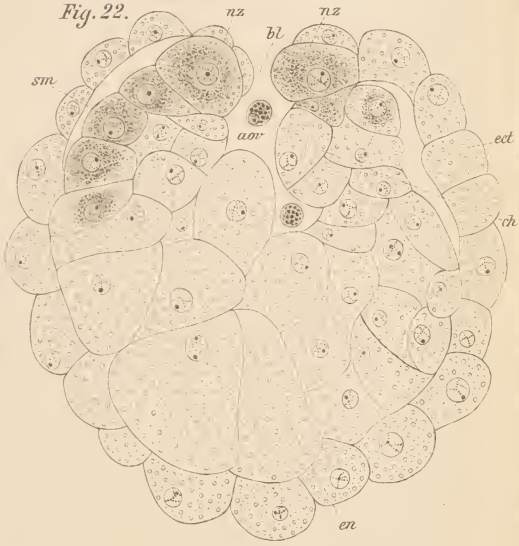



Fig. 25.

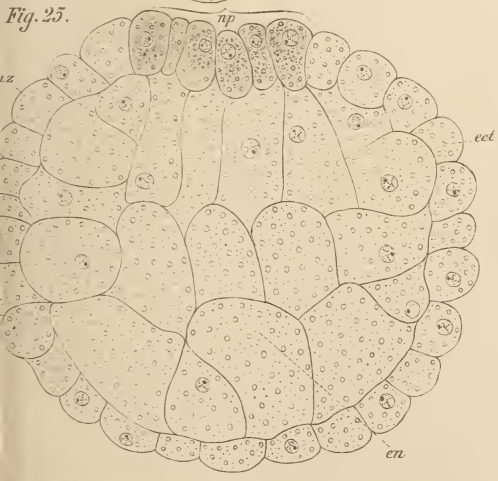
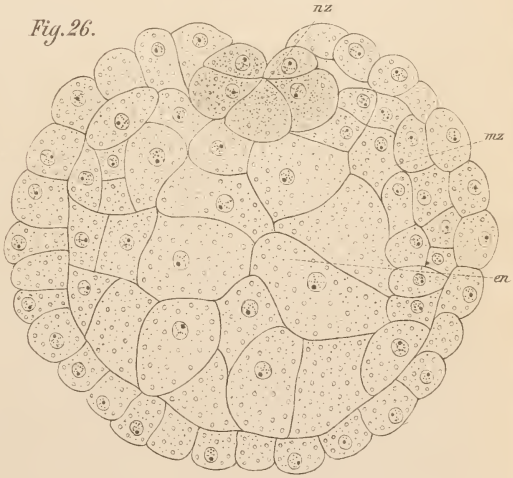



Fig. 26.

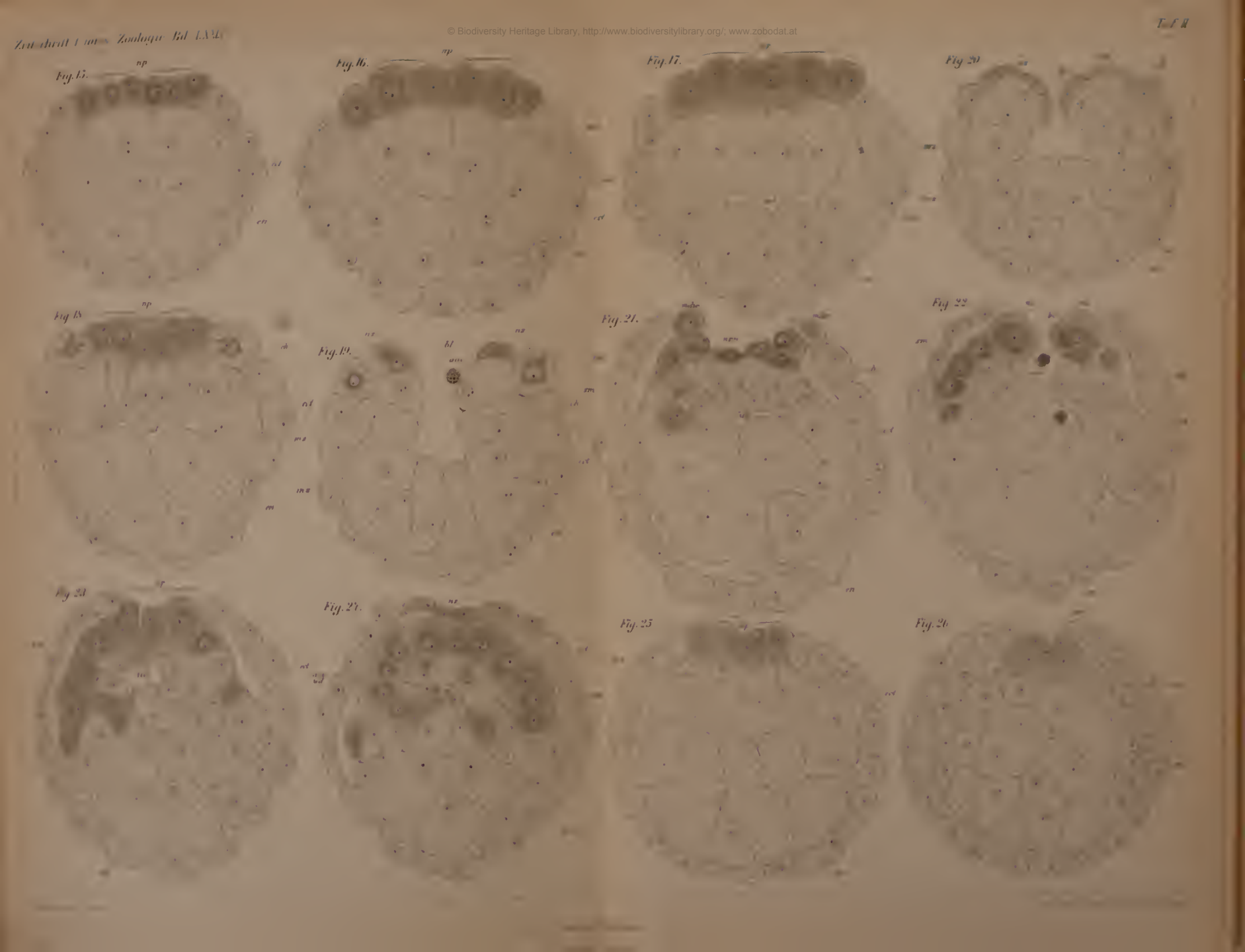



Lith. Anst. Julius Klinkhardt in Leipzig.

mann

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





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



Fig. 27.

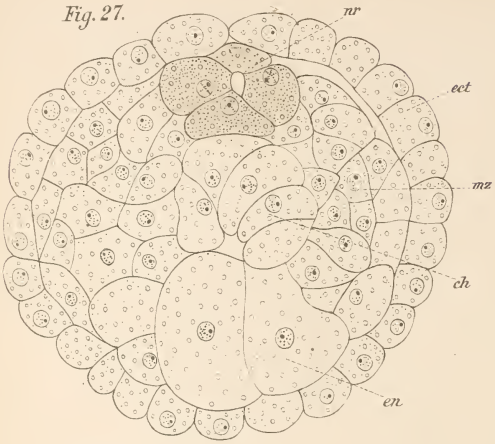



Fig. 28.

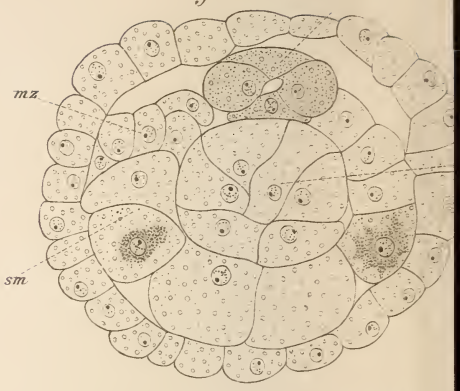



Fig. 31.

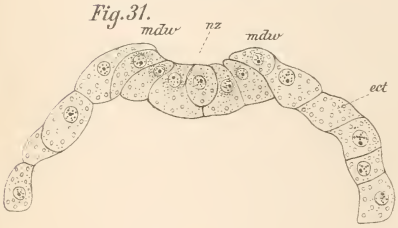



Fig. 32.

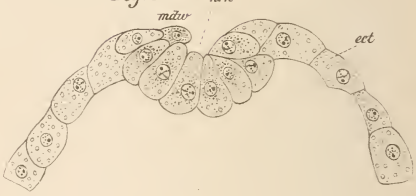



Fig. 33.

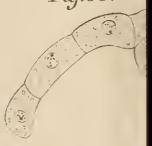


Fig. 36.

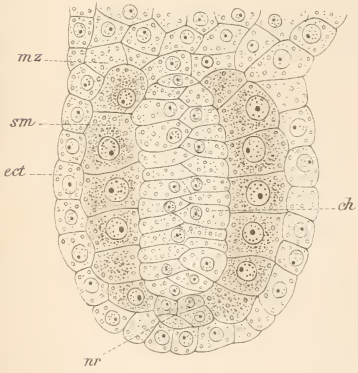



Fig. 37.

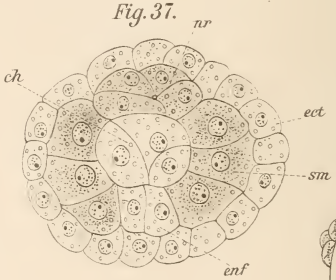



Fig. 43.

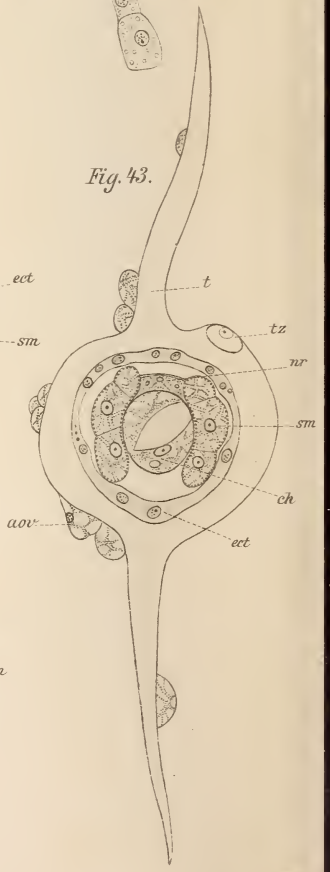



Fig. 41.

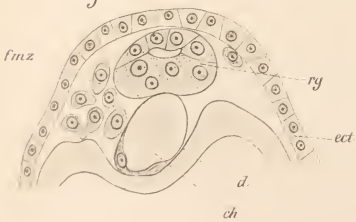
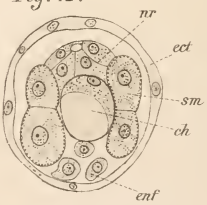



Fig. 42.




Verlag von Wilh

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



Fig. 29.

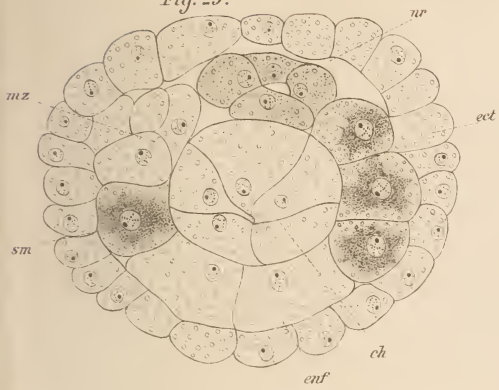



Fig. 30.

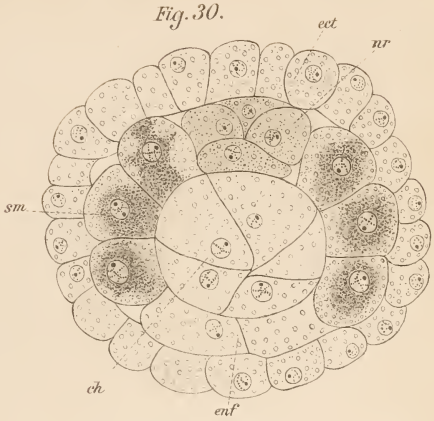


Fig. 34.

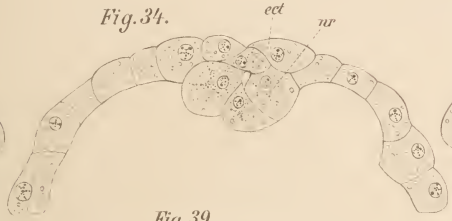



Fig. 35.

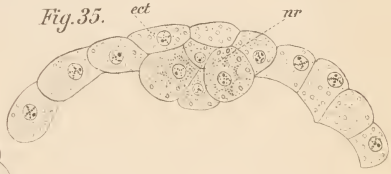



Fig. 38.

Fig. 39.

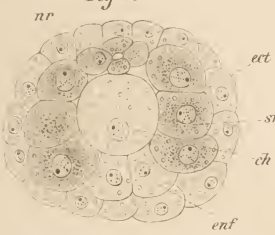



Fig. 40.

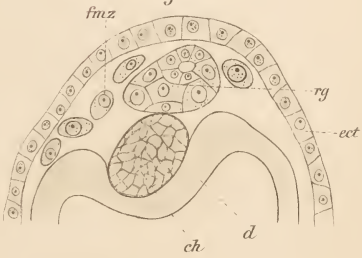



Fig. 46.

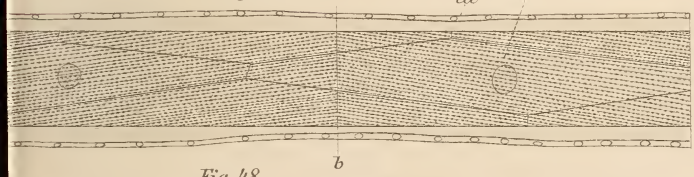



Fig. 47.

Fig. 48.

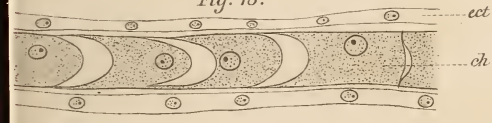
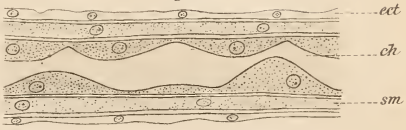



Fig. 49.




.44.

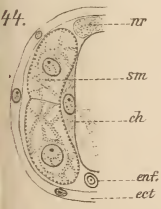


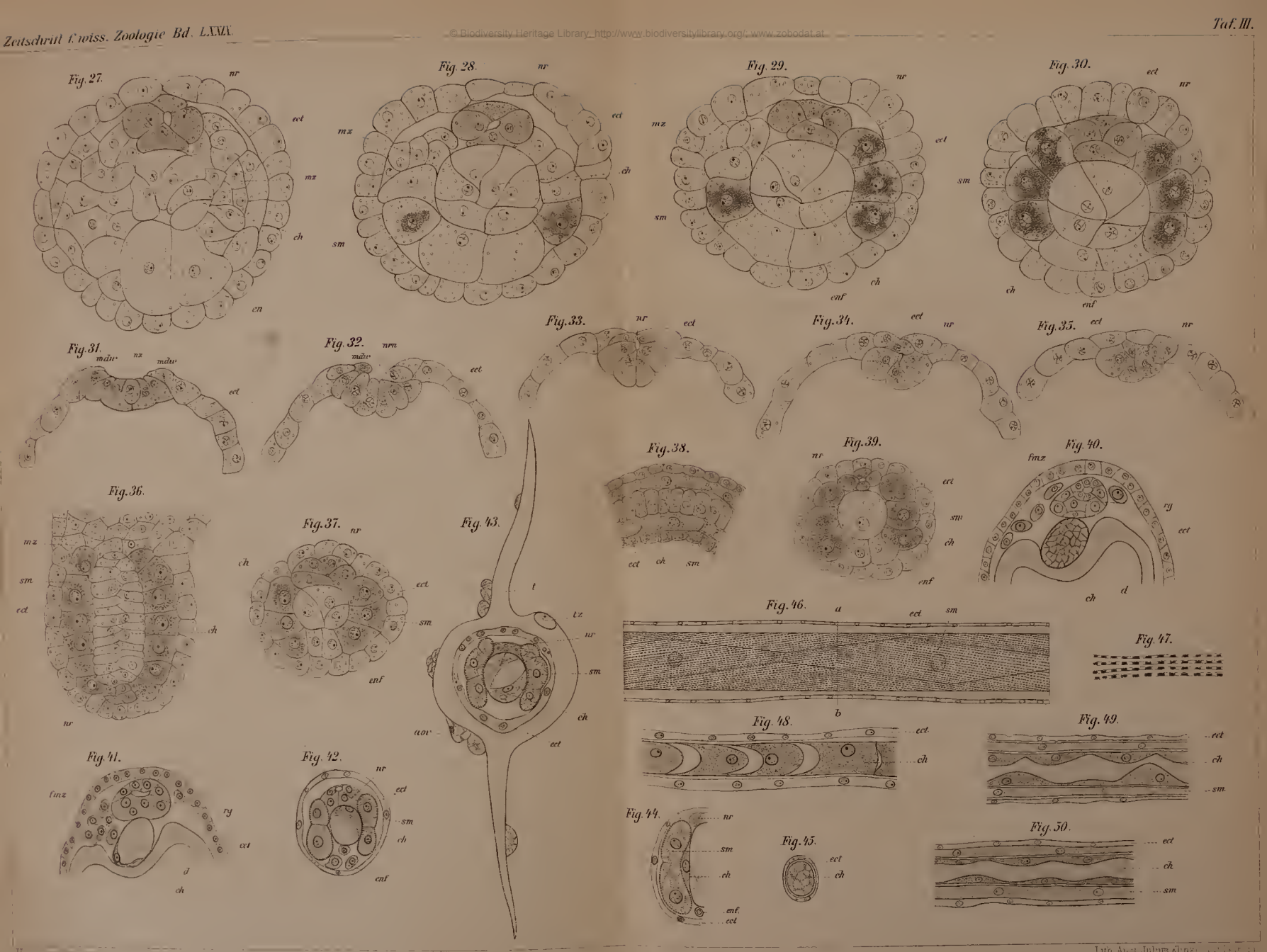

Fig. 45.

Fig. 50.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig.

lmann i. Leipzig.

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

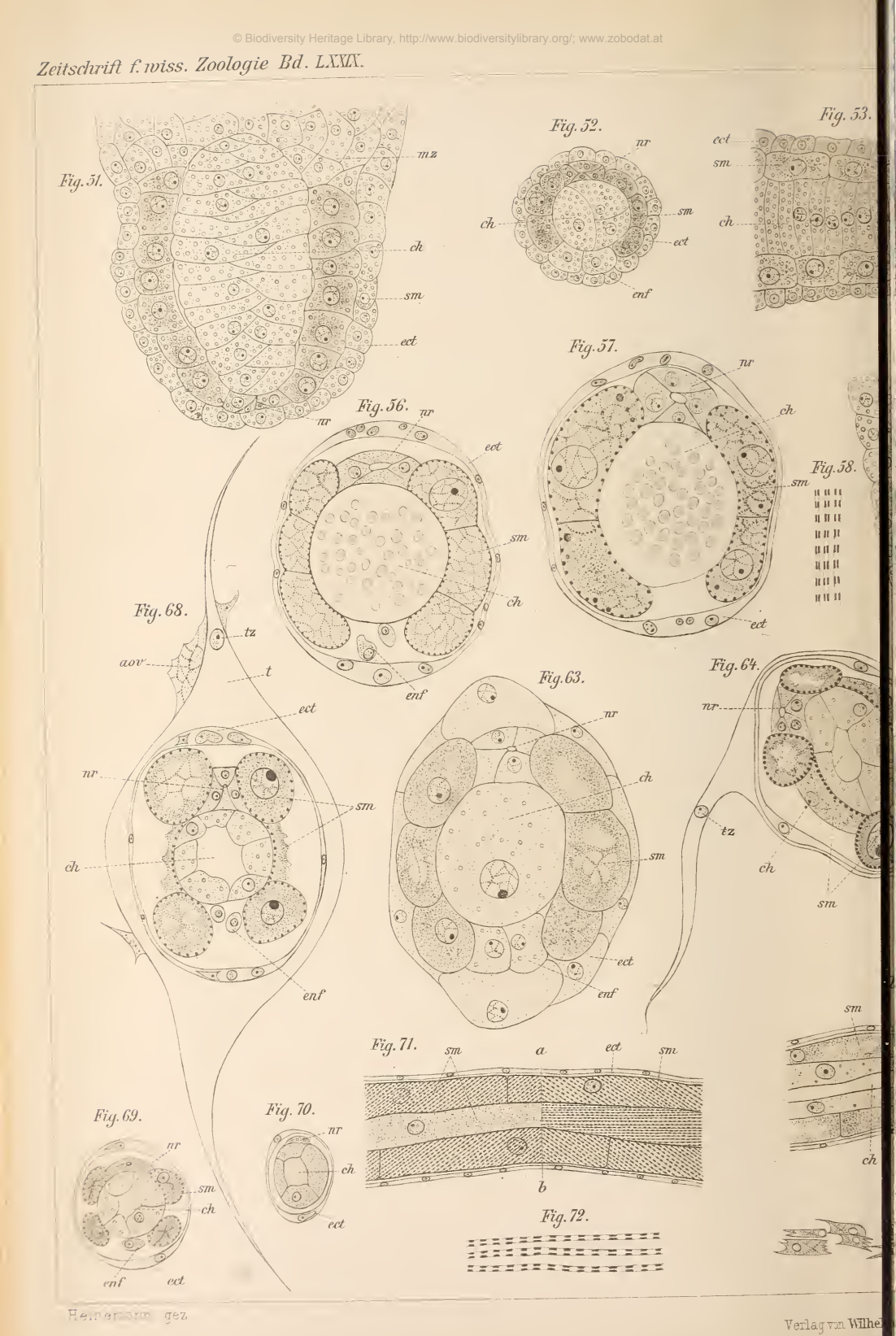



Wilhelm Engelmann

Lith. Anst. Julius Klinkhardt

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



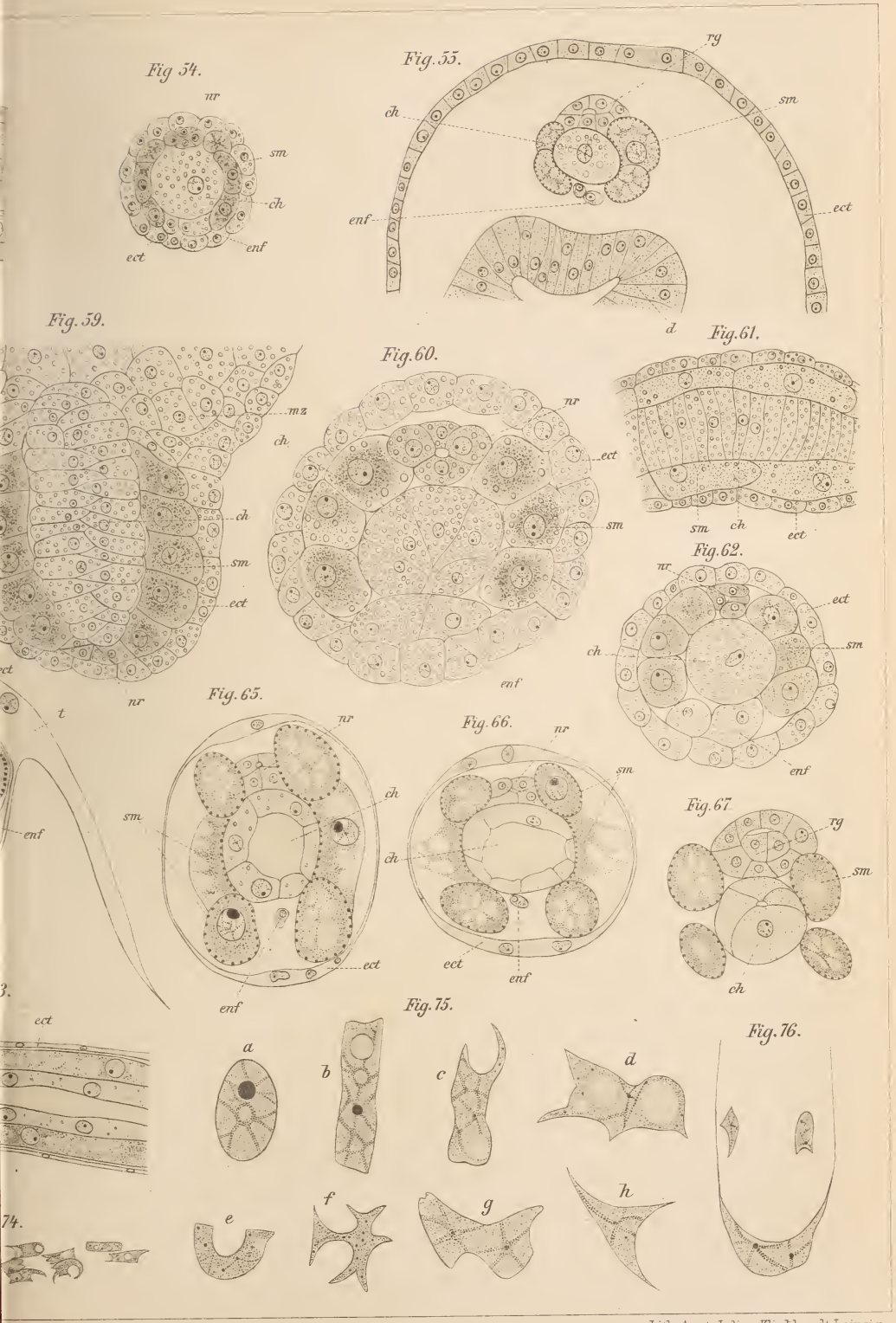



Hennemann gez.

Verlag von Wilhe

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

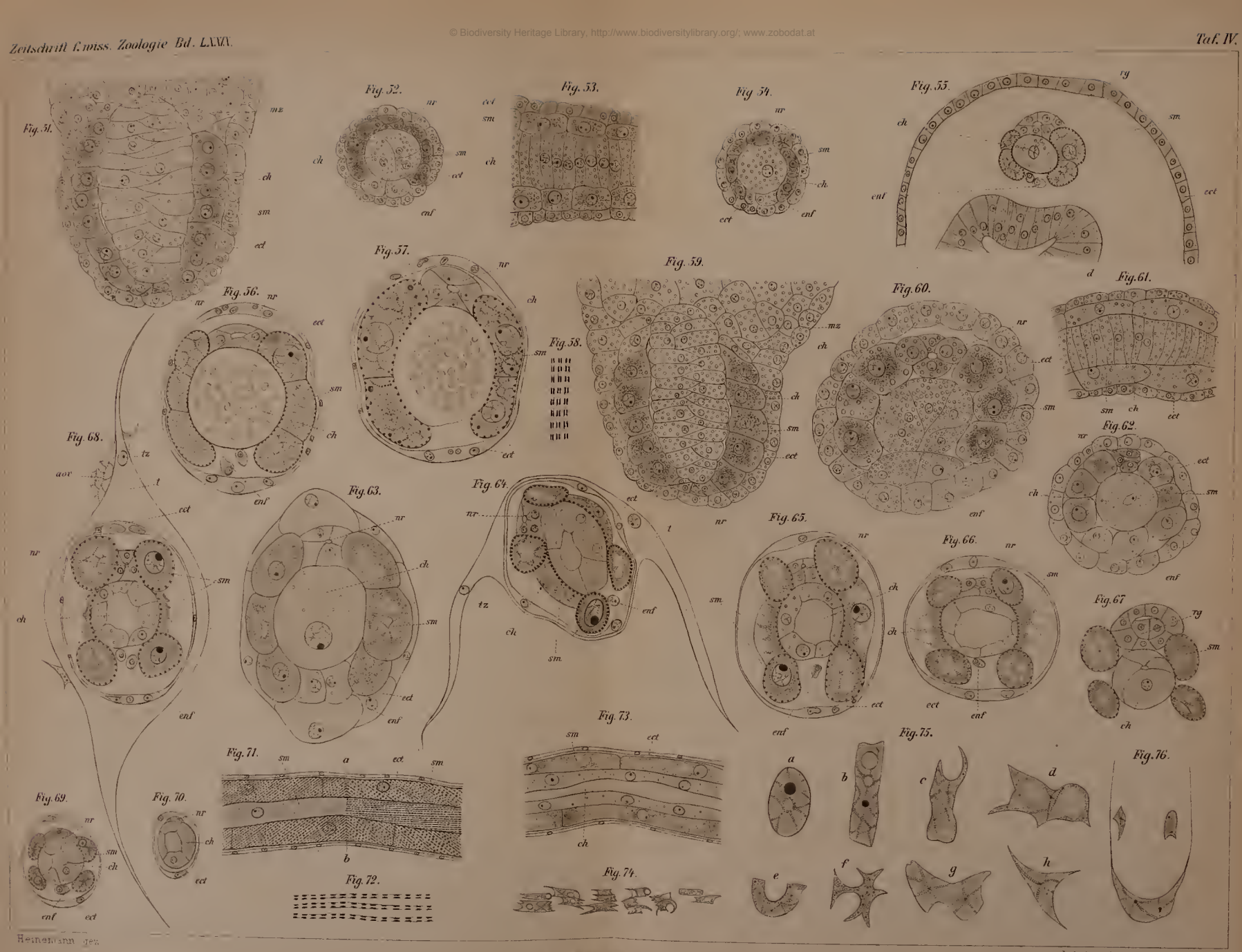





Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

mann in Leipzig.

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




Heinemann gez.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 79

Autor(en)/Author(s): Heinemann Philipp

Artikel/Article: Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms und den Bau des Ruderschwanzes bei den Ascidienlarven 1-72