

Beiträge zur Kenntnis der Kiemenspaltenbildung der Ascidien.

Von

Paul Fechner

aus Bremen.

Mit Tafel XXV, XXXVI und 2 Figuren im Text.

Noch vor etwa 10 Jahren war man in bezug auf die Entstehung des Peribranchialraumes der Ascidien geteilter Ansicht. Während die einen Forscher annahmen, daß lediglich das Entoderm sich an der Bildung des Peribranchialraumes beteilige, behaupteten andre, die Peribranchialräume würden vom Ectoderm ausgekleidet. Nachdem nun diese Frage zugunsten der letzteren Ansicht als geklärt gilt, stellt sich eine ähnliche Meinungsdivergenz betreffs der Entstehung der Kiemenspalten heraus, weshalb ich auf Anregung des Herrn Prof. Dr. SEELIGER diese Frage einer eingehenden Untersuchung unterzog in der Hoffnung, sie ihrer definitiven Lösung entgegenzuführen.

Als Untersuchungsmaterial dienten *Ecteinascidia turbinata* Herdman, *Polycyclus renieri* Lam., *Pyrosoma atlanticum* Péron und *Styelopsis grossularia* P. J. van Beneden, welche mir sämtlich in reichlicher Menge und wohl konservierten Exemplaren zur Verfügung standen. Das Material von *Ecteinascidia* stammt von der Insel Menorca, aus dem Hafen von Mahon, das von *Polycyclus* und *Pyrosoma* aus Rovigno bzw. Villa Franca; ersteres wurde von Herrn Prof. Dr. WILL gesammelt, während ich das der beiden letzteren Tiere der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. SEELIGER verdanke. Die Exemplare von *Styelopsis grossularia* wurden in der Ostsee, einige Seemeilen vor Warnemünde, gefischt und von mir selbst konserviert.

Als Fixierungsflüssigkeiten sind Sublimat, Formol, Pikrinsäure, Pikrinschwefelsäure, schwache Chromsäure und Osmiumsäure verwendet worden.

Nachdem der Kiemenkorb der Ascidien das nach SEELIGER (BRONNS Klassen und Ordnungen III. Bd. Suppl. Tunicata) allen Ascidienlarven zukommende Stadium mit zwei Kiemenspalten jederseits durchlaufen, weicht die weitere Entwicklung des Kiemenkorbes, wie ich, mit Rücksicht auf die nachfolgenden Befunde, SEELIGER durchaus bestätigen kann, nach zwei verschiedenen Richtungen auseinander. Der erste Entwicklungsmodus ist dadurch charakterisiert, daß die neu auftretenden Kiemenspalten (Spiracula) durchaus selbständig und unabhängig von den bereits vorhandenen entstehen. Beim zweiten Entwicklungsmodus dagegen werden nur sehr wenige selbständige Perforationen angelegt, und diese selbst bilden den Ausgang für alle neuen Spalten, die teils durch Teilung, teils durch Abschnürung von den zuerst angelegten entstehen.

Über die Entstehung der Kiemenspalten nach dem ersten Typus liegt nur eine sehr geringe Literatur vor. Im wesentlichen beruht sogar unsre gesamte Kenntnis von demselben auf den Arbeiten SEELIGERS (16), nach welchen bei den Larven sämtlicher Synascidien (*Botryllus* und *Thylacium* ausgenommen), sowie bei allen Ascidienknospen die Kiemenspalten als selbständige, voneinander unabhängige Perforationen auftreten. Selbst die Knospen solcher Ascidienformen sind hiervon nach SEELIGER nicht ausgenommen, deren Larven hinsichtlich der Kiemenspaltenbildung dem zweiten Modus folgen.

DAMAS (Contribution à l'étude des Tuniciers. Archives de Biologie XX. 1904) kann hier insofern angezogen werden, als er — wenigstens für die dritte Kiemenpalte bei *Molgula*, sowie für die ersten 15 Kiemenspalten bei *Styelopsis* — eine selbständige Entstehung dartut, dann aber annimmt, daß alle weiteren Kiemenspalten und Kiemenspaltenreihen durch Teilung aus diesen ersten, die er als Protostigmata bezeichnet, entstehen.

Gegenüber dieser positiven Angabe nimmt JULIN (9) in einer umfangreichen, 1904 erschienenen Arbeit über die Phylogenie der Tunicaten einen völlig negierenden Standpunkt ein. Er leugnet das Vorkommen der selbständigen Entstehung überhaupt. »Or, mes recherches actuelles,« so lauten seine eigensten Worte, »démontrent que ce second mode de formation des stigmata branchiaux n'existe pas.« Dieser Widerspruch JULINS wird noch dadurch in ein besonders grelles Licht gerückt, daß die Untersuchungen des belgischen Forschers außer auf den Gattungen *Perophora* und *Distaplia* vor allem auch auf *Clavellina*, also auf demselben Objekt basieren, an dem SEELIGER seine Beobachtungen angestellt hat. Nicht selbständig, wie letzterer es will, sollen die Kiemen-

spalten der *Clavellina* entstehen, sondern sämtlich sich entwicklungs-geschichtlich ableiten lassen von den zwei primären Spaltenpaaren, die er als wahre »fentes branchiales« (= primäre Protostigmata von SELYS und DAMAS) bezeichnet. Zwar kann JULIN einen Zusammenhang der neuen Spaltenlumina mit den alten nicht erweisen, doch soll nach ihm das Epithel, das die neuen Spalten umgrenzt, von dem Epithel der bereits bestehenden, in letzter Instanz also von dem der beiden primären Spaltenpaare sich ableiten. Dementsprechend läßt er dann alle in einer Reihe liegenden Spaltanlagen durch einen Querstreifen verdickten Kiemendarmepithels miteinander verbunden sein.

Wenn nun auch SEELIGER in Veranlassung dieses Widerspruchs bei Bearbeitung des Bandes »Tunicata« in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs die Verhältnisse bei *Clavellina* aufs neue einer eingehenden Untersuchung unterzogen und die Darstellung JULINS in bezug auf die erörterten Punkte als irrig erwiesen hat, so zeigen doch diese Kontroversen nichtsdestoweniger, wie sehr neue Untersuchungen über die Kiemenspaltenbildung der Ascidien im gegenwärtigen Augenblick am Platze sind.

Beim zweiten Typus der Kiemenspaltenbildung, bei dem die definitiven Spiracula sich sämtlich von wenigen primären Spalten herleiten, aus denen sie durch Teilung und Spaltung entstehen, tritt nach einem meist schnell vorübergehenden Stadium mit zwei Spaltpaaren ein solches mit drei Paaren von Spalten auf, die in der neueren Literatur als primäre Protostigmata bezeichnet werden und sich zu sehr langen, fast die ganze Breite des Kiemendarmes einnehmenden Querschlitzten ausdehnen. Aus der Teilung jeder der primären Protostigmata entstehen dann im ganzen sechs Querschlitzte, die sekundären Protostigmata (= Primärstigmata VAN BENEDENS). Indem sodann die sekundären Protostigmata sich wiederholt senkrecht zu ihrer Längserstreckung teilen, entstehen die sechs ersten Querspaltstreifen, deren jede 12 bis 18 Spiracula aufweist.

1. *Ecteinascidia turbinata* Herdmann.

Ich beginne meine Schilderung mit *Ecteinascidia turbinata*, einer Mittelmeerform, die als Beweis für die Existenz des ersten Kiemenspaltenbildungstypus von besonderem Werte sein dürfte. Während selbst bei *Clavellina*, bei der SEELIGER das Vorkommen dieses Modus dargetan, die selbständige Entstehung der Kiemenspalten zwar die vorherrschende, doch nicht die alleinige Form der Kiemenspaltenbildung darstellt, indem bei der Bildung neuer Spaltreihen die Teilung

bestehender Spalten ebenfalls vorkommt, so wird sich aus der Schilderung der entsprechenden Verhältnisse bei *Ecteinascidia* ergeben, daß hier der erste Bildungstypus, d. h. die selbständige Entstehung sämtlicher Kiemenspalten ganz rein durchgeführt ist.

Ich beginne meine Darstellung mit einer etwa $2\frac{1}{2}$ mm langen, in Fig. 1 abgebildeten Knospe, deren Ingestions- (*i*) und Egestionsöffnung (*e*) beide noch nicht zum Durchbruch gekommen sind, so daß also die Knospe in bezug auf Atmung und Nahrungsaufnahme noch vom Muttertier abhängig ist. In der angezogenen Figur sieht man die Kiemenspalten in zwei Gruppen auf den Kiemendarm verteilt. Die größere Gruppe nimmt den mittleren Teil des Kiemensackes ein und wird von im ganzen neun Reihen gebildet, die, annähernd parallel verlaufend, den Darm dorsoventral umgürten. Im ganzen sind die Kiemenspalten der mittleren Reihe am größten, um sowohl gegen das Vorder- wie auch das Hinterende an Größe abzunehmen. Jedenfalls weisen die beiderseitigen Endreihen die kleinsten und mithin auch die jüngsten Kiemenspalten auf. Die höchste Zahl der in einer Querreihe aufgefundenen Kiemenspalten beträgt acht (Reihe 7), andre Reihen weisen sieben, sechs, fünf Kiemenspalten auf und in der obersten sind sogar nur vier angelegt. Die Verschiedenheit der Zahl dürfte sich teils durch das Alter der Reihen, teils dadurch erklären, daß innerhalb der einzelnen Reihen Unregelmäßigkeiten in bezug auf die Zeit des Auftretens der einzelnen Kiemenspalten bestehen. So finden wir z. B. in manchen Reihen (3, 4, 6) zwischen einzelnen Kiemenspalten Zwischenräume, die doppelt so groß als diejenigen zwischen den benachbarten sind, so daß man wohl mit Rücksicht auf die spätere gleichmäßige Anordnung anzunehmen berechtigt ist, daß hier die Kiemenspaltenbildung nur verzögert ist. Auch innerhalb der einzelnen Reihen weisen die Größenverhältnisse allerlei Verschiedenheiten auf. Während sie in Reihe 7 alle von ziemlich gleicher Größe sind, finden wir manche andre Reihen, innerhalb welcher neben oder zwischen größeren sich kleinere finden, die sich oft erst als die erste erkennbare Anlage einer Kiemenspalte dokumentieren, was allerdings bei dem geringen Maßstab der Figur nur unvollkommen zum Ausdruck kommen kann.

Die Anordnung der Spalten auf dem betreffenden Stadium von *Ecteinascidia* wird nun dadurch zu einer besonders bemerkenswerten, daß außer der eben beschriebenen größeren Gruppe, durch einen weiten, spaltenlosen Raum von ihr getrennt, noch eine einzelne Reihe von im ganzen fünf Spalten am hintersten Ende des Kiemensackes vorkommt, die an Größe etwa den größten der Mittelgruppe gleichen und daher

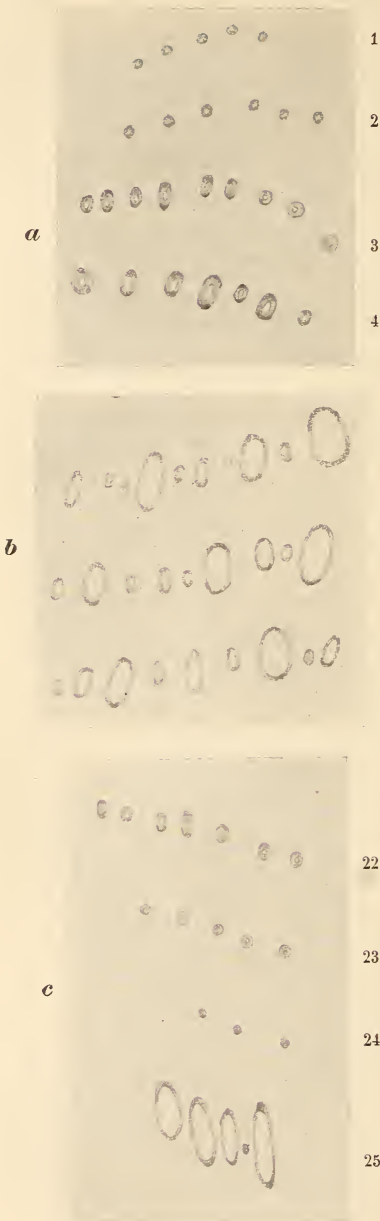
mit diesen wohl gleichalterig sein dürften. Die weite Entfernung beider auch künftig sich ganz verschieden verhaltenden Gruppen beweist jedenfalls ihre völlige genetische Unabhängigkeit voneinander.

So finden wir also bei *Ecteinascidia* auf diesem Stadium eine Anordnung der Kiemenspalten, wie sie eigenartiger nicht gedacht werden kann und bisher noch bei keiner andern Ascidie beobachtet wurde.

Da in meinem Material jüngere Knospen fehlten, so lassen sich aus der vorliegenden Figur natürlich nur ungefähre Schlüsse auf die Reihenfolge im Auftreten der Spalten und Reihen ziehen. Sicher dürfte wohl sein, 1) daß die einfache Reihe der hinteren Gruppe gleichalterig mit einer oder einigen mittleren Reihen der vorderen Gruppe ist, 2) daß die Vermehrung der Reihen nur am vorderen und hinteren Ende der vorderen Gruppe stattgefunden hat, 3) daß auch innerhalb der einzelnen Reihen die Spalten durchaus nicht gleichalterig sind, sondern neben und zwischen älteren (z. B. Reihe 3, 2, 8) neue auftreten können, 4) daß das Neuaufreten von Spalten innerhalb einer Reihe ohne erkennbare Regelmäßigkeit vor sich geht: weder das dorsale noch das ventrale Ende der Reihe ist bevorzugt, sondern die neuen Spalten treten meistens intercalar auf, ebenfalls ohne Spur irgendwelcher Regelmäßigkeit.

Sehr interessant für die Beurteilung der hier zunächst ins Auge gefaßten Vermehrung der Spaltreihen ist nun der Vergleich des eben behandelten Stadiums mit den Oberflächenbildern eines älteren von im ganzen 25 Spaltreihen (Fig. 5 a—c), die den Kiemendarm vollständig bedecken, so daß nunmehr die Zwischenräume zwischen den beiden Regionen des vorigen Stadiums in Wegfall kommen (Fig. 5 c), und auch die Kiemenspalten nach vorn sich bis in die vorderste Region des Peribranchialraumes erstrecken. Trotzdem aber beide Kiemenspaltenregionen unmittelbar aneinander grenzen, hat die Abgrenzung und Unterscheidung beider keineswegs an Schärfe verloren.

Die hinterste Region (Fig. 5 c) besteht nach wie vor im wesentlichen aus einer Reihe von Spalten (25 in Fig. 5 c), die nur dorsalwärts sich auf eine kurze Strecke zweireihig gruppieren. Die Zahl der Kiemenspalten hat sich innerhalb dieser Region von 5 auf 13 vermehrt, und außerdem haben die einzelnen Spalten, mit Ausnahme einzelner erst in Anlage begriffener (ks_1 , ks_2), mit dem Größenwachstum des Gesamttieres an Größe zugenommen und kommen in dieser Beziehung nach wie vor den mittleren Kiemenspalten der vorderen Region gleich (13, 14 in Fig. 5 b), sind aber um ein Vielfaches größer als die hintersten Kiemenspalten (24 in Fig. 5 c) letzterer Region, wodurch eben die scharfe Abgrenzung beider Regionen ermöglicht wird.



Textfig. I.

Oberflächenbilder eines Kiemendarmes einer etwa 5 mm langen Knospe von im ganzen 25 Spaltenreihen, die den Kiemendarm vollständig bedecken. Fig. I a vier Kiemenspaltenreihen der obersten, Fig. I b vier der mittleren, Fig. I c der untersten Region. Oc. 2, Obj. 4.

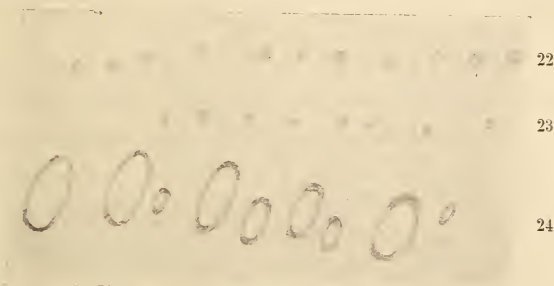
Die Vermehrung der Kiemenspaltenreihen auf der Oberfläche des Kiemendarmes fällt also ausschließlich auf Rechnung der an Umfang zunehmenden vorderen Region, innerhalb welcher sich die Reihenzahl vom vorigen Stadium zum vorliegenden von 9 auf 24 erhöht hat.

Da die Spaltengröße der einzelnen Reihen in der Mitte dieser Region am bedeutendsten ist (Fig. 5 b), nach vorn (Fig. 5 a) und hinten (Fig. 5 c) aber allmählich abnimmt, so ergibt sich auch aus diesem Stadium, 1) daß an der Vermehrung der Reihenzahl nur die vordere Region beteiligt ist, 2) daß die neu entstehenden Reihen ausschließlich am vorderen und hinteren Ende dieser Region auftreten.

Fast noch klarer als in der eben geschilderten Figur treten die besprochenen Verhältnisse, im besonderen die allmähliche Größenabnahme der Kiemenspaltenreihen der vorderen Regionen, von der Mitte nach beiden Enden hin an Textfig. I a—c hervor. Dieselbe stellt gleichfalls Oberflächenbilder des Kiemendarmes eines gleichaltrigen Stadiums mit 25 Spaltenreihen dar. Wegen des Umfanges des Kiemensackes sind, wie bei voriger Figur, auch hier nur die vordersten vier (Textfig. I a), die mittleren drei (Textfig. I b) und die hintersten vier Spaltenreihen (Textfig. I c) zur Abbildung gekommen.

Von der hintersten, auch hier nur aus einer Spaltenreihe bestehen-

den Region (25 in Fig. I c) waren hier allerdings nur vier Spalten und eine Spaltenanlage zu übersehen, weil die übrigen durch Faltenbildung und den Verdauungstractus verdeckt waren, aber diese vier sichtbaren Spalten genügen doch, um den außerordentlich bedeutenden Größenunterschied gegenüber Reihe 24, der jüngsten und drei Spaltanlagen aufweisenden Reihe der vorderen Region darzutun. Die jüngsten Spaltreihen am Vorderende der vorderen Region findet man in Fig. I a, in der Reihe 1 ebenfalls erst fünf winzige Spaltanlagen aufweist. Von den ältesten Spaltreihen der vorderen Region sind drei in Fig. I b abgebildet; die vollentwickelten Spalten derselben haben fast die gleiche Größe wie die Spalten der hinteren Region (25 in Fig. I c). Besonders deutlich aber erkennt man an Fig. I b das intercalare Auftreten neuer Spalten in den Zwischenräumen zwischen alten, bereits recht ansehnlichen.



Textfig. II.

Die hintersten drei Spaltreihen einer Knospe mit im ganzen 24 Spaltreihen.

Schließlich gebe ich in Textfig. II noch eine Abbildung der hintersten Spaltreihe einer Knospe mit 24 Spaltreihen, besonders um die in voriger Figur nicht ganz übersehbare hintere Region noch einmal einwandfrei zu demonstrieren. Man erkennt, daß diese Region immer einreihig bleibt und ihre Spalten sich auf diesem Stadium durch ihre Größe ganz bedeutend von den letzten der vorderen Region (23 in Fig. II) abheben.

Die im vorstehenden geschilderten Verhältnisse des Kiemendarmes erfahren nun eine um so größere Veränderung, je mehr wir uns dem definitiven Zustand nähern. Ist die definitive Reihenzahl hergestellt, so beobachten wir, außer intercalar neu auftretenden Spalten, nur noch das Größenwachstum der Spalten selbst als einzige Veränderung des Gesamtbildes. Haben die ältesten Spalten ihre Maximalgröße erlangt, so verharren sie natürlich in diesem Zustand, die Spalten der jüngeren Reihen folgen aber allmählich im Wachstum nach, bis im ausgebildeten Zustand dann die Spalten in sämtlichen Reihen ihre Maximalgröße

gewonnen haben. Damit hört dann natürlich ein Unterschied der Spalthöhe der einzelnen Reihen allmählich ganz auf, und auch der Unterschied zwischen den früher unterscheidbaren beiden Regionen ist vollständig geschwunden. So sind auf dem Kiemendarm, von dem die Fig. 6 einige mittlere Reihen darstellt, alle Reihen von annähernd gleicher Spalthöhe.

Auch nach Herstellung der definitiven Reihenzahl hat jedoch die Neubildung von Spalten keineswegs aufgehört. Wie in den Fig. 5, I und II, treffen wir auch im ausgebildeten Zustand, wie ihn Fig. 6 darstellt, noch immer neu sich bildende Spaltanlagen zwischen den alten Spalten an. Wie bisher, treten sie auch ferner intercalär auf und fallen natürlich an diesem alten Stadium um so mehr als Neubildungen auf, als sie durch ihre Kleinheit um so bedeutender mit den alten Spalten kontrastieren müssen, je größer diese letzteren inzwischen geworden sind (*ks* in Fig. 6).

Was nun endlich die von JULIN für *Clavellina* und andre Ascidien behauptete genetische Beziehung der jungen und alten Spiracula, sowie auch der neu auftretenden Reihen zu den bisher existierenden anlangt, so muß ich gestehen, daß ich für *Ecteinascidia* auch nicht die leiseste Andeutung einer solchen auffinden konnte. Teilungsstadien von Kiemenspalten kommen, so viel Präparate ich auch zu dem Behuf durchgesehen habe, überhaupt nicht vor, weder zur Vermehrung der Spaltenzahl, noch zur Bildung neuer Spaltreihen. Aber auch die von JULIN für *Clavellina* behaupteten verbindenden Epithelleisten zwischen den einzelnen Kiemenspalten bzw. ihren Anlagen fehlen gänzlich, und wenn man in den verschiedenen Oberflächenbildern die zwischen den bereits bestehenden Kiemenspalten auftretenden Neuanlagen genau untersucht, so kann man nur konstatieren, daß sie durchaus selbständige Bildungen sind und mit den alten nicht in dem geringsten Zusammenhang stehen.

Um zu zeigen, in welcher Weise sich die bei der Bildung der Spalten innerhalb jeder Anlage abspielenden Zellverlagerungen im Flächenbilde darstellen, habe ich in Fig. 2 einen Teil der mittleren Region des oben besprochenen Kiemendarmes von Fig. 1 bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Jede Spaltanlage erscheint als ein dunkel gefärbter, rundlicher Haufen von an sich unregelmäßigen und noch ungeordneten Zellen (*ks*), die erst kurz vor dem Durchbruch einer Spaltöffnung sich im Kreise anordnen, in dessen Mitte sodann das Lumen auftritt (*ks*₁).

Ähnliche Bilder ergeben auch die jungen Spaltanlagen von ausgebildeten Tieren (Fig. 6). Die in dieser mit *ks* bezeichneten beiden

Neubildungen habe ich in Fig. 7 bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Man sieht, wie beide, vollständig unabhängig voneinander und von dem Epithel und Lumen der benachbarten großen Spalten, intercalar zwischen diesen sich bilden. Während *ks* noch als unregelmäßiger Zellhaufen erscheint, beginnen bei *ks*₁ die Zellen sich schon im Kreise zu ordnen, woraus hervorgeht, daß letztere Spaltenanlage älter und entwickelter ist, als die andre.

Zu dem gleichen Resultat kommt man, wenn man die Anlagen auf Schnitten untersucht. Die Bilder von Fig. 3 und 4, die etwa 2¹/₂ mm langen Knospen entnommen wurden, zeigen solche Spaltenanlagen auf dem Durchschnitt. In Fig. 3, welche die jüngsten Spaltenanlagen aufweist, treffen wir das Entoderm (*en*) des Kiemensackes als ein gleichmäßig dickes Epithel von niedrigen Cylinder- bzw. kubischen Zellen an. Die rundlichen, relativ großen Kerne, zwischen denen die Zellgrenzen nur hier und da sichtbar sind, sind durch Zwischenräume voneinander getrennt, und nur an den Spaltenanlagen selbst liegen sie dicht aneinandergedrängt. Von den beiden Spaltenanlagen ist die eine (*ks*) am lehrreichsten für das Verständnis des Entstehungsprozesses. Wir sehen, wie an der betreffenden Stelle das entodermale Kiemendarmepithel (*en*) eine kurze, taschenförmige Ausstülpung gegen die innere Wandung des Peribranchialraumes getrieben hat; diese letztere, dem Ectoderm (*ec*) angehörig, wird von einem äußerst niedrigen Plattenepithel gebildet, das nur in größeren Zwischenräumen Anschwellungen erkennen läßt, die durch die Lage der Kerne bedingt werden. Während bei den Ascidien sich im allgemeinen beide Keimblätter, sowohl das Entoderm des Kiemensackes, wie das Ectoderm der inneren Peribranchialwand, an der Bildung der Spalten beteiligen, so sehen wir hier die Spaltenanlage ausschließlich durch die Vorstülpung des Entoderms bedingt, während das Ectoderm platt über die Kuppe dieser Vorstülpung hinwegzieht. So kann jedenfalls nach diesem und ähnlichen andern Schnitten dem Ectoderm nur eine ganz untergeordnete Rolle bei der Bildung einer Kiemenspalte zukommen.

Die nebenliegende Spalte *ks*₁ ist etwas seitlich getroffen, so daß die Wandung der Vorstülpung angeschnitten, das Lumen selbst aber nicht sichtbar ist. Dagegen erkennt man, daß das über der Vorstülpung hinwegziehende Ectoderm, das sehr markant und dunkel gefärbt war, gerade über der Vorstülpung eine Lücke zeigt. Offenbar handelt es sich hier um einen Durchbruch der Kiemenspalte in den Peribranchialraum.

Bemerkenswert an diesem Präparat ist, daß sich im Bereich der

im Kiemensack auftretenden Spaltanlagen nirgends eine besondere Zellverdickung findet. Das Entoderm ist überall von gleichmäßiger Dicke, und wenn infolgedessen zwischen zwei benachbarten Spaltanlagen, wie in Fig. 3, das Entoderm ebenso dick ist, wie dasjenige, welches die Vorstülpung selbst bildet, so hieße es doch den Tatsachen Zwang antun, wollte man hieraus einen Zusammenhang der Spaltanlagen durch eine Zellverdickung herauslesen, wie JULIN das für *Clavellina* gefunden haben will. Meiner Überzeugung nach kann der Schnitt nur beweisen, daß die Spaltanlagen völlig selbständig und unabhängig voneinander entstehen.

Wenn wir mit der eben besprochenen Figur eine wenig ältere Spaltanlage vergleichen, wie sie Fig. 4 darstellt, so erkennen wir hier, wie die Spalte soeben durchgebrochen ist und infolgedessen nicht nur das Entoderm (*en*), sondern auch das Ectoderm mit dem den Spalt selbst auskleidenden Epithel in Zusammenhang stehen. Nach dem vorangegangenen Stadium müssen wir das Spaltepithel in der Hauptsache als Entoderm, aus einer Ausstülpung des Kiemendarmes hervorgegangen, ansehen; wir sehen aber, daß sich das Entoderm nicht nur morphologisch, sondern auch histologisch differenziert hat, indem die in das Spaltepithel übergegangenen Zellen bedeutend an Höhe und Kerngröße zugenommen haben, so daß sie sich nunmehr von ihrem Mutterboden, dem Kiemensack-Entoderm, histologisch so sehr unterscheiden, daß der Zellcharakter keine Schlüsse in genetischer Beziehung mehr zuläßt.

2. *Styelopsis grossularia* (P. J. van Beneden).

Styelopsis grossularia ist von P. J. VAN BENEDEN 1846 entdeckt worden und seitdem häufig Gegenstand eingehender Untersuchung gewesen. Vor allem führe ich hier die Arbeiten von P. J. VAN BENEDEN (2), JULIN (9), DE LACAZE-DUTHIERS und DELAGE (11) und RIEDLINGER (14) an. Wenn somit *Styelopsis grossularia* auch zu den bestbekanntesten Formen der Cynthiiden gerechnet werden muß, so lagen doch über die Entwicklung der Kiemenspalten zur Zeit, als ich meine nachfolgenden Beobachtungen zum Abschluß brachte, nur die Angaben von GARSTANG (8) und JULIN (9) vor. GARSTANG, der seine Untersuchungen an *Thylacium sylvani* anstellte, einer Form, die sich inzwischen als identisch mit *Styelopsis grossularia* herausgestellt hat, fand, daß auf jeder Seite des Pharynx acht Protostigmata entstehen »and, although I have not actually observed their earliest stages, they give every appearance of having been formed in regular order from before backwards«. Die Protostigmata zerfallen dann weiter durch einen Teilungsprozeß, der

dorsal beginnt und ventralwärts fortschreitet, in ebenso viele Reihen von sekundären Stigmata. Auch dieser Prozeß beginnt am Vorderende und schreitet nach hinten fort. Leider sind die GARSTANGSchen Untersuchungen nicht von Abbildungen begleitet, so daß sie uns, da auch im Text hierauf nicht eingegangen wird, keinerlei Aufschluß über die Bildungsweise der Kiemenspalten geben.

Eingehender hat JULIN (9) die Kiemenspaltenbildung bei *Styelopsis grossularia* untersucht. Der belgische Autor lenkt zuerst die Aufmerksamkeit darauf, daß *Styelopsis* sich hinsichtlich der bei ihr auftretenden Zahl der sekundären Protostigmata von allen bisher bekannten Monascidien ganz bedeutend unterscheidet. Während bei diesen, soweit bekannt, nur sechs sekundäre Protostigmata auf jeder Seite des Kiemendarmes entstehen, um sich dann sofort in sechs Kiemenspaltenreihen aufzulösen, sah er bei *Styelopsis* zwölf sekundäre Protostigmata sich anlegen und hält es sogar für nicht unmöglich, daß die Zahl derselben im Laufe der Entwicklung noch eine weitere Steigerung erfährt. Indem er nun die Entstehung der einzelnen sekundären Protostigmata genauer untersucht, glaubt der Verfasser einen prinzipiellen Unterschied in der Entwicklung zwischen den ersten sechs und den späteren konstatieren zu können, insofern er sich berechtigt glaubt, die auf die ersten sechs folgenden Protostigmata als »surnuméraires« bezeichnen zu dürfen. Hiernach kommt er dann zu dem Gesamtergebnis, daß bei *Styelopsis grossularia* die Bildung der sechs ersten sekundären Protostigmata sich nach demselben Typus, wie bei den Molguliden, durch Teilung von drei hufeisenförmigen primären Protostigmata (fentes branchiales) vollzieht. Im Gegensatz hierzu ist jedes der »protostigmates surnuméraires« das Produkt der Ablösung eines kurzen Divertikels vom unmittelbar vorhergehenden Protostigma. Nachdem sich die sechste Kiemenspalte gebildet hat, entsteht das siebente Protostigma durch eine kleine Ausstülpung, die ungefähr in der Mitte von der quergestreckten Hinterwand auftritt und sich abschnürt. An der Hinterwand dieser siebenten Spalte wiederholt sich dieser Vorgang und ebenso immer wieder bei dem zuletzt gebildeten Protostigma, bis die Gesamtzahl dieser jederseits ein Dutzend und mehr beträgt.

Erst nach dem Abschluß meiner eignen, im Gegensatz zu JULIN stehenden Ergebnisse erschienen im Jahre 1904 ausführliche Angaben von DAMAS (3) über die Entstehung der Kiemenspalten von *Styelopsis*, die für mich um so wichtiger sind, als sie sich mit meinen Ergebnissen völlig decken und daher in Verbindung mit meinen eignen nachfolgenden

Angaben die Unrichtigkeit der Ergebnisse JULINS wohl unzweifelhaft erweisen.

DAMAS hat seine Untersuchungen vollständig unabhängig von JULIN angestellt. Wie letzterer findet auch er eine große Anzahl Protostigmata, jedoch mindestens 15, ohne daß damit wahrscheinlich die Maximalzahl erreicht ist, denn obwohl natürlich eine Grenze für das Wachstum der Kieme und damit die Entstehung neuer Protostigmata besteht, so hält er doch theoretisch dieses Wachstum für unbestimmt (indéfini) und glaubt, daß es sich bis zum Tode fortsetzt. Auch er findet, daß die Bildung der neuen Protostigmata von vorn nach hinten fortschreitend vor sich geht, und daß die neuen Spalten sich hinter den früher entstandenen, inzwischen zu langen Querschlitzen ausgewachsenen anlegen. Aber — und darin liegt der Hauptgegensatz zu JULIN — die Protostigmata entstehen nicht in genetischer Abhängigkeit voneinander, sondern alle, vom ersten bis zum letzten nehmen als durchaus selbständige und voneinander unabhängige Perforationen ihren Ursprung.

Mir standen leider nur wenige Entwicklungsstadien zur Verfügung. Ich begann meine Studien mit der Untersuchung der Entstehung der sechsten Spalte, die nach JULIN wahrscheinlich als sekundäres Protostigma entstehen soll: »Bien que je n'aie pas observé directement le fait, je ne doute pourtant pas que la 3^{ème} fente branchiale, se comportant, à son tour, comme l'ont fait précédemment la 1^{ère} et la 2^{ème}, ne se recourbe, en arrière, en un fer à cheval (le 3^{ème}) par son extrémité ventrale, pour fournir ensuite, en se divisant au niveau de sa courbure, les protostigmates V et VI, que j'ai observés.«

In Fig. 25 habe ich die linke Kiemendarmseite einer jungen *Stylopsis* wiedergegeben, bei der gerade die sechste Kiemenspalte (ks_1 in Fig. 25) — Protostigma — sich angelegt hat. Sie entsteht am hinteren Ende des Darmes, nicht genau hinter der Mitte der vorhergehenden Spalte, sondern ist vielmehr zwischen dieser und dem ventralen Ende derselben, aber durchaus nicht unmittelbar am ventralen Ende gelegen, wie JULIN will. Trotz Durchsicht mehrerer gleichaltriger Präparate konnte ich eine Verbindung mit der fünften Spalte nicht feststellen. Sie entsteht zweifellos, entsprechend den obigen Angaben von DAMAS, als selbständige Perforation vollständig unabhängig von der vorhergehenden. Schon unmittelbar nach Anlage dieser sechsten Spalte (Protostigma) fangen die vorderen Protostigmata an, wie es die oben erwähnten Autoren schon vor mir beobachteten, sich senkrecht zu ihrer Längsrichtung zu teilen und damit sich allmählich in ebenso viele Querreihen von Kiemenspalten aufzulösen, wie vorher Protostigmata vor-

handen waren. So sieht man in Fig. 25, in der das sechste Protostigma noch sehr winzig ist, doch schon das erste quergeteilt und in Fig. 26, einem Stadium mit sieben jederseitigen Querspalten, von denen die jüngste, die siebente, allerdings in der Zeichnung vom Magen bedeckt ist, weist außer dem ersten, auch das zweite Protostigma schon Quer-
teilung auf.

Sehr eingehend beschreibt JULIN die Entstehung des siebenten Protostigmas, das nicht, wie das sechste, vom ventralen Ende, sondern von der hinteren Wand (nach der Zeichnung in Mitte derselben) des sechsten Querschlitzes sich abschnüren soll. Hier soll eine nach hinten gerichtete hohle Ausstülpung gebildet werden, welche zur Anlage der neuen Spalte Veranlassung gibt. Auffallenderweise wird der Vorgang nicht von der sechsten Spalte selbst, sondern von der zehnten abgebildet. In gleicher Weise sollen auch alle weiteren »protostigmates surnuméraires« ihre Entstehung nehmen.

In Fig. 27 habe ich das untere Ende des Kiemensackes eines Stadiums abgebildet, auf dem soeben erst die siebente Spalte (ks_7) zur Anlage gekommen ist. Die neue Spaltanlage liegt allerdings hinter der Mitte der vorhergehenden, aber nichts deutet an dieser Figur, wie auch an andern gleichaltrigen Stadien, auf eine Abschnürung von der sechsten Spalte hin. Wohl zeigt diese letztere einen schräg nach hinten gerichteten Fortsatz, allein dieser liegt nicht in der Mitte, sondern am dorsalen Ende, also in größerer Entfernung von der jungen siebenten Spalte, kann also nichts mit der Entstehung dieser zu schaffen haben.

Außer dem sechsten und siebenten konnte ich auch die Entstehung des achten Protostigmas verfolgen, von der Fig. 28, die ebenfalls nur die letzten Spalten des Kiemensacks wiedergibt, einen Fall illustriert. Auf keinem der untersuchten Präparate konnte ich irgendeinen Zusammenhang von Spalte 8 (ks_8 in Fig. 28) mit der vorhergehenden wahrnehmen, so daß auch für die achte Spalte nur die selbständige Entstehung als einzige Entstehungsmöglichkeit übrig bleibt.

Somit gelang es mir, wenigstens für die Protostigma 6, 7 und 8 die völlig unabhängige selbständige Entstehung und damit die Unrichtigkeit der diesbezüglichen Angaben JULINS darzutun. Ältere Stadien standen mir leider nicht zur Verfügung.

Erst nachdem meine Untersuchung von *Styelopsis* abgeschlossen war, erschien die besprochene Arbeit von DAMAS, der, wie erwähnt, zu Ergebnissen kam, die die meinigen vollständig bestätigen und ergänzen, so daß für die sämtlichen bei *Styelopsis* angelegten Protostigmata ihre selbständige Entstehung zweifellos feststeht.

Die weitere Entwicklung des Kiemenkorbes kann auf Grund der Arbeiten der zitierten Autoren, unter denen wieder DAMAS eine hervorragende Rolle einnimmt, als hinreichend geklärt gelten. Die definitiven Kiemenspalten entstehen durch Querteilung der Protostigmata und Auflösung derselben in je eine Reihe von Spalten. Damit ist aber nicht gesagt, daß man aus der Zahl der definitiven Spaltreihen auf die Zahl der Protostigmata schließen kann, denn nach DAMAS gehen neue Spaltreihen nicht nur aus der Querteilung eines Protostigmas, sondern auch dadurch hervor, daß sich schon fertige Spaltreihen in der Richtung ihrer Längserstreckung teilen.

3. *Polycyclus renieri* Lam.

Das Auftreten der Kiemenspalten bei *Botryllus* ist schon wiederholt der Gegenstand von Untersuchungen gewesen, doch legten bisher die Forscher ausschließlich die Oozooide ihren Studien zugrunde. Vor allem ist hier GARSTANG (8) zu nennen, der die Oozooide von *Botryllus aurolineatus* Giard untersuchte. Er fand das jüngste Stadium, das er beobachtete, mit jederseits einer Knospe versehen und bereits im feststehenden Zustand. Der Kiemendarm wies vier Paar senkrecht zum Endostyl stehende Protostigmata auf, die, etwa neunmal so breit als lang, fast die ganze Breite des Kiemendarmes einnehmen und als selbständige Perforationen entstanden sind. Auf späteren Stadien zerlegen sich die vorderen Protostigmata in Reihen von definitiven Spiracula, während am Hinterende des Darmes noch eine fünfte Querspalte sich bildet. Diese wandelt sich, wie DAMAS (3) in einer kürzlich erschienenen, schon mehrfach erwähnten Arbeit feststellte, ebenfalls in eine fünfte Querreihe um, indem sie sich senkrecht zu ihrem größten Durchmesser teilt. Auch SEELIGER (22) hat bei einem feststehenden Oozoid, das nur eine Knospe an der rechten Seite trug und wahrscheinlich zu *Botryllus violaceus* gehörte, fünf schlitzförmige Protostigmata beobachtet, die aber noch alle ungeteilt waren. Damit stimmt nach SEELIGER (22) vollkommen überein die Abbildung, die PIZON (1900) von *Botryllus Schlosseri* gegeben hat, während nach diesem Autor das Oozoid von *Botrylloides rubrum* jederseits sieben querverlaufende Protostigmata besitzt.

Wenn somit über die Kiemenspaltenbildung von *Botryllus* schon allerlei, wenn auch keineswegs vollständige Kenntnisse vorliegen, so betreffen diese doch ausschließlich die Oozooide, während die Entstehung der Spiracula in den Knospungsstadien noch ganz unbearbeitet geblieben ist. Nur SEELIGER (16) interpretiert eine Abbildung PIZONS von *Bo-*

trylloides rubrum dahin, daß bei dieser Botrylloide nicht nur die Oozooide, sondern auch die erste Knospengeneration querschlitzförmige Protostigmata zu tragen scheinen. Bei solcher Sachlage glaube ich mit den nachfolgenden Zeilen, die ausschließlich der Entstehung der Kiemen in der Knospe gewidmet sind, eine wesentliche Lücke auszufüllen.

Als Material dienten Stöcke von *Polycyclus renieri* Lam.

Zur Orientierung über die allgemeine Konfiguration der Organe gebe ich in Fig. 8 das Bild einer jungen, etwa $\frac{1}{2}$ mm langen Knospe, deren Ingestions- und Egestionsöffnung noch nicht durchgebrochen sind. An dem ziemlich geräumigen Kiemendarm (*kd*), dessen Ventralwand in ihrer ganzen Länge den Endostyl (*es*) trägt, fallen vor allem dunkle Streifen (*pv*) auf, die, quer zur Darmrichtung, den Darm mit Ausnahme des hinteren Teils in dorsoventraler Richtung durchziehen. Es sind dies ungefähr zehn wellenbergförmige Erhebungen oder Faltungen des Peribranchialepithels, in denen, wie wir weiter unten sehen werden, die Kiemenspalten durchbrechen. Senkrecht zu ihnen verlaufen von vorn bis hinten am Kiemendarm drei ähnliche, aber schmalere Streifen, die drei inneren Längsgefäße (*il*). An den Kiemendarm schließt sich der Oesophagus (*oe*) und der übrige Teil des Digestionstractus (Magen, Mitteldarm und Enddarm) an. Gehirn (*g*) und Flimmergrube (*fg*) sind leidlich zu erkennen, desgleichen auffallenderweise die Anlage der Geschlechtsorgane (*gl*).

Um möglichst klare Bilder der Vorgänge der Kiemenspaltenbildung bei den *Polycyclus*-Knospen zu erhalten, präparierte ich aus dem mir zur Verfügung stehenden Material Knospen verschiedensten Alters heraus und legte Längs- und Querschnitte durch dieselben. Ich begann mit der Untersuchung der Längsschnitte und will auch bei der Besprechung meiner Befunde mit diesen anfangen.

In Fig. 9 habe ich einen Frontalschnitt (parallel zum Endostyl) wiedergegeben, der einer Längsschnittserie durch eine noch jüngere Knospe, als der in Fig. 8 abgebildeten, entnommen ist; gezeichnet ist der vordere und mittlere Teil der rechten Kiemendarmseite. Während das entodermale Kiemendarmepithel (*en*) einen Streifen gleichförmiger kubischer Epithelzellen darstellt, erscheint das ectodermale innere Peribranchialepithel (*ec*) in wellenförmige Faltungen gelegt. Man erkennt leicht, daß diese Erhebungen den dunklen Querstreifen (*pv*) in Fig. 8 entsprechen, welche letztere sich demnach als Epithelfaltungen bzw. Verdickungen des inneren Peribranchialepithels darstellen. Untersucht man nun diese eben erwähnten Faltungen des Ectoderms bei stärkerer

Vergrößerung (Fig. 10)¹, so sieht man schon hier auf diesem jungen Entwicklungsstadium, daß mit der Faltung des Peribranchialepithels auch eine Verdickung desselben Hand in Hand geht, die auf dem Wellenberg am bedeutendsten ist, nach dem Wellental zu aber allmählich abnimmt.

Nichtsdestoweniger stellt aber das peribranchiale Ectoderm nach wie vor ein einschichtiges Epithel dar. Wie aus der Zeichnung (Fig. 9) auch hervorgeht, ist diese Faltenbildung des Peribranchialepithels in der vorderen Kiemendarmregion am kräftigsten ausgeprägt, in der mittleren Region werden die Falten niedriger, um noch weiter nach hinten völlig zu verschwinden. Einen Schnitt durch diese hintere Kiemendarmpartie durch ein sogar noch etwas älteres Stadium stellt Fig. 11 dar, und man sieht hier in der Tat Ectoderm (*ec*) und Entoderm (*en*) als einschichtiges Epithel völlig glatt nebeneinander herlaufen.

Ohne Zweifel stellen die beschriebenen Faltungen des inneren Peribranchialepithels höchst auffallende Bildungen dar, und ich war, ohne Kenntnis der späteren Stadien, zunächst geneigt, sie mit der Anlage der von mir als Vorläufer der definitiven Kiemenspalten vermuteten Protostigmata in Verbindung zu bringen, indem ich erwartete, auf dem nächsten Stadium diese Protostigmata im Grunde der Faltentäler zum Durchbruch kommen zu sehen. Allein nichts Derartiges stellte sich zu meiner großen Überraschung ein: Protostigmata, wie sie doch im Oozoid nach allen zitierten Autoren angelegt werden, treten in der Entwicklung der Knospen überhaupt nicht auf, die Faltungen treten wieder zurück und, wenn sie auch nicht spurlos verschwinden, so nehmen sie doch einen so andersartigen Charakter an, daß damit der Begriff einer Faltung in Wegfall kommt. Wenn sodann in ihrem Bereich Kiemendurchbrüche stattfinden, so handelt es sich dann nicht um Protostigmata, sondern um definitive Kiemenspalten, und diese brechen auch nicht an Stelle der Faltentäler, sondern im Gegenteil auf den Erhebungen selbst durch.

Bevor das geschieht, haben die geschilderten Peribranchialfalten eigentümliche Umwandlungen durchzumachen, die wir bereits in den Fig. 12—14 angebahnt sehen, welche sämtlich Frontalschnitten durch verschiedene Regionen einer und derselben Knospe entnommen sind, die an Alter ungefähr der in Fig. 8 gezeichneten gleichkommt. Fig. 13

¹ Nicht uninteressant ist es, daß man auch hier Muskelfasern (*mz*) zwischen den beiden die Kiemen bildenden Blättern vorfindet. Die Muskelzellen, aus Mesenchymelementen entstanden, liegen strangartig aneinander gereiht und lassen hier und da einen Kern erkennen.

entstammt der mittleren Region des Kiemendarmes. Zwar sehen wir auch hier noch das innere Peribranchialepithel sich zu ausgesprochenen Falten erheben, allein diese Falten sind, gegenüber dem vorigen Stadium, niedriger geworden, während anderseits die Ectodermzellen selbst höher geworden sind und zwar am höchsten auf dem Rücken der Falte. Außerdem beobachtet man aber auch Differenzierungen im Entoderm des Kiemendarmes, indem dieses (Fig. 13) den Ectodermfalten entsprechende Epithelverdickungen aufweist, die ebenso wie jene auf dem Flächenbilde sich als quere Verdickungsleisten des Kiemendarmes darstellen. Auch auf etwas späteren Stadien, auf denen der Charakter der Ectodermfalten bereits eine Abänderung erfahren hat, bleiben diese Entodermleisten gleichwohl immer deutlich ausgeprägt (Fig. 12, 14, 15) und erfahren sogar vielfach eine schwache rinnenförmige Krümmung nach außen, sich auf diese Weise innig der Curvatur der Ectodermfalten anlegend (Fig. 15). Wie die Ectodermfalten, treten auch die Entodermleisten zunächst in der vorderen und mittleren Region des Kiemendarmes auf, so daß man sie an demselben Präparate in der hinteren Region noch vermißt.

Neben Bildern, wie ich sie an der Hand der Fig. 13 geschildert, traf ich in der gleichen Region derselben Serie gelegentlich solche, wie sie Fig. 12 darstellt. Auf Grund dieser, und ohne noch den Zusammenhang der Entwicklung zu kennen, neigte ich mich anfangs der Ansicht zu, daß die beschriebenen Ectodermfalten im Laufe ihrer Weiterentwicklung vorübergehend ein mehrschichtiges Stadium durchmachten, in dem man nicht von einer Falte, sondern vielmehr von einer soliden mehrschichtigen Epithelleiste sprechen könne. Ein genaues Studium der Fig. 12 und ähnlicher Schnittbilder lehrt jedoch, daß die anscheinende Mehrschichtigkeit der Ectodermleisten nur eine scheinbare ist. Neben Zellgrenzen, welche polygonale Bezirke umgrenzen, treffen wir auch radial verlaufende Linien (mittlere Leiste), welche die Leiste von oben bis unten durchsetzen und nur auftreten können, wenn das Epithel in Wirklichkeit ein einschichtiges, aus einzelnen Cylinder- oder, richtiger ausgedrückt, aus Pyramidenzellen bestehendes ist. Ich habe in der Tat die Überzeugung gewonnen, daß Bilder, wie Fig. 12, nur infolge schiefer Schnittrichtung zustande kommen können, und daß es sich in Wirklichkeit immer um Faltungen eines einschichtigen Epithels handelt, dessen Zellen in den Faltungsbergen stark in die Länge gewachsen sind, wie das auch in Fig. 13 hervortritt. Nur durch Annahme einer bald schiefen, bald senkrechten Schnittrichtung ist es erklärlich, daß un-mittelbar nebeneinander Bilder, wie Fig. 12 und 13, auftreten können.

Jedenfalls müssen wir als feststehende Tatsachen im Auge behalten, 1) daß die Ectodermfalten vom Stadium der Fig. 10 sich bei der Weiterentwicklung abflachen (Fig. 13), indem gleichzeitig die Zellen an den Faltenbergen gegenüber jenen in den Faltenältern, an Höhe zunehmen, 2) daß vom Stadium der Fig. 10 zu dem der Fig. 13 auch entsprechend der Lage der Ectodermfalten Verdickungsleisten im Entoderm auftreten.

Noch weiter sehen wir beide Prozesse in der folgenden Fig. 14 fortgeschritten, die mit Fig. 13 derselben Frontalschnittserie, jedoch dem vordersten, also dem am weitesten entwickelten Teile des Kiemendarmes entnommen ist. Hier ist nun das eingetreten, worauf die Höhenabnahme der Falten in Fig. 13 schon hindeutet, nämlich der vollständige Schwund der Faltungen des Ectoderms. Die bisherigen Ectodermfalten haben sich zu einfachen Verdickungsleisten des inneren Peribranchialepithels umgewandelt, die nach wie vor aus einer einfachen Schicht von Ectodermzellen bestehen, die aber nunmehr viel regelmäßiger angeordnet sind und vor allem auch gegenüber dem in Fig. 13 dargestellten Zustand bedeutend an Höhe gewonnen haben. Die einzelnen queren Ectodermleisten, die an ihren oberen und unteren Enden nur wenig an Höhe abnehmen, werden ziemlich unvermittelt durch schmale Streifen außerordentlich niedrigen Epithels verbunden. Auch das Entoderm zeigt die entsprechenden Verdickungsleisten ebenfalls deutlicher ausgeprägt, als in Fig. 13; sie korrespondieren genau mit den Ectodermleisten, denen sie sich überdies noch auf das engste angelegt haben.

Während wir auf dem soeben geschilderten Stadium Verhältnisse, wie sie Fig. 14 erläutert, nur in der vordersten Region antreffen, finden wir an wenig älteren Knospen, bei denen jene dunklen Querstreifen (*pv*) der Figur auch auf dem hintersten Abschnitt des Kiemendarmes vorhanden sind, diese Streifen bereits in allen Regionen des Präparates in Form von Ectodermleisten im Sinne der Fig. 13. Fig. 15 und 16 stellen Stücke von Frontalschnitten durch eine solche Knospe dar, und zwar Fig. 15 eine Partie aus dem vorderen, Fig. 16 eine solche aus dem hinteren Kiemendarmabschnitt. Beide lassen im wesentlichen dasselbe erkennen, was ich an Fig. 14 bereits erläutert, nur sehen wir in Fig. 16 den Differenzierungsprozeß naturgemäß weniger weit vorgeschritten, als in Fig. 15. Das Entoderm läßt hier von Verdickungen überhaupt noch nichts erkennen, dagegen sehen wir die den Ectodermleisten gegenüberliegenden Entodermteile schwach rinnenförmig dem Ectoderm entgegen gewölbt. Auch sind die beiden Zellschichten keineswegs so eng aneinander gelagert, wie in Fig. 14, ein Verhalten,

das dagegen im unteren Teile der Fig. 15 (bei *a*) bereits angebahnt ist.

Was für eine Bedeutung haben nun diese beschriebenen, im Ectoderm und Entoderm des Kiemendarmes auftretenden Querleisten? Schon oben habe ich erwähnt, daß ich, ohne noch die späteren Schicksale derselben zu kennen, vermuten mußte, daß sie mit der Anlage der für das Oozoid von den verschiedenen Autoren nachgewiesenen Protostigmata zu tun hätten, und daß diese letzteren in den zwischen den Leisten gelegenen verdünnten Epithelpartien zum Durchbruch gelangen würden. Es stellte sich jedoch heraus, daß Protostigmata überhaupt nicht zum Durchbruch kommen, daß vielmehr bei der Knospe das Stadium offener Protostigmata übersprungen wird und innerhalb der Querleisten direkt die definitiven Kiemenspalten zur Anlage kommen. Es hat demnach die Kiemenspaltenbildung der Knospe gegenüber der des Oozoids eine Abkürzung erfahren, und die Querfalten und späteren Querleisten, welche zweckmäßig als Protostigmatafalten bzw. Protostigmataleisten bezeichnet werden, stellen die letzten Andeutungen der verschwundenen Protostigmata dar. Vermutlich kam diese Abkürzung dadurch zustande, daß die Knospenentwicklung im ganzen schneller von statten ging, als die Entwicklung aus dem Ei, und daß infolgedessen der Durchbruch der definitiven Stigmata immer früher und schließlich bereits zu einer Zeit eintrat, wo die Bildung der Protostigmata eben erst durch den Faltungsprozeß eingeleitet, aber noch nicht abgeschlossen war.

Wenn wir die Bildung der definitiven Kiemenspalten selbst studieren wollen, so müssen wir uns Querschnittsbildern zuwenden.

Querschnitte durch die zuletzt betrachteten Stadien zeigen ein verschiedenes Bild, je nachdem sie eine Protostigmataleiste, oder den Zwischenraum zwischen solchen getroffen haben. Geht der Schnitt durch einen Zwischenraum, so treffen wir das innere Blatt des Peribranchialraumes als dünnes, flaches Epithel, hat er dagegen die Leiste selbst getroffen, so finden wir an derselben Stelle ein beträchtlich hohes Cylinderepithel, das von der Gegend des Endostyls bis nahe zur Dorsalfalte reicht. Ich habe davon abgesehen, solche Querschnitte abzubilden, weil die gleich zu besprechende Fig. 17, die bereits dem folgenden Stadium angehört, völlig geeignet ist, die geschilderten Verhältnisse zu illustrieren.

Diese Fig. 17 zeigt insofern einen Fortschritt der Entwicklung, als hier bereits die definitiven Kiemenspalten durchzubrechen beginnen.

Im Centrum der Figur treffen wir den Kiemendarm mit der Dorsalfalte (*ds*) und dem Endostyl (*es*), rechts und links davon die beiderseitigen Peribranchialräume (*p*). Der Schnitt ist so geführt, daß nur auf der linken Kiemendarmseite der verdickte Streifen des Ectoderms (*ec*), die Protostigmaleiste, getroffen ist, während auf der rechten Seite der Schnitt durch den Zwischenraum zwischen zwei Leisten gegangen ist, so daß also an dieser Seite das innere Peribranchialepithel von äußerst niedriger Beschaffenheit ist. An der linken Seite treffen wir nun innerhalb der Protostigmaleiste die Anlagen von drei Kiemenspalten, die im einzelnen an andern, in größerem Maßstab gehaltenen Abbildungen erläutert werden sollen; wichtig ist mir hier nur, außer der allgemeinen Übersicht, der Nachweis, daß diese Kiemenspalten auf den Leisten selbst, nicht zwischen ihnen durchbrechen. Wie ich im voraus bemerken will, treten die ersten Kiemenspalten teils an den Längsgefäßen (*il* der Fig. 8), teils aber in der Nachbarschaft einerseits des Endostyls, anderseits der Dorsalfalte auf. Die drei Kiemenspalten der vorliegenden Fig. 17 liegen je an der Stelle eines in Anlage begriffenen Längsgefäßes. Die Anlagen dieser, jederseits drei an Zahl, bestehen aus entsprechend zahlreichen Falten des Entoderms (*il*), die durch ein besonders hohes Cylinderepithel ausgezeichnet sind. Während das Ectoderm im Bereich der Protostigmaleisten sonst dem Kiemendarmepithel dicht anliegt, sehen wir es nur an der Stelle der Gefäßfalten durch einen Zwischenraum vom Entoderm getrennt, in dem häufig isolierte Zellen, Blutzellen, angetroffen werden.

Ich hatte nun Gelegenheit, eine Reihe von Knospen vom Alter der Fig. 17 und auch noch ältere Knospungsstadien auf kontinuierlichen Serienschnitten zu untersuchen. Alle zeigen Kiemenspalten auf den verschiedensten Stadien ihrer Entwicklung, und schon eine einzelne Knospe ähnlicher Altersstufen erlaubt daher, sich ein vollständiges Bild von dem Zustandekommen einer definitiven Kiemenspalte zu machen. Am frühesten setzt die Bildung der Kiemenspalten in der mittleren Region des Kiemendarmes ein, denn hier trifft man in den erwähnten Knospen die zahlreichsten Spaltanlagen. In Fig. 17 sehen wir dieselben ausschließlich an den inneren Längsgefäßen auftreten; an andern gleichaltrigen oder wenig älteren Präparaten treten sie aber außer an den Längsgefäßen auch ventral in der Nähe des Endostyls (Fig. 23) und dorsal an der Dorsalfalte (Fig. 21) auf. Am hinteren Ende des Kiemendarmes jedoch, an dem auch die Protostigmaleisten zuletzt entstanden, treffen wir dagegen erst wenige Spaltanlagen an und zwar hier zunächst ausschließlich neben der Dorsalfalte einerseits, anderseits ventral in nächster

Nachbarschaft des Endostyls. Erst allmählich schreitet die Spaltbildung von der mittleren nach der hinteren Region zu vor.

Betrachten wir zunächst, wie die Spaltbildung in der Nähe der Dorsalfalte und des Endostyls vor sich geht, an den Stellen also, wo die Komplikation durch die Längsgefäßenlagen wegfällt.

Fig. 20 *a—c* stellen drei aufeinanderfolgende Querschnitte durch eine junge Spaltanlage dar, die in unmittelbarer Nachbarschaft des Endostyls gelegen und dem hinteren Ende des Kiemendarmes entnommen ist. Die Schnitte *a* und *b* haben die Spaltanlage selbst getroffen, während 20 *c* das Verhalten des nächsten Schnittes vor und hinter der Spalte illustriert. Wir sehen an diesem letzteren besonders, wie der ectodermale Peribranchialraum (*ec*) überall, besonders aber an der kritischen durch \ddagger bezeichneten Stelle, durch einen deutlichen Zwischenraum vom Pharyngealepithel getrennt ist. In Fig. 20 *a* ist an eben dieser Stelle, da wo das innere verdickte Peribranchialepithel, die Protostigmaleiste (*ec*), in das äußere peribranchiale Ectoderm (*ec*₁) übergeht, eine Ectodermfalte entstanden, deren Spaltlumen (*ks*₁) das zurzeit noch nicht durchgebrochene Lumen einer jungen, in Bildung begriffenen Kiemenspalte darstellt. Im Nachbarschnitt 20 *b* ist nun an der kritischen (\ddagger) Stelle eine Verwachsung der Spitze dieser Ectodermfalte mit dem gegenüberliegenden Entoderm des Kiemendarmes eingetreten, und innerhalb dieser Verwachsungsstelle wird nun auf dem nächsten Stadium die Spalte (*ks*₁) zum Durchbruch kommen. Bevor das aber geschieht, tritt unmittelbar neben der geschilderten Spaltanlage eine schmale, spaltförmige Einsenkung (*ks*₂) auf der Protostigmaleiste auf, welche die Anlage für die nächste Kiemenspalte darstellt. Das Folgestadium des Prozesses treffen wir in Fig. 23 an, in der wir rechts neben dem Endostyl (*es*) die beiden während ihrer Bildung beobachteten Anlagen bereits durchgebrochen finden (*ks*₁, *ks*₂). Namentlich die nächst dem Endostyl gelegene Spalte *ks*₁ ist der unmittelbare Folgezustand zu *ks*₁ in Fig. 20 *a* und *b*. Infolge des Durchbruchs geht nunmehr das Entoderm (*en*) des Kiemensackes ganz kontinuierlich in das äußere Blatt (*ec*₁) des Peribranchialraumes über.

Genau so, wie am Endostyl, spielt sich der Prozeß auch an der Dorsalfalte ab, wie Fig. 18 in besonders einfacher, klarer Weise zeigt. Den ersten Anstoß zur Spaltbildung gibt auch hier eine Faltenbildung im Ectoderm (bei *ks*₁), die gegen das sich völlig passiv verhaltende Entoderm (*en*) vorwächst. So einfach das Bild dieser Faltung hier, sowie in Fig. 20, sich auch darstellt, so ist ihr Zustandekommen doch keineswegs so ohne weiteres verständlich. Wenn es sich wirklich um

eine gewöhnliche Faltung der Protostigmaleiste handelte, so müßten auch die Wandungen der Falte dieselbe Dicke haben, wie die Leiste selbst. Dies ist aber keineswegs der Fall, wie ein Blick auf die Figuren beweist, und deshalb möchte ich annehmen, daß die Faltung nur Hand in Hand mit gleichzeitiger Zellumlagerung an der betreffenden Stelle der Protostigmaleiste vor sich gehen kann. So erkennen wir in Fig. 18 neben der ersten Spaltanlage bei ks_2 schon den leichten Beginn einer zweiten, die im wesentlichen nur erst durch eine leichte Einsenkung der Oberfläche, sowie durch veränderte Stellung der Zellkerne angedeutet ist. Beide Spaltanlagen der Fig. 18 sehen wir sodann in Fig. 21 rechts von ds bereits in vollendetem Durchbruch (ks_1 , ks_2). In Fig. 19 dagegen, in der man schon drei Spalten in der Anlage erkennt (ks_1 , ks_2 , ks_3), ist nur die mittlere durchbrochen, während die erste, noch geschlossen, so recht deutlich erkennen läßt, wie hier bei *Polycyclus* das Ectoderm fast das gesamte Spaltlumen auskleidet, während dem Entoderm nur eine untergeordnete Rolle zukommt.

Wie schon das Übersichtsbild Fig. 17 erkennen läßt, geht die Spaltbildung an den Gefäßfalten in prinzipiell übereinstimmender Weise, wie an der Dorsalfalte und dem Endostyl, vor sich. Auch hier sind es Faltungen innerhalb der ectodermalen Protostigmaleisten, die den Prozeß nicht nur einleiten, sondern überhaupt das wesentliche Baumaterial für das Spaltepithel liefern. Den Anfang des Prozesses erkennen wir in Fig. 21 bei ks_4 ; die Falte der Protostigmaleiste erstreckt sich tief in die Gefäßleiste hinein, hier einen dreieckigen Raum freilassend, in dem wir gerade eine Blutzelle antreffen. Das Entoderm der Gefäßfalte zeigt sich nach der Spitze zu (bei *en*) verdickt, und unterhalb dieser treffen wir regelmäßig an der einen Seite ein kleines, vom Entoderm gebildetes (mit * bezeichnet) Grübchen. Man könnte daran denken, daß es sich um eine Entodermeinstülpung handle, die, der Ectodermfalte entgegenwachsend, in diese durchbreche, um gemeinsam mit ihr die Kiemenspalte zu bilden. Dem ist jedoch nicht so, indem der Durchbruch der Spalte unterhalb des Grübchens an der Seite der Gefäßfalte erfolgt, wie dieselbe Figur bei ks_3 (*), sowie Fig. 22 bei * zeigt.

Über den Durchbruch der Spalte selbst ist im ganzen wenig zu sagen, die Abbildungen (Fig. 21 ks_3 , Fig. 22) erläutern ihn ohne weiteres. Die Ectodermausstülpung der Protostigmaleiste wird länger und erfährt hierbei eine Knickung, so daß sie an ihrer Spitze mit dem Entoderm an der Gefäßfalte in Berührung tritt, mit ihm verschmilzt, worauf auch die Entodermzellen an der Spitze auseinanderweichen, womit die Spalte hergestellt und die Kommunikation zwischen Pharyngeal- und Peri-

branchialraum eingetreten ist. Stets erweist sich das Spaltlumen der ersten an der Gefäßfalte auftretenden Kiemenspalte nahezu rechtwinklig geknickt, stets ist ferner die Mündung in den Pharyngealraum auf einer kleinen papillenförmigen Erhebung gelegen, die von einer Ringfurche umgeben ist, an deren Zustandekommen wohl auch das vorhin besprochene Entodermgrübchen beteiligt sein mag. Wesentlich ist, daß auch diese an den Gefäßfalten auftretenden Kiemenspalten ebenso, wie diejenigen an der Dorsalfalte und am Endostyl, räumlich voneinander getrennt und durchaus selbständig und unabhängig voneinander entstehen, ferner, daß an der Bildung der Spalten das Ectoderm fast ausschließlich beteiligt ist, während dem Entoderm nur ein nahezu verschwindender Anteil zuerkannt werden kann.

Wie Fig. 17, sowie Fig. 21, 22 gezeigt haben, treten die Kiemenspalten an den Gefäßfalten immer zunächst einseitig und in der Einzahl auf; jedoch ist das ein vorübergehender Zustand, indem im nächsten Stadium auch an der andern Seite der Gefäßfalte eine zweite Spalte zur Ausbildung kommt. Angebahnt sehen wir dieselbe in Fig. 24 und erkennen, wie von der Knickungsstelle der ersten Spalte, in halber Höhe des Spaltkanals, ein neues kurzes Spaltlumen sich abzweigt, das mit dem bereits vorhandenen eine y-förmige Figur bildet. Unser Bild ist ein unmittelbarer Folgezustand von ks_3 in Fig. 21 und andererseits das Vorstadium zu Fig. 23 ks_3 und ks_4 , wo wir auch diese zweite Spalte nunmehr durchgebrochen sehen. Auch diese zweite Spalte verdankt wesentlich dem Ectoderm den Ursprung, sie entsteht jedoch nicht selbständig, sondern in enger Abhängigkeit von derjenigen Kiemenspalte, die zuerst an der Gefäßfalte auftrat. Die enge genetische Beziehung beider Spalten zueinander prägt sich auch noch im fertigen Zustand dadurch aus, daß, wie Fig. 23 deutlich zeigt, nur die Einmündung in den Kiemendarm eine doppelte ist, während die nach dem Peribranchialraum zu gelegene Spalthälfte und Ausmündung für beide Spalten eine gemeinsame bleibt.

Die Ausbildung dieser zweiten Kiemenspalte hat zur Folge, daß dadurch die Gefäßfalten im Bereich der Spalte zu einem röhrenförmigen Gefäß abgeschnürt werden, in dessen Lumen häufig Blutzellen gefunden werden.

Überblicken wir noch einmal die an *Polycyclus* gewonnenen Ergebnisse, so ergibt sich:

1) Daß bei dieser Botryllide, im Gegensatz zu den von andern Autoren am Oozoid gemachten Beobachtungen, bei der Entwicklung

der Knospen weder Protostigmata auftreten, noch auch die Querreihen der definitiven Kiemenspalten durch Teilung der Protostigmata ihre Entstehung nehmen. Vielmehr erleidet der Prozeß der Kiemenspaltenbildung in der Knospe eine Abkürzung, bei der wir das Stadium der im Oozoid offenen Protostigmata nur durch die oben beschriebenen Protostigmataleisten bzw. -Falten angedeutet finden.

2) Die Protostigmataleisten bilden die gemeinsame Grundlage je einer Reihe von Kiemenspalten, die im übrigen völlig selbständig und unabhängig voneinander entstehen. So beweist auch die Knospenentwicklung von *Polycyclus*, im Gegensatz zu JULINS Ansichten, das verbreitete Vorkommen der Spaltbildung nach dem ersten Typus. Die einzigen Kiemenspalten, welche bei vorliegender Tierform abhängig von andern entstehen, sind die zweiten Spiracula an den Gefäßalten, welche durch Knospung aus den ersten hervorgehen und auch dauernd zu diesen in einem Abhängigkeitsverhältnis stehen bleiben.

3) Die definitiven Kiemenspalten von *Polycyclus* kommen der Hauptsache nach durch Ausstülpung des ectodermalen Peribranchialepithels zustande, während das Entoderm nur in sehr geringem Maße beteiligt ist. Es ist das eine Erscheinung, die bisher unter den Ascidien nur bei *Pyrosoma* von JULIN beobachtet wurde. Damit fallen aber die gesamten Spekulationen JULINS, der auf Grund dieses Verhaltens *Pyrosoma* von den übrigen Ascidien abtrennen möchte, in sich selbst zusammen.

4. *Pyrosoma atlanticum* Péron.

Über die Kiemenspaltenentwicklung bei *Pyrosoma* hat erst kürzlich JULIN in der schon mehrfach erwähnten Arbeit (Recherches sur la phylogénèse des Tuniciers, diese Zeitschrift, Bd. LXXVI, S. 597) umfangreiche Untersuchungen veröffentlicht.

Bevor überhaupt irgendeine Kiemenspalte durchgebrochen ist, zeigt sich nach ihm die innere Peribranchialwand, gegenüber der äußeren, verdickt und weist überdies eine umfängliche ovale Zone auf, welche infolge Zellproliferation besonders mächtig geworden ist und sich mit der anliegenden entodermalen Kiemendarmwandung verlötet hat. Auf dem nächsten Stadium ist in der inzwischen vergrößerten ovalen Zone eine solche Vereinigung beider Epithelien jederseits nur noch an drei Stellen vorhanden, die sich auf Flächenbildern durch ein viertes Stadium als die Anlagen der drei ersten Kiemenspalten ergeben. Jede Kiemenspaltenanlage wird von einer transversalen, faltenförmigen Einstülpung des inneren Peribranchialepithels, also des Ectoderms gebildet. Auf

einem Stadium mit neun Spaltanlagen ist dann bei zwei in der Mitte gelegenen Kiemenspalten zuerst der Durchbruch erfolgt. Das Entoderm verhält sich hierbei ganz passiv und kann nach Zeichnung und Text nur einen ganz minimalen Anteil an der Auskleidung der fertigen Spalten nehmen, deren vordere und hintere Wandungen nach unserm Autor vielmehr »*dérivent manifestement de l'épithélium péribranchial interne*«.

Nach diesem Stadium mit neun Spaltanlagen wird noch ein solches mit 13 Spalten geschildert, die, entsprechend meiner Fig. 40, in der Mitte breite Querschlitz darstellen, um nach vorn und hinten allmählich im Durchmesser abzunehmen. Die Stigmata sind bereits sämtlich perforiert, mit Ausnahme zweier am Vorderende und eines am hinteren Ende des Kiemendarmes, die erst ganz junge Anlagen darstellen. Aus dem Vergleich dieses Stadiums mit den bereits beschriebenen, sowie mit älteren, die beträchtlich mehr Spalten aufweisen, schließt er, daß jene vorhin erwähnte und von dem belgischen Forscher so sehr in den Vordergrund geschobene ovale Zone an ihren Enden beständig weiterwächst und hier, ihren ursprünglichen Charakter bewahrend, immerfort neue Kiemenspalten in derselben Weise entstehen läßt, wie bisher.

Das ist in kurzem das Tatsachenmaterial, das JULIN zu einer Reihe weittragender Folgerungen Veranlassung gegeben. Ich lasse jedoch diese zunächst beiseite, um zuvor die Tatsachen einer Prüfung zu unterziehen.

Ein Stadium ohne jede Spur einer Kiemenspaltenanlage stand mir nicht zur Verfügung, dagegen konnte ich mehrere Präparate untersuchen, in denen die erste Kiemenspalte kurz vor dem Durchbruch stand, bzw. eben durchgebrochen war. Die Fig. 29 und 30 stellen zwei aufeinander folgende Schnitte durch den rechten Peribranchialraum eines solchen Stadiums dar. In beiden Bildern weist das Entoderm (*en*) des Kiemendarmes in den seitlichen, dem Peribranchialraum benachbarten Partien recht hohe, stattliche Cylinderzellen auf, die bedeutend ansehnlicher sind, als irgendeine Stelle des Peribranchialepithels. Der Peribranchialraum (*p*) wird von einem dem Ectoderm angehörigen Epithel gebildet, das an der äußeren Peribranchialwand (*ap*) flach ist, während es an der inneren Wand des Peribranchialraumes (*ip*) eine annähernd doppelte Höhe erreicht und hier von ausgesprochen kubischen Zellen gebildet wird. Hierbei ist besonders zu beachten, daß dieses kubische Epithel nicht etwa nach der Peripherie des Peribranchialraumes zu an Höhe abnimmt, so daß etwa eine ovale Zone im Sinne JULINS entstehen könnte, die nur den mittleren Teil der inneren Peribranchialwand einnimmt, sondern im Gegenteil erstreckt sich dieses

kubische Epithel in diesen, wie in allen andern durchgesehenen Schnittserien in gleichmäßiger Höhe über die gesamte innere Peribranchialwand, ja, es setzt sich sogar noch in gleicher Dicke bis auf die Umbiegungsstelle zur äußeren Peribranchialwand fort, um erst an den peripheren Grenzen dieser sich allmählich zum Plattenepithel zu verjüngen.

So existiert also die von JULIN beschriebene ovale verdickte Zone, die »ébauche de la fente branchiale«, die er zum Ausgangspunkt so weittragender Schlußfolgerungen macht, tatsächlich nicht.

Ebensowenig, wie die ovale Zone selbst, lassen die vorliegenden Schnitte sowie andre gleichaltrige Präparate ein dichtes Aneinanderliegen von Kiemendarm und innerer Peribranchialwand erkennen, vielmehr gilt für das vorliegende Stadium mit einer Kiemenspalte das, was JULIN für ein solches mit drei Spaltanlagen schildert, daß nämlich ein Zusammenhang der beiden in Frage kommenden Blätter nur an der Spaltanlage selbst existiert, im übrigen sind sie an meinen Präparaten sogar durch einen recht weiten Zwischenraum getrennt. Ganz dasselbe zeigen die Fig. 31, 32, die zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch die betreffende Stelle der linken Peribranchial- und Pharyngealwand darstellen. Auch hier bemerkt man denselben Zwischenraum zwischen Ectoderm (*ec*) und Entoderm (*en*), während ein Zusammenhang beider Blätter nur an der Spaltanlage selbst existiert.

Während nun nach JULIN, sobald überhaupt Kiemenspaltenanlagen sich bemerkbar machen, diese letzteren gleich in der Dreizahl auftreten, zeigen meine in Fig. 35—38 abgebildeten Schnitte, daß hier nur eine einzige Spaltanlage jederseits vorhanden ist. Sie zeigen ferner, daß der Durchbruch der Spalte rechtsseitig (Fig. 30) bereits angebahnt, linksseitig sogar schon vollendet ist (Fig. 32), während nach JULINS Schilderung die ersten Durchbrüche erst beobachtet werden, wenn bereits neun Spaltanlagen jederseits vorhanden sind, und auch dann sollen sie erst an zweien erfolgt sein.

Meinem Material folgend, ist überhaupt die Reihenfolge im Auftreten der Spalten eine ganz andre, denn in der in Fig. 33 abgebildeten Knospe ist neben der ersten Spalte (ks_1) nur noch eine weitere aufgetreten (ks_2), und in einem noch älteren Stadium (Fig. 34) treffen wir im ganzen vier Spalten an — alles Tatsachen, die beweisen, daß auch die ersten Spalten nicht gleichzeitig, sondern nacheinander auftreten.

Auch in bezug auf die Formverhältnisse der jungen Kiemenspalten

lassen sich meine Befunde in keiner Weise mit denen JULINS in Übereinstimmung bringen. Nach den Zeichnungen und Angaben des belgischen Forschers haben bereits die jüngsten Spaltanlagen eine ganz bedeutende Querausdehnung und erstrecken sich fast über die gesamte Breite des Peribranchialraumes, während sie in meinen Präparaten (Fig. 33, 34) als kleine ovale Durchbrüche erscheinen, die, wie auch die in Fig. 29—32 gezeichneten Querschnitte ergeben, nur von ganz geringer Ausdehnung sind.

Das alles aber sind Widersprüche so mannigfacher Art, daß ich außerstande bin, sie zum Ausgleich zu bringen, aus denen ich aber die Berechtigung ableite, auch die JULINSchen Angaben über die Bildungsweise dieser ersten Spalten in Zweifel zu ziehen, deren Anbahnung der belgische Forscher wohl abbildet und beschreibt, deren tatsächlichen Durchbruch er jedoch keineswegs gesehen — denn, wenn er erst auf dem Stadium mit neun Spaltanlagen zwei Durchbrüche konstatiert, so dürfte die Annahme, daß diese den ersten Spaltanlagen entsprechen, wohl nur auf Vermutung beruhen.

Tatsächlich findet nun aber, wie meine Fig. 29—32 beweisen, dieser Durchbruch schon statt, bevor überhaupt die nächste Spaltanlage aufgetreten ist. In Fig. 30 ist das Spaltlumen allerdings noch durch Protoplasma verklebt, allein an der linksseitigen Kiemenspaltenöffnung (Fig. 32) ist die Spalte bereits passierbar.

In den Fig. 29, 30, von denen Fig. 30 die Mitte der Spaltanlage trifft, während Fig. 29 letztere nur schneidet, sucht man vergeblich nach einer irgendwie ins Auge fallenden Beteiligung des Ectoderms, vielmehr lassen beide Figuren, besonders aber Fig. 29, eine wesentliche Beteiligung auch seitens des Entoderms erkennen, so daß man wohl den Tatsachen am besten gerecht werden dürfte, wenn man annimmt, daß, wenigstens bei Bildung der ersten Spalte, das Entoderm mindestens in gleichem Maße wie das Ectoderm beteiligt ist. Schon hier möchte ich kurz anführen, daß, wie sich aus dem Folgenden ergeben wird, der Bildungsprozeß der späteren Kiemenspalten etwas anders zu verlaufen scheint und in der Tat der JULINSchen Schilderung entspricht.

Bevor ich jedoch auf die späteren Stadien eingehe, möchte ich bemerken, daß die Oberflächenbilder der ersten Kiemenspalten darauf hinweisen, daß diese durchaus als selbständige, voneinander unabhängige Bildungen auftreten und daß nicht die Spur eines Zusammenhangs erkennbar ist. Sie treten im Flächenbilde (Fig. 33, 34) als kleine rundliche oder ovale, bald mit einer Perforation versehene

Stellen auf, die durch einen ansehnlichen Zwischenraum voneinander getrennt sind. Entsprechend diesen Oberflächenbildern muß ich annehmen, daß das zwei- bzw. dreispaltige Stadium sich aus dem ein-spaltigen ableitet, und daß an den Punkten X und XX in Fig. 30—32, an denen Entoderm und innere Peribranchialwand sich genähert haben, die Bildung der neuen Spalten vor sich gehen wird, ohne daß irgendeine Abhängigkeit von der alten Spalte erkennbar ist.

In bezug auf die Bildung der späteren Kiemenspalten möchte ich hervorheben, daß ich für diese die JULINSche Schilderung in wesentlichen Punkten bestätigen kann. In der Tat treten die späteren Kiemenspalten immer an den vorderen und hinteren Enden des Kiemendarmes auf und zwar in Form ebenso kleiner ovaler Anlagen (Fig. 39, 40, 41), wie ich selbst sie für die erste Spalte geschildert habe, die erst nachträglich zu ihrer definitiven Breite auswachsen. In Fig. 41 sieht man zwei solcher jungen Spaltanlagen vom Vorderende eines Stadiums mit etwa 16 Kiemenspalten, die eng aneinander gedrängt liegen und von denen ks_1 die ältere, ks_2 die jüngere ist. In den Fig. 35—38 sind Schnitte durch diese beiden Spalten wiedergegeben. Aus allen vier Schnitten, speziell an der Spalte ks_1 , geht mit Deutlichkeit hervor, daß an der Bildung dieser das Ectoderm im Sinne JULINS tatsächlich einen hervorragenden Anteil genommen haben muß; ferner geht aber aus den Schnitten durch die jüngste Anlage ks_2 , deren Lumen, wie Fig. 37 zeigt, noch nicht ganz geöffnet, sondern noch durch Protoplasma verklebt ist, auch hervor, daß das Entoderm doch auch hier nicht ganz unbeteiligt ist; denn wie sollte man sich die Entodermverdickung (*en*) auf den seitlichen Schnitten 35, 36 und 38 anders erklären können, als durch eine Beteiligung auch des Entoderms an der Bildung der neuen Kiemenspalten. Wenn demnach die späteren Kiemenspalten von *Pyrosoma* unzweifelhaft in ähnlicher Weise, wie ich es im vorigen Kapitel für *Polycyclus* dargetan, im wesentlichen einer Ectodermausstülpung des inneren Peribranchialepithels den Ursprung verdanken, so kann dennoch eine, wenn auch beschränkte, Beteiligung des Entoderms ebensowenig dort, wie hier, in Abrede gestellt werden.

Schließlich bleibt mir nur noch zu erörtern, ob denn diese späteren Kiemenspalten in Abhängigkeit voneinander oder selbständig entstehen. An älteren Präparaten sind zwar die jungen Spalten sehr eng aneinander gedrängt, wie in Fig. 41, aber bei etwas jüngeren kommt es doch des öfters vor, daß auch die jüngste Spalte von der nächst älteren durch einen ansehnlichen Zwischenraum getrennt ist (Fig. 39). Offenbar hängt die mehr oder weniger gedrängte Lage lediglich von der Schnelligkeit ab,

mit der die Spalten sich nacheinander anlegen, so daß bei schneller Gangart des Prozesses der geringe verfügbare Raum allein die Aneinanderdrängung bedingt. Von einer Ableitung der neueren Spalten aus einem Knospungsprozeß an den nächst älteren kann aber keinesfalls die Rede sein, denn auch die Schnitte 35—38 geben für eine solche Annahme nicht die geringsten Anhaltspunkte an die Hand.

Die verdickte innere Peribranchialwand gibt für alle Kiemenspalten das gemeinsame Baumaterial ab und die einzelnen Spalten werden unabhängig voneinander angelegt. Die Spaltbildung beginnt in der Mitte und schreitet nach den Enden fort. Indem gleichzeitig die beiden Epithelien, von der Mitte nach dem Vorder- und Hinterende zu, sich aus dem indifferenten primitiven Zustand zu dem definitiven histologischen Charakter differenzieren, bleibt an den beiden äußersten Enden für lange Zeit eine Zone indifferenten bildungsfähigen Epithels bestehen, das dann das Material für die spätesten Spalten liefert.

Und nun zu den Folgerungen, die JULIN aus seinen Beobachtungen zieht, die zum Teil so weittragender Natur sind, daß sie, wenn sie richtig wären, *Pyrosoma* einen ganz andern Platz im System anweisen würden.

Alle die queren Kiemenspalten derselben Seite des Kiemensackes sollen sich nach JULIN auf Kosten der »ébauche commune« jener ovalen, peripher von den Randteilen der inneren Peribranchialwand deutlich abgegrenzten Zone anlegen, und diese »ébauche commune est l'homologue de la fente branchiale correspondante d'une Salpe et de l'une des 2 ou 3 fentes branchiales d'un Ascidien«. Ich habe nun aber nachgewiesen, daß solche ovale Zone tatsächlich nicht existiert, daß vielmehr die gesamte innere Peribranchialwand das Zellmaterial für die sämtlichen Kiemenspalten einer Seite liefert, ohne irgendwie nach der Peripherie zu scharf umgrenzt zu sein; daher fällt denn auch gleichzeitig der JULINSche Vergleich mit einem primären Protostigma (fente branchiale) vollständig ins Wasser und ebenso der durch gesperrten Druck auch bei JULIN hervorgehobene Satz: »*Pyrosoma* est donc un Tunicier pourvu d'une seule paire de fentes branchiales«.

Diese auf der einen irrigen Voraussetzung basierenden Fehlschlüsse JULINS mußten notgedrungen zu der weiteren Folgerung führen, daß die Gesamtheit der queren Kiemenspalten von *Pyrosoma* als eine einzige Längsreihe von Kiemenspalten aufzufassen sei, die als solche homolog ist der Summe der definitiven Kiemenspalten, in welche bei den übrigen Ascidien ein einziges Protostigma zerlegt wird.

»L'ensemble des stigmates branchiaux transverses«, heißt es wörtlich bei JULIN, »disposés en une rangée longitudinale unique, que pré-

sente chaque paroi latérale du sac branchial, est l'homologue de l'ensemble des stigmates qui, chez un Ascidien dérivent d'une même fente branchiale oblique ou transversale. Selbstverständlich ist dieser Schluß ebenso falsch, wie die Basis, auf der er aufgebaut ist. Da die ovale Zone, die JULIN als Homologon seiner »fente branchiale« auffaßt, nicht existiert, können auf Grund meiner Ergebnisse die queren Kiemenspalten von *Pyrosoma* nur den Protostigmata der übrigen Ascidien homolog sein, deren weitere Teilung in definitive Kiemenspalten bei *Pyrosoma* ausnahmsweise unterblieben ist.

Schließlich will ich nicht unterlassen, noch einmal darauf hinzuweisen, daß die von JULIN zuerst nachgewiesene Faltenbildung und hervorragende Beteiligung des Ectoderms bei der Bildung der späteren Kiemenspalten tatsächlich nicht auf *Pyrosoma* beschränkt ist, wie der belgische Forscher glaubt, sondern, wie ich im vorigen Kapitel nachweisen konnte, unter den übrigen Ascidien auch bei *Polycyclus* vorkommt. Damit entfällt denn auch jeder Grund, *Pyrosoma* den übrigen Ascidien gegenüberzustellen.

Am Schlusse meiner Ausführungen gestatte ich mir, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. SEELIGER, für die Anregung zu dieser Arbeit, für die mir bei meinen Untersuchungen in reichstem Maße erwiesene Unterstützung durch Rat, Material und Literatur meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen.

Nicht minder bin ich Herrn Prof. Dr. WILL für das der Arbeit entgegengebrachte rege Interesse, für Materialüberlassung und tatkräftige Unterstützung zu herzlichem Dank verpflichtet.

Rostock, den 1. Juli 1906.

Literaturverzeichnis.

1. v. BENEDEN et CHARLES JULIN, Recherches sur le développement postembryonnaire d'une Phallusia (Phallusia scabroïdes nov. sp.). Archives de Biologie. Vol. V. 1885.
2. v. BENEDEN, P. J., Recherches sur l'embryogenie, l'anatomie et la physiologie des Ascidies simples. Bruxelles 1846.
3. D. DAMAS, Contribution à l'étude des Tuniciers. Archives de Biologie 1904. Tome XX.
4. — Recherches sur le développement des Molgules. Archives de Biologie. Vol. XVIII. pag. 599. 1902.

5. D. DAMAS, Etude du sac branchial chez *Ciona intestinalis* (L.). Archives de Biologie. 17. 1901.
6. — et SELYS LONGCHAMPS, DE, Recherches sur le développement post-embryonnaire et l'anatomie définitive de »*Molgula ampulloïdes*«. Archives de Biologie Vol. XVII. 1901.
7. RICHARD v. DRASCHE, Die Synascidien der Bucht von Rovigno. Wien 1883.
8. W. GARSTANG, On the development of the stigmata in Ascidians. From the Proceedings of the Royal Society. Vol. LI.
9. CHARLES JULIN, Recherches sur la phylogénèse des Tuniciers. Diese Zeitschrift. Bd. LXXVI. Leipzig 1904.
10. — Contribution à l'histoire phylogénétique des Tuniciers. Recherches sur le développement du péricarde, du cœur, et les transformations de l'épiscarde chez les Ascidiens simples. Paris 1899.
11. de LACAZE-DUTHIERS et INES DELAGE, Etudes sur les Ascides des côtes de France. Mémoires de l'Académie des sciences, Paris, Tome XLV. 1892—1897.
12. — Etudes anatomiques et zoologiques sur les Cynthiadées I. La Glande pylorique; II. Les caractères anatomiques et la classification. Arch. de Zool. expérimentale et générale, 2. série. Vol. VII, 1889.
13. FERNAND LAHILLE, Recherches sur les Tuniciers. Dissertation, Toulouse 1890.
14. REINHOLD RIEDLINGER, Untersuchungen über den Bau von *Styelopsis grossularia* der Ostsee. Halle 1902.
15. L. ROULE, Recherches sur les Ascidies simples des côtes de Provence. Marseille 1884.
16. OSWALD SEELIGER, BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3, Supplement Tunicata, Lieferung 53—58, Leipzig 1905.
17. — Über die Entstehung des Peribranchialraumes in den Embryonen der Ascidien. Diese Zeitschr., 1893, LVI. Bd. 3.
18. — BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. III. Band: Tunicata (Manteltiere). Lieferung 21—25, Leipzig 1900.
19. — Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. XXIII. Bd. 1889.
20. — BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, III. Band: Tunicata (Manteltiere). Lieferung 26—30. Leipzig 1901.
21. — Die Pyrosomen der Plankton-Expedition, Kiel u. Leipzig 1895.
22. — BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, III. Band: Tunicata (Manteltiere). Lieferung 37—40. Leipzig 1903.
23. MARC de SELYS LONGCHAMPS, Etude de la bronchie chez »*Asciella scabroides*«. Archives de Biologie. Vol. XVI. 1900.
24. ARTHUR WILLEY, On the Protostigmata of *Molgula manhattensis* (DE KAY). Journal of microscopical science. Vol. 44. 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung.

<i>ap</i> , äußere Peribranchialwand;	<i>g</i> , Ganglion;
<i>bl</i> , Blutzellen;	<i>gl</i> , Anlage der Geschlechtsorgane;
<i>ce</i> , Cellulosemantel;	<i>i</i> , Ingestionsöffnung;
<i>d</i> , Darm;	<i>il</i> , inneres Längsgefäß;
<i>dd</i> , darmumspinnende Drüse;	<i>ip</i> , inneres Peribranchialepithel;
<i>ds</i> , Dorsalfalte;	<i>ks</i> , Kiemenspalte, bez. Anlage ders.;
<i>e</i> , Egestionsöffnung;	<i>mg</i> , Magen;
<i>eb</i> , Eläoblast;	<i>mz</i> , Muskelzelle, Mesenchymzelle;
<i>ec</i> , Ectoderm;	<i>o</i> , Ei;
<i>ed</i> , Enddarm;	<i>p</i> , Peribranchialraum;
<i>en</i> , Entoderm;	<i>po</i> , Verdickungen des Peribranchial-
<i>fg</i> , Flimmergrube;	epithels.

Tafel XXV und XXVI.

Sämtliche Zeichnungen wurden mit dem Zeichenapparate entworfen. Bei den Untersuchungen wurde ein WINKELSESches Mikroskop benutzt.

Die Figuren 1—7 beziehen sich auf *Ecteinascidia*, Fig. 8—24 auf *Polycyclus*, Fig. 25—28 auf *Styelopsis*, Fig. 29—41 auf *Pyrosoma*.

Fig. 1. Etwa $2\frac{1}{2}$ mm lange Knospe von *Ecteinascidia turbinata* Herdmann, von der linken Seite gesehen. Ocul. 2. Obj. 2.

Fig. 2. Ein Teil der mittleren Region des Kiemendarmes von Fig. 1 bei stärkerer Vergrößerung. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 3. Junge Spaltanlagen, einer anderen etwa $2\frac{1}{2}$ mm langen Knospe entnommen, auf dem Längsschnitt; *ks*₁, etwas seitlich getroffen. Ocul. 4. Obj. 8.

Fig. 4. Junge, eben durchgebrochene Spaltanlage einer etwa $2\frac{1}{2}$ mm langen Knospe. Spaltränder noch durch Protoplasma miteinander verklebt. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 5 *a—c*. Oberflächenbilder eines Kiemendarmes einer etwa 5 mm langen Knospe von im ganzen 25 Spaltreihen, die den Kiemendarm vollständig bedecken. *a*, vier Kiemenspaltenreihen der obersten, *b*, vier der mittleren, *c*, drei der untersten Region. Ocul. 2. Obj. 4.

Fig. 6. Teil des Kiemendarmes einer ausgebildeten *Ecteinascidia turbinata* Herdm. mit neuen intercalär auftretenden Kiemenspalten in verschiedenen Größen. Ocul. 2. Obj. 2.

Fig. 7. Die beiden Spaltanlagen *ks* von Fig. 6 bei stärkerer Vergrößerung. Ocul. 4. Obj. 8.

Fig. 8. Totalbild einer jungen etwa $\frac{1}{2}$ mm langen Knospe von *Polycyclus Renieri* Lam. Ocul. 2. Obj. 4.

Fig. 9. Vorderer und mittlerer Teil eines Frontalschnittes durch die rechte Kiemendarmseite einer jungen etwa $\frac{1}{3}$ mm langen Knospe. Ocul. 2. Obj. 5.

Fig. 10. Ein Teil der mittleren Region voriger Figur bei stärkerer Vergrößerung. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 11. Hinterer Teil eines Frontalschnittes durch die rechte Kiemendarmseite einer etwa $\frac{1}{2}$ mm langen Knospe. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 12. Mittlerer Teil eines Frontalschnittes durch die linke Kiemendarmseite einer etwa $\frac{1}{2}$ mm langen Knospe. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 13/14. Hinterer bez. vorderer Teil eines Frontalschnittes durch die rechte Seite einer etwa $\frac{1}{2}$ mm langen Knospe. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 15. Vorderer Teil eines Frontalschnittes durch die linke Kiemendarmseite einer etwa 1 mm langen Knospe. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 16. Hinterer Teil eines Nachbarschnittes derselben Serie.

Fig. 17. Querschnitt durch eine *Polycyclus*-Knospe. Links ist die Protostigmaleiste getroffen. Ocul. 3. Obj. 4.

Fig. 18. Dorsalregion eines Querschnittes durch den vorderen Teil der Knospe. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 19. Querschnitt derselben Region eines etwas älteren Stadiums. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 20 a—c. Drei aufeinanderfolgende Querschnitte durch die erste Kiemenspaltenanlage in der Nähe des Endostyls. Ocul. 2. Obj. 8.

Fig. 21. Region, links an die Dorsalfalte anschließend, aus einem Querschnitt durch den mittleren Teil einer *Polycyclus*-Knospe. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 22. Spaltenanlage in der Nähe eines inneren Längsgefäßes der rechten Kiemendarmseite. Querschnitt. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 23. Region links vom Endostyl eines Querschnittes durch den mittleren Teil einer *Polycyclus*-Knospe. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 24. Das innere Längsgefäß mit den Spaltanlagen auf einem Querschnitt. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 25. Linke Kiemendarmseite einer jungen *Styelopsis grossularia*, bei der gerade die 6. Kiemenspalte sich angelegt hat. Ocul. 2. Obj. 2.

Fig. 26. Kiemendarm einer jungen *Styelopsis* mit sieben Protostigmata. Das siebente ist in der Zeichnung vom Magen bedeckt. Ocul. 0. Obj. 2.

Fig. 27. Unteres Ende des Kiemensackes einer jungen *Styelopsis*, auf dem soeben die siebente Spalte zur Anlage gekommen ist. Ocul. 2. Obj. 5.

Fig. 28. Unteres Ende des Kiemensackes eines Stadiums von *Styelopsis*, auf dem nur das 6., 7. u. 8. Protostigma wiedergegeben sind. Ocul. 2. Obj. 5.

Fig. 29/30. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch den rechten Peribranchialraum eines Stadiums von *Pyrosoma atlanticum*, auf dem die erste Kiemenspalte kurz vor dem Durchbruch ist. In Fig. 30 sind die Spaltenränder nur noch durch Protoplasma verklebt. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 31/32. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch die linke Peribranchial- und Pharyngealwand eines Stadiums, auf dem die erste Kiemenspalte soeben durchgebrochen ist. Ocul. 2. Obj. 7.

Fig. 33. Junge Knospe von *Pyrosoma atlanticum* Peron mit zwei Kiemenspalten. Ocul. 2. Obj. 5.

Fig. 34. Etwas älteres Stadium von *Pyrosoma atlanticum* Peron mit vier Kiemenspalten. Ocul. 2. Obj. 5.

Fig. 35—38. Vier aufeinanderfolgende Frontalschnitte, parallel zum Endostyl, durch die jüngste Spaltenanlage des Hinterendes eines Stadiums mit im ganzen 15 Spalten. Ocul. 2. Obj. 8.

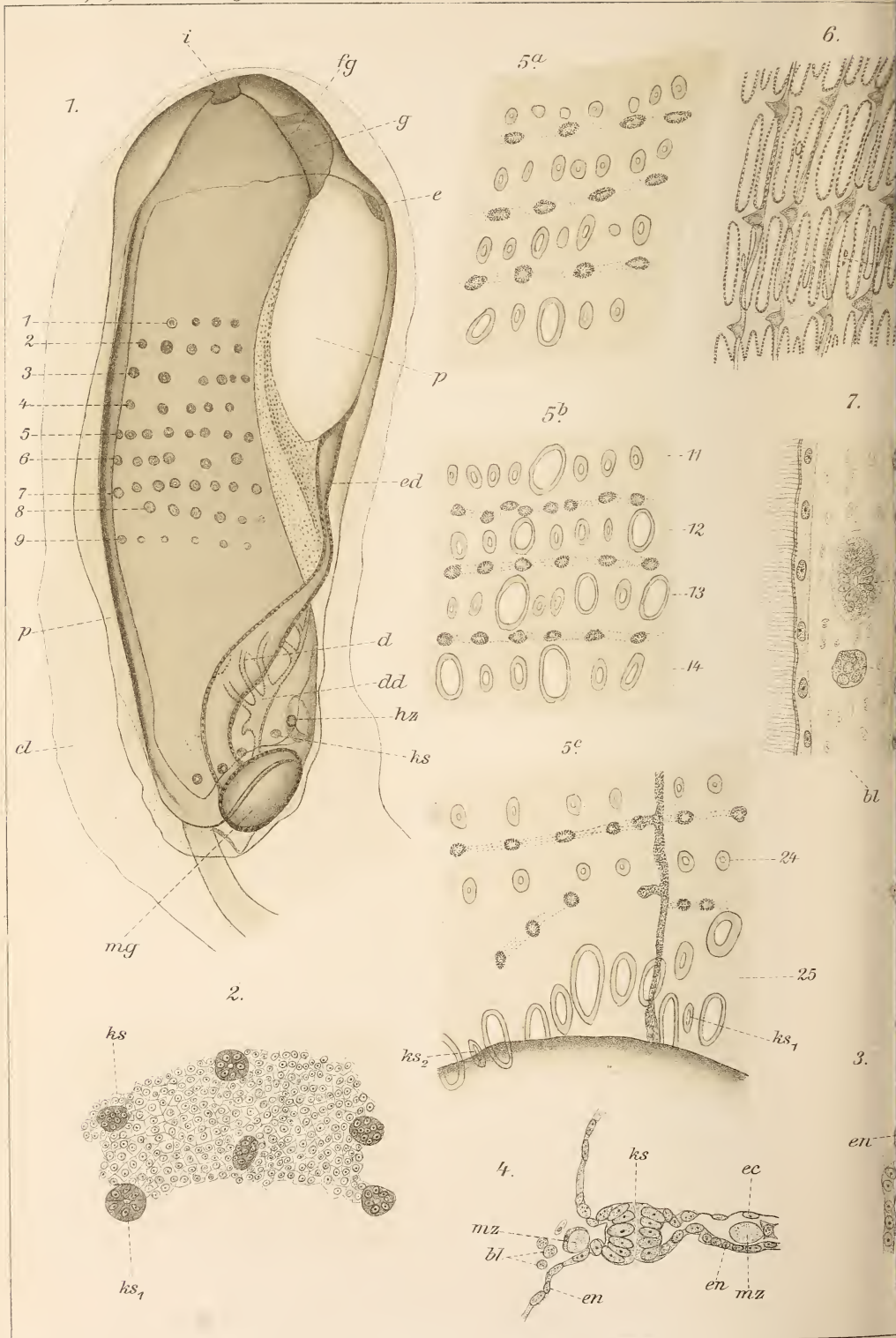
Fig. 39. Vorderer Teil der linken Kiemendarmseite von *Pyrosoma atlant-*

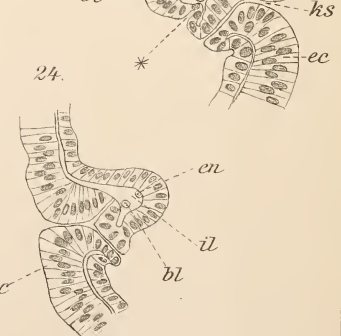
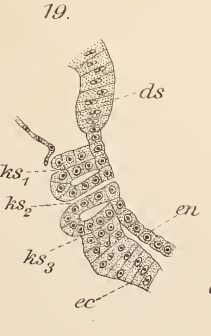
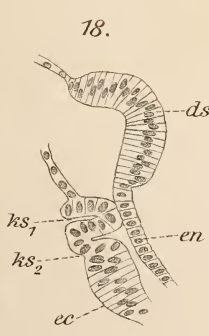
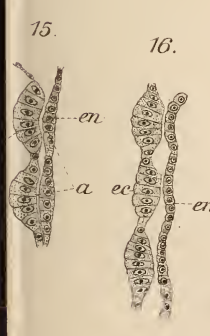
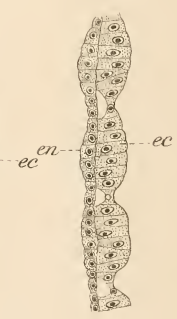
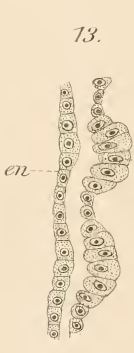
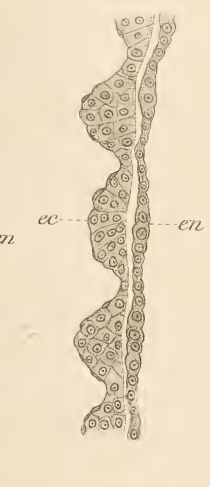
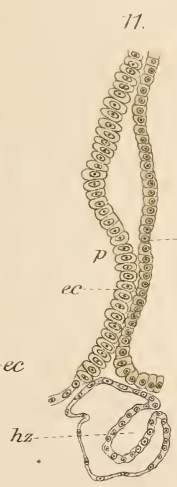
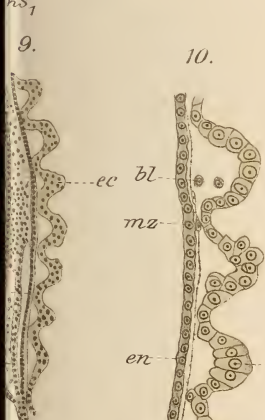
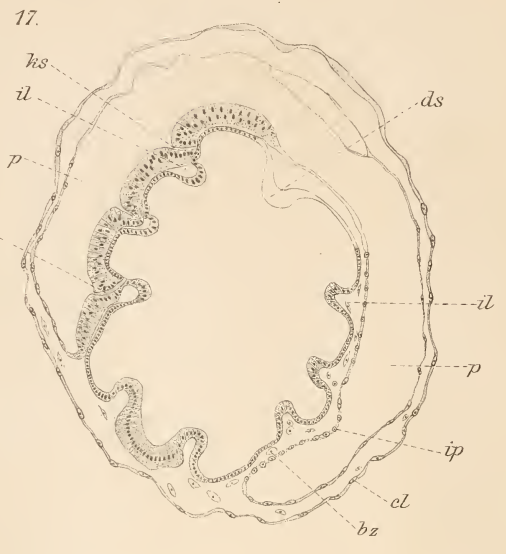
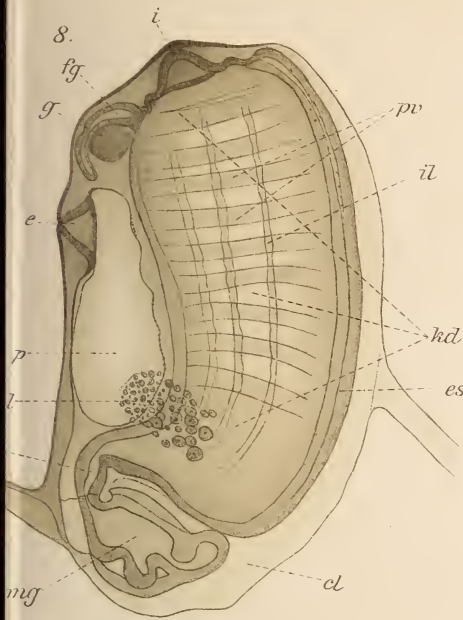
1

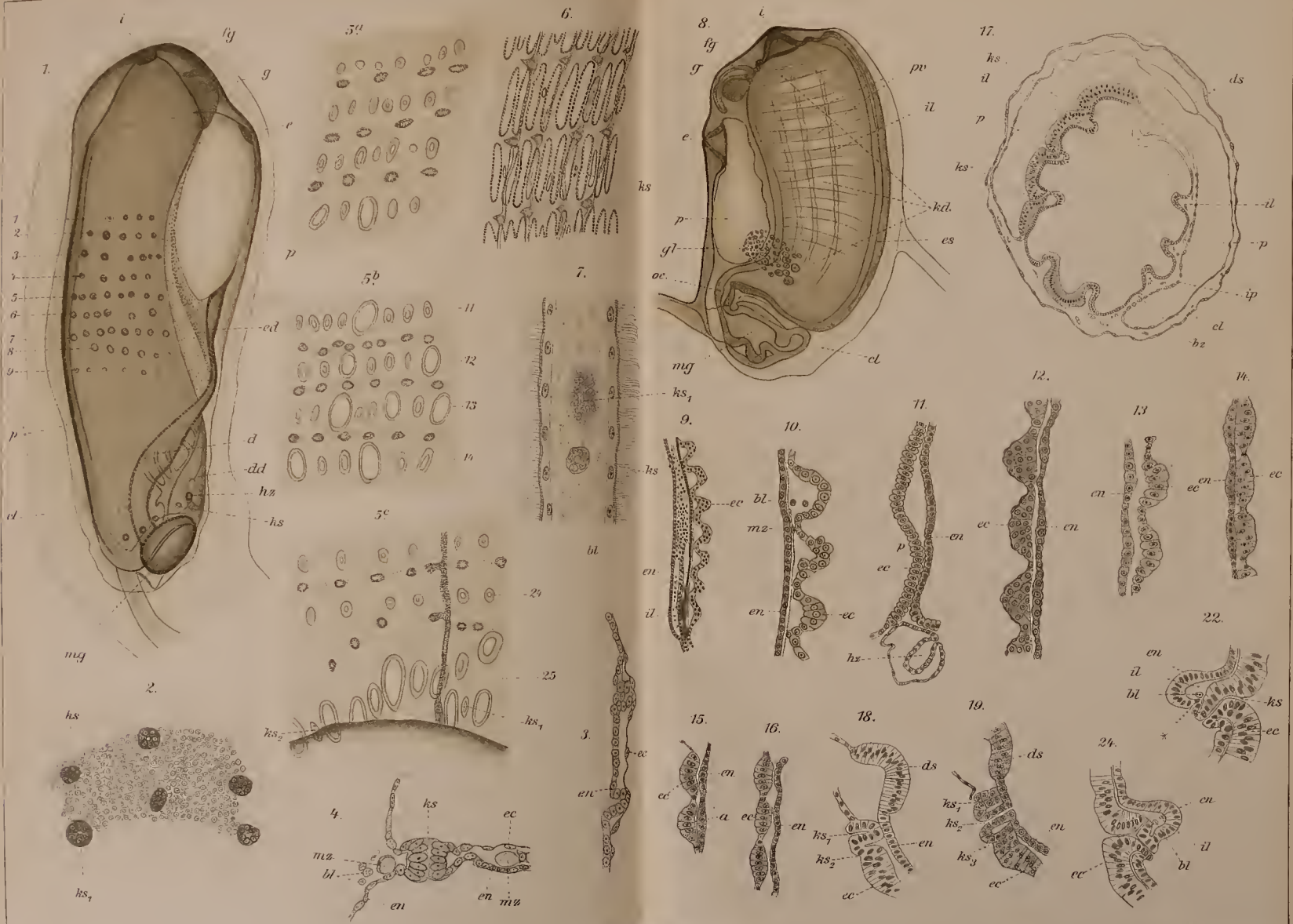
ticum Peron mit einer jungen selbständig entstandenen Spaltanlage. Ocul. 3. Obj. 5.

Fig. 40. Kiemendarmwand eines Stadiums von *Pyrosoma* mit 16 Spalten. Ocul. 2. Obj. 4.

Fig. 41. Vorderende des Kiemendarmes eines Stadiums mit 16 Kiemenspalten mit zwei jungen Spaltanlagen, die eng aneinander gedrängt liegen und von denen ks_1 die ältere, ks_2 die jüngere ist. Ocul. 2. Obj. 4.



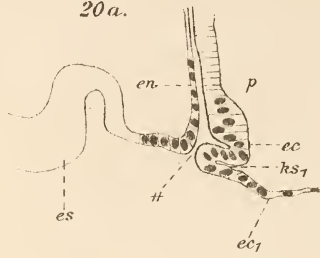




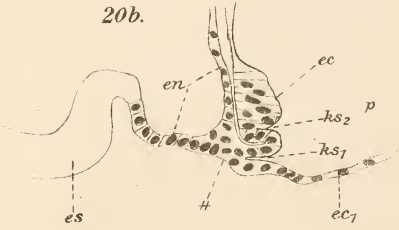
25.

26

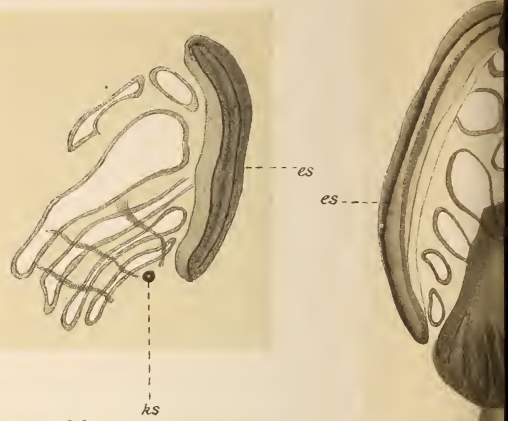
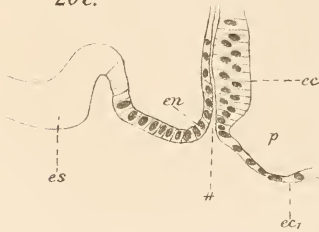
20a.



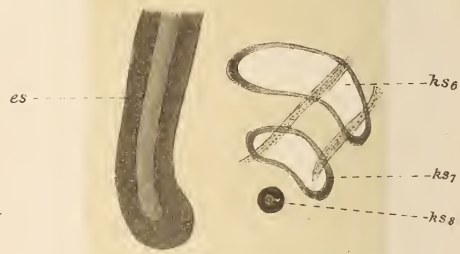
20b.



20c.

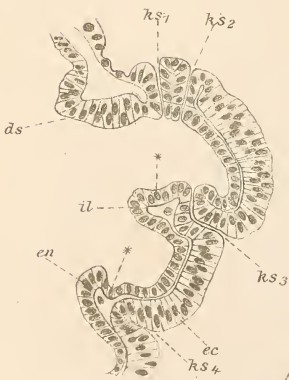


28.

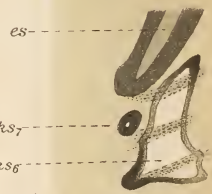
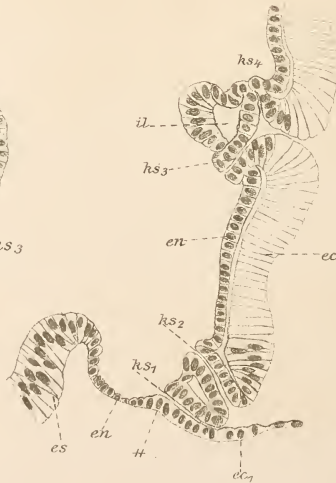


27.

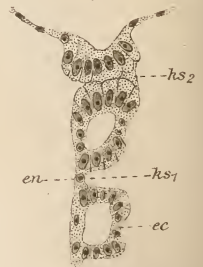
21.



23.



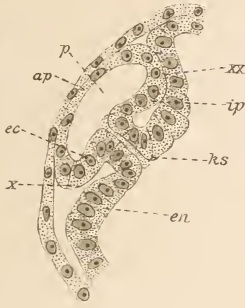
37.



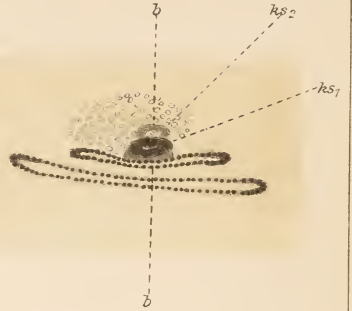
29



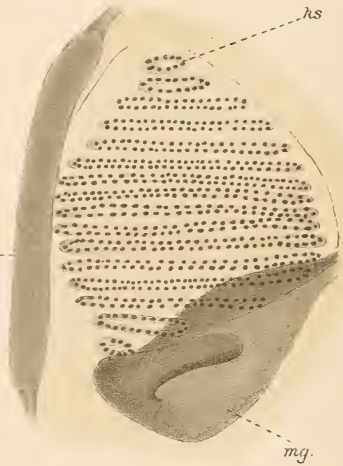
30.



41.



40



31.



32.

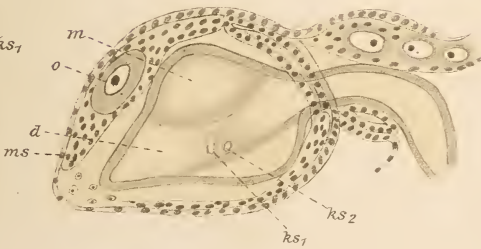


es

36.



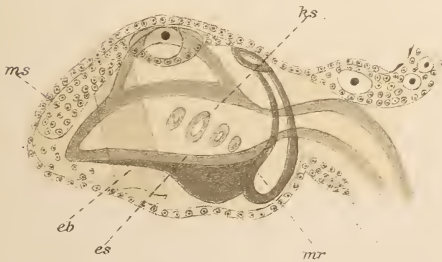
33.



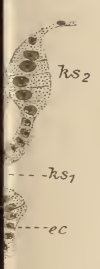
39.

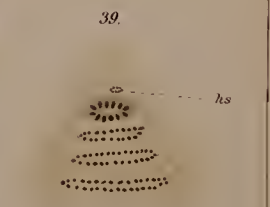
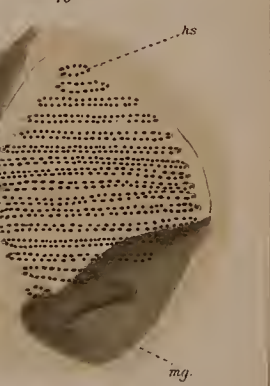
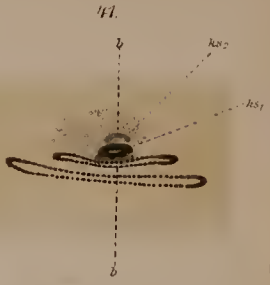
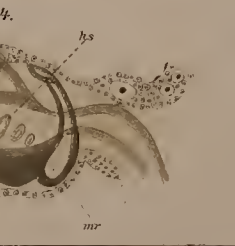
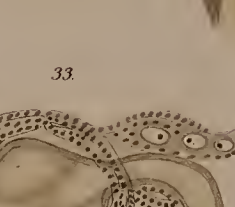
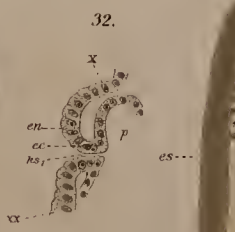
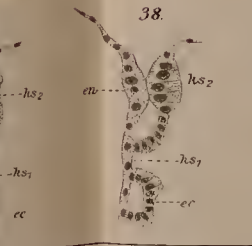
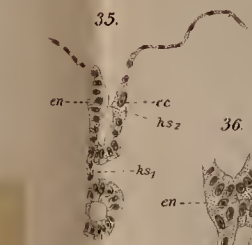
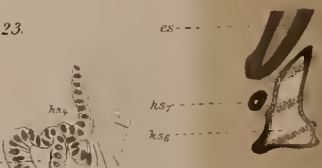
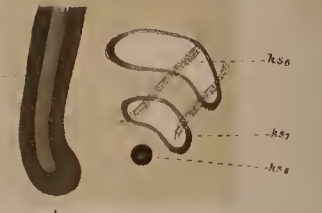
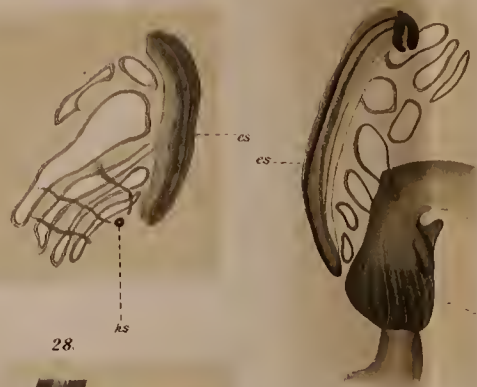
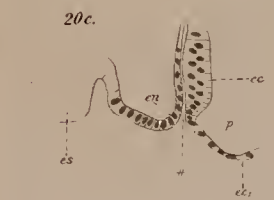
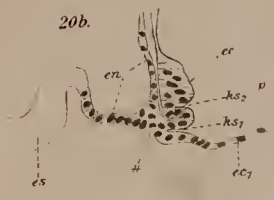


34.



38.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [86](#)

Autor(en)/Author(s): Fechner Paul

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Kiemenspaltenbildung der
Ascidien 523-556](#)