

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Muskulatur der Salpen und ihre systematische Bedeutung.

Von

Dr. R. Streiff,

Assistent am Zoologischen Institut in Gießen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

Mit Tafel 1–4 und 11 Abbildungen im Text.

Einleitung und Historisches.

Die vorliegende Arbeit verdankt ihre Entstehung einem Aufenthalt auf der Zoologischen Station in Villefranche-sur-mer von Ende März bis Anfang Juli 1906. In den Weihnachtsferien 1906/07 stellte mir die Stationsleitung in entgegenkommender Weise wieder einen Arbeitsplatz zur Verfügung, wodurch mir die Möglichkeit wurde, früher gewonnene Resultate nochmals zu prüfen. Ich spreche der Stationsleitung, besonders Herrn Dr. v. DAVIDOFF, meinen verbindlichsten Dank aus.

Bei der Diagnose der einzelnen Salpen-Arten spielt die Muskulatur die dominierende Rolle. APSTEIN¹⁾ hat in seiner neuesten Salpenarbeit eine Bestimmungstabelle der bekannten Arten gegeben; abgesehen von den Cyclosalpen, wo auch andere Organe in Betracht kommen, sind es nur die Muskeln, welche zur Feststellung der Art benutzt werden. Es handelt sich dabei lediglich um die Körpermuskulatur im engeren Sinne, deren Elemente im Gegensatz zur Muskulatur der beiden Körperöffnungen immer deutlich zu unterscheiden sind. Jedoch ist der Begriff der Körpermuskeln sowohl bei APSTEIN

1) APSTEIN, Die Salpen, in: Deutsche Südpolarexpedition 1901—1903, Vol. 9, Zool., Vol. 1, Heft 3, 1906.

als auch bei den andern Autoren, die darüber gearbeitet haben, ganz willkürlich, seine Abgrenzung gegen die Begriffe der Mund- und Cloakenmuskulatur nur rein oberflächlich, nicht nach einer für alle Salpen geltenden Regel konstruiert. So ist es möglich, daß APSTEIN und die andern Autoren bei einigen Salpen Muskeln zur Körpermuskulatur zählen, welche sie bei andern nicht berücksichtigen, wie sich das aus der spätern Darstellung ergeben wird. Der Versuch einer Homologisierung der 3 Muskelgruppen bei den verschiedenen Salpen ist nicht gemacht worden, was zum Teil damit zusammenhängt, daß die Muskulatur der beiden Körperöffnungen eine sehr kümmerliche, vor allen Dingen nicht analytische Bearbeitung erfahren hat. Die Abbildungen zeigen gewöhnlich nur das, was man von außen sieht, ohne auch darin vollständig zu sein; auch LAHILLE¹⁾, der eine genauere Abbildung der Mundmuskulatur von *Salpa confederata* gibt, läßt die morphologisch gesonderten Elemente nicht hervortreten. Meines Wissens ist LEUCKART²⁾, welcher keine speziellen Abbildungen gibt, der einzige, der darauf hinweist, daß wir es an beiden Öffnungen mit zwei Systemen von Sphincteren zu tun haben, einem äußern und einem innern. Diese Anschauung entspricht durchaus den Tatsachen. Alle andern Autoren (VOGT³⁾, APSTEIN u. A.) beschreiben die Muskulatur der Leibesöffnungen als eine, vielfach gespaltene und verzweigte Muskelmasse, es sei denn, daß die Muskulatur der Mundöffnung in besonderer Weise ausgebildet (bzw. rückgebildet) ist, wie bei *S. zonaria*, deren genauer anatomischer Bau seinerzeit von ESCHRICHT⁴⁾ studiert worden ist. Er beschreibt 2 Muskeln der Mundöffnung, welche er auch mit Namen belegt. BROOKS⁵⁾ gibt eine ganz gute Abbildung und Beschreibung der Mundmuskulatur eines Embryos von *Salpa pinnata*. Doch sind sie beide nicht vollständig, die Zusammengehörigkeit der einzelnen Teile ist nicht erkannt, da dies auch nur auf vergleichend anatomischem Wege

1) LAHILLE, F., Recherches sur les Tuniciers, Thèses (Paris), Toulouse 1890.

2) LEUCKART, R., Zoologische Untersuchungen, Heft 2, Salpen und Verwandte, Gießen 1854.

3) VOGT, C., Recherches sur les animaux inférieurs de la méditerranée, Mém. 2. Sur les Tuniciers nageants de la Mer de Nice.

4) ESCHRICHT, DAN., Anatomisk-physiologiske Undersøgelser over Salperne, in: Dansk. Vid. Selsk., naturv. math. Aft., Vol. 8. Kopenhagen 1841.

5) BROOKS, W. K., The genus *Salpa*, in: Mem. biol. Lab. John Hopkins Univ., Vol. 2, 1893.

möglich ist. Wie wichtig es ist, eine präzise Scheidung der 3 Muskelgruppen des Salpenkörpers vorzunehmen, um eine Basis für die Homologisierung der Muskeln bei den verschiedenen Arten zu gewinnen, ist besonders ersichtlich bei aberranten Formen, wie es z. B. die Proles gregata von *S. virgula* ist. In den Auseinandersetzungen über die Bedeutung der einzelnen Muskeln dieser Form herrscht bis auf den heutigen Tag die größte Konfusion. Die Muskeln der Salpen sind nur in ihren topographischen Beziehungen zueinander zu systematischen Zwecken beschrieben worden, nicht in ihren Beziehungen zu andern Organen, was aber notwendig ist, wenn man konstante Anhaltspunkte für die Scheidung der 3 erwähnten Muskelgruppen erhalten will.

Die folgende Arbeit hat sich neben dieser Frage ganz besonders eine eingehende Beschreibung der Mund- und Cloakenmuskulatur zur Aufgabe gestellt. Ursprünglich beabsichtigte ich, im Zusammenhang mit der Muskulatur eine Bearbeitung des Mantels und seiner Differenzierungen ¹⁾ zu geben, doch habe ich mir das für später vorbehalten.

Die Untersuchungen haben mehrfach Veranlassung zu systematischen Erwägungen gegeben, welche dazu führten, den bestehenden Gruppierungen innerhalb des Genus *Salpa* weitere Stützen zu verleihen, andererseits einige Formen, deren Stellung innerhalb der Gattung unklar ist, in nähere verwandtschaftliche Beziehungen zu bringen. Es sei eine kurze Übersicht über die Geschichte der Salpensystematik vorausgeschickt im Anschluß an die Darstellung, welche APSTEIN ²⁾ in seiner Bearbeitung der Salpen der Planktonexpedition (1894) gibt.

Die von FORSKÅL ³⁾ im Jahre 1775 begründete Gattung *Salpa* wurde 1827 von BLAINVILLE ⁴⁾ in die beiden Untergattungen *Cyclosalpa* und *Salpa* geteilt, was im Laufe der Zeit immer anerkannt

1) Unter den Differenzierungen des Mantels verstehe ich außer den Fortsätzen und Zacken auch die bekannten Längsrippen und Kanten, die bei einigen Salpen sehr scharf hervortreten. In neuerer Zeit hat namentlich BROOKS (l. c.) auf sie hingewiesen und sie bei mehreren Salpen als „ridges“ erwähnt.

2) APSTEIN, Die Thaliacea der Planktonexpedition, B. Verteilung der Salpen, in: *Ergebn. Planktonexped.*, Vol. 2, E. a. B. 1894.

3) FORSKÅL, PETRUS, *Descriptiones animalium, quae in itinere orientali observavit*, 1775.

4) BLAINVILLE, in: *Dictionnaire des Sciences naturelles*, Vol. 47, 1827.

worden ist. Ein weiterer Eingriff in das System wurde von LAHILLE¹⁾ gemacht, indem er die Untergattung *Salpa* in 4 Untergattungen, *Salpa*, *Thalia*, *Pegae* und *Jasis*, auflöste. HERDMAN²⁾ schließt sich ihm in seiner Bearbeitung der Challenger-Salpen an. APSTEIN³⁾ unterwirft sein System mit Recht einer scharfen Kritik, da die Einteilung fast nur auf das Verhalten des Embryos Bezug nimmt und daher Salpen miteinander vereinigt, deren nahe Zusammengehörigkeit auf jeden Fall in Frage zu stellen ist. Er erkennt nur eine der 4 Untergattungen an, nämlich *Salpa* i. e. S., welche „eine natürliche Gruppe bildet“, die auch schon seinerzeit von TRAUSTEDT⁴⁾ als „*cylindrica*-Gruppe“ bezeichnet wird, er begründet auch seinerseits die Berechtigung dieser Gruppe durch Aufzählung der gemeinsamen Merkmale ihrer Vertreter. Dagegen bestreitet er mit sachlichen Belegen die Natürlichkeit und Selbständigkeit der 3 andern Untergattungen und kommt schließlich dazu, daß vorderhand kein Bedürfnis für eine Spaltung der Untergattung *Salpa* vorliege. Damit gelangte die Salpensystematik auf den toten Punkt. In seinen spätern Arbeiten hat APSTEIN die *cylindrica*-Gruppe nicht mehr erwähnt und nur die Untergattungen *Cyclosalpa* und *Salpa* unterschieden.

Aus dieser kurzen Übersicht greife ich das Feststehende heraus. Die Berechtigung der Untergattung *Cyclosalpa* bedarf, wie gesagt, keiner Erörterung. Meine Untersuchungen zeigen weitere gemeinsame Charaktere der in dieser Untergattung vereinigten Salpen. Dasselbe gilt von der Gruppe innerhalb der Untergattung *Salpa*, der *Salpa* i. e. S. LAHILLE, bzw. der „*cylindrica*-Gruppe“ TRAUSTEDT, die auch APSTEIN sanktioniert hat. Ich halte diese Gruppe unbedingt aufrecht und stelle sie — ich nehme damit die systematischen Ergebnisse vorweg, was auch zur Erleichterung der Darstellung geschieht — einer andern Gruppe von Salpen der Untergattung *Salpa* gegenüber, deren Zusammengehörigkeit auf Grund mannigfacher gemeinsamer Merkmale als glaubhaft erscheint. Zur „*cylindrica*-Gruppe“ vereinigt TRAUSTEDT *Salpa cylindrica*, *fusiformis*, *maxima* und *punctata*. Diese Formen, mit Ausnahme von *S. cylindrica*, sind

1) LAHILLE, l. c.

2) HERDMAN, Report upon the Tunicata, in: Report sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 27.

3) s. vor. Seite, Anm. 2.

4) TRAUSTEDT, Spolia atlantica. Bidrag til Kundskab om Salperne, in: Vidensk. Selsk. Skr. (6), nat. math. Afd., Vol. 2, Kopenhagen 1885.

von mir untersucht worden. Ihnen stelle ich gegenüber als 2. Gruppe der Untergattung *Salpa* 3 ebenfalls von mir untersuchte Arten, nämlich *S. mucronata*, *confoederata* und *zonaria*. Damit vereinige ich zu einer Gruppe die 3 Untergattungen von LAHILLE: *Thalia*, *Pegaea* und *Jusis*, deren bestbekannte Vertreter die genannten 3 Salpen sind. Ich bin aber weit entfernt davon, auch alle andern nach dem LAHILLE'schen System zu diesen Untergattungen gehörenden Salpen ebenfalls zu meiner neugebildeten Gruppe zuzuzählen. Ich komme darauf noch zurück. Es entstand die Frage, ob die beiden Gruppen der Untergattung *Salpa* nicht den Wert von Untergattungen, gleich dem der Untergattung *Cyclosalpa*, haben könnten, wobei der „*cylindrica*-Gruppe“ der Name LAHILLE's: *Salpa* i. e. S. zufallen müßte. Die Frage ist durchaus diskutabel, wie ich später zeigen werde. Ich sehe jedoch in dieser Arbeit von der Aufstellung von Untergattungen ab, einmal, weil mir nicht alle bekannten Salpen-Arten zur Untersuchung vorlagen, dann auch, weil ich den alten guteingebürgerten Namen *Salpa* für die betreffenden Arten (z. B. *mucronata*) nicht umändern wollte. Zur leichtern Unterscheidung für den Lauf der Darstellung möchte ich aber für die Gruppen an sich Bezeichnungen einführen, und die 1. Gruppe („*cylindrica*-Gruppe“) die Polymyarier, die 2. die Oligomyarier nennen, was nur zu bedeuten hat, daß die eine Gruppe mehr, die andere weniger Muskeln besitzt. Ich bin mir völlig dessen bewußt, daß einzelne Unterschiede zwischen den Salpen meiner Gruppe der Oligomyarier, auf die ich ausdrücklich hinweisen werde, recht bedeutend sind, so daß man manchmal im Zweifel sein könnte, ob ihr Zusammenschluß gegenüber der LAHILLE'schen Trennung auf die Dauer standhalten könnte, doch muß man andererseits sagen, daß gerade sehr charakteristische Eigenschaften, welche diese Salpen vor allen andern auszeichnen, unbedingt ihre Vereinigung den andern gegenüber erfordern.

Im Folgenden gebe ich das Verzeichnis der von mir in der solitären wie auch in der gregaten Form untersuchten, in der Bucht von Villefranche vorkommenden Arten; sie sind nach meiner Einteilung systematisch geordnet:

Subgenus *Cyclosalpa*:

1. *Cyclosalpa pinnata* FORSK.
2. *Cyclosalpa virguli-dolichosoma* VOGT-TODARO

Subgenus *Salpa*:

I. Gruppe Polymyarier

1. *Salpa maxima-africana* FORSK.

2. *Salpa fusiformis-runcinata* CUVIER-CHAMISSO
3. *Salpa punctata* FORSK.-VOGT

II. Gruppe Oligomyarier

1. *Salpa mucronata-democratica* FORSK.
2. *Salpa confederata-scutigera* FORSK.
3. *Salpa zonaria-cordiformis* PALLAS-QUOY et GAIMARD.

Nach dem Beispiel APSTEIN's bzw. nach den geltenden Nomenklaturgesetzen werde ich in der folgenden Darstellung nur den einen, in der Liste voranstehenden Speciesnamen anführen.¹⁾

Allgemeine Vorbemerkungen.

Bevor ich auf die allgemeinen Punkte des Verhaltens der Mund- und Cloakenmuskulatur eingehe, möchte ich einige orientierende Bemerkungen über den Bau der beiden Körperöffnungen vorausschicken. Ihre Qualifikation als systematische Merkmale haben sie bisher lediglich durch ihre terminale bzw. dorsale Lage erhalten, ohne daß dabei auf ihre morphologische Beschaffenheit eingegangen worden wäre. Diese einseitige Verwertung der topographischen Eigenschaften erweist sich nicht als fördernd, zumal in gut bestimmten Gruppen von Salpen, wie z. B. im Untergen *Cyclosalpa*, verschiedene Kombinationen vorkommen, es ist daher im Prinzip unberechtigt, wenn APSTEIN²⁾ gelegentlich auf Grund verschiedener Kombinationen in betreff der Lage der Körperöffnungen die nähere Zusammengehörigkeit von Arten bestreitet. Ganz anders wird die Sache aber, sobald sich die verschiedene Lage als ein Ausdruck morphologischer Verschiedenheit dokumentiert. In einem solchen Fall ist ihr systematischer Wert außer Zweifel. Besonders deutlich ist dies am Bau der Cloakenöffnung der von mir untersuchten Salpen zu erkennen. Es lassen sich ohne Frage 2 Typen unterscheiden: die Cloakenöffnungen nach dem 1. Typus sind alle rohrförmig, die nach dem 2. klappenförmig. Der rohrförmige Typus, als dessen Paradigma *Salpa pinnata* (vgl. Fig. 2 u. 4) in beiden Formen gelten möge, ist durchweg in der Untergattung *Cyclosalpa* und in der Gruppe der Polymyarier vertreten, während der Klappentypus — vgl. *S. zonaria*, Fig. 33 — nur bei den Oligomyariern vorkommt. Dieses Merkmal scheint mir überaus wichtig zu sein, um so wichtiger, als die Cloakenmuskulatur entsprechend den beiden verschiedenen

1) Ich habe die Namen vorangesetzt, denen die Priorität zukommt.

2) APSTEIN, l. c. (p. 4).

Bautypen der Cloake ebenfalls nach zwei sehr verschiedenen Plänen angeordnet ist. Durch eine starke Verkürzung der rohrförmigen Cloakenöffnung kann eine dorsale Lage herbeigeführt werden, wie z. B. bei *Salpa virgula* greg. (Fig. 7) oder *S. punctata* greg., doch bleibt der Rohrtypus immer bestehen, in jedem Falle durch die Muskulatur gekennzeichnet, oder es kann durch eine starke Verlängerung der Körperfortsätze eine dorsale Lage der Cloakenöffnung herbeigeführt werden, wie z. B. bei *S. fusiformis* greg., doch auch hier ist der Rohrtypus ohne weiteres kenntlich. Dagegen ist die Klappe der Oligomyarier ihrerseits als ein ganz bestimmter Mechanismus ein Typus für sich, der auch den ältern Beobachtern nicht entgangen ist: PALLAS¹⁾ nennt sie in seiner Beschreibung von *Salpa zonaria* (= *Holothurium zonarium*) eine valvula und sagt: „Anus lunatus, valvula semicirculari exactissime clausus.“ Später wurde der Name „Klappe“ von mehreren Autoren gebraucht. LEUCKART²⁾ nennt auch die vordere Öffnung Klappe. Die einzige Form unter den von mir untersuchten Oligomyariern, welche keine Klappe, sondern eine rohrförmige Cloakenöffnung besitzt, ist die solitäre Form von *Salpa confederata*, doch ist die Muskulatur nach dem Typus der Klappenöffnung angeordnet, und auch die greg.-Form ist im Besitz einer Klappe, wenngleich letztere nicht in allen Teilen ausgebildet ist. Es scheint mir diese Salpen-Art, wovon später die Rede sein wird, eine Übergangsform zwischen den Poly- und den Oligomyariern zu sein.

Zur vorläufigen Charakterisierung des Unterschiedes zwischen den beiden Typen möchte ich noch Folgendes sagen. Während bei dem rohrförmigen Cloakentypus der Körpermantel kontinuierlich ohne jegliche Abgrenzung in den Mantel des Cloakenrohres übergeht, gegen seinen Rand hin allmählich dünner werdend, ist bei dem Klappentypus stets dorsal eine Grenze in Gestalt einer queren Furche vorhanden; in dieser Furche geht die Bewegung der Klappe senkrecht zur vertikalen Körperebene wie durch ein Charnier streng geregelt vor sich. Diese Querfurche ist auch bei *S. confederata* greg. (Fig. 25 *1x*) vorhanden und am lebenden Tier immer deutlich zu beobachten, bei konservierten Exemplaren ist sie selten deutlich zu sehen, jedenfalls nicht so wie bei den beiden andern Formen der Oligomyarier. Auf die andern Bewegungsfurchen der Klappe, ver-

1) PALLAS, PET. SIM., Spicilegia zoologica, Berolini 1767—74.

2) l. c.

mittels derer eine bestimmte Führung der Bewegung, wie das beim Rohrtypus nicht der Fall ist, erzielt wird, und auf weitere Eigenschaften komme ich bei der speziellen Betrachtung zurück.

Was den Bau der Mundöffnung anbetrifft, so sind ihre Verschiedenheiten im wesentlichen durch die verschiedene Ausbildung eines Abschnitts gegeben, welchen ich als Mundsegel oder einfach als Segel bezeichnen werde. Es sind die in die Mundöffnung umgeklappten vordersten Abschnitte der Ober- resp. der Unterlippe, welche durch festes Aneinanderlegen den völligen Verschluß der Mundöffnung bedingen (vgl. z. B. Fig. 12 *os* u. *us*). Das untere, zur Unterlippe gehörige Segel ist immer vorhanden, gewöhnlich sehr stark ausgebildet, das obere kann völlig fehlen. Morphologisch ist der nach hinten, bzw. innen gerichtete Rand des Segels der vordere und überhaupt das vordere Ende des Tieres. Ob die bei den Salpen vorkommenden Mundsegelbildungen alle morphologisch gleichwertig sind, ist eine Frage, die ihre Erörterung im gegebenen Falle finden wird. Von der Umklappungsstelle an beginnt die Ober- bzw. Unterlippe, welche so weit wie die Mundmuskulatur reicht.

Wie ich bereits in der Einleitung erwähnte, hat allein LEUCKART darauf hingewiesen, daß es sich bei der Mund- und Analmuskulatur der Salpen um zwei Systeme von Sphincteren handelt. In der Tat lassen sich zwei Systeme nachweisen, sie sind bei einiger Übung leicht voneinander durch Präparation zu trennen, da sie in den meisten Fällen nicht untereinander durch Verbindungsstränge verbunden sind. Schwieriger ist die Präparation manchmal bei der Mundmuskulatur, wo die beiden Systeme im Mundwinkel dicht übereinanderliegen, während sie an der Cloakenöffnung meist schon topographisch gut getrennt sind.

Die beiden Systeme der Mundmuskulatur lassen sich auf je einen Muskel zurückführen, der in seinem obern dorsalen und in seinem untern ventralen Abschnitt unter Umständen in 2 Teilmuskeln zerfallen kann. Die dorsalen und die ventralen Teilmuskeln vereinigen sich in den meisten Fällen seitlich im Mundwinkel zu einem kurzen oft beschriebenen zügel förmigen Muskel, welchen ich das Zügelstück (des einen bzw. des andern Muskels) nennen werde. Das Zügelstück des vordern Muskels liegt seitlich immer über dem des zweiten, mit andern Worten, es ist dem Ectoderm, das zweite dem Entoderm zugekehrt.

Der leichtern Übersicht wegen gebe ich auch den beiden Mundmuskeln Namen und zwar nach ihren topographischen Beziehungen.

Der 1. Muskel gehört dem Segel an und soll Segelmuskel heißen, der 2. wegen seiner Lage auf den Lippen Lippenmuskel. Diese beiden eigentlichen Mundmuskeln finden sich bei allen untersuchten Salpen. Außer ihnen zähle ich zur Mundmuskulatur noch einen Muskel, welcher immer durch seine Lage auf dem Flimmerbogen gekennzeichnet ist. Abgesehen von einem resp. zwei Fällen endet oder verläuft er dorsal auch vor dem Ganglion. Ich nenne ihn den Bogenmuskel. Er kreuzt im Mundwinkel die Zügelstücke der beiden vordern Muskeln. Als sein Derivat betrachte ich die beiden kleinen Längsmuskeln, welche von der Oberlippe nach hinten abgehen; es läßt sich dies vergleichend anatomisch mit einiger Sicherheit feststellen. Damit hätten wir für die Mundmuskulatur 3 Muskeln, welche sich am Körper immer mit Sicherheit bestimmen und von der folgenden Körpermuskulatur scheiden lassen. Gerade der Bogenmuskel ist häufig auch von APSTEIN bei manchen Salpen als Körpermuskel mitgezählt worden, bei andern nicht, durch seine Lage auf dem Flimmerbogen ist er jedoch immer unzweideutig.

Zur Cloakenmuskulatur zähle ich ebenfalls 3 Muskeln, die ich als 1., 2. und 3. Cloakenmuskel bezeichnen werde. Der 2. u. 3. Muskel entsprechen dem Lippen- bzw. Segelmuskel der Mundöffnung, denn der letzte Cloakenmuskel, der 3., ist bei den Formen mit der klappenförmigen Cloakenöffnung auf eine Bildung beschränkt, die man auch hier sehr gut als Segel bezeichnen kann, da sie ganz in derselben Weise wie bei der Mundöffnung funktioniert. Der 3. Muskel zerfällt bei den Cyclosalpen und Polymyariern dorsal und ventral in eine große Anzahl von dünnen Teilmuskeln. Die dorsalen Teilmuskeln vereinigen sich in den meisten Fällen zu einem Zügelstück. Bei den Oligomyariern ist die Zahl der Teilmuskeln eine viel geringere, der Muskel zeigt in seiner Ausbildung einen ganz bestimmten Typus, der sich trotz mannigfacher Abweichungen doch immer wieder erkennen läßt. Der 2. Cloakenmuskel stellt in der Mehrzahl der Fälle einen einfachen Muskelring dar, der seitlich einen Knick nach vorn oder ein Zügelstück haben kann. Hin und wieder zerfällt er auch in Teilmuskeln. Bei den Oligomyariern kommen Besonderheiten in seiner Ausbildung vor.

Der 2. und 3. Cloakenmuskel ließen sich verhältnismäßig recht leicht bei den verschiedenen Salpen-Arten homologisieren, um so schwieriger war die allgemein gültige Feststellung des 1. Muskels. Zunächst dachte ich nicht an die Existenz eines solchen, es lag mir nur daran, eine widerspruchslöse Scheidung der Körpermuskulatur

von der Cloakenmuskulatur zu finden, d. h. für den letzten Körpermuskel eine Beziehung zu einem bei allen Formen konstanten anatomischen Merkmal zu finden. Eine solche war für die untersuchten Cyclosalpen und Polymyariier gegeben durch die konstante Insertion des vor dem 2. Cloakenmuskel gelegenen Muskels: sie liegt immer hinter dem Nucleus bzw. hinter dem Magen (Cyclosalpen), während der weiter nach vorn folgende zu beiden Seiten des Nucleus bzw. des Magens inseriert. Bei den Oligomyariern ist ein solcher Muskel nicht vorhanden, der letzte Körpermuskel inseriert zu beiden Seiten des Nucleus, nur bei der gregaten Form von *Salpa confederata* ist auch der in Frage kommende Muskel da. Vergleichend anatomische Überlegungen lassen es aber, wie mir scheint, mit recht viel Sicherheit annehmen, daß dieser Muskel hier bis zum völligen Schwund reduziert ist, was insofern nicht verwunderlich wäre, als die Klappeneinrichtung zum Verschluß der Cloake dank ihrer präzisen Funktionsfähigkeit einer stärker ausgebildeten Cloakenmuskulatur entbehren kann. Ferner kommt der Umstand hinzu, daß ich bei Embryonen von *Salpa confederata*, welche in der solitären Form im erwachsenen Zustande diesen Muskel nicht besitzt, seine Spuren ganz deutlich nachweisen konnte. Auch aus dem Verhalten der andern Salpen-Gruppen läßt sich Stützmaterial für diese Anschauung finden. Am stärksten ist der Muskel bei den Cyclosalpen ausgebildet, ebensogut bei den solitären Formen der Polymyariier, während er bei den gregaten Formen bedeutend schwächer entwickelt und speziell bei *S. punctata* sehr stark reduziert ist. Eine endgültige Entscheidung kann diese Frage nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Muskulatur der betreffenden Salpen erhalten. Die vorhandenen entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten über Salpen sind zu allgemein gehalten, in speziellem Fragen der Muskelbildung zu oberflächlich, als daß man daraus Schlüsse ziehen könnte.

Daß ich diesen Muskel als 1. Cloakenmuskel bezeichne und der Cloakenmuskulatur zuzähle, geschieht auf Grund der Beobachtungen, die man an jungen Kettensalpen und Embryonen machen kann, insbesondere an solchen von *Salpa pinnata*. Schon LEUCKART u. A. (Brooks) weisen darauf hin, daß bei Embryonen die beiden Körperöffnungen dorsal sehr nahe aneinander gerückt sind, jedenfalls bedeutend näher stehen als bei den erwachsenen Tieren; sie gleichen darin den Ascidien. Je älter die Embryonen werden, desto mehr rücken die Öffnungen auseinander, auf einem Stadium aber, wo die

Muskelreifen schon distinkt ausgebildet sind, liegt die Cloakenöffnung noch völlig dorsal, das Cloakenrohr, welches bei der erwachsenen Form gerade gestreckt ist, ist dort rechtwinklig nach oben gebogen (vgl. Fig. 3 u. 4). Der in Frage kommende Muskel grenzt die Basis des kegelförmigen Cloakenrohrs kreisförmig ab, er verläuft den andern Cloakenmuskeln parallel und stellt den proximalsten Teil des cloacalen Sphincters dar, als den man ihn unbefangenerweise unbedingt anerkennen muß. Im Schlußkapitel komme ich noch hierauf zurück bei einer kurzen Besprechung der Homologien der Muskulatur der Salpen mit derjenigen anderer Tunicaten, worauf auch LAHILLE seinerzeit eingegangen ist.

Der Vorteil, den die genaue Feststellung der 3 Mundmuskeln und der 3 Cloakenmuskeln bietet, wird sich aus der folgenden speziellen Bearbeitung der einzelnen Salpen ergeben.

Spezieller Teil.

Untergenus *Cyclosalpa*.

Salpa pinnata sol.

(Fig. 1 u. 2.)

Der leichtern Darstellung wegen möchte ich die obern dorsalen Halbringe der beiden ersten aufeinander folgenden Mundmuskeln, des Segel- und des Lippenmuskels, mit *A* und *B* bezeichnen, die untern ventralen mit *a* und *b*. Im Falle, wenn sich einer der Halbringe verdoppelt, bezeichne ich den distalen Teilmuskel mit *A1*, den proximalen mit *A2* etc. Diese Bezeichnungen sind auch in allen Abbildungen angewandt worden. Bei den symmetrischen Salpen werde ich natürlich nur die eine Körperhälfte beschreiben.

Die Oberlippe von *Salpa pinnata* hat kein eingeklapptes Segel, während das Segel der Unterlippe weit in das Innere der Mundöffnung hineinragt, dementsprechend ist der dorsale Halbring des Segelmuskels schwach, der ventrale dagegen sehr stark entwickelt. Der dorsale Halbring erreicht den Mundwinkel nicht, verbindet sich daher auch nicht mit dem ventralen zu einem gemeinsamen Zügelstück, sondern endet bereits auf der Oberlippe. Er besteht aus 2, manchmal 3 sehr schmalen Teilmuskeln, welche den äußersten vordern Rand der Oberlippe einnehmen, einen Teil der Oberlippe, der jedenfalls der Segelpartie der andern Salpen entspricht, bei den Cyclo-

salpen aber nicht eingeklappt ist. Der ventrale Abschnitt des Segelmuskels zerfällt in die 2 kräftigen Teilmuskeln *a1* und *a2*, welche sich im Mundwinkel zum Zügelstück (*za*) vereinigen. Das Zügelstück wendet sich unter einem kleinen Winkel nach oben und reicht nach hinten bis an den 1. Körpermuskel.

Der Lippenmuskel ist dorsal stärker ausgebildet als ventral. Er besteht dorsal aus den beiden gleichstarken Teilmuskeln *B1* und *B2*, welche seitlich über dem Mundwinkel zusammenfließen und sich im Mundwinkel mit dem nur einteiligen ventralen Halbring zum gemeinsamen Zügelstück vereinigen, welches, wie bereits in der Einleitung angedeutet wurde, nach innen von dem Zügelstück des Segelmuskels liegt. Genau genommen bildet das Zügelstück des Lippenmuskels keine Vereinigung seiner beiden Halbringe, sondern es ist eine Fortsetzung des ventralen, während der dorsale an dessen Rand ansetzt; die Fasern des dorsalen laufen demnach senkrecht zu denen des ventralen. Dieses Zügelstück wendet sich in seinem weitem Verlauf nach unten und reicht ebenfalls bis zum 1. Körpermuskel.

Der Bogenmuskel kreuzt die beiden beschriebenen Mundmuskeln im Mundwinkel, er ist dabei unter den beiden andern, also ganz nach innen gelegen. Nach unten tritt er bis in die Nähe des Endostyls, während er nach oben zu nicht die dorsale Medianlinie erreicht, sondern früher in der Region zwischen Hypophyse und Ganglion endet. Kurz vor seinem Ende gibt er den Muskel *c* ab, welcher nach vorn bis beinahe an den Muskel *B2* heranreicht. Diesen Muskel *c* erachte ich dem kleinen Längsmuskel homolog, welcher sich auf jeder Seite der Oberlippe bei fast allen Salpen findet. Sie sind sehr bekannt. LEUCKART¹⁾ erwähnt sie und nennt sie die Levatoren der Oberlippe. Daß sie ein Derivat des Bogenmuskels sind, wie ich im allgemeinen Teil erwähnte, schließe ich aus ihrem Zusammenhang mit ihm bei allen Formen der Cyclosalpen und außerdem bei *Salpa confoederata*.

Der Bogenmuskel von *S. pinnata* wird von APSTEIN nicht zur Körpermuskulatur gerechnet, während er ihr die beiden ersten Cloakenmuskeln zuzählt, was insofern verständlich ist, als sie in ihrer Breite den Körpermuskeln wenig nachstehen. Ich werde bei den Cyclosalpen die APSTEIN'schen Bestimmungen der Körpermuskeln angeben, um für das, was ich in der Einleitung darüber gesagt habe,

1) LEUCKART, l. c.

die tatsächlichen Belege zu geben. Es wird die willkürliche Bestimmung der Körpermuskeln hier besonders klar.

Der 1. Cloakenmuskel (Fig. 1) qualifiziert sich durch seine Insertion hinter dem Magen, zu den Seiten der bei den Cyclosalpen vorhandenen beiden Blinddärme. Dorsal nähert er sich dem letzten Körpermuskel. Seitlich hat er einen Knick in der Richtung nach hinten. Der 2. Cloakenmuskel hat seitlich eine Ausbuchtung nach vorn, mit der er den 1. berührt. Der 3. Cloakenmuskel besteht aus einer beträchtlichen Anzahl sehr feiner Teilmuskeln. Er ist bei der solitären Form insofern von besonderm Interesse, als er nur eine Andeutung von der Bildung eines Ziegelstücks zeigt (vgl. Abbildung) und damit, abgesehen von der gregaten Form dieser Salpe, wo auch die Andeutung davon fehlt, den primitivsten Zustand dieses Muskels allen andern von mir untersuchten Salpen gegenüber charakterisiert. Eine Scheidung der Teilmuskeln in dorsale und ventrale Abschnitte wie bei den andern Salpen ist nicht vorhanden.

Zwischen den beschriebenen Mund- und Cloakenmuskeln liegen 6 Körpermuskeln, eine Zahl, welche, wie ich vorausgreifend bemerken will, für alle solitären Cyclosalpen charakteristisch ist. Ihre Form und ihr Verlauf ist bekannt, außerdem aus der Figur ersichtlich. Dorsal sind sie unterbrochen; die dorsalen Enden zeigen hin und wieder, wie ich bei einigen Exemplaren beobachten konnte, eine kurze Spaltung; in einem Falle waren die beiden ersten Muskeln dorsal auf der linken Seite verschmolzen. Erwähnen möchte ich noch, daß BROOKS¹⁾ von der unzweifelhaften Homologie der Muskeln bei den solitären Formen der Cyclosalpen spricht.

1) BROOKS, The homologies of the muscles of the subgenus *Cyclosalpa*, in: Johns Hopkins Univ. Circular. Notes from the biol. Labor. New series. 1907, No. 3. Whole No. 195.

Da BROOKS in dieser vorläufigen Mitteilung die Muskeln von *Salpa pinnata* bezeichnet, z. T. auch die Mundmuskeln, so gebe ich zur Verständigung eine kleine vergleichende Tabelle seiner und meiner Bezeichnungen:

1	= B2 + b	5 + 6 = 1	12 = 1. Cloakenm.
2	= c	7 — 11 = 2 — 6	13 = 2. „
3 + 4	= C		

Salpa pinnata greg.

(Fig. 3 u. 4.)

Die Mundmuskulatur zeigt einzelne Unterschiede gegenüber der solitären Form. Der Segelmuskel ist ebenso gestaltet, bis auf den Muskel *A*, der hier noch mehr reduziert ist und nur aus einem schmalen Bändchen besteht. Das Zügelstück des Lippenmuskels lehnt sich eng an die Unterseite des Zügelstücks des Segelmuskels und läuft gemeinsam mit ihm bis zum 1. Körpermuskel. Die vereinigten Muskeln *B 1* und *B 2* setzen nicht vollständig an das wie bei der solitären Form vom Muskel *b* gebildete Zügelstück, sondern ein schmaler hinterer Streifen läuft unter dem Zügelstück weiter, verschmilzt mit dem untern Teile des Bogenmuskels und reicht mit diesem bis in das Haftorgan hinein. Der obere Teil des Bogenmuskels ist wie bei der solitären Form beschaffen: mit seinem Ende berührt er den 1. Körpermuskel.

Der 1. Cloakenmuskel der gregaten Salpen-Formen hat nur bei den Cyclosalpen seine volle Selbständigkeit bewahrt, doch bildet er schon hier eine Gruppe mit den beiden letzten Körpermuskeln. Ich betone dies, weil es später von Wichtigkeit sein wird. Er ist (*X*) ebenso breit wie die Körpermuskeln und immer als 4. Körpermuskel beschrieben worden. Beim ältern Tier hat sich die ursprüngliche Lage stark verschoben. (Vgl. die beiden Abbildungen.) Der 2. Cloakenmuskel, der auch recht breit ist, hat ein ziemlich langes Zügelstück, welches an den Hinterrand des 1. stößt. Der 3. Muskel zeigt, wie erwähnt, hier das primitivste Verhalten, er ist in keiner Weise differenziert und besteht gewöhnlich aus 8 schmalen parallelen Teilmuskelchen.

Die Körpermuskulatur besteht aus 4 Muskeln, eine Zahl, welche für die gregaten Formen der Cyclosalpen ebenso charakteristisch zu sein scheint wie die Zahl 6 für die solitären. Das Verhalten der beiden ersten, welche die vordere Gruppe bilden, ist bekannt. Die beiden hintern bilden, wie gesagt, eine Gruppe mit dem 1. Cloakenmuskel. Der 3. nähert sich ihm in der dorsalen Medianlinie, stößt aber nicht mit ihm zusammen. Als 4. betrachte ich den seitlich gelegenen, nur bis zur halben Körperhöhe reichenden Muskel. Er stößt an den 1. Cloakenmuskel, ohne sich mit ihm zu verbinden, gegenüber der Stelle, an welcher das Zügelstück des 2. Cloakenmuskels herantritt. Bei der jungen Stolasalpe ist er relativ größer und den andern Körpermuskeln parallel. Er wird von den

Autoren bei der Muskelbeschreibung gewöhnlich nicht beachtet und wohl stillschweigend als abgespaltener Ast des von den Autoren als 4. Körpermuskel beschriebenen Muskels (meines 1. Cloakenmuskels) aufgefaßt. Eine Verbindung mit ihm, wie man es bei einem abgespaltenen Muskel erwarten könnte, liegt, wie gesagt, nicht vor. Aus dem Vergleich mit den Polymyariern (s. w. u.) scheint mir seine Qualifikation als 4. Körpermuskel jedoch zweifellos.

Cyclosalpa virgula sol.

(Fig. 5.)

Die Körpermuskeln gleichen denen von *S. pinnata*, ebenso stimmt die Mundmuskulatur bis auf einzelne Details mit der beschriebenen überein. Das Zügelstück des Lippenmuskels teilt sich bei manchen Exemplaren, wie bei dem abgebildeten, in 2 Äste, der obere lehnt sich an das Zügelstück des Segelmuskels und reicht mit diesem bis an den 1. Körpermuskel. Die beiden Muskeln *B 1* und *B 2* geben nach ihrer Vereinigung mit Muskel *b 1* im Mundwinkel noch ein kleines Muskelchen *b 2* ab, welches sich gleich dem bei *S. pinnata* greg. beschriebenen schmalen Muskelstreifen an den Bogenmuskel anlegt.

Die beiden ersten Cloakenmuskeln sind genau wie bei *S. pinnata* sol. gestaltet. Hier rechnet jedoch APSTEIN¹⁾ nur den 1. zur Körpermuskulatur, wodurch diese Salpe nach seiner Zählung nur 7 Muskeln gegen 8 bei *S. pinnata* hat. Der 3. Muskel ist hier bedeutend mehr differenziert, seine Teilmuskeln zerfallen in einen obern dorsalen und einen untern ventralen Abschnitt. Die obern Abschnitte der Teilmuskeln verbinden sich zu einem gemeinsamen Zügelstück, welches, sich nach vorn wendend, den 2. Cloakenmuskel an der Innenseite kreuzt und ventral mit dem symmetrischen Zügelstück verschmilzt.

Von den dazwischen liegenden 6 Körpermuskeln ist der 1., wie bekannt, dorsal mit dem 6., ventral mit dem 5. durch einen Längsmuskel verbunden.

Cyclosalpa virgula greg.

(Fig. 6—8.)

Diese wunderbare, außerordentlich asymmetrische Form ist bekanntlich von VOGT²⁾ im Busen von Villefranche gefunden und zu-

1) APSTEIN, l. c. (p. 1).

2) VOGT, l. c.

erst beschrieben worden. APSTEIN vervollständigt die Beschreibung und gibt eine genauere Aufstellung der asymmetrischen Muskulatur. Dabei kommt er zu recht verwickelten Resultaten und rechnet z. B. einen regulären, den Mund umfassenden Mundmuskel zur Körpermuskulatur. Mit Hilfe der in dieser Arbeit aufgestellten Grundsätze ist die Muskulatur recht leicht zu entziffern und ohne weiteres mit der von *Salpa pinnata* greg. zu homologisieren.

Die Mundmuskulatur (Fig. 6) ist entsprechend der Asymmetrie der Tiere ebenfalls asymmetrisch. APSTEIN¹⁾ weist bereits darauf hin, daß bei den asymmetrischen Kettensalpen die Tiere der einen Kettenseite denen der andern spiegelbildlich sind, daß die einen Tiere gewissermaßen nach der einen Seite hin asymmetrisch sind, die andern nach der andern. Ich bringe dies in Erinnerung, weil ich im folgenden nur das Tier der einen Kettenseite beschreiben werde; bei dem der andern Kettenseite sind die asymmetrischen Bildungen der linken Seite des beschriebenen auf der rechten Seite zu finden und umgekehrt. Ich möchte die Erscheinung als Heteroasymmetrie bezeichnen, sie ist bei den Kettensalpen in weitem Umfange zu erkennen, als APSTEIN annimmt, d. h. nicht nur bei hochgradig asymmetrischen Formen, wie *C. virgula*, *S. punctata*, *S. rostrata* und *asymmetrica*, sondern auch bei Formen, welche sich durch Fortsätze auszeichnen, wie *S. maxima*, *S. fusiformis* u. a. SARS²⁾ macht schon seinerzeit darauf aufmerksam, daß die Fortsätze bei *S. fusiformis* bald auf der einen, bald auf der andern Seite ausgebildet sind.

Der Segelmuskel unterscheidet sich von den beschriebenen Formen dadurch, daß der Muskel A stärker ausgebildet ist und sich seitlich verlängert, um an der Bildung des Zügelstücks teilzunehmen. Auf der rechten Seite verbindet sich das Zügelstück des Segelmuskels mit dem obern Abschnitt des Bogenmuskels zu einem gemeinsamen Muskel (APSTEIN'S erstem Körpermuskel!), welcher bis an den 1. Körpermuskel reicht. Rechts verbindet es sich mit dem Zügelstück des Lippenmuskels. Der Lippenmuskel hat rechts sein normales Gepräge, das kurze Zügelstück lehnt sich an den untern Abschnitt des Bogenmuskels und verläuft in der Richtung nach unten; links gehen die beiden Muskeln B 1 und B 2 ihre eignen Wege: der schmalere Muskel B 1 tritt an sein rechtmäßiges Zügelstück, während B 2 sich im Mundwinkel mit dem untern Abschnitt des Bogen-

1) APSTEIN, l. c. (p. 3).

2) SARS, in: Fauna littoralis Norvegiae, Heft 1, Christiania 1846.

muskels verbindet. Der obere Abschnitt des linken Bogenmuskels ist bedeutend länger als der des rechten, er erreicht trotzdem den 1. Körpermuskel nicht. Die beiden kleinen Muskeln *c*, von denen der rechte länger ist, treten, einen Bogen beschreibend, wie gewöhnlich bis an den Muskel *B 2* heran.

Das merkwürdige Muskelbild dieser Salpe wird nicht zum mindesten dadurch hervorgerufen, daß der 1. Cloakenmuskel (Fig. 7 X) dorsal so weit nach vorn rückt, daß er an den 2. Körpermuskel stößt. Dadurch wird der 3. Körpermuskel aus der dorsalen Mediane verdrängt, ebenso der 4. Muskel, der auch bei *S. pinnata* nicht mit seinem symmetrischen Muskel dorsal zusammenstößt; der 1. Cloakenmuskel ist wie bei allen greg. Cyclosalpen ein durchaus selbständiger Muskel. Er ist hier sehr stark ausgebildet, in seiner Gestalt, von oben gesehen, ungefähr fünfeckig, die rechte Seite ist länger als die linke. Er ist wieder charakterisiert durch seine Insertion hinter der Magengegend bzw. über ihr, da sich der Darmtractus bei dieser Salpe in die Schwanzbildung auszieht.

Der 2. Cloakenmuskel zeigt ein besonderes Verhalten. Auf der linken Seite ist ein kleines Zügelstück ausgebildet, auf der rechten nicht. Der Muskel teilt sich links in 2 Äste, welche den rechten Mundwinkel umlaufen und auf der ventralen Seite links nicht das Zügelstück erreichen. Der 3. Cloakenmuskel zerfällt in eine geringe Anzahl von schwachen Teilmuskelchen, deren dorsale Abschnitte sich zu einem kurzen Zügelstück verbinden. Eine genauere Bestimmung der Teilmuskeln muß ich mir versagen, da das Material sie nicht zuließ.

Die Körpermuskulatur weist die normale Zahl von 4 Muskeln auf, von denen die beiden ersten unter sich, die beiden letzten mit dem 1. Cloakenmuskel eine Gruppe bilden. Die beiden Gruppen ihrerseits sind durch starke dorsale Verkürzung dieser Salpe, wie gesagt, bis zur innigen Berührung einander genähert. Die beiden ersten Körpermuskeln stoßen dorsal zusammen, doch nicht in der Mitte, sondern mehr rechts. Es ist dies die Stelle, welche APSTEIN¹⁾ in seiner Beschreibung als Muskelplatte (π) bezeichnet. Dem asymmetrischen Bauplan des Tieres entsprechend sind die beiden linken Muskelabschnitte länger als die rechten, die linken stoßen bei ihrer Insertion am vordern Winkel des Haftorgans zusammen und erinnern durch dieses Verhalten an *Salpa pinnata*. Links von der APSTEIN-

1) l. c. (p. 4).

schen Muskelplatte lehnt sich der 1. Cloakenmuskel an die linke Seite des 2. Körpermuskels. Bei oberflächlichem Hinsehen ist kaum eine Grenze zu finden, doch ist sie bei näherer Untersuchung festzustellen. Der linke 3. Körpermuskel lehnt sich in seinem obern Verlauf ein Stück weit eng an den 2. und tritt an den Cloakenmuskel an der Stelle, wo jener sich von diesem trennt. Der Verlauf der andern Körpermuskeln ergibt sich aus den Abbildungen. Ich hebe noch besonders hervor, daß die hintern Körpermuskeln nicht etwa abgespaltene Äste des Cloakenmuskels sind, ihre Fasern stoßen vielmehr senkrecht an die Fasern des Cloakenmuskels. Als zur Körpermuskulatur gehörig habe ich noch 2 sonderbare breite, bisher noch nicht beschriebene Muskeln auf der ventralen Seite zu erwähnen. Sie gehören zum Haftorgan, der eine erstreckt sich an seiner Vorderseite mehr nach der rechten Seite hinneigend, der andere umschließt in Form eines Halbzylinders die linke Hinterseite des Organs. Sie entsprechen, wie man wohl annehmen kann, dem Teil der Muskeln von *S. pinnata* greg., welcher sich in das Haftorgan hinein verlängert. Zu welchen Körpermuskeln der eine oder andere dieser Muskeln bei *Salpa virgula* gehört, möchte ich nicht entscheiden: von Interesse ist ihre relativ starke Breite.¹⁾

Im Folgenden möchte ich noch einmal die myologischen Merkmale der untersuchten Cyclosalpen zusammenfassen.

1) Da die APSTEIN'sche Beschreibung der Muskulatur dieser Salpe sehr kompliziert ist, bin ich nicht näher darauf eingegangen. Zur Orientierung gebe ich folgende Tabelle der APSTEIN'schen und meiner Bezeichnungen:

- α = linke Hälfte des 1. Körpermuskels + Segelmuskel mit rechtem Zügelstück
- μ = Teil des Lippenmuskels
- β = rechte Hälfte des 1. + linke des 2. Körpermuskels
- β' = unterer Teil des linken 2. Körpermuskels
- β'' = 3. linker Körpermuskel
- γ = rechte Hälfte des 2. Körpermuskels + rechte Hälfte des 1. Cloakenmuskels
- γ' = ein Teil der linken Hälfte des 1. Cloakenmuskels
- γ'' = ein Teil der linken Hälfte des 1. Cloakenmuskels + 4. linker Körpermuskel
- δ = 3. rechter Körpermuskel
- ε = 4. rechter Körpermuskel
- λ = Teil der linken Hälfte des 1. Cloakenmuskels.

Solitäre Form: Für den Segelmuskel besteht eine Reduktion im dorsalen Abschnitt und Zweiteiligkeit im ventralen, für den Lippenmuskel Zweiteiligkeit im dorsalen Abschnitt und Einfachheit im ventralen, für den Bogenmuskel Zusammenhang mit dem kleinen Muskel *c*. Körpermuskeln sind 6 vorhanden. Die ersten beiden Cloakenmuskeln sind einfach, der 3. ist nach dem rohrförmigen Cloakentypus gestaltet.

Gregate Form: Für die Mundmuskulatur gilt dasselbe (abgesehen von der stärkern Ausbildung des dorsalen Segelmuskelabschnitts bei *Cyclos. virg. greg.*). Körpermuskeln sind 4 vorhanden, davon bilden die beiden ersten eine Gruppe, während die beiden letzten mit dem 1. Cloakenmuskel zu einer Gruppe vereinigt sind. Der 1. Cloakenmuskel zeigt keinerlei Reduktion. Der 2. und 3. wie bei der solitären Form.

Außer diesen beiden beschriebenen Formen werden dem Unter-genus *Cyclosalpa* zugerechnet *Cyclosalpa affinis* und *Cyclosalpa floridana* APSTEIN (= *C. bakeri* RITTER). *Cyclosalpa affinis* schließt sich eng, auch in der Muskulatur, soweit ich das nach den Abbildungen beurteilen kann und wie das schon oft von verschiedenen Autoren hervorgehoben ist, an *C. pinnata* an, so daß ich auf eine Besprechung verzichten kann. *C. floridana* zeigt in der solitären Form den ausgesprochenen Typus von *C. virgula*. Aus der APSTEIN'schen Abbildung läßt sich die Übereinstimmung der Muskulatur mit *C. virgula* ohne Zweifel ansehen. Trotzdem gibt APSTEIN¹⁾ für diese Form 10 Muskeln an und erreicht damit das Höchstmaß für die Cyclosalpen; bei *C. pinnata* zählt er, wie gesagt, 8, bei *C. virgula* nur 7. Es hängt damit zusammen, daß er außer den eigentlichen Körpermuskeln bei *C. virgula* nur den 1. Cloakenmuskel mitrechnet, bei *C. pinnata* die beiden ersten Cloakenmuskeln, während er bei *C. floridana* außer diesen noch das Zügelstück des 3. Cloakenmuskels bzw. seinen 1. Teilmuskel und den Bogenmuskel hinzuzieht. Es ist dies ein eklatantes Beispiel dafür, wie willkürlich die Körpermuskeln der Salpen bestimmt werden können. Allerdings sagt APSTEIN in der Beschreibung, daß er nicht ganz sicher darüber sei, ob der 9. und 10. Muskel von *C. floridana* wirklich Körpermuskeln seien oder

1) l. c. (p. 1).

zur Ausströmungsöffnung gehören. APSTEIN läßt den Bogenmuskel, seinen 1. Körpermuskel, dorsal hinter dem Ganglion verlaufen, während RITTER¹⁾ ihn vor dem Ganglion einzeichnet. Ich glaube, daß RITTER wohl in dieser Beziehung recht hat. Der Muskel, der nach APSTEIN'S Beschreibung von der Einströmungsöffnung kommt und mit dem 2. Körpermuskel verschmilzt, ist nach meiner Nomenklatur das Zügelstück des Lippenmuskels. Die Muskeln der gregaten Form von *S. floridana* mit denen der beschriebenen zu homologisieren ist schwierig, da die APSTEIN'sche Abbildung zu schematisch ist. Eher ginge es nach der RITTER'schen Abbildung. Der 1. Cloakenmuskel stößt jedenfalls dorsal mit dem 3. Körpermuskel zusammen, der 4. Körpermuskel scheint sich ähnlich wie bei *C. virgula* zu verhalten. Ganz eigentümlich ist der 2. Körpermuskel gebildet, da die beiden Hälften dorsal nicht zusammentreten. Die eine Hälfte verschmilzt dorsal mit dem 1. Körpermuskel, während die zweite nur ventral mit ihm verbunden ist, sich in der Mitte der Körperseite nach hinten wendet und an den 3. Körpermuskel tritt.

Außer diesen 4 unzweifelhaften Cyclosalpen könnte man vielleicht noch eine Form zu dieser Gruppe rechnen, deren verwandtschaftliche Beziehungen unklar sind. Ich meine *Salpa rostrata*. Leider lag sie mir nicht zur Untersuchung vor, so daß ich meine Schlüsse nur nach den Abbildungen von APSTEIN ziehen kann. APSTEIN gibt die Muskulatur der Körperöffnungen nicht an. Ganz besonders scheint mir die greg. Form für eine Verwandtschaft mit *C. virgula* zu sprechen. Die asymmetrische Muskulatur ist in ihrer Anordnung der von *S. virgula* sehr ähnlich und ganz anders als z. B. bei einer andern ebenfalls asymmetrischen Salpe aus der Gruppe der Polymyarier, nämlich *Salpa punctata*. Die Vierzahl der Muskeln scheint nach der Abbildung sicher zu sein, ebenso das Zusammentreten des 1. Cloakenmuskels mit dem 2. Körpermuskel, auch scheint mir die APSTEIN'sche Muskelplatte vorhanden zu sein. Bei dem Embryo, den APSTEIN abbildet, lassen sich auch Beziehungen zu den Cyclosalpen erkennen. Die Zahl der Muskeln ist 6; APSTEIN gibt allerdings 7 an, doch ist der 7. nach meiner Einteilung der 1. Cloakenmuskel. Daß diese Salpe einen Nucleus hat, ist nicht von schwerwiegender Bedeutung, sie könnte in dieser Beziehung eine Über-

1) RITTER, The pelagic Tunicata of the San Diego Region, excepting the Larvacea, in: Univ. California Publications, Zool., Vol. 2, No. 3, p. 51—112, 1905.

gangsform sein. Auch bei *C. virgula* greg. ist eine Konzentrierung der Eingeweide vorhanden. *C. virgula* stellt aber sicher in mancher Beziehung eine Übergangsform dar, wovon später noch die Rede sein wird.

Nach dem LAHILLE'schen System müßte *S. rostrata* gemeinsam mit *S. mucronata* zur Gattung *Thalia* gehören, was APSTEIN gründlich zurückgewiesen hat. Ich gebe die Annahme, daß *Salpa rostrata* ev. zu den Cyclosalpen gehören könnte, natürlich mit Vorbehalt wieder. Erst genaue Untersuchungen der Muskulatur können die Frage klären.

Untergenus *Salpa*.

1. Gruppe: Polymyarier.

Salpa maxima sol.

(Fig. 9—11.)

Die Mundmuskulatur der solitären Formen dieser Gruppe zeigt der der Cyclosalpen gegenüber wesentliche Unterschiede. *Salpa maxima* kann sehr gut als Typus gelten. Der ventrale Abschnitt des Segelmuskels zerfällt allerdings nicht in 2 Teilmuskeln wie bei ihren Verwandten (und auch bei den Cyclosalpen), sondern er ist einfach. Der dorsale Abschnitt ist bedeutend schmaler, er verläuft auf dem schmalen oberen Segel und trifft nicht mit seinem symmetrischen Muskel in der dorsalen Medianlinie zusammen, sondern endet in eine Spitze ausgezogen viel früher. Beide Abschnitte des Segelmuskels verbinden sich zu einem gemeinsamen Zügelstück. Der Lippenmuskel besteht dorsal aus 2 Teilmuskeln, von denen Muskel *B 2* gut ausgebildet ist, während Muskel *B 1* bereits eine Reduktion zeigt, indem er dorsal, wie Muskel *A 1*, unterbrochen ist. Ventral weist er außer seinem bekannten ventralen Abschnitt noch, wie bei *C. virgula* sol., das kleine Muskelchen *b 2* auf, welches dem Flimmerbogen bzw. dem Bogenmuskel parallel läuft. Das Zügelstück des Lippenmuskels ist auf ganz andere Weise gebildet, als wir es bis jetzt kennen gelernt haben. Der vordere Rand des Muskels hat sich im Mundwinkel nach außen umgeklappt und in der Richtung nach hinten zum Zügelstück verlängert (vgl. Fig. 9 *zb*), der Muskel selbst liegt also unter seinem Zügelstück; die morphologische Innenseite des Zügelstücks, welche eine Fortsetzung der Innenseite des Muskels ist, ist nach außen gekehrt. Der Bogenmuskel ist relativ kurz und breit, mit dem kleinen Muskel *c* hängt er nicht zusammen.

Der 1. Cloakenmuskel unterscheidet sich kaum von den Körpermuskeln, er ist nur wenig schmaler. Er inseriert hinter dem Nucleus in der Nähe zweier sonderbarer knopfförmiger Verdickungen, welche nur bei *S. maxima* sol. vorhanden sind (Fig. 11 *Fs*). MEYEN¹⁾ hielt sie seinerzeit für Ovarien; dieser Irrtum wurde von APSTEIN berichtigt. Der 2. Cloakenmuskel (Fig. 10) ist bedeutend schmaler, seitlich ist er in der Richtung nach vorn geknickt und läuft in ein kurzes Zügelstück aus. Der 3. Cloakenmuskel ist ähnlich wie bei *C. virgula* sol. gebildet. Die Zahl der Teilmuskeln beträgt 14—16, die vordern sind breiter, nach hinten werden sie allmählich schmaler. Die obern dorsalen Teilmuskeln vereinigen sich zu einem Zügelstück, welches an der Innenseite des 2. Cloakenmuskels vorübergeht. Die ventralen Teilmuskeln sind parallel und den dorsalen überlagert, wie das aus der Abbildung hervorgeht. Der kleine Muskel α (vgl. Abbildung) findet sich mit großer Regelmäßigkeit; er stellt wahrscheinlich ein abgetrenntes Stück vom Zügelstück dar.

Die Zahl der dazwischenliegenden Körpermuskeln beträgt gewöhnlich 8; hin und wieder finden sich auch 9, wie dies auch von andern Autoren angegeben wird, wobei dann meistens 2 Muskeln durch Anastomosen miteinander verbunden sind. Die Muskeln sind parallel, manchmal nähern sich die 3 ersten Muskeln ein wenig in der dorsalen Medianlinie, besonders nahe rückt der 1. an den 2. heran. Alle Muskeln sind als Halbringe nur auf die obere Seite des Körpers beschränkt.

Salpa maxima greg.

(Fig. 12—14.)

Die 3 Mundmuskeln sind im Mundwinkel anders gelagert als bei der solitären Form: Das Zügelstück des Segelmuskels liegt wie dort über dem des Lippenmuskels, der Bogenmuskel dagegen kreuzt die beiden Zügelstücke nicht an der Innenseite, sondern läuft an der Außenseite über sie hinweg, eine Anordnung, welche sich nur bei den gregaten Formen der Polymyarier trifft. Der Segelmuskel ist dorsal ebenso wie bei der solitären Form beschaffen, ventral teilt er sich in 2 Teilmuskeln. Durch die Verbindung des dorsalen und ventralen Abschnitts zu einem Zügelstück zeigt er dieselben Verhältnisse wie

1) MEYEN, Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise um die Erde, 1. Abt., Über die Salpen, in: Nova Acta Acad. Leop. Carol., Vol. 16, 1832.

S. virgula greg. Der Lippenmuskel ist anders gestaltet als bei der solitären Form, das durch Umklappung entstandene Zügelstück fehlt. Das hier vorhandene Zügelstück ist sehr schmal, es stellt eine Verlängerung des dorsalen Muskelabschnitts dar. Morphologisch gleichwertig ist dieses Zügelstück vielleicht dem kleinen Muskel *b2* der solitären Form. Der Muskel *B1* ist hier dorsal nicht unterbrochen, doch ist insofern ebenfalls der Anfang einer Reduktion vorhanden, als er bedeutend schmaler ist als Muskel *B2*, während bei den Cyclosalpen beide Teilmuskeln gleichstark entwickelt sind. Der Bogenmuskel ist länger und schmaler als bei der sol. Form, am untern Ende teilt er sich in 2 kurze Äste, von denen sich der eine in der Richtung nach vorn wendet.

Den 1. Cloakenmuskel bespreche ich im Zusammenhang mit der Körpermuskulatur. Der 2. und 3. verhalten sich ebenso wie bei der sol. Form, sie sind nur schwächer entwickelt (Fig. 13). Der 2. hat auch den seitlichen Knick, jedoch kein Zügelstück. Der 3. besteht aus weniger Teilmuskeln, dagegen ist sein Zügelstück länger und verläuft gerade nach vorn.

Die Körpermuskeln sind ebenso wie bei den Cyclosalpen und wie fast bei allen gregaten Formen der bekannten Salpen-Arten in 2 deutlich voneinander geschiedenen Gruppen angeordnet. Der ersten Gruppe gehören in der für die Polymyarier charakteristischen Weise 4 Muskeln an, welche sich in der dorsalen Medianlinie aneinanderlegen. Genauer gesagt, legen sich nur Muskel 2 und 3 aneinander, während Muskel 1 und 2 einerseits und 3 und 4 andererseits miteinander verschmelzen. Man kann die beiden Muskelpaare als je einen sich zu beiden Seiten der dorsalen Mittellinie in 2 Äste gabelnden Muskel auffassen. Es läßt sich dann diese Muskelgruppe direkt auf die 1. Körpermuskelgruppe der Cyclosalpen zurückführen. Dasselbe gilt auch ohne weiteres von der 2. Muskelgruppe, zu der sich genau wie bei den Cyclosalpen die beiden letzten Körpermuskeln und der 1. Cloakenmuskel vereinigen. Der Unterschied besteht darin, daß der 1. Cloakenmuskel hier seine Selbständigkeit verloren hat, er hat gewissermaßen die Rolle mit dem letzten Körpermuskel getauscht und erscheint auf seine Kosten reduziert. Denn während jener bis zur dorsalen Medianlinie vordringt (vgl. Cyclosalpen), bleibt dieser als selbständiger Muskel auf die untere Seitenhälfte des Körpers beschränkt. Der 5. Körpermuskel ist von der Medianebene zunächst nach vorn gerichtet, biegt dann erst gerade nach unten, der 6. Muskel läuft von der Mittellinie gerade nach unten. Seitlich teilt er sich

in einen vordern, seine eigne Fortsetzung bildenden, und einen hintern Ast, welcher den 1. Cloakenmuskel vorstellt. Der eine Ast des 6. Muskels und zwar auf der Seite, wo sich der hintere Fortsatz der Salpe befindet, ist ventral ein kleines Stück weit unterbrochen. Dadurch entsteht ein kleines isoliertes, vor dem Nucleus gelegenes Muskelstückchen, welches für *S. maxima* greg. und *S. fusiformis* greg. charakteristisch ist (vgl. Textfig. E u. G 6v). Es kann, wie angedeutet wurde, ebenso wie der hintere Fortsatz bald rechts, bald links gelegen sein dank der Heteroasymmetrie dieser Salpe.

Der hintere Ast des 6. Muskels, der 1. Cloakenmuskel, ist dorsal mit ihm verschmolzen, doch ist die Verschmelzungslinie oft deutlich erkennbar. Als 1. Cloakenmuskel dokumentiert sich dieser Muskel unzweideutig durch seine Insertion hinter bzw. über dem Nucleus, an der ventralen Basis des Cloakenrohres.

Salpa fusiformis sol.

(Fig. 15.)

Über diese Salpe kann ich mich recht kurz fassen, da die Muskulatur im großen und ganzen fast völlig mit der von *S. maxima* übereinstimmt. Die Cloakenöffnung zeigt insofern eine kleine Abweichung vom richtigen Rohrtypus, als sie bedeutend verkürzt ist und nicht wie bei *S. maxima* über den Nucleus hinwegreicht. Sie ist dorsoventral abgeplattet, man könnte von einer Ober- und einer Unterlippe sprechen. Der dorsale Rand hat median eine kleine Einkerbung. Entsprechend dieser Gestaltung ist auch die Muskulatur der Cloakenöffnung besonders differenziert. Der ganze Apparat der Cloakenöffnung läßt eine Andeutung des Typus erkennen, wie wir ihn bei den Oligomyariern kennen lernen werden.

Der Segelmuskel ist ventral in 2 Teilmuskeln gespalten, ebenso wie bei der greg. Form von *S. maxima* oder wie bei den Cyclosalpen. Der Lippenmuskel ist ganz so beschaffen wie bei *S. maxima* sol., auch hier findet sich ein sekundäres übergeklapptes Zügelstück.

Der 1. Cloakenmuskel, der von den Autoren wie bei *S. maxima* stets zur Körpermuskulatur gerechnet wird, da er sich in der Größe auch gar nicht von ihnen unterscheidet, rückt in der Medianlinie bis zur Berührung mit dem letzten Körpermuskel vor. Der 2. Cloakenmuskel ist seitlich in der Richtung nach vorn geknickt, er hat kein Zügelstück, wohl aber die erste Andeutung eines solchen, da die Muskelfasern des ventralen Abschnittes nicht kontinuierlich in den

dorsalen übergehen, sondern senkrecht zu ihnen stehen, wie das aus der Abbildung (Fig. 15) ersichtlich ist. Der obere dorsale Abschnitt des 3. Cloakenmuskels, dessen Zügelstück den vorigen an der Knickstelle von innen kreuzt und neben dem Ende des 1. Cloakenmuskels zur Insertion kommt, zerfällt in ungefähr 10 Teilmuskeln. Die erwähnte Eigenart besteht darin, daß die beiden ersten Teilmuskeln die folgenden an Breite bedeutend übertreffen, der 1. ist sogar breiter als der davor gelegene 2. Cloakenmuskel. Ferner zeigen einige der folgenden mediane Schleifenbildungen, wie das auch bei den Oligomyariern vorkommt. Wie bei *Salpa maxima* sol. ist auch hier ein kleines Muskelchen α vorhanden.

Die Körpermuskeln sind auch in der Achtzahl vorhanden. Die Annäherung der 3 ersten Muskeln, welche bei *Salpa maxima* sol. hin und wieder schwach angedeutet ist, ist hier stets bis zur völligen Berührung durchgeführt.

Salpa fusiformis greg.

Die Muskulatur der Mund- und Cloakenöffnung ist ebenso beschaffen wie bei *Salpa maxima* greg. Kleine Unterschiede zeigen sich im Verhalten des Bogenmuskels auf der dorsalen Seite, er ist hier länger und läuft in seinem hintern Abschnitt der Längsachse des Körpers nahezu parallel. Der letzte Cloakenmuskel hat ein paar Teilmuskeln weniger.

Die Zahl und die Gruppierung der Körpermuskeln ist genau dieselbe. Als wichtiges diagnostisches Merkmal zur Unterscheidung von *S. maxima* und *fusiformis*, auch für den ungeübten Beobachter, ist das seitliche Zusammentreten des 4. und 5. Körpermuskels bekannt. Die beiden ersten und der 3. und 4. Körpermuskel hängen auch hier so eng zusammen, daß man sie als je 2 Äste eines Muskels auffassen kann. Die Verbindung des 2. und 3. Muskels dorsal ist hier inniger als bei *S. maxima*.

Erwähnen möchte ich noch, daß APSTEIN den Verlauf des 1. Cloakenmuskels bei *S. fusiformis*, *maxima* und einigen andern typischen Polymyariern in seinen Abbildungen immer richtig angibt.

Salpa punctata sol.

(Fig. 16—18.)

Wer diese Salpe nur in konservierten Individuen gesehen hat, kann sich schwer einen Begriff von der zarten hellbläulichen Farbe

ihres Mantels und der schönen gefälligen Form ihres Körpers machen. Ich habe sie leider nur ein einziges Mal lebend zur Untersuchung bekommen, es war ein prächtiges ausgewachsenes Exemplar: gleichzeitig wurde mir eine Kette mit reifen Embryonen gebracht. Sowohl an dem ausgewachsenen Tier als auch an den freigewordenen relativ großen, etwa $2\frac{1}{2}$ cm langen Embryonen konnte ich die außerordentliche Geschicklichkeit und Schnelligkeit, mit der sich diese Tiere bewegen, beobachten. Bei jeder Kontraktion der stark entwickelten Muskulatur schießen sie geradezu durch das Wasser. Die charakteristische Körperform dieser Salpe, welche eine Verengung des Körperquerschnittes vor der Cloakenöffnung aufweist (Fig. 16), wie das schon Vogt¹⁾ bei einem abgebildeten Embryo gut wiedergibt, begünstigt jedenfalls die Schnelligkeit beim Schwimmen. Der Versuch, den ich machte, das erwachsene Exemplar in Chromessigsäure zu konservieren, mißlang vollständig, der Körper schrumpfte zu einem Klumpen zusammen. Ein anderes erwachsenes Exemplar, welches mir Herr Dr. DAVIDOFF in liebenswürdiger Weise überließ, war in Formol konserviert worden und hatte die Form ganz gut erhalten. Die Embryonen ließen sich in Chromessigsäure leidlich konservieren, sehr gut in FLEMMING'scher Lösung.

Das Cloakenrohr dieser Salpe ist wie bei *S. fusiformis* dorso-ventral abgeplattet, aber nicht verkürzt, sondern es ragt wie bei *S. maxima* über den Nucleus hinaus.

In der allgemeinen Beschaffenheit der Muskulatur nimmt diese Salpe eine Sonderstellung in ihrer Gruppe ein. Die Muskeln sind nicht ventral unterbrochen, sondern umgeben als geschlossene Ringe den Körper. Sie zeichnen sich außerdem durch ihre große Breite aus; die Intermuscularräume sind daher sehr schmal.

Die Mundmuskeln sind auch breiter. In der Abbildung (Fig. 17) habe ich die Mundmuskulatur eines eben freigewordenen Embryos wiedergegeben. Der dorsale Abschnitt des Segelmuskels verhält sich abweichend, indem er nicht vom Zügelstück ausgeht; er wendet sich nicht zum Mundwinkel, sondern geht am Rande bleibend direkt vom obern Segel in das untere über und verbindet sich hier durch Anastomosen mit dem vordern Ast des wie bei *S. fusiformis* gespaltenen ventralen Teil des Segelmuskels. Der Lippenmuskel hat das für die solitären Formen der Polymyarier charakteristische sekundär gebildete Zügelstück, welches hier eine

1) l. c.

einzig dastehende Ausbildung erfahren hat: es ist enorm verlängert. Am Vorderrand des 1. Körpermuskels teilt es sich in 2 Äste: der obere (Fig. 16 *abo*) kreuzt die Körpermuskeln an der Innenseite und endet am Hinterrand des 7. Körpermuskels, der untere läuft mehr ventralwärts und ebenfalls an der Innenseite der Körpermuskeln bis zum Hinterrand des 3. APSTEIN¹⁾ hat diese Muskeln beschrieben und abgebildet. Der Muskel *b 2*, welcher bei den beschriebenen Polymyariern als kleines Muskelchen ausgebildet war, ist hier mit dem untern Teil des Bogenmuskels zu einem breiten Muskel verschmolzen, welcher ventral nicht unterbrochen ist. Der obere Teil des Bogenmuskels ist auch abweichend gestaltet, er verschmälert sich medianwärts, lehnt sich an den 1. Körpermuskel und ist in der dorsalen Mitte ebenfalls nicht unterbrochen. Der Bogenmuskel bildet also bei dieser Salpe gleich den Körpermuskeln einen geschlossenen Reifen. Der Bogenmuskel verläuft dorsal direkt hinter dem Ganglion: es ist das einer von den Fällen, welche ich in der Einleitung andeutete. Der Muskel *c* ist beim erwachsenen Tier relativ lang und breit, er reicht bis zum Vorderrande des Muskels *B 2*.

Die Cloakenmuskulatur weist einzelne Unterschiede auf, welche jedoch nicht wesentlicher Natur sind. Der 1. Cloakenmuskel tritt wie bei *S. fusiformis* dorsal in der Mediane an den letzten Körpermuskel heran. Wie die Körpermuskeln ist er ventral nicht unterbrochen. Seitlich ist er in der Richtung nach hinten ausgebuchtet, fast bis zur Berührung mit dem folgenden Muskel. Der 2. Cloakenmuskel rückt dorsal in der Mediane auch nach vorn, recht nahe an den 1. heran, ventral teilt er sich in 2 Teilmuskeln *y 1* und *y 2* (Fig. 18), einen vordern breitem und einen hintern viel schmäleren, ein Verhalten, das wir bei einigen Oligomyariern wiederfinden werden. Das Zügelstück des 3. Muskels ist relativ sehr breit, es kreuzt die beiden vorhergehenden Muskeln an der Innenseite. Die beiden symmetrischen Zügelstücke inserieren auf der ventralen Medianlinie nicht getrennt, sondern laufen direkt hinter dem Nucleus vor dem 1. Cloakenmuskel ineinander über. Die beiden vordern dorsalen Teilmuskeln sind wie bei *S. fusiformis* breiter als die folgenden, die hintern zeigen median den Anfang einer Differenzierung. Anders, als wir es kennen gelernt haben, verhalten sich die Teil-

1) APSTEIN, Die Salpen der deutschen Tiefseeexpedition, in: Wiss. Ergebn. der deutschen Tiefseeexpedition auf d. Dampfer Valdivia 1898—99, Vol. 12, Lief. 3, 1906.

muskeln der ventralen Hälfte. Sie kreuzen auch hier das Zügelstück an der Außenseite, enden aber dann nicht frei, sondern gehen in die dorsalen Teilmuskeln über, wie es auf der Abbildung wiedergegeben ist.

Die Zahl der Körpermuskeln ist wie bei den beiden beschriebenen Formen 8. APSTEIN gibt 10 an. Er rechnet hier auch den Bogenmuskel zur Körpermuskulatur, während er bei *S. maxima* und *S. fusiformis* nur den 1. Cloakenmuskel dazu zählt.

Salpa punctata greg.

(Fig. 19—21.)

Diese Salpe gehört zu den hochgradig asymmetrischen Formen, dementsprechend ist auch die Heteroasymmetrie sehr deutlich. In der Ausbildung der Muskulatur schließt sie sich vollkommen dem Typus der beschriebenen Polymyarier an. Im Folgenden soll ein Tier der linken Kettenseite beschrieben werden, welches sich dadurch auszeichnet, daß die Muskulatur des vordern Körperendes links verkürzt und rechts verlängert, am hintern Körperende dagegen rechts verkürzt und links verlängert ist. Besonders klar treten diese Verhältnisse beim Bogenmuskel einerseits und beim letzten Körpermuskel andererseits zutage. Beim Tier der rechten Kettenseite liegt das spiegelbildliche Verhalten vor. Die dorsal liegende Mundöffnung ist schief. Die Cloakenöffnung ist rohrförmig. Der obere Rand der Öffnung hat median einen kleinen Vorsprung.

Was das allgemeine Verhalten der Muskulatur anbetrifft, so zeigen die Muskelreifen in ihrem Bau eine Eigentümlichkeit, welche ich sonst bei keiner Salpe gefunden habe. Schon bei schwacher Vergrößerung unter der Lupe sieht man, daß jeder Muskelreifen aus einem dunklern mittlern breiten Streifen besteht, man könnte ihn als Markstreifen bezeichnen; auf jeder Seite befindet sich noch ein schmaler heller Streifen, ein Rindenstreifen. Den feinem Bau dieser verschiedenartigen den Muskel zusammensetzenden Elemente habe ich nicht untersucht.

Die Mundmuskulatur stimmt in ihrem allgemeinen Verhalten ganz mit dem überein, wie wir es bei den beiden vorhergehenden Arten kennen gelernt haben. Der Bogenmuskel ist, wie gesagt, auf der rechten Seite stärker entwickelt als auf der linken, er ist länger und bedeutend breiter, namentlich auf der ventralen Körperhälfte.

Der 2. Cloakenmuskel — den 1. bespreche ich wieder im Zu-

sammenhang mit den Körpermuskeln — ist ein einfacher Ring. Der 3. Cloakenmuskel (Fig. 19) ist bedeutend komplizierter als bei den gregaten Formen der beiden beschriebenen Salpen, er ist ähnlich differenziert wie bei der solitären Form dieser Salpe und der *Salpa fusiformis*. Von dem gemeinsamen Zügelstück gehen dorsal 5 Teilmuskeln ab, von denen die beiden ersten nach vorn, die 3 andern nach hinten gerichtet sind, der vorderste bildet eine halbkreisförmige Schleife nach vorn, der distalste eine kleine Schleife nach hinten, welche sich in den Vorsprung des Randes der Öffnung hineinstreckt. Ventral geht von dem Zügelstück nur ein Teilmuskel ab. Außer diesen Teilmuskeln kommen noch 3 hinzu, welche ununterbrochene Ringe bilden und nicht mit dem Zügelstück in Zusammenhang stehen. Ihr Verlauf ist aus der Zeichnung zu ersehen.

Zur Körpermuskulatur gehören 6 Muskeln, von denen einerseits die 4 ersten dorsal genähert sind, andererseits stoßen der 5. und 6. zusammen. Es bilden also dieselben Muskeln Gruppen wie bei den andern Polymyariern, doch ist der Verlauf im einzelnen hier anders. Die beiden ersten Muskeln sind dorsal in der Mitte und auf der ganzen linken Seite miteinander vereinigt und setzen sich links ventral recht weit nach vorn an. Ihre Ausdehnung von der dorsalen Medianlinie bis zum ventralen Ansatz ist viel kürzer als auf der rechten Seite. Rechts von der dorsalen Medianlinie teilen sich die beiden Muskeln, der 1. inseriert ventral auf der rechten Seite weiter nach hinten als auf der linken Seite, der 2. ist enorm verlängert und reicht ventral auf die linke Seite hinüber, seine Insertion ist sehr weit nach hinten versetzt in den Inter-muscularraum zwischen dem 5. und 6. Körpermuskel der linken Seite. Die beiden folgenden Muskeln berühren sich weder untereinander noch mit dem 2. Körpermuskel, doch ist die Entfernung zwischen diesen Muskeln eine geringere als zwischen dem 4. und 5. Die beiden Hälften des 3. und 4. Muskels sind ungefähr gleichlang, während beim 5. die linke Seite länger wird. Extrem wird dieses Verhältnis beim 6. Muskel, welcher auf der rechten Seite sehr lang ist, auf der linken Seite dagegen besitzt er kaum die Hälfte seiner Länge auf der rechten. Die Anlehnung des 6. Muskels an den 5. geschieht in besonderer Weise. Dorsal in der Mitte lehnt sich nur der hintere hellere Streifen (vgl. oben) eng an den 5. Muskel an, die Faserenden des dunklen mittlern Streifens und des vordern hellern treten unter einem stumpfen Winkel an ihm heran (vgl. Fig. 20 5 u. 6), die beiden Hälften des 6. Muskels sind also median

mit dem 5. nur durch den hintern hellern Streifen verbunden. Ventral inseriert die linke Muskelhälfte vor, die rechte zur Seite des Nucleus (Fig. 21 6). An den 6. Muskel bzw. an seinen hintern hellen Streifen schließt sich dorsal fest ein nur aus einem eben-solchen hellen Streifen bestehender Muskel an, welcher sich seitlich von ihm trennt und über der Nuclenspartie bzw. hinter ihr zur Insertion kommt: es ist der stark reduzierte 1. Cloakenmuskel. Zunächst hatte ich diesen Muskel übersehen und glaubte schon, daß er hier völlig fehle. Erst bei genauerer Untersuchung konnte ich ihn als ein sehr schmales, schwach lichtbrechendes Bändchen feststellen. Wie ich bereits mitteilte, fehlt der Muskel bei den Oligomyariern, bis auf eine Ausnahme; es war daher von besonderem Interesse, auch hier die starke Reduktion zu konstatieren.

Die gemeinsamen myologischen Merkmale der untersuchten Polymyarier sind die folgenden: Solitäre Form: Der Segelmuskel ist dorsal einteilig, ventral zweiteilig (bei *S. maxima* sol. einteilig). Der Lippenmuskel ist dorsal zweiteilig, ventral einteilig mit kurzem Muskel *b* 2 und sekundärem Zügelstück. Der Bogenmuskel ist vom kleinen Längsmuskel *c* getrennt. Körpermuskeln sind 8 (oder mehr) vorhanden. Die beiden ersten Cloakenmuskeln sind einfach, der 3. nach dem rohrförmigen Cloakentypus gestaltet (mit beginnender Differenzierung bei *S. fusiformis* und *punctata*). Gregate Form: Der Segelmuskel ist dorsal einfach, ventral zweiteilig. Der Lippenmuskel dorsal zweiteilig, ventral einfach, mit einfachem Zügelstück. Der Bogenmuskel ist vom Längsmuskel *c* getrennt, er liegt als äußerster Muskel den beiden andern Mundmuskeln auf. Körpermuskeln sind 6 vorhanden, die 4 ersten bilden eine Gruppe, die 2 letzten bilden zusammen mit dem 1. Cloakenmuskel eine Gruppe. Der 1. Cloakenmuskel ist nur ventral selbständig, der 2. ist einfach, der 3. nach dem rohrförmigen Cloakentypus gestaltet.

Als unzweifelhaft in diese Gruppe gehörig betrachte ich außer der erwähnten *Salpa cylindrica* (vgl. APSTEIN, TRAUSTEDT) *Salpa fusiformis* var. *echinata*, *Salpa amboinensis* und *Salpa asymmetrica*. Nach den Abbildungen von APSTEIN scheint mir darüber keine weitere Diskussion notwendig zu sein. Ferner bin ich geneigt hierher zu zählen *Salpa hexagona*, *Salpa picteti* und *Salpa tilesii*. Der

völlige Nachweis kann natürlich erst durch die Untersuchung gebracht werden, doch spricht manches, was man aus den Abbildungen erkennen kann, dafür. Bei den solitären Formen ist es vor allem die große Zahl der Körpermuskeln und die rohrförmige Cloakenöffnung, was auf eine Zugehörigkeit zu den Polymyariern hinweist. *S. amboinensis* sol. hat schon 1 oder 2 Muskeln mehr als *S. maxima*, bei *S. picteti* erreicht die Zahl ein Maximum. Ich erwähnte schon bei der Beschreibung von *S. maxima*, daß sich manchmal ein Muskel verdoppelt und daß dann die beiden Muskeln durch Anastomosen verbunden sind. Es ist genau dasselbe Bild, wie wir es bei *S. amboinensis* und *picteti* finden, wo ebenfalls oft viele Muskeln miteinander durch Anastomosen verbunden sind. Auch die Mundmuskulatur scheint, soweit sie bei APSTEIN eingezeichnet ist, mit der von *Salpa maxima* übereinzustimmen. *S. tilesii* hat ein ganz eigenartiges Muskelbild, einmal deswegen, weil die Muskeln mehrfach unterbrochen sind, dann auch, weil sie so schmal sind. Doch ist ihre Zahl sehr groß. In der Form des Hinterendes ähnelt diese Salpe der *S. punctata*; die Form der Cloakenöffnung läßt sich auf die von *S. punctata* zurückführen, denn schon dort bogen sich die beiden Seitenränder des Cloakenrohres recht weit seitlich vor, besonders die Spitzen. Denkt man sich diese Seitenränder verlängert, so kommt man zu den beiden Fortsätzen der *S. tilesii*, im übrigen hat sie den ausgesprochenen rohrförmigen Cloakentypus. Das letztere gilt auch für *S. hexagona* sol. Diese Form erinnert wieder durch die sehr breiten Muskelbänder und die oft verschwindend schmalen Intermuscularräume an *S. punctata*. Die Zahl der Muskeln stimmt auch vielleicht überein, doch läßt sich das nicht genau feststellen. Die gregate Form von *Salpa hexagona* zeigt in charakteristischer Weise die bekannten 2 Muskelgruppen zu 4 bzw. 2 Körpermuskeln. Der 1. Cloakenmuskel ist bei APSTEIN leider nicht angegeben. Bei der gregaten Form der *S. tilesii* sind die Körpermuskeln auch in 2 Gruppen angeordnet. Nach der Lage des Embryos zu urteilen ist der Muskel, welchen APSTEIN als 4. angibt, der 1. Muskel der 2. hintern Gruppe, der von dem 2. Muskel dieser Gruppe sehr weit entfernt ist, den 6. Muskel (APSTEIN) halte ich daher für den 1. Cloakenmuskel, welcher hier nur in der Mitte mit dem letzten Körpermuskel verbunden wäre und sich recht bald seitlich von ihm trennen würde. Zur 1. Gruppe würden in diesem Falle nur 3 Muskeln gehören, was übrigens auch bei *S. cylindrica*, deren Zugehörigkeit zu den Poly-

myariern außer Zweifel steht, der Fall ist. Diese beiden Salpen machen damit eine Ausnahme von der für die gregaten Formen der Polymyariern aufgestellten Vierzahl in der 1. Gruppe der Körpermuskeln. Höchstwahrscheinlich gehört auch *S. magalhanica* in diese Gruppe, doch möchte ich mich nicht näher dazu äußern, da ich die Muskulatur nach den Abbildungen nicht sicher bestimmen kann. Nach dem LAHILLE'schen System müßten *S. hexagona*, *tilerii* und *magalhanica* dem Untergenus *Jasis* (mit *S. zonaria* zusammen) gezählt werden. Ich halte das, abgesehen von andern Gründen, schon deshalb für ausgeschlossen, weil sie alle in beiden Formen eine rohrförmige Cloakenöffnung besitzen.

2. Gruppe: Oligomyariern.

Salpa confederata sol.

(Fig. 23.)

Wie bereits in der Einleitung bemerkt wurde, ist diese Salpe die einzige unter den Oligomyariern, welche eine rohrförmige Cloakenöffnung besitzt, während alle andern, auch ihre gregate Form, sich durch eine wohlausgebildete Verschlubeinrichtung der Cloakenöffnung, eine Klappe, auszeichnen. Mir standen 2 Exemplare zur Verfügung. Bei dem einen konnte man am dorsalen Rand des Cloakenrohres ein eingeklapptes Segel beobachten, ähnlich wie es bei den Klappen vorkommt, beim andern fehlte diese Bildung; ich möchte daher nicht entscheiden, ob es sich beim ersten um eine normale Bildung handelte oder ob sie vielleicht durch die Konservierung entstanden war. Wie aber schon erwähnt, zeigt die Muskulatur der Cloakenöffnung unbedingte Anklänge an den Klappentypus, so daß diese Form durch die Vermischung beider Typen sehr schön als Übergangsform gelten kann.

Die Gestalt dieser Salpe ist sehr ungewöhnlich. Durch die starke bauchige Auswölbung ventral in der vordern Hälfte des Körpers, welche bei ältern Embryonen genau in derselben Weise ausgebildet ist wie beim erwachsenen Tier, hat sie etwas Ungeschicktes an sich; die im Vergleich zur Körpermasse gering und nur dorsal entwickelte Muskulatur erweckt die Vorstellung, daß sich das Tier nur mit Mühe bewegen kann, was in der Tat der Fall ist. Die Bewegung hat etwas sehr Schwerfälliges.

Die Oberlippe hat wie bei den Cyclosalpen kein eingeklapptes

Segel, während die Unterlippe, wie gewöhnlich, ein breites Segel besitzt. Die Cloakenöffnung ragt weit über den Nucleus hinweg.

Die Mundmuskulatur, welche mit der von mir abgebildeten Mundmuskulatur der gregaten Form (Fig. 23) übereinstimmt, unterscheidet sich in mehrfacher Hinsicht von der der beschriebenen Salpen-Arten. Der Segelmuskel liegt wie dort ganz nach außen. Sein Zügelstück ist schmal, ebenso der dorsale Abschnitt, welcher nicht umlaufend ist, sondern ein gutes Stück vor der Medianlinie in eine Spitze ausläuft. Der untere Abschnitt, Muskel *a*, ist nur wenig breiter. Der Form nach stimmt dieser Muskel nur mit derjenigen überein, wie wir sie für die solitäre Form von *Salpa maxima* beschrieben haben, während er bei allen andern Arten doppelt war. Der Lippenmuskel dieser Salpe und, wie wir sehen werden, auch der andern Oligomyarier zeichnet sich durch zwei Eigentümlichkeiten aus. Erstens ist der dorsale Abschnitt immer einfach, es existieren nicht, wie wir es bis jetzt kennen gelernt haben, die Muskel *B 1* und *B 2*, sondern lediglich ein Muskel *B*, welcher sich den andern Mundmuskeln gegenüber durch seine recht bedeutende Breite auszeichnet. Zweitens ist im Gegensatz dazu und zu den beschriebenen Salpen der ventrale Abschnitt hier doppelt. Der Muskel *B* verlängert sich seitlich zu einem Zügelstück, welches nach innen vom Zügelstück des Segelmuskels liegt. Im Mundwinkel geht von der vordern Seite des Muskels *B* der proximale Teilmuskel des ventralen Abschnittes, Muskel *b 2*, ab. Der distale Teilmuskel *b 1*, der dem Segelrande bzw. dem Muskel *a* zunächst gelegene, ist hier ganz selbständig, er läuft im Mundwinkel an der Außenseite vor Muskel *B* vorüber und verlängert sich in ein eignes Zügelstück, welches zwischen dem Zügelstück des Segelmuskels und dem beschriebenen des Muskels *B* liegt. Es läßt sich bei dieser Gelegenheit die Frage stellen, ob dieser Muskel nicht ebensogut ein abgetrennter Ast des Segelmuskels sein könnte, so daß wir dann in Übereinstimmung mit den meisten Polymyariern und den Cyclosalpen einen doppelten ventralen Abschnitt dieses Muskels hätten. Dagegen lassen sich aber gewichtige Gründe anführen. Erstens ist eine vollständige Trennung der beiden Teilmuskeln des ventralen Abschnittes des Segelmuskels, wo solche bei den beschriebenen Salpen vorkommen, nie vorhanden, der Abschnitt zerfällt erst immer distalwärts vom gemeinsamen Zügelstück und vom Mundwinkel, auf dem untern Segel in seine beiden Teile, andererseits haben wir bereits ein Beispiel für die völlige Abtrennung des ventralen Abschnittes des

Lippenmuskels in dem Verhalten bei der solitären Form von *Cyclosalpa virgula*. Zweitens läßt sich in der Reihe der Salpen unbedingt eine allmähliche Reduktion des Segelmuskels erkennen, wie wir noch weiter sehen werden, wofür wir auch schon bei *Salpa maxima* sol. ein Beispiel hatten; dort bestand ebenfalls nur eine Einteiligkeit des ventralen Segelmuskelabschnittes, eine Eigenschaft, welche wir als eine progressive bezeichnen müssen, wenn wir die Oligomyarier als die höchstentwickelten Formen ansehen. Ich gehe darauf noch später ein. Drittens würde sich das Verhalten des Lippenmuskels mit dem der andern Oligomyarier decken, wenn wir den in Rede stehenden Muskel ihm zuzählen. Namentlich der von der Vorderseite des Muskels *B* abgehende Muskel *b2* ist charakteristisch für die Oligomyarier. Zu bemerken ist noch, daß sich das Zügelstück des Muskels *B* bei der solitären Form in 2 Äste teilt und nicht einfach bleibt, wie es auf der Abbildung von der gregaten Form zu sehen ist. Auf diese Weise liegen 4 kleine Muskelenden übereinander.

Der Bogenmuskel reicht nach unten zu nur bis an den Mundwinkel, er hört unter den Zügelstücken auf. Er ist seiner ganzen Länge nach gespalten in einen vordern und einen hintern Muskel, welche nur durch den Flimmerbogen voneinander getrennt sind. Der vordere beschreibt einen Bogen medianwärts und nach vorn und geht direkt in den kleinen Längsmuskel *C* über, welcher seinerseits bis an den Muskel *B* heranreicht. Der direkte Zusammenhang dieser beiden Muskeln kommt, wie beschrieben wurde, stets bei den Cyclosalpen vor, sonst findet er sich außer bei dieser Salpe nicht; hier fehlt die gemeinsame nach hinten verlaufende Wurzel beider Muskeln. Der hintere Teilmuskel des Bogenmuskels reicht nur bis zur Umbiegungsstelle des vordern.

Die wichtigsten Merkmale der Cloakenmuskulatur der Oligomyarier im allgemeinen bestehen in einer bis zum völligen Schwunde gehenden Reduktion des 1. Cloakenmuskels und in einer Reduktion der Zahl der Teilmuskeln des 3. Während wir schon bei den gregaten Formen der Polymyarier im allgemeinen den 1. Cloakenmuskel gegenüber dem der Cyclosalpen als bedeutend reduziert gefunden haben, so war er besonders bei *Salpa punctata* am schwächsten ausgebildet und bestand nur aus einem schmalen Bändchen. *Salpa punctata* stellt in dieser Beziehung eine Übergangsform in dem einen Lager vor, während *S. confederata* unbedingt als solche im andern gelten kann. Beim erwachsenen solitären Tier

ist der 1. Cloakenmuskel überhaupt nicht mehr vorhanden, dagegen konnte ich ihn bei kleinen, ungefähr 1 cm langen, in der Form aber schon völlig ausgebildeten Embryonen, welche in FLEMMING'scher Lösung konserviert waren, auf Flächenpräparaten deutlich nachweisen. In der Abbildung (Fig. 22), welche die Muskulatur eines erwachsenen Individuums darstellt, habe ich die nur beim Embryo vorhandenen Muskelemente mit punktierten Linien hineingezeichnet. Der 4. Körpermuskel verlängert sich beim Embryo ventralwärts und teilt sich wie der 6. bei den gregaten Polymyariern in einen vordern und einen hintern Ast. Der vordere, der eigentliche, verlängerte 4. Körpermuskel ist sehr schwach ausgebildet und schmal, er wendet sich gegen den Nucleus, an dessen Seite er zur Insertion gelangt. Der hintere Ast, der 1. Cloakenmuskel, geht in der ventralen Mittellinie hinter dem Nucleus direkt in den symmetrischen Muskel über. Beim erwachsenen Tier fehlt, wie aus den punktierten Linien hervorgeht, der ganze untere sich teilende Abschnitt des 4. Körpermuskels. Ebenso fehlt hier eine seitliche Verbindung zwischen dem dorsalen und ventralen Abschnitt des 2. Cloakenmuskels, welche beim Embryo vorhanden ist und damit keinen Zweifel aufkommen läßt, daß die Teile zueinander gehören. Vom dorsalen Abschnitt geht von der obern hintern Seite ein kurzes Muskelendchen ($y2$) ab, in welchem wir vielleicht ein Rudiment eines 2. schmälern Teilmuskels des ventralen Abschnittes sehen können, wie wir ihn auch bei *S. punctata* sol. vorfanden. Beim Embryo verlängert sich der obere Abschnitt direkt in den untern, welcher seitlich dem Hinterrande des 1. Cloakenmuskels eng anliegt und ventral ohne Unterbrechung in den symmetrischen Muskel übergeht. Der 3. Cloakenmuskel ist recht kompliziert und infolge von Unterbrechungen seiner Teile auch nicht ohne weiteres verständlich. Sein oberer dorsaler Abschnitt zerfällt in 3 Teilmuskeln, welche ich hier wie bei den andern Oligomyariern mit $z1$, $z2$ und $z3$ bezeichnen werde. Der Muskel $z1$ bildet einen Halbkreis, welcher sich weit nach vorn vor den 2. Cloakenmuskel erstreckt. Ein Stück weit ist er unterbrochen — die beiden Enden liegen nicht in derselben Linie, sondern sind etwas gegeneinander verschoben — und geht dann sich gabelnd in den gemeinsamen Stamm der dorsalen Teilmuskeln über. Der Muskel $z2$ teilt sich in der Medianlinie, die beiden Enden biegen rechtwinklig nach vorn ab und verlängern sich dicht nebeneinander laufend ein Stück weit in der Richtung nach vorn. Der Muskel $z3$ zeigt keine Besonderheiten. Die 3 Muskeln vereinigen sich zu einem gemein-

samen Stamm, welcher schräg nach unten und vorn verläuft, eine Strecke weit unterbrochen ist und sich schließlich seinerseits mit dem 1. sehr breiten Teilmuskel des ventralen Muskelabschnittes zu einem gemeinsamen Zügelstück vereinigt, welches an der Außenseite des 2. Cloakenmuskels auf diesem zur Insertion gelangt. Der Verlauf des Zügelstücks an der Außenseite des 2. Cloakenmuskels ist charakteristisch für alle Oligomyarier, im Gegensatz zu den Cyclosalpen und den Polymyariern, wo das Zügelstück, wie beschrieben wurde, immer an der Innenseite des 2. Muskels verläuft. Diese Tatsache ist insofern interessant, als sich der distalste Muskel der Cloakenöffnung dem proximalen gegenüber bei den Oligomyariern ebenso verhält wie die gleichen Muskel der Mundöffnung, wie denn auch durch die Ausbildung des Klappenapparats bei den Oligomyariern die beiden Körperöffnungen einen deutlich analogen Aufbau zeigen. Die folgenden ventralen Teilmuskeln sind sehr schmal, der 2. ist auf die ventrale Mittelpartie beschränkt, er erreicht nicht den dorsalen Abschnitt. Die beiden folgenden Teilmuskeln treten an die dorsalen an der Stelle, wo diese zur Bildung des gemeinsamen Stammes, des dorsalen Abschnitts des Zügelstückes, zusammentreten, im Winkel der Cloakenöffnung. Der distalste ist mit dem Muskel ≈ 3 durch eine Anastomose verbunden.

Das Verhalten des 3. Cloakenmuskels bei dieser Form ist noch nicht in allen Punkten das typische für die Oligomyarier, doch läßt es sich darauf mit Leichtigkeit zurückführen. Streichen wir den 1. breiten Teilmuskel des ventralen Abschnitts sowie den 2. reduzierten und die Anastomose zwischen den distalsten, so bleiben die Teile übrig, welche den Grundbestand des 3. Cloakenmuskels bei den Oligomyariern ausmachen. Dorsal finden sich immer 3 Muskeln, die sich zwar verschieden verhalten können, von denen einer auch sekundär (oder primär?) seinerseits in mehrere Teilmuskelchen zerfallen kann, ventral finden sich dagegen immer 2 Teilmuskeln. Die große Zahl der Teilmuskeln, wie wir sie bei den Cyclosalpen und Polymyariern fanden, ist stark reduziert, vor allem ist die Zahl hier bestimmt geworden.

Die Körpermuskulatur besteht aus 4 Muskeln, von denen je 2, wie bekannt, so angeordnet sind, daß sie den Buchstaben X bilden, eine Eigentümlichkeit beider Formen dieser Salpen, welche beim Bestimmen das schnellste und sicherste Unterscheidungsmerkmal abgibt. Die Muskeln reichen seitlich sehr wenig weit, sie sind eigentlich nur auf ein schmales dorsales Feld beschränkt. Auch sind sie

relativ schmal, die Muskelmasse ist im Verhältnis zur Körpermasse sehr gering entwickelt: hierin wie in der unförmlichen Gestalt unterscheidet sich diese Salpe von allen andern, sehr wesentlich auch von denen, mit welchen ich sie auf Grund anderer wichtiger Übereinstimmung in den Eigenschaften zur Gruppe der Oligomyarier vereinigt habe.

Salpa confoederata greg.

(Fig. 23—25.)

Die Oberlippe hat, wie bei der solitären Form, kein eingeklapptes Segel. Die dorsal gelegene Kloakenöffnung zeigt unverkennbar den Typus einer Klappe, wie er für die Oligomyarier charakteristisch ist. Die Form der Klappe (Fig. 25 *Kl*) ist die eines Trapezes, dessen Basis distalwärts gerichtet ist und den Rand der Klappe bildet. Die andern 3 Seiten sind vom Körper durch flache konkave Falten (*lccF*) getrennt. In der Mitte des Trapezes, das gegen die Körperlängsachse ein wenig geneigt ist, verläuft eine konvexe Falte (*mcvF*). Ein eingeklapptes Segel ist an der Klappe nicht vorhanden. Die Bewegung dieser Klappe geschieht folgendermaßen: bei der Verengung des Körpers durch die Kontraktion der Körpermuskulatur vertiefen sich die 3 konkaven Falten, während sich die konvexe Mittelfalte erhebt. Dadurch erhebt sich auch der Rand der Klappe vom untern Rande der Cloakenöffnung, und das Atemwasser kann durch die entstehende Öffnung ausströmen. Der untere Rand der Cloakenöffnung, welcher durch die obere Partie des den Nucleus umgebenden festen und dickern Mantel gebildet wird, hat ein kurzes Segel, welches aber nicht wie bei der Mundöffnung eingeklappt ist, sondern gerade nach hinten ausgestreckt ist. Es entspricht also durchaus dem ventralen Teil des Cloakenrohres der andern Salpen, nur daß dieser hier stark verkürzt ist; in geringerem Maße war es schon bei *S. fusiformis* sol. der Fall. Auf dem Segel verläuft der ventrale Abschnitt des letzten Cloakenmuskels.

Die Mundmuskulatur habe ich schon bei Besprechung der solitären Form erledigt. Ich füge noch hinzu, daß die beiden Teilmuskel des Bogenmuskels nicht die Zügelstücke erreichen, sondern schon über ihnen enden (Fig. 23).

Der 1. Cloakenmuskel (Fig. 24) ist bei der gregaten Form auch im erwachsenen Zustande erhalten, doch ist er nicht mit dem letzten Körpermuskel verbunden, sondern endet frei unter ihm. Wir er-

kennen ihn als 1. Cloakenmuskel in gewohnter Weise daran, daß er hinter dem Nucleus bzw. über ihm zur Insertion kommt, die beiden Enden reichen nicht bis zur ventralen Medianlinie, sondern inserieren mehr seitlich unter den Winkeln der Cloakenöffnung. Der 2. Cloakenmuskel ist nur in der ventralen Körperhälfte ausgebildet, er läuft dem 1. parallel und endet ein Stück weit hinter ihm. Der 3. Cloakenmuskel entspricht ganz dem Typus, wie wir ihn bei der Beschreibung der solitären Form für die Oligomyarier erwähnt haben. Von einem gemeinsamen Zügelstück, welches hier den 2. und den 1. Cloakenmuskel an der Außenseite kreuzt, gehen dorsal 3 und ventral 2 Teilmuskeln ab. Muskel ≈ 1 ist breit, von den andern ist er durch seine mehr proximale Lage ein Stück weit entfernt, wie wir das auch bei der solitären Form gesehen haben. Die beiden andern Teilmuskeln gehen vom Zügelstück zunächst als ein Muskel ab, sie teilen sich über dem Mundwinkel und erreichen nicht die Medianlinie, sondern enden sehr bald in schmale Spitzen ausgezogen. Längs dem Rande der Klappe findet sich median noch ein kleines Muskelchen, welches jedenfalls den Rest des reduzierten medianen Abschnitts vom Muskel ≈ 3 vorstellt.

Die Körpermuskeln sind relativ breiter als bei der solitären Form, sie bilden wie dort zweimal den Buchstaben X. Sehr interessant ist eine Notiz von LAHILLE.¹⁾ Er gibt an, daß er zuweilen eine Verdoppelung des 1. Körpermuskels gefunden hat, und sagt, daß die Disposition der Körpermuskulatur dann an die von *Salpa mucronata* greg. erinnert. Ich habe die Verdoppelung nicht beobachtet. Die Körperform dieser Salpe zeigt in keiner Weise das Unförmliche der solitären Form, sie erinnert namentlich im jugendlichen Alter an *S. mucronata* sol., besonders auch im Profil.

Salpa mucronata sol.

(Fig. 26—28.)

Die Mundöffnung liegt terminal. Ober- und Unterlippe haben ein Segel. Das Verhältnis der Lippen zu den Segeln ist hier ein anderes, als wir es bis jetzt kennen gelernt haben. Während bei allen beschriebenen Salpen der Mantel der Lippen direkt in die Segel überging, diese die verlängerten, dünner werdenden Enden der Lippen darstellten, ragt hier der Mantel der Lippen über die

1) l. c.

Basis der Segel als knorplig fester Mundrand hinaus. Die Basis der Segel liegt schon im Bereich des Mundes, und sie erscheinen den Lippen gegenüber als mehr selbständige Bildungen als bei den andern Salpen (vgl. Fig. 26). Der Mundrand ist in charakteristischer Weise ausgezackt (vgl. die Abbildung von Brooks¹⁾), die Lippen, namentlich die Oberlippe, erscheinen aus einzelnen Teilen zusammengesetzt. Die Klappe hat ungefähr die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, welches mit der Spitze distalwärts gerichtet ist, eine Form (Fig. 28), welche man bei keiner andern Salpe antrifft, jedoch ohne Schwierigkeit aus der von *Salpa confederata* greg. ableiten kann. Denken wir uns, daß die Klappe, wie wir sie bei *S. confederata* kennen gelernt haben, nur im Bereich der proximalen Querfurche mit dem Körper in Verbindung geblieben ist, sich dagegen im Verlauf der seitlichen Längsfurchen vom Körper losgelöst hat, daß ferner die dort vorhandene Trapezform hier auf dem Kopf steht und zu einem mit der Spitze distalwärts gerichteten gleichschenkligen Dreieck geworden ist, so haben wir die Form der in Rede stehenden Klappe. Das Dreieck ist mit seiner Basis am Körper befestigt, um seine Basis als Achse kann das Auf- und Zuklappen nur in einer Richtung vor sich gehen. Die Klappe besitzt ein Segel, welches seitlich in die segelförmige Verlängerung des untern Randes der Cloakenöffnung übergeht. Wie bei der Mundöffnung ragt der Rand der Klappe über die Basis des Segels hinaus. Zu beiden Seiten ist die Klappe von 2 spitzen Körperfortsätzen flankiert.

Die Mundmuskulatur dieser Salpe und ihrer gregaten Form, wie wir später sehen werden, bietet zum Teil eigenartige Verhältnisse, welche sich nicht immer ganz einwandfrei deuten lassen. Der Segelmuskel ist in seinem ventralen Abschnitt doppelt, zeigt somit hierin ein Merkmal des Segelmuskels der Polymyarier und der Cyclosalpen. Ein Unterschied besteht insofern, als der vordere Teilmuskel *a 1* sich nicht mit dem andern zu einem gemeinsamen Zügelstück vereinigt, sondern, ohne überhaupt den Mundwinkel zu erreichen, frei auf dem Segel seitlich endet. Muskel *a 2* verlängert sich bis zum Mundwinkel und verbindet sich mit Muskel *a 1* zu einem gemeinsamen Zügelstück. Muskel *a* endet dorsal vor der Mediane wie bei *S. confederata*. Der Lippenmuskel ist ganz nach der Art der Oligomyarier gestaltet. Der vordere Teilmuskel des ventralen Abschnitts *b 1* ist wie bei *Salpa confederata* vollständig von den

1) BROOKS, l. c. (3 Taf.).

andern Muskelteilen getrennt, er verlängert sich seitlich in ein Zügelstück, welches so weit nach hinten reicht wie das Zügelstück des Segelmuskels, dessen unterm Rande es eng anliegt. Er ist breiter als die Teilmuskeln des Segelmuskels und als der 2. Teilmuskel des Lippenmuskels. Dieser, Muskel *b 2*, geht im Mundwinkel von der vordern Seite des dorsalen Abschnitts ab. Ich wies schon bei der Besprechung des untern Lippenmuskelabschnitts bei *S. confoderata* auf die Übereinstimmung hin, welche in dieser Beziehung bei den Oligomyariern vorhanden ist; wir finden hier in der Tat genau dieselbe Beschaffenheit: einen vom dorsalen Abschnitt getrennten breitem frei endenden distalen Muskel *b 1* und einen von dessen vorderer Seite abgehenden schmälern proximalen Muskel *b 2*. Auch der Umstand, daß der ventrale Segelmuskel hier seine Zweiteiligkeit beibehalten hat, ist geeignet, die Bedenken (vgl. oben bei *S. confoderatu*) gegen die Zugehörigkeit des Muskels *b 1* zum Lippenmuskel auszuschalten, denn mehr als 2 Teilmuskeln für die ventralen Abschnitte der ersten beiden Mundmuskeln finden sich bei keiner der beschriebenen Salpen. Der dorsale Abschnitt des Lippenmuskels, Muskel *B*, ist fast so breit wie die Körpermuskeln und zerfällt nicht in Teile. Bei oberflächlicher Untersuchung glaubt man, daß Muskel *B* sich ventralwärts bis in die Nähe des Endostyls fortsetzt, in der Tat endet er aber schon in der Nähe des Zügelstücks, im Mundwinkel; er läuft in mehrere Zacken aus, welche in die Zacken eines andern Muskels so fest hineingreifen, daß die beiden Muskeln einheitlich erscheinen. Ich halte den untern Muskel für den 1. Teilmuskel des Bogenmuskels, während ich als 2. den von den Autoren als 1. Körpermuskel angeführten betrachte (vgl. Fig. 28 C 2). Die Gründe für eine solche Auffassung sehe ich zunächst in dem Verhalten des Bogenmuskels bei der gregaten Form, wo er auch zweiteilig ist, allerdings liegen die beiden Teile dort eng aneinander, die Grenze ist aber zu erkennen, außerdem ist der vordere genau so beschaffen wie bei der solitären Form, d. h. er verbindet sich durch Zacken fest mit dem Muskel *B*, das obere Ende des 2. dagegen verlängert sich und biegt in der Richtung nach hinten ab (Fig. 29). *S. mucronata* würde in der Zweiteiligkeit des Bogenmuskels mit den andern Oligomyariern übereinstimmen, denn bei *S. zonaria* ist er auch deutlich zweiteilig, die beiden Teilmuskeln stoßen in der Mitte aneinander, sind aber dorsal und ventral getrennt. Die besondere Eigentümlichkeit der solitären Form von *S. mucronata* würde darin bestehen, daß

die beiden Teilmuskeln des Bogenmuskels recht weit voneinander getrennt sind. Der 2. Teilmuskel verläuft in seinem obern Abschnitt ein Stück weit auf dem Flimmerbogen, wodurch er sich als Bogenmuskel bestätigt. Mit seinem dorsalen Ende wendet er sich nach hinten und tritt in die Nähe des 1. Körpermuskels, so daß er den Eindruck macht, als ob er zu den Körpermuskeln gehöre. Eine noch weiter gehende Annäherung haben wir bei *Salpa punctata* sol. kennen gelernt, wo der Bogenmuskel sich an den 1. Körpermuskel anlehnte; andere Übereinstimmungen mit dieser Salpe liegen darin, daß der in Rede stehende Teilmuskel ventral nicht unterbrochen ist, ferner, daß er hinter dem Ganglion gelegen ist. Da ich ursprünglich für die topographische Bestimmung des Bogenmuskels seine Lage vor dem Ganglion und nicht seine Beziehung zum Flimmerbogen angenommen hatte, so war ich lange im Zweifel, ob der 2. Teilmuskel des Bogenmuskels bei *S. mucronata* — bei *S. punctata* sind die Verhältnisse unzweideutig — nicht der 1. Körpermuskel sein könnte, der Bogenmuskel daher nur sein 1. kurzer Teilmuskel. Die Lage hinter dem Ganglion kommt aber nicht unbedingt in Betracht, da bei beiden Formen von *S. mucronata* eine Verschiebung des Ganglions in der Richtung nach vorn eingetreten ist, ebenso bei *Salpa zonaria* greg.; es liegt ein Stück weit vor dem Punkt, wo die beiden Flimmerbogen in der dorsalen Medianlinie zusammentreffen, während es bei *S. zonaria* sol. gerade auf diesem Punkt, bei allen andern Salpen mehr oder weniger weit hinter ihm gelegen ist. Erwähnen möchte ich noch eine Abbildung eines Embryos von *S. mucronata*, welche SALENSKY¹⁾ gibt und die auch in das Lehrbuch von KORSCHULT u. HEIDER²⁾ übergegangen ist. Die Mund- und Cloakenmuskulatur ist fortgelassen worden, hinter dem Ganglion bilden 3 (s. w. u.) Muskeln die 1. Gruppe der Körpermuskulatur. Im Text sagt er leider nichts darüber, doch spricht die Figur für die Zugehörigkeit des in Rede stehenden Muskels zur Mundmuskulatur.

Die kleinen Längsmuskeln *c* sind schmale Bändchen, welche sich vorn in 2 kurze Enden gabeln.

Der 1. Cloakenmuskel fehlt vollständig, es existiert kein Muskel, welcher in der bekannten Weise hinter dem Nucleus bzw. über ihm inseriert. Einerseits ist die Körpermuskulatur vollständig bestimmt.

1) SALENSKY, W., Ueber die embryonale Entwicklungsgeschichte der Salpen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 27, 1876, tab. 15, fig. 22.

2) KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen, Spez. Teil, Heft 3, fig. 803.

der letzte Körpermuskel endet ventral vor bzw. zu den Seiten des Nucleus. andererseits sind die beiden andern Cloakenmuskeln, wie wir gleich sehen werden, in allen ihren Teilen eindeutig und außerdem durch die Lage ihres ventralen Abschnitts auf der segelförmigen Verlängerung des untern Randes der Cloakenöffnung auch topographisch bestimmt. Wir können daher nur annehmen, daß die völlige Reduktion des 1. Cloakenmuskels, ebenso, wie wir es bei ausgewachsenen Individuen von *S. confederata* sol. konstatieren konnten, auch hier eingetreten ist. Eine Ersparnis der Muskelkraft durch die Reduktion des 1. Cloakenmuskels ist in physiologischer Hinsicht, wie gesagt, verständlich, da der vorzügliche Verschlußapparat, den die Cloakenöffnung dieser Salpen in der Klappe besitzt, nur relativ geringe Kraft zur Bewegung der Klappe, nicht aber eine krampfartige Muskelwirkung zur Verengung (und gleichzeitigem Verschluß) eines zylindrischen Rohres, wie es bei den Salpen mit rohrförmiger Cloakenöffnung notwendig ist, braucht. Von großem Interesse wäre der Nachweis einer embryonalen Anlage dieses Muskels, womit die ausgesprochene Auffassung weiter begründet werden würde. Der 2. Cloakenmuskel (Fig. 27) ist ein einfacher, dorsal breiter, ventral schmalerer Ringmuskel. Das Zügelstück des 3. Muskels kreuzt den 2. seitlich an seiner Außenseite. Von dem Zügelstück gehen dorsal 3, ventral 2 Teilmuskeln ab, ganz wie bei *S. confederata* greg. Der vorderste der dorsalen Teilmuskeln ist wie dort viel breiter als die beiden andern und liegt viel weiter nach vorn. Die Muskel ≈ 2 und ≈ 3 gehören dem Segel der Klappe an, sie sind beide nicht unterbrochen. Muskel ≈ 2 ist einfach, während ≈ 3 sich jederseits vor der Mittellinie seinerseits in 3 Teilbändchen teilt, welche Schleifen bilden, ähnlich, wie wir das schon bei einigen Polymyariern kennen gelernt haben. Die beiden ventralen Teilmuskeln sind einfach, sie gehen zunächst als ein Muskel vom Zügelstück ab, teilen sich aber bald.

Die Körpermuskulatur besteht aus 5 Muskeln (vgl. oben Bogenmuskel), von denen die 3 ersten und der 4. und 5. je eine Gruppe bilden. Die Muskeln sind geschlossene Reifen: nur der 5. ist ventral unterbrochen. In der ventralen Medianlinie stoßen der 3. und 4. Muskel zusammen.

Salpa mucronata greg.

(Fig. 29 u. 30.)

Die Mundöffnung liegt recht weit dorsal, die Unterlippe springt vor, doch geht sie direkt in das untere Segel über; weder sie noch die Oberlippe bilden einen über die Segelbasis hinweg reichenden Rand in der Art, wie ich es bei der solitären Form beschrieben habe. Die Klappe ist wie bei *S. confederata* greg. gebildet, sie ist nicht sehr scharf abgesetzt und eigentlich nur am lebenden Tier deutlich zu erkennen.

Die Mundmuskulatur (Fig. 29) zeigt Abweichungen gegenüber der der solitären Form, ganz besonders durch das Vorhandensein eines überzähligen dorsalen Muskels, welcher zwischen den Muskeln *A* und *B* gelegen ist. Nach den Erfahrungen bei den andern Salpen kann man diesen Muskel nur als vordern Teilmuskel des Lippenmuskels auffassen, womit diese Salpe mehr noch als die solitäre Form, was ihre Mundmuskulatur anbetrifft, eine Vermischung der Charaktere der Polymyarier (und Cyclosalpen) und Oligomyarier aufweisen würde. Dieser Teilmuskel *B 1* verhält sich aber anders als bei den Polymyariern (und Cyclosalpen), er ist nicht mit dem hintern Teilmuskel *B 2* verbunden, sondern ganz isoliert, seine Verlängerung im Mundwinkel verläuft an der Innenseite des Zügelstücks des Segelmuskels. Ich konnte bisher nur einen Fall konstatieren, wo ebenfalls eine Trennung der beiden Teilmuskeln vorliegt. Das war an der einen Mundseite von *Cyclosalpa virgula* greg. der Fall, wo der Muskel *B 1* sich nicht mit *B 2* verbindet, sondern unabhängig von ihm an sein Zügelstück tritt (vgl. Fig. 6, Muskel *B 1* auf der rechten Seite der Zeichnung). Der dorsale Abschnitt des Segelmuskels ist median nicht unterbrochen, ventral verlängert sich auch der 1. Teilmuskel (cf. forma sol.) bis zum gemeinsamen Zügelstück. Der 2. dorsale Teilmuskel des Lippenmuskels entspricht ganz dem einteiligen dorsalen Abschnitt des Lippenmuskels der solitären Form, er endet bereits im Mundwinkel und verbindet sich in derselben Art mit dem 1. Teilmuskel des Bogenmuskels. Die beiden Teilmuskeln des ventralen Abschnitts verbinden sich zu einem sehr kurzen Zügelstück; merkwürdigerweise ist die Verbindung des Muskels *b 2* mit dem Muskel *B* verloren gegangen. Den Bogenmuskel habe ich schon bei der solitären Form besprochen. Bemerken möchte ich noch, daß bei manchen Individuen die Trennungslinie zwischen den beiden Teilmuskeln sehr deutlich zu sehen ist, während bei andern die beiden Teile nicht so scharf auseinandergehalten sind. Die beiden

kleinen Längsmuskeln sind schmal, sie reichen nach vorn über den Muskel *B 2* hinaus.

Der 1. Cloakenmuskel fehlt, die beiden andern zeigen in den Winkeln der Cloakenöffnung ein asymmetrisches Verhalten (Fig. 30). Hierin, wie auch in der Form des Körpers und in der Anordnung der Haftorgane, zeigt sich die Heteroasymmetrie der Tiere der beiden Kettenseiten. Der 2. Cloakenmuskel unterscheidet sich von dem der solitären Form dadurch, daß er ventral zweiteilig ist; er gleicht darin dem Muskel von *S. punctata* sol. Links stoßen der dorsale Muskel und die beiden ventralen Teilmuskeln ungefähr einen rechten Winkel bildend zusammen, rechts sind sie nicht vereinigt. Die beiden ventralen Teilmuskeln verlängern sich seitlich und verbinden sich mit dem vordern ventralen Teilmuskel des 3. Cloakenmuskels zu einem gemeinsamen Zügelstück, welches ein Stück weit über den 5. Körpermuskel nach vorn hin reicht. Der dorsale Muskelabschnitt vereinigt sich mit den beiden vordern dorsalen Teilmuskeln des 3. Cloakenmuskels zu einem gemeinsamen Zügelstück. Links treten die beiden letztgenannten Muskeln mit dem 1. ventralen Teilmuskel zu einem Zügelstück zusammen, welches hinter dem letzten Körpermuskel endet. Der 3. dorsale Teilmuskel und der 2. ventrale hängen nicht mit den andern zusammen, sondern stellen den obern bzw. untern Abschnitt eines Ringmuskels vor, welcher längs dem Rande der Cloakenöffnung verläuft. Wenn auch die Zahl der Teilmuskeln des 3. Cloakenmuskels dorsal und ventral mit der Zahl bei der solitären Form übereinstimmt, so zeigen sich in der Disposition doch merkliche Unterschiede. In erster Linie ist die Abtrennung des circulären distalen Muskels zu nennen, ferner die nähere Beziehung der beiden ersten dorsalen Teilmuskeln zueinander, während bei der solitären Form und bei *S. confederata* der 1. Muskel eine mehr isolierte Stellung einnahm und die beiden folgenden topographisch zusammengehörten. Die Abtrennung des distalen circulären Muskels können wir auch recht gut aus dem Verhalten bei *S. confederata* sol. ableiten. Wie erwähnt, bestand dort eine Anastomose zwischen den beiden distalsten Teilmuskeln des 3. Cloakenmuskels (Fig. 22 *ana*). Denken wir uns nun, daß diese Verbindung erhalten bleibt, dagegen die Verbindung beider Muskeln mit dem Zügelstück (*n 1*, *n 2*) aufgehoben wird, so ist der Zustand bei *S. mucronata* greg. erreicht. Diese Form leitet in der Anordnung der Teilmuskeln des 3. Cloakenmuskels, wie wir sehen werden, zu den Verhältnissen bei *S. zonaria* über.

In der Zahl der Körpermuskeln stimmen die beiden Formen dieser Salpe überein, auch die Verteilung der Muskeln in Gruppen ist dieselbe. Der 5. Muskel ist ganz bedeutend schmaler und kürzer als die vorhergehenden. In der hintern Muskelgruppe kommt die Asymmetrie zum Ausdruck (Fig. 30).

Salpa zonaria sol.

(Fig. 31.)

Der Körper ist am vordern Ende stark dorsoventral abgeplattet, nach hinten wird er bedeutend höher. Der Nucleus ragt stark hervor. Diese charakteristische Form gleicht im Profil fast der einer kurz-schaftigen Pistole. ESCHRICHT¹⁾ gibt in seiner ausführlichen Arbeit über *Salpa zonaria* sehr gute detaillierte Abbildungen, auch vom Profil.²⁾ Da der Mantel dieser Salpe und ihrer gregaten Form so hart ist wie wohl bei keiner andern, läßt sie sich vorzüglich konservieren: die ältern Beobachter ESCHRICHT und PALLAS³⁾ (vgl. forma greg.), welche nur in Alkohol konserviertes Material hatten, geben daher Abbildungen, die der Körperform ganz entsprechen. Die Mundöffnung liegt terminal, sie ist ein schmaler wagerechter Spalt, ihr Rand ragt wie bei *S. mucronata* sol. über die Basis des untern und obern Segels hinaus. Die beiden Segel sind auffallend dünn. Die Klappe der Cloakenöffnung ist dreieckig, der hintere Rand abgerundet (vgl. Fig. 33). Die Spitze des Dreiecks ist aber nicht nach hinten gerichtet wie bei *S. mucronata* sol., sondern liegt proximal, desgleichen sind die Seitenränder nicht völlig vom Körper losgelöst, sondern nur durch Furchen wie bei *S. confederata* greg. von ihm getrennt. In ihrer Beschaffenheit stimmt die Klappe mit der von *S. confederata* überein, nur daß hier an Stelle des Trapezes ein Dreieck tritt. Die dort vorhandene mediane konvexe Längsfalte ist hier durch eine Furche ersetzt. Die Mechanik ist dieselbe: bei der Kontraktion der Körpermuskulatur hebt sich die mediane Furche, die beiden Hälften rücken zusammen, so daß die Klappe die Form eines Giebedaches annimmt. Das Atemwasser kann durch die klaffende Öffnung austreten. Auf jeder Hälfte der Klappe sitzt

1) ESCHRICHT, l. c.

2) Der Auffassung der damaligen Zeit entsprechend hält er die dorsale Seite für die ventrale und umgekehrt.

3) l. c.

eine dreieckige Platte fester Mantelsubstanz (vgl. Textfig. A), welche nach hinten über die Basis des obren Segels der Cloakenöffnung hinausragt; auf der medianen Furche ist der Mantel äußerst dünn. Die vom obren Segel und von der untern segelförmigen Verlängerung des Randes gebildete Cloakenöffnung ist relativ recht klein (Fig. 33 punktierte Linie). Die Klappe dieser Salpe und ihrer gregaten Form steht jedenfalls auf der höchsten Stufe der Entwicklung.

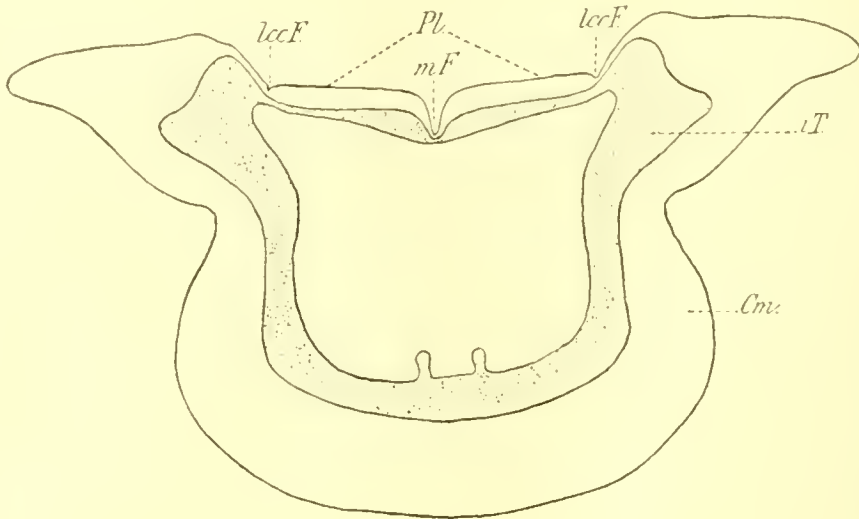


Fig. A.

Salpa zonaria sol. Querschnitt durch die Klappe.

Pl die beiden Mantelplatten. *mF* mediane Furche. *lccF* laterale Furchen.
Cm Mantel. *iT* innere Tunica.

Im Bau der Mundmuskulatur (Fig. 32. Mundmusk. der greg. Form) nimmt diese Salpe eine ganz gesonderte Stellung ein. Ganz vorn ist jederseits im Mundwinkel ein kurzer Muskel angebracht, welcher nur wenig auf die dorsale bzw. die ventrale Körperfläche reicht. Die beiden Muskeln sehen wie 2 kleine Klammern aus, die den Mundwinkel einfassen. ESCHRICHT¹⁾ nennt diesen Muskel „Boilemuskel“. Er ist von eigentümlicher histologischer Struktur, welche bedeutend von der der normal funktionierenden Muskeln abweicht. er ist kompakter als die andern Muskeln und beim konservierten Tier dunkler. Es scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen, daß wir in diesem Muskel den Rest des degenerierten Segelmuskels vor uns haben. Ich schließe das aus seiner Orientierung: er liegt am weitesten nach vorn und an der Außenseite vom

1) ESCHRICHT, l. c.

folgenden Muskel. Denken wir uns die Reduktion des Muskels von der ventralen und dorsalen Mediane (letzteres ist ja bei mehreren Salpen der Fall) ausgehend, so ist von diesem Muskel nur der seitliche Teil, wo sich der dorsale und ventrale Abschnitt zur Bildung des Zügelstückes trafen, übrig geblieben. Die Beziehungen zum Segel sind völlig erloschen. Dagegen hat der 2. Muskel, den ich für den Lippenmuskel halte, volle Herrschaft über das Segel erlangt. ESCHRICHT nennt diesen Muskel „Snöremuskel“. Er besteht aus einem dorsalen und ventralen, breiten Muskelband, welche längs dem Rande des obern bzw. untern Segels verlaufen. Ihre seitlichen Verlängerungen legen sich mit der Breitseite aneinander und bilden auf diese Weise ein wagerecht (in der frontalen Körperebene) verlaufendes Zügelstück, welches sich recht weit nach hinten erstreckt und an der Außenseite des Bogenmuskels endet. Von oben gesehen ist der Muskel halbkreisförmig. Es lassen sich zwei Fälle denken, wie die Beziehungen des Lippenmuskels zum Segel entstanden sind. Entweder ist das ursprüngliche Segel in Gemeinschaft mit seinem Muskel reduziert worden, und an der Stelle, wo sich der Lippenmuskel befindet, ist durch Faltenbildung ein neues Segel entstanden, in diesem Falle wäre das Segel von *Salpa zonaria* dem der andern Salpen nicht homolog, oder, was wahrscheinlicher ist, der Lippenmuskel ist nach vorn gerückt und hat die Funktionen des rückgebildeten Segelmuskels übernommen. Wichtig ist das Verhalten der beiden ersten Mundmuskeln bei der gregaten Form: die beiden beschriebenen Muskeln stimmen ganz überein mit denselben Teilen bei dieser Form, auch der reduzierte Segelmuskel hat dieselbe klammerförmige Gestaltung. Hinzu kommt aber noch ein schmaler Muskel *b 2*, welcher von der vordern Seite des dorsalen Abschnitts des Lippenmuskels — in der Zeichnung macht es den Eindruck, als ob er von der hintern Seite käme, doch dreht sich der Muskel in seinem Verlauf um seine Längsachse, so daß sich der vordere Rand nach hinten kehrt — auf die Unterlippe bzw. die Basis des Segels abgeht und damit proximal vom beschriebenen untern Abschnitt verläuft. Durch diesen Umstand wird die Homologie des Lippenmuskels mit dem von *S. confederata* und *S. mucronata* sol. vollständig. Ich bemerke noch einmal, daß die Muskeln *B* und *b 1* sich im Mundwinkel nur mit der Breitseite aneinanderlegen. Sie bleiben getrennt, wie das bei den genannten Salpen auch der Fall ist. Bei der solitären Form konnte ich den Muskel *b 2* nicht nachweisen. Da ich nur 2 Exemplare zur Untersuchung hatte, halte ich es für möglich, daß

er sich noch hin und wieder findet. Bei der gregaten Form macht seine Substanz einen nicht ganz normalen, lebensfähigen Eindruck, sondern mehr den einer beginnenden Degeneration. Bei *S. zonaria* liegen die Verhältnisse auch bei der Mundöffnung, da sie einen platten engen Spalt vorstellt und ein weiter nach innen gelegenes Segel besitzt, in mechanischer Beziehung so günstig, daß ein Teil der Muskulatur erspart werden konnte. Der Bogenmuskel besteht aus 2 Teilmuskeln, welche eng aneinander liegen und nur dorsal und ventral divergieren; ihre Breite ist bedeutend. Bei der gregaten Form berühren sich die beiden Teilmuskeln seitlich nur ein kurzes Stück weit, entfernen sich dagegen dorsal und ventral recht beträchtlich voneinander. Die kleinen Längsmuskeln *c.* welche wir bei allen andern Salpen gefunden haben, sind weder bei der solitären noch bei der gregaten Form vorhanden. Faßt man sie mit LEUCKART als Levatoren der Oberlippe auf, so ist es erklärlich, daß sie hier fehlen, denn die Oberlippe beteiligt sich kaum aktiv an der Öffnung des Mundes. Während der quere Mundspalt vielleicht höchstens durch die Wirkung des Bogenmuskels zur Ellipse erhöht bzw. seitlich verkürzt wird, beteiligt sich in erster Linie das Segel bei der Öffnung und Schließung des Mundes. Bei *S. mucronata* ist der mechanische Apparat ähnlich, wenn auch seine Ausbildung in diesem Sinne noch keine perfekte ist; wie gesagt, sind die Levatoren bei ihr bereits zu sehr schmalen Muskelbänderchen reduziert. Bei allen andern Salpen muß die Oberlippe durch die gut ausgebildeten Levatoren gehoben werden.

Es lassen sich hierzu Analogien bei den Fischen finden. Die meisten Fische müssen ihr Maul zum Wassereintritt durch aktive Kieferbewegung öffnen, bei einzelnen aber, z. B. bei einigen Panzerwelsen (*Loricaria* etc.), ist das Maul ständig als schmaler Spalt geöffnet, der Wassereinfluß wird durch die segelförmigen Bildungen in der Mundhöhle geregelt.

Der 1. Cloakenmuskel (Fig. 31) fehlt vollständig wie bei *S. mucronata*. Der 2. Muskel, ESCHRICHT's „Lukkemuskel“, ist bei beiden Formen dieser Salpe von sehr charakteristischem Bau und ungewöhnlichem histologischen Aussehen. Seiner Struktur nach gleicht er dem Segelmuskel, er ist auch bei konservierten solitären Individuen ebenso dunkel gefärbt wie jener. Sein dorsales Ende inseriert bei beiden Formen seitlich auf der Klappe. Es zerfällt in 3 Äste, welche bei der gregaten Form gleichlang sind, bei der solitären Form kann der eine Ast kürzer sein, während die andern

sich noch weiter teilen können. Besser noch läßt sich dieses gespaltene Muskelende ein gezacktes nennen. Bei der solitären Form wird der Muskel seitlich breiter und endet in einem breiten Zügelstück, von dessen oberer Seite der untere Abschnitt des Muskels abgeht und seinerseits auf der segelartigen Unterlippe verläuft. Seitlich, ein wenig höher, geht noch ein 2. Muskel vom obern Abschnitt ab, welcher sehr bald mit dem eben beschriebenen verschmilzt; wir haben also im obern Teil des untern Abschnitts 2 Teilmuskeln, ein Verhalten, das wir bereits mehrere Male kennen gelernt haben. Der 3. Cloakenmuskel läßt sich in der Zahl seiner Teilmuskeln auf das Schema zurückführen, welches wir für die Oligomyarier beschrieben haben. Der obere Abschnitt zerfällt zunächst in 3, der untere in 2 Teilmuskeln. Wie bei *S. mucronata* greg. bilden der 3. dorsale und der 2. ventrale Teilmuskel den dorsalen bzw. ventralen Halbring eines circulären Muskels, welcher längs dem Rand der Cloakenöffnung verläuft. Das Zügelstück, welches sich hier seitlich recht weit nach oben richtet und an der Außenseite des 2. Cloakenmuskels verläuft, geht direkt in den 1. ventralen Teilmuskel über. Die Abgangsstelle des 1. dorsalen Teilmuskels liegt verhältnismäßig recht weit ventral. Der Teilmuskel ≈ 1 spaltet sich nun seinerseits in 3 feine Muskelchen, von welchen sich 2 auf der Klappe noch einmal für eine kurze Strecke spalten. Die Enden der Muskelchen reichen bis an die mediane Längsfurche der Klappe. Der 2. dorsale ist seitlich nicht mit dem Zügelstück verbunden, er endet bereits vor dem Seitenrande der Klappe. In der Mitte ist er unterbrochen, seine Enden biegen nach vorn um und laufen ein Stück weit der medianen Längsfurche parallel. Seitlich verläuft er unter den Teilmuskelchen von ≈ 1 , parallel dem Klappenrande. Auch in der Beziehung, daß Muskel ≈ 1 sich nicht proximalwärts isoliert, sondern zu ≈ 2 in nähere Lagebeziehungen tritt, gleicht diese Salpe am meisten der gregaten Form von *S. mucronata*.

Die Körpermuskulatur besteht aus 4 sehr breiten, kräftigen und einem 5. schmälern Muskel. Alle sind dorsal und ventral in der Medianlinie unterbrochen.

Salpa zonaria greg.

(Fig. 32 u. 33.)

Diese Kettensalpe ist in der Hinsicht asymmetrisch, als sie nur auf der einen Seite an ihrem Hinterende einen Fortsatz hat. Merkwürdigerweise ist jedoch dieser Fortsatz im Gegensatz zu allen andern damit versehenen Salpen bei den Tieren der rechten und linken Kettenseite auf derselben Körperseite, nämlich auf der rechten, ausgebildet. Die Heteroasymmetrie kommt in dieser Beziehung nicht zum Ausdruck. Ich bin jedoch geneigt, diese Eigenschaft für eine sekundäre zu halten, welche vielleicht durch die Form der Kette, welche den Typus einer solchen mit liegenden Individuen darstellt, bedingt ist. Die Mundöffnung liegt dorsal, wie bei *S. mucronata* greg., die Segel sind jedoch ganz wie bei der solitären Form ausgebildet, ebenso stimmt der Bau der Klappe der Cloakenöffnung ganz mit dem der solitären Form überein.

Die Mundmuskulatur habe ich bereits bei der solitären Form besprochen.

Die Cloakenmuskulatur weicht wenig von der der solitären Form ab. Der 1. Cloakenmuskel fehlt auch hier. Der obere Abschnitt des 2. entspricht ganz in seiner Form dem der solitären Salpe; wie bemerkt, sind die 3 Zacken des obern Endes gleichlang und gut voneinander geschieden. Der untere Abschnitt zerfällt in 2 schmale Teilmuskeln, welche hier nicht vom breiten Zügelstück bzw. von der Mitte des obern Abschnittes abgehen, sondern zusammen mit dem schmalen Zügelstück des 3. Cloakenmuskels der vordern der 3 erwähnten Zacken an der Außenseite anliegen. Die beiden Teilmuskeln bleiben getrennt. Das Zügelstück des 3. Cloakenmuskels setzt sich ventralwärts direkt in den 1. ventralen Teilmuskel fort, seitlich geht von ihm der 1. obere Teilmuskel ab, welcher sich erst kurz vor der medianen Furche in 3 feine an den Furchenrand tretende Muskelchen auflöst. Vor diesen stoßen noch 2 kurze feine Muskelchen an den Furchenrand, welche aber seitlich nicht in Verbindung mit dem Hauptstamm treten. Ein 2. dorsaler Teilmuskel fehlt hier, dagegen ist der längs dem Rande der Cloakenöffnung verlaufende circuläre Muskel wie bei der solitären Form beschaffen.

Die Körpermuskulatur besteht wie bei der solitären Form aus 5 Muskeln; diese Kettensalpe ist die einzige von allen untersuchten.

bei welcher die Körpermuskeln alle parallel verlaufen. Nur der 1. ist hier dorsal unterbrochen, während sie ventral alle unterbrochen sind. Vom 5. Muskel spaltet sich ein Teil lateral auf der rechten Körperseite ab und verläuft als bedeutend schmalerer Teilmuskel ventralwärts. Auf der linken Seite ist das nicht der Fall, doch findet sich bei genauerer Untersuchung ventral seitlich vom Nucleus das Rudiment eines solchen Teilmuskels, ein kleines Muskelstückchen (5r Textfig. K), welches in seiner Trennung vom Hauptmuskel an das Verhalten des 6. Körpermuskels bei *Salpa maxima* greg. und *fusiformis* greg. erinnert (Textfig. E u. G 6r). Es ist möglich, daß sowohl der Teilmuskel auf der rechten Seite als dieses Muskelchen dem 6. Körpermuskel der genannten Salpen entspricht. In keinem Fall aber haben wir hierin etwa die Überbleibsel eines 1. Cloakenmuskels zu sehen, denn, wie gesagt, liegen die beiden Elemente zu den Seiten des Nucleus, nicht hinter bzw. über ihm.

Die Oligomyarier hängen, wie aus der Beschreibung hervorgeht, durch mannigfache Übergänge miteinander zusammen, unterscheiden sich aber im einzelnen in mancher Beziehung recht bedeutend. Eine allgemeine Zusammenfassung ihrer myologischen Merkmale hat daher nicht die durchweg geltende Bedeutung, wie es bei den Cyclosalpen und Polymyariern der Fall war. Von besonderm Interesse ist die weitgehende Übereinstimmung der solitären und der gregaten Form in den Eigenschaften ihrer Muskulatur, insbesondere stimmt auch die Zahl der Körpermuskeln bei beiden Formen völlig überein. Das folgende Schema bezieht sich daher auf beide Formen:

Für den Segelmuskel läßt sich allgemein nur sagen, daß er Reduktionerscheinungen zeigt. Der Lippenmuskel ist dorsal einteilig, ventral zweiteilig. Der Bogenmuskel ist zweiteilig. Körpermuskeln sind 5 vorhanden (bzw. 4 bei *S. confederata*, bei der gregaten Form ist einmal ein 5. beobachtet worden, vgl. LAHILLE). Der 1. Cloakenmuskel fehlt. Der 2. ist gewöhnlich einfach oder ventral doppelt. Der 3. zerfällt dorsal in 3, ventral in 2 Teilmuskeln. Sein Zügelstück liegt an der Außenseite des 2. Muskels. Typus der Muskulatur für die klappenartige Cloakenöffnung.

Als eine *S. mucronata* sehr nahe verwandte Form wäre hierher *S. flagellifera* zu rechnen. Die von HERDMAN¹⁾ beschriebene *S. nitida*, welche nach der Abbildung in ihrer Muskulatur fast völlig mit derjenigen von *S. zonaria* übereinstimmt, so daß man sie fast für dieselbe Art halten könnte, gehört ebenfalls zu den Oligomyariern.

Ferner glaube ich hier *Salpa henseni* einfügen zu müssen. Die gregate Form zeigt in ihrer Körpergestalt eine auffallende Übereinstimmung mit *S. confoderata* greg. Nach den Abbildungen von APSTEIN²⁾ scheint sie (in beiden Formen) eine Cloakenöffnung nach dem Klappentypus zu besitzen. Die Muskulatur zeigt, soweit sich das beurteilen läßt, Anklänge an *Salpa confoderata*, namentlich die der gregaten Form. Es ist eine Gruppe von 2 vordern Körpermuskeln, die dorsal in ziemlich großer Ausdehnung verschmolzen sind, und eine Gruppe von 2 hintern Muskeln, deren 2. noch mit dem 1. Cloakenmuskel verbunden ist, vorhanden. Die solitäre Form, welche durch ihre sonderbaren Körperanhänge das Abnorme in der Form von *S. confoderata* sol. noch übertrifft, hat in der 1. Gruppe der Körpermuskeln 3, in der 2. 2 Muskeln, würde also in dieser Beziehung mit den Oligomyariern völlig übereinstimmen. Es ist mir sehr wahrscheinlich, daß diese Salpe die Reihe der Übergänge in dieser Gruppe vervollständigt.

Von den bisher beschriebenen Salpen habe ich noch eine von HERDMAN³⁾ abgebildete Form, *Salpa mollis*, zu erwähnen, welche APSTEIN als zweifelhafte Art in seinem Verzeichnis anführt. Ich halte sie entschieden auch dafür, möglicherweise handelt es sich um ein durch die Konservierung erzeugtes Kunstprodukt.

Allgemeiner Teil.

Mit den speziellen Untersuchungen glaube ich die Grenzen der 3 Muskelsysteme des Salpenkörpers, ebenso die Homologien der einzelnen Elemente der Muskulaturen der Körperöffnungen und die allgemeine Homologie der als Körpermuskulatur im engern Sinne aufzufassenden Muskelbänder zur Genüge klargelegt zu haben.

1) HERDMAN, l. c.

2) l. c.

3) l. c.

Ich resumiere im Folgenden noch einmal kurz das Hauptergebnis: bei allen untersuchten Salpen-Arten läßt sich die Mundmuskulatur bei beiden Formen auf 3 Muskeln zurückführen; dasselbe gilt für die Cloakenmuskulatur, hier abgesehen von 2 Fällen, wo nur 2 Cloakenmuskeln vorhanden sind, wo jedoch ein 3. augenscheinlich sekundär der völligen Reduktion verfallen ist. Zwischen diesen beiden Muskelsystemen der Körperöffnungen ist die eigentliche Körpermuskulatur eingeschaltet, welche als Gesamtmasse ihrerseits bei den 3 Salpen-Gruppen homolog ist, im Einzelfall aber in mehr oder weniger Teilmuskeln zerfällt.

Vergleichen wir die 3 Salpen-Gruppen untereinander, so ist es nicht zu leugnen, daß sich die Cyclosalpen und die Polymyariar in der Ausbildung der Muskulatur und der Körperöffnungen bedeutend näher stehen als die Polymyariar den Oligomyariern, mit denen sie zum Untergenuss *Salpa* verbunden sind.

Was zunächst die Mundmuskulatur anbetrifft, so ist die Zweiteiligkeit des ventralen Abschnitts des Segelmuskels ein den Cyclosalpen und Polymyariern zukommendes Merkmal: bei den Oligomyariern kommt es nur *S. mucronata* zu, der vordere Teilmuskel der solitären Form zeigt hier jedoch die Anfänge der Reduktion. Andererseits verhält sich die solitäre Form von *S. maxima* in der Beziehung progressiv, als der Muskel bei ihr nur einteilig ist. Der Lippenmuskel ist durchweg bei den Cyclosalpen und Polymyariern dorsal zweiteilig, ventral ist er einfach. Für die Oligomyariar ist gerade das Umgekehrte die Regel, nur *S. mucronata* greg. und *S. zonaria* sol. machen eine Ausnahme, indem die eine dorsal einen zweiteiligen Lippenmuskel besitzt, die andere ventral einen einteiligen. Doch scheint es mir, daß es sich bei *S. zonaria* um einen sekundären Schwund handelt, da der proximale ventrale Teilmuskel bei sonstiger völlig übereinstimmender Organisation des Lippenmuskels bei der gregaten Form vorhanden ist, jedoch die Zeichen beginnender Reduktion zeigt.

Der Bogenmuskel hat in allen 3 Gruppen seine charakteristische Form. Von Interesse ist der Umstand, daß seine Verbindung mit den kleinen Längsmuskeln außer bei den Cyclosalpen noch bei *S. confederata* zu finden ist. Diese Formen stimmen auch darin überein, daß sie die einzigen sind, deren Oberlippe kein eingeklapptes Segel besitzt.

Die Körpermuskulatur hat ebenfalls für die 3 Gruppen recht

bestimmte Verhältnisse. Brooks¹⁾ sagt, daß es schwer sei, festzustellen, welche Zahl der Körpermuskeln am meisten charakteristisch für die Salpen sei. Bei der Auflösung in Gruppen lassen sich diese Schwierigkeiten mehr oder weniger überwinden. Für die Cyclosalpen haben wir eine ganz bestimmte Zahl von Muskeln für beide Formen nachgewiesen, für die Polymyariar mit Einschluß der nicht untersuchten Formen lassen sich die Zahlen nicht allgemeingültig festlegen. Doch glaube ich, daß wir die erwähnte Zahl von 8 Muskeln für die solitären Formen und 6 für die gregaten wohl als die Normalzahl aufzufassen haben, ebenso wie wir die Zahl 5 als Norm für beide Formen der Oligomyariar ansehen können, trotz der Ausnahmen in beiden Fällen. Denn namentlich die Arten, deren solitäre Formen sich durch eine größere Anzahl von Muskelbändern auszeichnen, wie *S. amboinensis* und *S. picteti*, welche ich den Polymyariar zugesellt habe, zeigen nach APSTEIN¹⁾ eine recht bedeutende Variation in der Zahl der Körpermuskeln: so gibt APSTEIN für *S. picteti* 21—26 Muskeln, für *S. amboinensis* 10—13 an. Wie ich schon mitteilte, kommen in dieser Beziehung auch Variationen bei *S. maxima* vor. Es scheint mir daher in dieser Gruppe die Zahl 8 für die Körpermuskeln doch die ursprüngliche zu sein, wie sie bei *S. fusiformis* und *punctata* regelmäßig auftritt. Das Überschreiten dieser Zahl ist jedenfalls ein sekundäres Verhalten, was auch meiner Meinung nach daraus hervorgeht, daß die einzelnen Muskeln, wenn sie in der Überzahl vorhanden sind, manchmal nur unvollkommen voneinander getrennt sind und immer durch Anastomosen zusammenhängen. Die Sonderstellung, welche *S. confederata* unter den Oligomyariar durch die Vierzahl ihrer Körpermuskeln einnimmt, ist jedenfalls nicht von großer Bedeutung: vielleicht handelt es sich auch hier um eine sekundäre Reduktion, um so mehr, als LAHILLE, wie ich schon mitteilte, einen Fall beobachtet hat, wo in der 1. Gruppe ein überzähliger Muskel vorhanden war. Außerdem hat *S. henseni*, welche ich nach der Beschreibung und Abbildung der andern Autoren für die nächste Verwandte von *S. confederata* zu halten geneigt bin, nach der Abbildung von APSTEIN²⁾ in der solitären Form 5 Körpermuskeln.

Die Übereinstimmung der Cyclosalpen und Polymyariar in der

1) BROOKS, The genus Salpa (p. 2).

2) APSTEIN, l. c. (p. 1 u. 26).

3) APSTEIN, l. c. (p. 26).

Organisation der Cloakenöffnung und ihrer Muskulatur gegenüber den Oligomyariern ist zur Genüge beschrieben und gewürdigt worden.

Wenn die ersten beiden Salpen-Gruppen in den hier untersuchten Eigenschaften durchaus einander näher stehen als die beiden zum Untergen *Salpa* vereinigten Gruppen, so nimmt andererseits das Subgenus *Cyclosalpa* den andern Salpen gegenüber eine isolierte Stellung ein, wenn man die Charaktere berücksichtigt, welche seinerzeit BLAINVILLE¹⁾ veranlaßten, dieses Subgenus zu begründen. Hierhin gehört in erster Linie die Art und Weise, wie sich die gregaten Individuen zur Kette verbinden, welche dem Subgenus den Namen verliehen hat. Bekanntlich ist die Kettenform bei den Cyclosalpen eine rosettenförmige, während sie bei den andern Salpen eine zweizeilige ist. Dementsprechend finden wir bei den Cyclosalpen nur 1 großes Haftorgan, während bei den andern Salpen deren 8 vorhanden sind. Hier schien eine unüberbrückbare Kluft zu bestehen, welche eine nähere Verwandtschaft der beiden Untergenera ausschloß. Brooks²⁾ äußert sich zu dieser Frage wie folgt: „We know of no species, which stand midway between those of the *pinnata* group and the ordinary Salpae, and we therefore have no phylogenetic evidence, but it seems probable that *Salpa pinnata* gives us the primitive method, and that originally a single process joined each salpa on to four others, and that this single process has been gradually converted into eight separate ones.“ Mit dieser zuletzt ausgesprochenen Meinung hat Brooks absolut recht. In der Tat läßt sich ein Übergang finden. Daß es bis jetzt noch nicht geschehen ist, liegt daran, daß merkwürdigerweise die wahre Form der Kette von *Cyclosalpa virgula* unbekannt geblieben ist. Diese in jeder Beziehung echte Cyclosalpe bildet keine rosettenförmige Kette, sondern eine zweizeilige. Wenngleich sich in der Kettenform einige Unterschiede den andern Salpen gegenüber zeigen, so ist sie jedenfalls unbedingt in dieser Beziehung als überleitende Form aufzufassen. Der Irrtum in bezug auf die Kettenform hat sich seit Vogt's³⁾ erster Beschreibung dieser Salpe in der Literatur erhalten. Vogt beschreibt die Kette als mit der von *S. pinnata* übereinstimmend. Ich kann es mir nur so erklären, daß er zufällig eine Kette von nur wenigen Individuen vor sich hatte, welche, da die Verbindung

1) l. c.

2) l. c., The genus Salpa.

3) VOGT, l. c.

ventral median durch die großen unpaaren Haftorgane zustande kommt, unter Umständen rosettenförmig aussehen konnte. APSTEIN¹⁾ hat mehrfach Bedenken gegen die Vogt'sche Auffassung der Kette geäußert und macht auch in seiner neuesten Arbeit ein Fragezeichen dazn. Er weist mit Recht darauf hin, daß es nicht verständlich sei, wie sich bei dem kurzen „tornisterförmigen Anhange“ mehrere Tiere um einen Mittelpunkt ordnen könnten, und sagt, es sei eher möglich, daß die Anheftungsstellen der einzelnen Individuen mit den Seitenteilen zusammenstoßen: in diesem Falle wäre die Kette nicht stern-, sondern ringförmig. Um diese Verhältnisse zu klären und um andererseits zu zeigen, daß sich auch in dieser Beziehung die Polymyariar sehr gut an die Cyclosalpen anschließen lassen, schalte ich hier eine kurze Untersuchung über die Haftorgane der Salpen ein.

Die Haftorgane.

Ich beginne mit *Cyclosalpa virgula*. Wie gesagt, ist die Form der Kette eine zweizeilige, d. h. ihre Glieder sind in 2 Reihen zu beiden Seiten einer idealen Längsachse angeordnet; sie können in großer Anzahl zur Kette vereinigt sein. Schon bei der Betrachtung des Stolos der solitären Form (Textfig. B) kann man sich davon überzeugen, daß selbst die ältesten den distalen Abschnitt bildenden Individuen in ihrer zweizeiligen Anordnung verharren, niemals

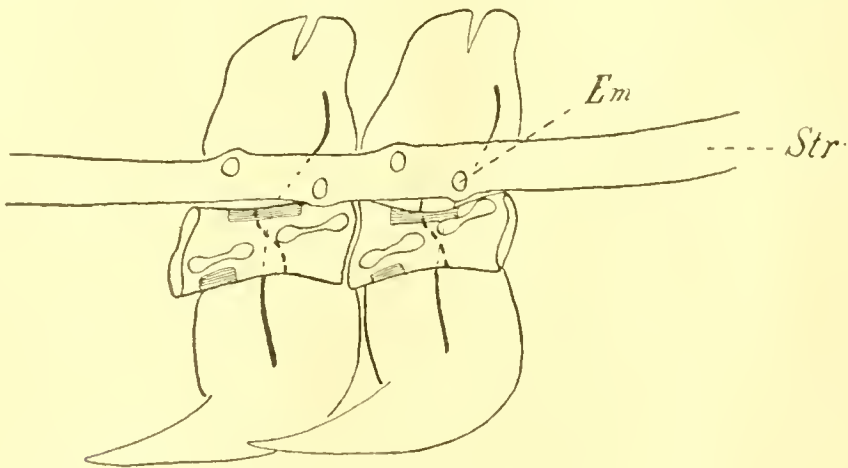


Fig. B.

2 Stoloindividen von *Salpa virgula*. Linke Kettenseite.

Str Stolorohr. *Em* Verbindung der jungen Salpe mit dem Stolorohr. Die punktierten Linien auf den Haftorganen stellen die Grenzen des Haftorgans eines rechtsseitigen Tieres vor. (Haftorgane vgl. Fig. 8).

1) l. c. (p. 3).

schmüren sich sternförmige kleine Gruppen von jungen Tieren ab, wie es bei *S. pinnata* der Fall ist, die Kette gleicht vielmehr ganz dem Verhalten, wie wir es z. B. bei *Salpa maxima* finden. Auch die freiwerdenden Ketten bestehen normalerweise aus einer großen Zahl von Individuen. Im Museum der Station zu Villefranche wird eine schön konservierte Kette aufgehoben, welche sich aus ungefähr 60 Individuen zusammensetzt, doch glaube ich, daß es unter Umständen mehr Individuen sein können, wie bei *Salpa maxima*. Bei äußerer Betrachtung fällt ein Unterschied den andern Salpen gegenüber auf: die Längsachse der Kette ist keine gerade Linie, sondern eine langgezogene Spirale, welche an den die Eingeweide enthaltenden Fortsätzen zu erkennen ist. Diese bei konservierten Tieren opaken Fortsätze der Individuen beider Kettenseiten lehnen sich aneinander bzw. mit ihren Spitzen auf die Basen der folgenden und bilden auf diese Weise eine zweizeilige, korkzieherartig um die Kette verlaufende Linie. Die Entstehung einer solchen Kette kann man sich in der Weise denken, daß immer je 2 weiter folgende Individuen der Kette, welche ursprünglich jedenfalls eine mit stehenden Individuen, wie bei *Salpa pinnata*, war, ein Stückchen an den vorhergehenden hinunterrutschen und sich dabei ein wenig in der Richtung einer Spirale drehen. Die ganze Kette hängt gewissermaßen am obersten Individuenpaar.

Das Haftorgan von *Salpa virgula* hat APSTEIN¹⁾ der Form nach richtig beschrieben und abgebildet, doch ist er auf die Details nicht eingegangen, da er sonst nicht die Vermutung hätte aussprechen können, daß es sich bei dieser Kette um eine ringförmige handeln könne. Das Haftorgan ist als großes abgeplattet zylinderförmiges Gebilde der Mitte der ventralen Seite gleichsam angeklebt. Beim Tier der rechten Kettenseite (vgl. Fig. 8) ist es auf der rechten Seite ein wenig nach vorn, auf der linken ein wenig nach hinten verschoben, beim Tier der linken Kettenseite liegen diese Verhältnisse natürlicherweise umgekehrt. Es ist daher nicht senkrecht zur Körperlängsachse orientiert, sondern ein wenig geneigt. Die beiden Endflächen des Zylinders dienen zur Anheftung an die Individuen derselben Kettenseite, wie das auf der Textfigur zu sehen ist, welche 2 junge noch am Stolorohr hängende Individuen zeigt. Auf der äußern Wölbung des Zylinders ist rechts und links je ein durch

1) l. c. (p. 3).

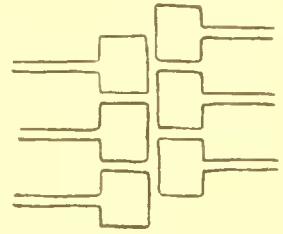
einen schwach erhobenen Rand kenntlicher biskuitförmiger Bezirk vorhanden, von welchem der rechte zur Verbindung mit einem ebenfalls rechten ebensolchen Bezirk des vorhergehenden Tieres der linken Kettenseite, der linke mit einem solchen des folgenden dient. Auf der Textabbildung habe ich durch 2 punktierte Linien die Endflächen des Haftorgans des gegenüber- und dazwischenliegenden Tieres der rechten Kettenseite angedeutet. Der rechte biskuitförmige Bezirk des 1. und der linke des 2. können gleichzeitig die entsprechenden Bezirke des angedeuteten Haftorgans darstellen. Die Verbindung zur Kette geschieht, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, im Prinzip genau in der Weise wie bei den andern Salpen. Die Kette besteht aus alternierenden Individuen, von denen jedes einzelne mit 2 Nachbarn derselben Kettenseite und mit 2 Individuen der andern Kettenseite verbunden ist. Wir können füglich von 4 Haftorganen sprechen, anstatt von einem, denn jede Endfläche des Zylinders und die beiden biskuitförmigen Bezirke stellen je 1 Haftorgan dar, die aber im gegebenen Falle zu 1 Organ zentralisiert sind. Stellen wir uns nun vor, daß die 4 Haftorgane in je 2 zerfallen und distalwärts auseinander rücken, so kommen wir zu der typischen Zahl der Haftorgane bei den Salpen, nämlich zu je 2 lateralen und je 2 ventralen auf der rechten und linken Körperhälfte. Die Biskuitform der ventralen Haftorgane ist bereits eine Andeutung von einer Teilung, und da wir ähnliche Formen und eine Einheitlichkeit der lateralen Haftorgane auch bei einigen Polymyariern finden werden, so ist darin, wie ich glaube, in dieser Frage zweifellos ein Übergang zwischen den Cyclosalpen und Polymyariern gegeben.

Wenn sich nun *Cyclosalpa virgula*, wie wir sehen werden, den Polymyariern anschließt, so scheint ihr Haftorgan andererseits mit dem von *Cyclosalpa pinnata*, welches in seiner charakteristischen Form als flossenförmiger Fortsatz mit Recht für ein wichtiges Merkmal dieser Salpe gilt, nur die zentrale Lage, nicht aber die beschriebenen Anheftungsflächen gemein zu haben. Denn die langen Fortsätze treffen sich in einem Punkt und kleben hier regellos zusammen. Betrachtet man aber nicht ausgewachsene Ketten, sondern ganz junge, noch am Stolo befindliche Individuen, so findet man in überraschender Weise den Grundtyp der Verbindung zur Kette für *Cyclosalpa virgula* und demnach für alle andern Salpen gewissermaßen vorgebildet. Man sieht, daß der flossenförmige Anhang in einem kleinen würfelförmigen Gebilde endet. Die beiden Seitenflächen des

Würfels verbinden sich mit den Seitenflächen der Würfel des folgenden und vorhergehenden Tieres derselben Kettenseite, wie das aus der schematischen Abbildung zu ersehen ist (Textfig. C), seine ventrale Fläche dagegen verbindet sich mit den ventralen Flächen von 2 Individuen der andern Kettenseite. Wir können uns die Bildung des Haftorgans von *Cyclosalpa virgula* aus dem von *Cyclosalpa pinnata* so vorstellen, daß der Würfel enorm vergrößert, der Flossenfortsatz dagegen völlig reduziert wurde.

Fig. C.

Schema der Haftorgane von *Salpa pinnata* beim jungen Stoloindividuum.



Als nächste Form bespreche ich *Salpa punctata*, da sie sich enger an *Cyclosalpa virgula* anschließt als die andern Polymyarier. Wie aus der Abbildung der ventralen Seite dieser Form (Fig. 21) zu ersehen ist, besitzt sie lateral zur Verbindung mit den Nachbarn derselben Kettenseite rechts und links eine ungeteilte Haftfläche, welche sich beim Tier der linken Kettenseite links vorn, rechts hinten am Körper befindet. Zur Verbindung mit den Individuen der andern Kettenseite sind ventral 2 biskuitförmige Bezirke durch einen schwach erhobenen Rand abgegrenzt, welche bedeutend größer sind als bei *Cyclosalpa virgula*, jedoch in der Form völlig übereinstimmen. Genau also wie bei *C. virgula* haben wir hier 4 Haftorgane, und ebenso wie dort zeigen die ventralen bereits die Andeutung zur Teilung in je 2. Die Ähnlichkeit zwischen beiden Formen wird noch größer, wenn man die Enden der beiden lateralen Haftorgane miteinander verbindet, wie ich das auf der umstehenden Textabbildung getan habe (Textfig. D). Wir erhalten dann einen Körper, welcher in der Grundform mit dem Haftorgan von *Cyclosalpa virgula* übereinstimmt, nur in die Länge gezogen und noch mehr gegen die Körperlängsachse verschoben ist. Es ist von großem Interesse, daß diese beiden Formen in der Bildung der Haftorgane einander recht nahe stehen, zumal sie auch in dem Punkt übereinstimmen, daß bei beiden die Muskulatur stark asymmetrisch ist, ein Charakter, welcher entschieden zu den primitiven zu stellen ist und jedenfalls mit dem Übergang von der rosettenförmigen Kette in die zweizeilige in Zusammenhang steht.

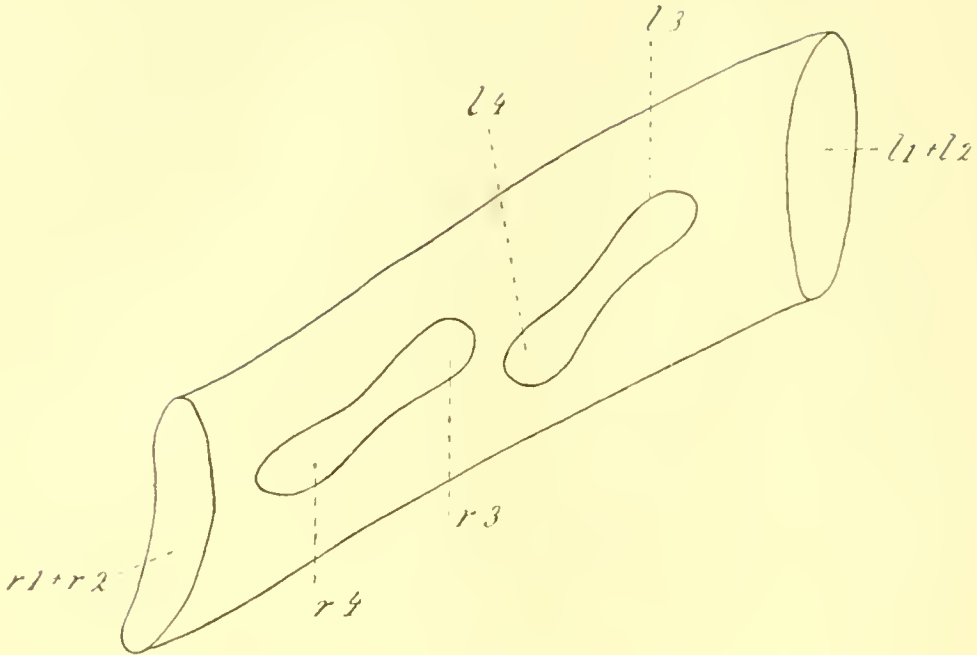


Fig. D.

Haftorgane von *Salpa punctata*.

Die Enden der beiden lateralen Haftorgane sind durch Linien verbunden.

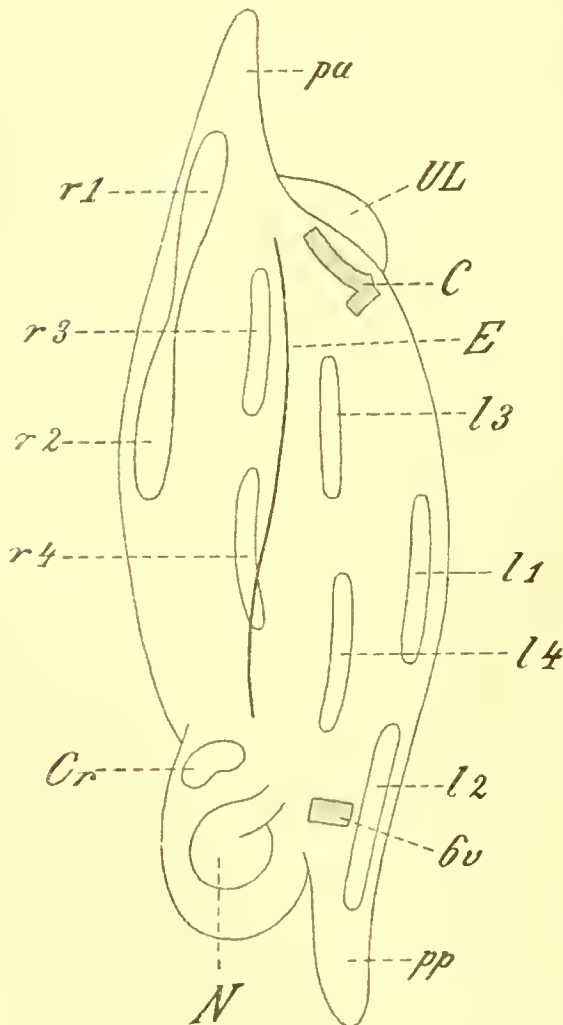


Fig. E.

Haftorgane von *S. maxima*.

Tier der rechten Kettenseite.

6v das kleine isolierte Muskelstück des 6. Körpermuskels.

Ich möchte an dieser Stelle noch einmal darauf hinweisen, daß beide Formen, was das zuletzt erwähnte Merkmal betrifft, *S. rostrata* gleichen, daß die Übereinstimmung dieser mit *Cyclosalpa virgula* darin noch größer ist als mit *Salpa punctata*. Ebenso interessant ist es aber auch, daß *S. punctata* neben diesen primitiven Charakteren auch unverkennbare progressive trägt, z. B. die weitgehende Rückbildung des 1. Cloakenmuskels.

Weiter schließt sich *Salpa maxima* an, welche in der Regel 8 getrennte langgezogene Haftorgane besitzt, die nicht immer deutlich zu erkennen sind, da die sie umgrenzenden Ränder sich gelegentlich nur wenig über die übrige Mantelmasse erheben. Oft kommt es auch vor, daß je 2 Haftorgane zu einem biskuitförmigen Bezirk zusammentreten, wie ich das auf der Zeichnung wiedergegeben habe (Textfig. E). Es können sowohl die lateralen als die ventralen Haftorgane sein. Das Entstehen der Haftorgane dieser Form aus der der vorhergehenden bedarf wohl weiter keiner Erörterung. Sie besitzt bei gleichzeitigem unverkennbarem Anschluß an die vorige zum erstenmal die Haftorgane in der für die andern Salpen charakteristischen Achtzahl. Die Form der Kette ist bei dieser Salpe ebenso wie bei *S. punctata* eine mit diagonal stehenden Individuen (Textfig. F). Ich möchte diese alte von LEUCKART¹⁾ gebrauchte Bezeichnung für einen besondern Typus den beiden von APSTEIN²⁾ aufgestellten Kettentypen gegenüber beibehalten. APSTEIN unterscheidet Ketten mit stehenden und mit liegenden Individuen. Bei *S. maxima* sind die Individuen weder senkrecht zur Kettenachse gestellt, noch liegen sie in ihrer Längsachse. Allerdings gibt APSTEIN für die Definition der Kette mit liegenden Individuen entweder das Liegen in der Längsachse oder eine Stellung in einem spitzen Winkel zu ihr an. Ich halte es jedoch für berechtigt, diese beiden Arten der Orientierung der Kettenindividuen, welche APSTEIN unter einem Typus vereinigt, zu trennen, da die Unterschiede solcher Ketten in der Tat sehr bestimmte sind, wie ein Vergleich der schematischen Abbildungen der Ketten von *S. maxima* und *Salpa fusiformis* (Textfig. H), welche eine typische Kette mit liegenden Individuen besitzt, zeigt. Auch die Disposition der Haftorgane ist für diesen Typus, wie wir gleich sehen werden, eine andere.

Bei *Salpa fusiformis* sind die Haftorgane immer in der Zahl

1) l. c.

2) l. c. (p. 3).

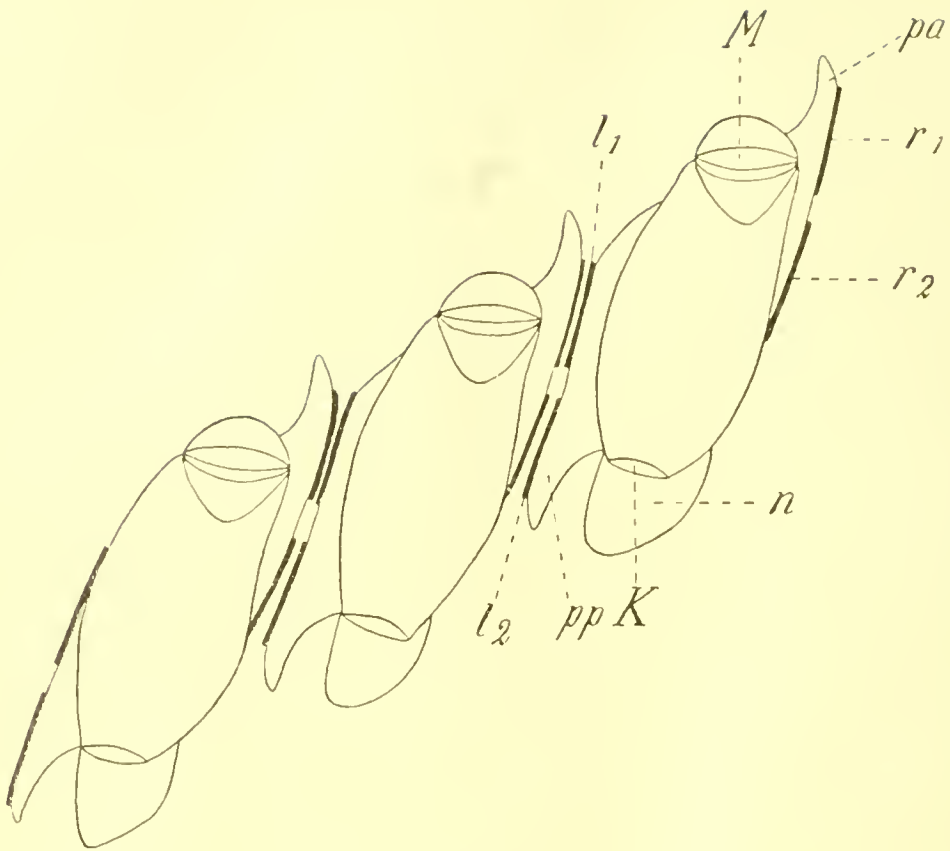


Fig. F.

Kettenform von *S. maxima*.

Tiere der rechten Kettenseite vom Rücken.

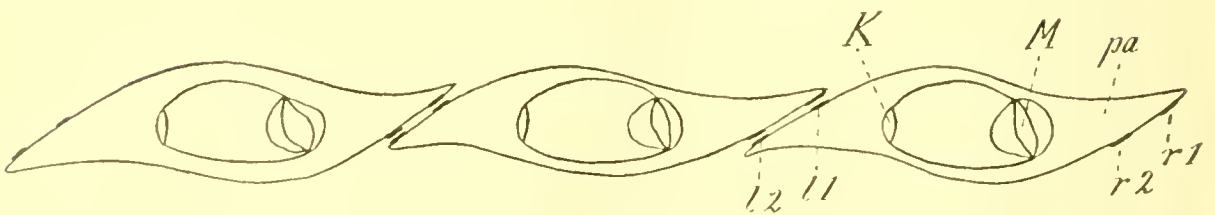


Fig. H.

Kettenform von *Salpa fusiformis*.

Tiere der rechten Kettenseite.

von 8, im Vergleich mit denen von *S. maxima* außerordentlich kleinen, ellipsoiden Flächen ausgebildet. Sie haben immer einen deutlich gehobenen Rand, leiten dadurch wie auch durch die kleinen Haftflächen zu den Oligomyariern über. Ihre Disposition ist charakteristisch für eine Kette mit liegenden Individuen. Bei einem Tier der linken Kettenseite, wie es die Abbildung zeigt (Textfig. G),

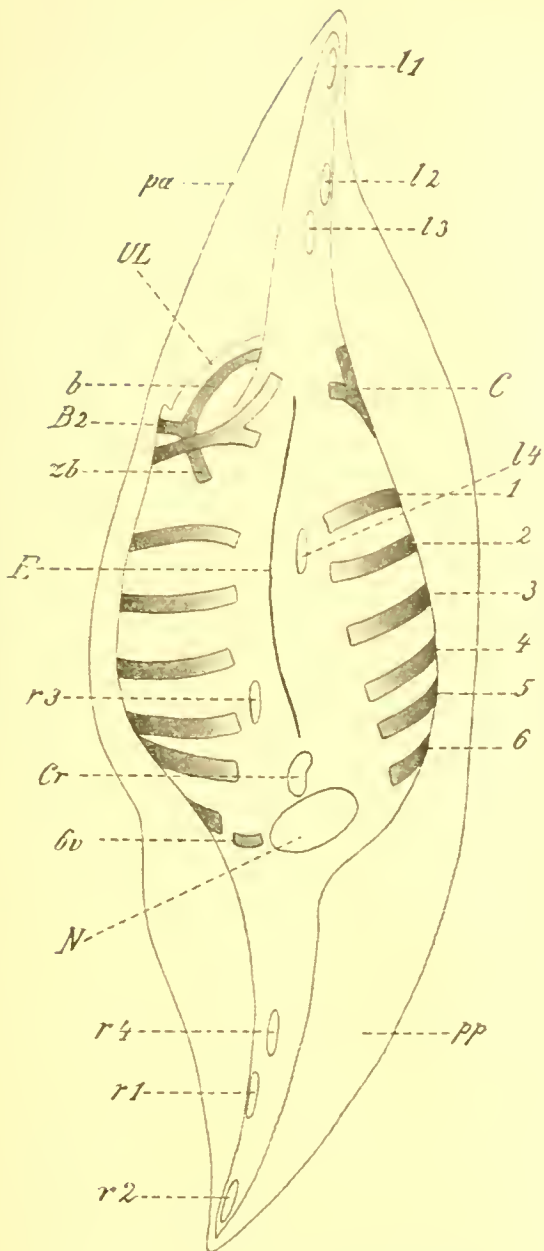


Fig. G. *Salpa fusiformis* GREY.
Von der Ventralseite. Tier der linken Kettenseite. Haftorgane.

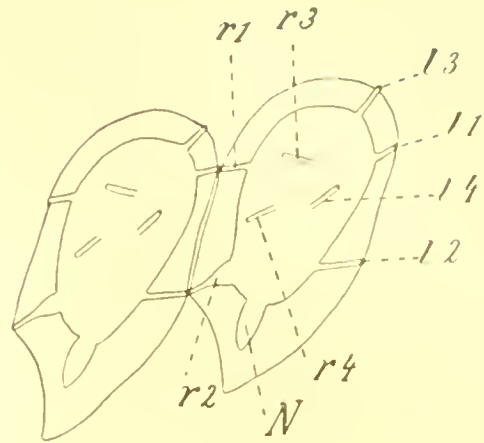


Fig. J.
Salpa mucronata. Kettenform.
2 Tiere der linken Kettenseite.

rücken die linken lateralen Haftorgane (*l1* u. *l2*) bis fast an die Spitze des lang ausgezogenen vordern Körperfortsatzes, ihnen schließt sich unmittelbar das vordere ventrale Haftorgan (*l3*) der linken Seite an, während das hintere (*l4*) ein kurzes Stück von der Körpermitte zur Seite des Endostyls gelegen ist. Auf der rechten Körperseite vollzieht sich die Anordnung in derselben Weise, jedoch in entgegengesetzter Richtung, zum Körperende hin bzw. auf den hintern Körperfortsatz. Während die Polymyariar eine mehr flächenhafte Ausbildung ihrer Haftorgane aufweisen, tritt uns bei allen

Oligomyariern ein anderer nur bei ihnen zur Ausbildung kommender Typus entgegen. Die auch hier immer in der Achtzahl vorhandenen Haftorgane stellen mehr oder weniger weit vorragende Zapfen oder röhrenförmige Bildungen dar, in welche eine Aussackung der innern Tunica hineinragt. LEUCKART¹⁾ hat die 8 langen, dünnen Röhren gleichenden Haftorgane von *Salpa mucronata* sehr gut beschrieben. Er unterscheidet je 2 laterale und 2 ventrale Reihen und gibt völlig den Tatsachen entsprechend an, wie sie zur Verbindung mit den seitlichen oder gegenüberliegenden Individuen dienen. Auch ist ihm der Unterschied gegenüber *S. maxima* und *fusiformis* aufgefallen. Er nennt die Haftorgane bei diesen Formen „im höchsten Grade rudimentär“. Die Anordnung der Haftorgane ist bei *S. mucronata* asymmetrisch (Textfig. J). Bei Linkstieren, auf diese bezieht sich die Abbildung, ist namentlich das vordere ventrale Haftorgan der linken Körperseite weit nach vorn gerückt, außerdem zeichnet sich das hintere laterale (r. 2) der rechten Körperseite durch seine bedeutendere Größe den andern gegenüber aus; bei manchen Individuen ragt es weit hervor, so daß man es fast für einen Körperfortsatz halten kann. Bei Individuen der rechten Körperseite liegen diese Verhältnisse umgekehrt, man kann daher bei isolierten Individuen leicht entscheiden, zu welcher Kettenseite das Tier gehört hat. Die Form der Kette ist bei *S. mucronata* eine mit diagonal stehenden Individuen (vgl. LEUCKART, l. c., p. 10).

Bei *S. confederata* haben die Haftorgane die Form von kurzen Zapfen (vgl. Fig. 25). Die 4 vordern und die 4 hintern liegen nahezu im gleichen Körperquerschnitt, ein Umstand, welcher mit der Form der Kette als einer typischen mit stehenden Individuen übereinstimmt. Doch lassen sich bei näherer Untersuchung auch hier geringe asymmetrische Verschiebungen bei Tieren der rechten bzw. der linken Kettenseite konstatieren. Bei einem Tier der rechten Kettenseite sind die Haftorgane der rechten Körperseite denen der linken gegenüber ein wenig nach vorn verschoben. *Salpa zonaria* zeigt den vollendeten Typus einer Kette mit liegenden Individuen. Dementsprechend ist die Disposition der Haftorgane im Prinzip dieselbe wie bei *Salpa fusiformis*, nur rücken die 3 vorn, bzw. hinten gelegenen Haftorgane noch weiter nach vorn bzw. hinten und nehmen beim erwachsenen Tier eine genau terminale

1) l. c.

Stellung ein (Textfig. K). Die Abbildung bezieht sich auf ein Tier der rechten Kettenseite. Es sind in diesem Falle die beiden lateralen und das vordere ventrale Haftorgan der rechten Körperseite, welche an das vordere Körperende rücken, während die beiden lateralen und das hintere ventrale der linken Körperseite an das hintere Körperende gehen. Die beiden andern ventralen Haftorgane sind in der Mitte des Körpers gelegen, dicht nebeneinander bzw. hintereinander, das rechte mit seiner Spitze nach vorn, das linke nach hinten gekehrt. Geht man von einer Disposition der Haftorgane wie bei *Salpa confederata* aus, so muß man auch für diese

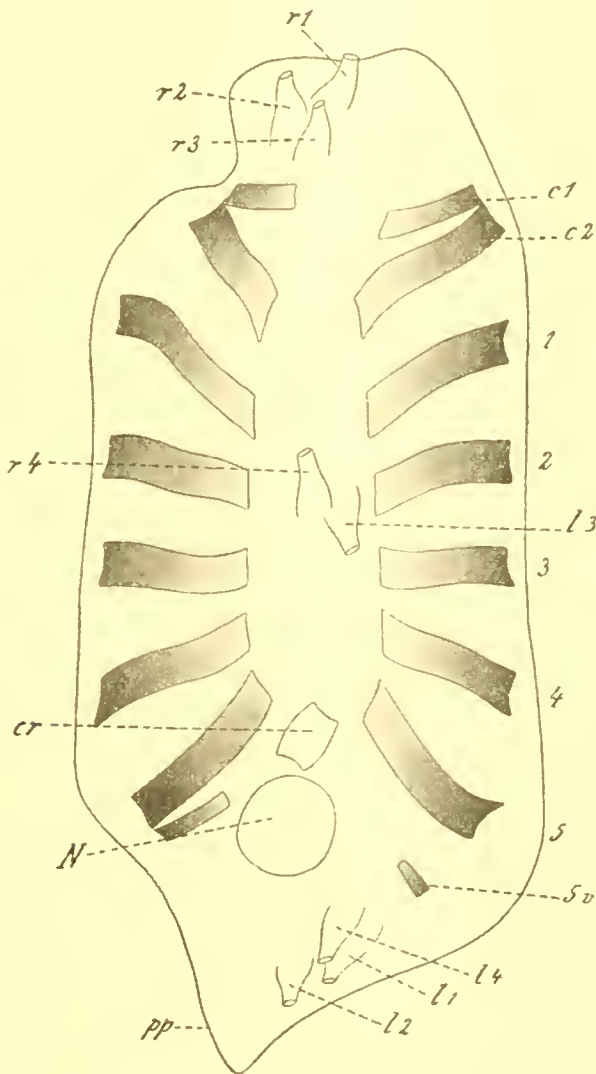


Fig. K.

Salpa zonaria greg. Tier der rechten Kettenseite.
Von der ventralen Körperseite. Haftorgane.

beiden letztgenannten ventralen Haftorgane bei *S. zonaria* eine Wanderung annehmen, und zwar für das rechte von hinten nach vorn bis zur Körpermitte, für das linke von vorn nach hinten ebenfalls bis zur Körpermitte. Die weiteste Wanderung führen die lateralen Haftorgane aus, insbesondere das rechte hintere bzw. das linke vordere, während die ventralen Haftorgane der beiden Körperseiten jedes um ein gleiches Stück weit nach vorn bzw. nach hinten wandern. Sehr interessant sind die darauf bezüglichen entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse, zu welchen ESCHRICHT ¹⁾ seinerzeit gelangt ist. Doch kann ich darauf nicht eingehen, einerseits weil es zu weit führen würde, andererseits weil die Resultate entschieden auch einer Nachprüfung bedürfen.

Soviel möchte ich nur bemerken, daß die Tatsachen des Wanderns der Haftorgane nicht so einfach sind, wie man es sich vergleichend-anatomisch denken könnte, sondern daß es hierbei während der Entwicklung zu komplizierten Gebilden kommt, welche später wieder verschwinden. Je jünger die Ketten sind, desto mehr liegt der vordere bzw. hintere Komplex der Haftorgane relativ seitlich, wodurch die Zugehörigkeit eines Individuums zu einer bestimmten Kettenseite konstatiert werden kann. Bei erwachsenem Individuum liegt er, wie gesagt, genau terminal; manchmal verschmelzen die beiden lateralen Haftorgane, sie können auch völlig degenerieren; in einem solchen Falle kleben die beiden Kettentiere mit ihrem Mantel zusammen. Die ventralen Haftorgane bleiben immer erhalten. Die Haftorgane selbst sind kurze konische Zapfen, in welche deutlich die innere Tunica hineinragt; die eigentlichen Haftflächen sind äußerst klein. Die Kette ist bereits von CHAMISSE ²⁾ abgebildet, neuerdings hat sie auch BROOKS ³⁾ wiedergegeben.

Diese Salpe ist, wie gesagt, auch ein Beispiel dafür, daß die Disposition der Haftorgane bei allen Salpen immer in einem bestimmten Verhältnis zur Kettenform steht. Es ist daher möglich, bei isolierten gregaten Individuen die Kettenform anzugeben. Ich bemerke dies, da man in der Literatur gelegentlich bei weniger bekannten Salpen die Notiz findet, daß die Form der Kette unbekannt sei.

1) l. c.

2) CHAMISSE, De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana, Fasc. 1 de Salpa, Berolini 1819.

3) BROOKS, l. c. (p. 2).

Aus dieser kurzen Übersicht geht hervor, daß im Bau der Haftorgane keine prinzipiellen Unterschiede zwischen den Cyclosalpen und Polymyariern vorhanden sind, daß sich überleitende Formen finden, welche die extreme Beschaffenheit des flossenförmigen Haftorgans bei *C. pinnata* und die in der Achtzahl vorhandenen Haftorgane bei den meisten andern Salpen verbinden. Andererseits kann man den Bau der Haftorgane bei den Oligomyariern wohl als einen Typus für sich betrachten, welcher unter den Polymyariern zuerst bei *S. fusiformis* angedeutet ist. Merkwürdig ist es, daß die innere Tunica in die geschilderten zapfenförmigen Haftorgane bei den Oligomyariern hineinragt; dasselbe ist nur noch bei *C. pinnata* der Fall. Streng genommen könnte man nur bei diesen Formen von einem Haftorgan sprechen, da sich nur hier die Körperschichten an seiner Bildung beteiligen. Bei den andern Salpen sind es eigentlich nur Haftflächen, denn sowohl bei *Cyclosalpa virgula* als auch bei den Polymyariern sind es abgegrenzte, unter Umständen angeschwollene Partien des Cellulosemantels, welche für die Verbindung zur Kette in Betracht kommen.

Durch den Umstand, daß die Kettenform bei *C. virgula* keine rosettenförmige, sondern eine zweizeilige ist, fällt die wichtige Schranke, welche die Cyclosalpen von den andern Salpen trennte. Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Cyclosalpen und den Polymyariern, welche sich in mehrfacher Hinsicht ergeben haben, gewinnen dadurch an Wert.

In diesem Zusammenhang möchte ich noch kurz auf eine Tatsache aus der Embryologie der Salpen hinweisen. SALENSKY¹⁾ hat bekanntlich seinerzeit vom embryologischen Standpunkt aus eine Teilung der Salpen in thecogone und gymnogone vorgenommen (vgl. auch KORSCHULT u. HEIDER, l. c.). KOROTNEFF²⁾ beanstandet allerdings die Teilung in dieser scharfen Form, doch scheint sie mir auch nach seinen Untersuchungen nicht ganz dem Tatsächlichen zu widersprechen. Für meine Resultate ist jedenfalls von Interesse, daß die Cyclosalpen und die Polymyariern zu den Thecogonen gehören, während unter den Gymnogonen die 3 Formen³⁾ vereinigt

1) SALENSKY, Neue Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Salpen, Theil 2, in: Mitth. Zool. Station Neapel, Vol. 4, 1883.

2) KOROTNEFF, Embryologie der *Salpa democratica* (*mucronata*), in: Z. wiss. Zool., Vol. 59, 1895.

3) Von SALENSKY wurden ursprünglich nur *Salpa mucronata* und *confederata* untersucht und zu dieser Gruppe vereinigt. Nach andern Untersuchungen stimmt jedoch *S. zonaria* mit ihnen überein.

werden, welche ich als Oligomyarier zusammenfasse. Diese Tatsache erschien mir erwähnenswert, obgleich völlige Klarheit in dieser Beziehung noch nicht herrscht. Es sind außerdem relativ wenige Salpen embryologisch untersucht worden. APSTEIN¹⁾ gibt z. B. für *S. rostrata*, welche ich eventuell als Cyclosalpe in Anspruch nehmen möchte, einen unbedeckten Embryo an, doch vermute ich, daß diese Angabe nur auf einer gelegentlichen Beobachtung, nicht auf einer Verfolgung der ganzen Entwicklung beruht, es ist daher leicht möglich, daß sich der beobachtete Embryo bereits auf einem Stadium befand, wo er sich seiner Faltenhülle entledigt hatte.

Wenn alle genannten Gründe für eine recht nahe Verwandtschaft der Cyclosalpen und der Polymyarier sprechen, so sind andererseits die trennenden Merkmale auch auf den Gebieten dieser Untersuchungen in genügender Deutlichkeit ausgeprägt, um die von alters her bestehende Isolierung der Cyclosalpen zu rechtfertigen. Ich habe auf die gemeinsamen Eigenschaften beider Gruppen mit besonderm Nachdruck hingewiesen, um dadurch die Eigentümlichkeiten, welche die Gruppe der Oligomyarier charakterisieren, mit mehr Deutlichkeit hervorzuheben. Ich hoffe, daß das im Laufe der Darstellung gebrachte Material genügende Belege für die Selbständigkeit dieser Gruppe bietet.

Ich komme nun auf die in der Einleitung gestellte Frage zurück, ob nämlich den beiden von mir als Gruppen der Untergattung *Salpa* aufgestellten Polymyariern und Oligomyariern nicht etwa der Wert von Untergattungen gleich dem der Untergattung *Cyclosalpa* zukäme. Auch aus diesem Grunde habe ich die gemeinsamen Eigenschaften der Cyclosalpen und Polymyarier besonders betont. Auf Grund der niedergelegten Resultate, insbesondere in Erwägung des Umstandes, daß die Merkmale, in denen sich die Cyclosalpen und die Polymyarier gleichen, systematisch ebenso bewertet werden müssen wie die Merkmale, welche die Oligomyarier von diesen beiden Gruppen, im besondern von den Polymyariern, trennen, daß aber diese Untersuchungen auf der einen Seite zwischen den Cyclosalpen und Polymyariern mehr ausgeglichen, auf der andern Seite zwischen den Polymyariern und Oligomyariern eine recht scharfe Scheidung herbeigeführt haben, muß ich die Frage im bejahenden Sinne beantworten, d. h. ich betrachte die 3 Salpen-Gruppen als systematisch gleichwertig. Wie ich jedoch in der Einleitung mitteilte, habe ich von der Auf-

1) l. c. (p. 3).

stellung von 2 neuen Untergattungen abgesehen. Um aus dem Gesagten die Konsequenz zu ziehen, möchte ich vorschlagen, für die zukünftige Salpen-Systematik die Cyclosalpen nicht als eine Untergattung aufzufassen, sondern sie ebenso als eine Gruppe des Genus *Salpa* anzusehen wie die Polymyariar und die Oligomyariar. Für die Gruppe würde dann der Name Cyclosalpae bestehen bleiben, die einzelnen Vertreter aber würden *Salpa pinnata*, *virgula* etc. genannt werden, wie das sowohl in der ältern als auch in der neuern Literatur geschehen ist. Im Folgenden gebe ich noch einmal eine tabellarische Übersicht über alle bekannten Salpen nach meiner systematischen Einteilung unter Berücksichtigung des eben Gesagten. Vor die zweifelhaften Formen setze ich ein Fragezeichen. Es handelt sich dabei eigentlich nur um *S. rostrata* und *S. magalhanica*, über deren Stellung ich nur so weit sicher bin, als sie beide Übergangsformen zwischen den Cyclosalpen und Polymyariern sind, wohin sie aber de facto gehören, möchte ich ohne Untersuchung nicht entscheiden. Mit der Zuzählung von *S. henseni* zu den Oligomyariern glaube ich jedoch nicht fehlzugehen.

Genus *Salpa*

I. Gruppe: Cyclosalpae

S. pinnata
S. virgula
S. affinis
S. floridana
 ? *S. rostrata*

II. Gruppe: Polymyariae

? *S. magalhanica*
S. punctata
S. maxima
S. fusiformis
S. fusiformis var. *echinata*
S. cylindrica
S. hexagona
S. amboinensis
S. picteti
S. asymmetrica
S. tilesii

III. Gruppe: Oligomyariae

S. confederata
S. henseni

S. mucronata
S. flagellifera
S. zonaria
S. nitida.

Im Laufe der Darstellung habe ich gelegentlich darauf hingewiesen bzw. stillschweigend angenommen, daß ich die Oligomyarier als die höchststehenden, die Cyclosalpen dagegen als die primitivsten Formen auffasse. Was das letztere betrifft, so finde ich mich darin im Einklang mit Brooks¹⁾, welcher, da das Hauptgewicht unserer Untersuchungen auf verschiedenen Gebieten lag, von andern Gesichtspunkten aus als ich zu dieser Auffassung gelangte. Brooks diskutiert sehr eingehend die nahe Verwandtschaft von *Salpa pinnata* mit den Pyrosomen und stützt sich in erster Linie auf die weitgehende Übereinstimmung in den Tatsachen der Embryologie und der ungeschlechtlichen Fortpflanzung (vgl. 6. Kapitel seiner Monographie, Sektion 4). Als weiteres sehr interessantes Zeugnis für die nahe Verwandtschaft dieser Tunicaten betrachtet er die sog. Lateralorgane von *S. pinnata*, welche er auf Grund seiner Beobachtungen für Leuchtorgane erklärt. Er homologisiert sie mit den Leuchtorganen von *Pyrosoma*, da sie, abgesehen von der Funktion, nach seiner Aussage auch anatomisch völlig übereinstimmen. Wie bekannt, kommen die Lateralorgane nur den Cyclosalpen zu, doch auch nicht allen Formen, so fehlen sie z. B. bei der gregaten Form von *Cyclosalpa virgula*.

Die Gründe für meine Stellungnahme zu dieser Frage waren vorzugsweise physiologischer Natur. Bedenkt man, daß die Salpe mit der Ein- und Ausleitung des Wasserstroms die wichtigsten Lebensfunktionen verbindet, nämlich Bewegung, Atmung und Ernährung, so ist es wohl berechtigt, wenn man die mehr oder minder vollkommene Ausbildung des dazu dienenden Apparats als Richtschnur für die Beurteilung einer höhern oder niedern Organisation heranzieht, ohne dabei zu sehr der Einseitigkeit zu verfallen. Ich habe schon darauf hingewiesen, daß die Oligomyarier (abgesehen von *Salpa confoederata* sol.) in dieser Beziehung auf der höchsten Stufe stehen, insbesondere ist der Apparat bei *S. zonaria* vorzüglich entwickelt, während die Cyclosalpen und Polymyarier durch das Fehlen eines klappenartigen Verschlusses der Cloakenöffnung zurückstehen, namentlich zeigt *Cyclosalpa pinnata* auch in der Beschaffenheit des 3. Cloaken-

1) l. c. (p. 2).

muskels das primitivste Verhalten. Interessant ist es, daß sich im selben Sinne von den Cyclosalpen durch die Polymyarier zu den Oligomyariern eine gewisse Tendenz erkennen läßt, die allmählich zu der Ausbildung führt, wie wir sie bei den Oligomyariern kennen gelernt haben. Auch darauf habe ich während der Darstellung schon hingewiesen, möchte aber noch an die allmähliche Reduktion des 1. Cloakenmuskels und an die Anklänge an den Klappentypus der Cloakenöffnung bei den Polymyariern (*S. fusiformis* sol.) erinnern. Ebenso läßt sich in der Ausbildung der Haftorgane derselbe Weg der stetigen Differenzierung durch die einzelnen Salpen-Gruppen verfolgen. Die Polymyarier nehmen auch hier eine Mittelstellung ein, indem sie sich einerseits dem primitiven Verhalten bei den Cyclosalpen nähern (*S. punctata*), andererseits Vorläufer der spezialisierten Ausbildung bei den Oligomyariern aufweisen (*S. fusiformis*).

Salpa und *Doliolum*.

Die genaue Feststellung der Zahl der Muskeln der beiden Körperöffnungen bei den Salpen hat eine auffallende Übereinstimmung dieser Verhältnisse mit denen bei dem Genus *Doliolum* ergeben. Wie bekannt ist die Zahl der vor dem Ganglion gelegenen Muskeln bei dem Geschlechtstier von *Doliolum* 3, womit es völlig mit den Salpen übereinstimmt. Bei der ungeschlechtlichen Generation (vgl. Textfig. L)

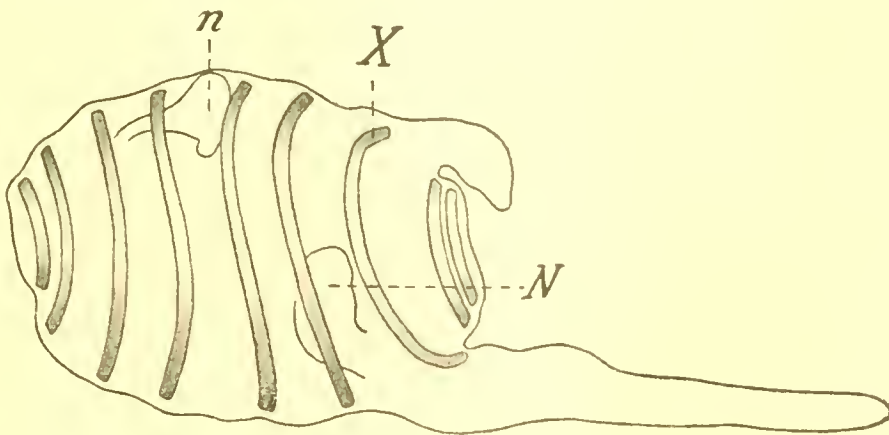


Fig. L.

Larve von *Doliolum*. Vereinfachte Kopie nach NEUMANN.

N Magen. n Ganglion. X 1. Cloakenmuskel.

sind allerdings 4 Muskeln vorhanden, doch liegt hier jedenfalls eine Verdoppelung eines Muskels vor, vielleicht des 3., wie wir das bei den Oligomyariern kennen gelernt haben. Ebenso stimmt die Zahl

der Cloakenmuskeln überein, wenn man hier dieselben Kriterien verwendet, wie ich es bei den Salpen getan habe. Besonders deutlich zeigt die ungeschlechtliche Form, das neunmuskelige *Doliolum*, diese Verhältnisse. Ich gebe eine (vereinfachte) Kopie einer Abbildung von NEUMANN¹⁾, welche eine ältere Larve darstellt. Die Muskulatur und die Organe sind alle bereits völlig entwickelt, doch ist der Larvenschwanz noch nicht geschwunden. Sein Vorhandensein halte ich aber für besonders instruktiv, da er die 3 hintern Muskeln, welche ich als Cloakenmuskeln betrachte, sehr distinkt von der eigentlichen Körpermuskulatur trennt. Der letzte Körpermuskel liegt wie bei den Salpen zu beiden Seiten des Magens. Von großem Interesse ist auch die Entwicklung dieser 3 Muskeln. Sie werden, wie NEUMANN angibt, ursprünglich jederseits als eine einheitliche Mesodermplatte angelegt. Bei der weiteren Entwicklung trennt sich zuerst der 1. Cloakenmuskel ab; auf einem spätern Stadium folgt dann die Teilung der übriggebliebenen Mesodermmasse in 2 Muskeln, den 2. und 3. Cloakenmuskel (bzw. den 8. und 9. Muskel). Beim Geschlechtstier liegen diese Dinge nicht so klar. Bei dem sogenannten Ernährungstier z. B. wird der 1. Cloakenmuskel von den beiden andern ventral durch die große Sohle, auf welcher die Entwicklung der eigentlichen Geschlechtstiere erfolgt, getrennt. Doch behält er auch hier unverkennbar seine Lage hinter dem Magen, der letzte Körpermuskel zu seinen Seiten bei. Die Entwicklung zeigt nach NEUMANN nicht die Zusammengehörigkeit der 3 Cloakenmuskeln in so schöner Weise wie bei der ungeschlechtlichen Form; der 1. Cloakenmuskel wird frühzeitig selbständig, die beiden andern gemeinsam angelegt. Dieses Verhalten entspricht der embryonalen Anlage der Mundmuskeln, wo auch nur die beiden distalen Mundmuskeln einheitlich angelegt, der 3., proximale, für sich selbständig gebildet wird.

Schaltet man nun diese als Mund- und Cloakenmuskeln gedeuteten Muskeln aus, so bleiben für die eigentliche Körpermuskulatur nur 2 Muskeln übrig. Der 1. liegt gleich hinter dem Ganglion, der 2., wie gesagt, in der Körperebene, in der sich der Magen befindet. In der Entwicklung werden sie getrennt angelegt (cf. NEUMANN), unterscheiden sich außerdem zeitlebens dadurch, daß der 1. unter dem Nervensystem, der 2. dagegen über ihm bzw. über den

1) NEUMANN, *Doliolum*, in: Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Expedition 1898—99, Vol. 12, Lief. 2, 1906.

Nerven verläuft. Es scheint mir nun von großem Interesse zu sein, daß bei fast allen gregaten Salpen (ausgenommen nur *S. zonaria*) und bei einigen solitären (*S. confederata*, *S. mucronata*) die Körpermuskulatur in 2 Gruppen angeordnet ist. Es ist möglich, daß die beiden Gruppen mit den entsprechenden Muskeln von *Doliolum* homolog sind, zumal bei manchen Salpen die Muskeln der einzelnen Gruppen nicht völlig getrennt sind, sondern, wenn auch für kurze Strecken, zusammenhängen, so daß man geneigt ist, sie als Teilmuskeln eines Muskels aufzufassen. Vielleicht bekommen wir in diesen Fragen Aufklärung durch die genaue Entwicklungsgeschichte der Salpenmuskulatur.

Es ist hinreichend bekannt, daß über die Verwandtschaft von *Salpa* und *Doliolum* sehr verschieden geurteilt wird. BROOKS ¹⁾ hat den Widerstreit der Meinungen sehr ausführlich und kritisch behandelt, ich kann mich daher lediglich auf eine allgemeine Stellungnahme beschränken. Ich schließe mich auf Grund der oben angeführten Tatsachen unbedingt dem Standpunkt von BROOKS an, welcher in Übereinstimmung mit HERDMAN eine nahe Verwandtschaft von *Salpa* und *Doliolum* und eine gemeinsame Abstammung annimmt. Als hauptsächlichster Vertreter der entgegengesetzten Meinung verfährt ULJANIN ²⁾ einen diphyletischen Ursprung beider Genera. Er stützt sich dabei auf seine entwicklungsgeschichtlichen Befunde, besonders auf das Vorhandensein bzw. Fehlen einer geschwänzten Larve. Ich glaube, daß die weitgehenden Übereinstimmungen zwischen *Salpa* und *Doliolum*, wie ich sie dargelegt habe, sich kaum als Konvergenzerscheinungen deuten lassen werden, sondern auf eine gemeinsame Urform hinweisen. Andererseits kann man sich vorstellen, daß diese Urform eine geschwänzte Larve besessen hat, welche sich im Laufe der weiteren Entwicklung nur bei *Doliolum* erhalten hat. Das ist um so wahrscheinlicher, als wir, wie auch BROOKS schon betont, im Elaeoblast bei den Salpen ein fragloses Rudiment des Larvenschwanzes haben.

Die Frage nach einer Homologie der Muskeln von *Salpa* und *Doliolum* mit denen der Ascidien ist von BROOKS und LAHILLE berührt worden. Sonderbarerweise stimmen sie beide darin überein, daß sie sich die Muskeln von *Salpa* und *Doliolum* aus den oralen

1) l. c. (p. 2).

2) ULJANIN, Die Arten der Gattung *Doliolum* im Golfe von Neapel, in: Fauna Flora Golf Neapel, Monographie 10.

und atrialen Sphincteren der Ascidien entstanden denken. Die Körpermuskulatur der Ascidien wird völlig ignoriert. Ich kann mich dieser Meinung nicht anschließen, nehme vielmehr an, daß die 3 Muskelsysteme bei den 3 Tunicaten-Gruppen homolog sind, daß im besondern die Körpermuskulatur von *Salpa* und *Doliolum* ihr Homologon in der Körpermuskulatur der Ascidien hat. Ein gültiger Nachweis ist weder von den beiden genannten Autoren erbracht worden, noch kann ich selbst einen solchen bringen, doch scheint es mir vom theoretischen Standpunkte aus wenig plausibel, daß man die gutentwickelte Körpermuskulatur der Ascidien bei einer solchen Homologisierung völlig übergehen kann.

Nachtrag.

Während sich meine Arbeit bereits im Druck befand, erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit der Herren Prof. BRAUER und Dr. HARTMEYER aus dem Material des Berliner Museums je 1 Exemplar der solitären und gregaten Form von *Salpa magalhanica* zur Untersuchung. Beiden Herren sage ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank.

Leider war die Muskulatur der Tiere, die augenscheinlich in FLEMMING'scher Lösung konserviert worden waren, recht bröcklig geworden, so daß die feinere Präparation der Mund- und Cloakenmuskeln nicht in jeder Beziehung gelang. Immerhin konnte ich mit Sicherheit feststellen, daß meine Vermutung in betreff der systematischen Stellung dieser Salpe richtig gewesen ist. Wenn sich auch in manchen Dingen Abweichungen von den für die Polymyariier angegebenen Merkmalen finden, so weisen andererseits einige besonders charakteristische Merkmale auf eine Zugehörigkeit zu dieser Gruppe hin.

Die Mundmuskulatur zeigt bei beiden Formen den unverkennbaren Polymyariier-Typus. Der Segelmuskel besteht dorsal aus 1, ventral aus 2 — 1 distalen schmälern und 1 proximalen breitem — Teilmuskeln, welche im Mundwinkel zu einem Zügelstück zusammentreten. Bei der gregaten Form reicht der Muskel nicht bis zur Mediane, sondern läuft früher in eine Spitze aus. Der Lippenmuskel ist bei beiden Formen dorsal und ventral einteilig. Die dorsale Einteiligkeit, die bei den Polymyariern nicht Regel ist, läßt sich in zweifacher Weise erklären: entweder ist der vordere

Teilmuskel völlig rückgebildet — wie gesagt, ist er bei den meisten Polymyariern schwach entwickelt —, oder die beiden Teilmuskeln sind verschmolzen, da der dorsale Lippenmuskel bei *S. magalhanica* bei beiden Formen ungewöhnlich breit ist. Bei der solitären Salpe ist das für die solitären Polymyarier charakteristische durch Umklappung entstandene Zügelstück vorhanden, ebenso der dem kleinen Muskel *b* 2 entsprechende Teil des Lippenmuskels, welcher sich mit der ventralen Hälfte des Bogenmuskels zu einem breiten Muskelbande verbindet (wie bei *S. punctata*).

Der Bogenmuskel der solitären Form besitzt eine besondere Bildung, wie ich sie bei keiner andern Salpe gefunden habe. Kurz vor seinem dorsalen Ende, welches in gewöhnlicher Weise nach hinten gerichtet ist, geht medianwärts in der Richtung zur Hypophyse ein kleiner Muskel ab. Außer diesem Seitenast des Bogenmuskels ist der kleine Längsmuskel wohlausgebildet, er ist verhältnismäßig lang, zieht vorn ein kurzes Stück weit über den Lippenmuskel hinweg, hinten über den Seitenast des Bogenmuskels und erstreckt sich ebenso weit nach hinten wie dieser. Geht man von den Verhältnissen aus, wie wir sie bei *S. virgula* greg. kennen gelernt haben, wo der kleine Längsmuskel *c* vom Bogenmuskel zunächst in der Richtung nach hinten abging und sich dann erst, einen Bogen beschreibend, nach vorn auf den Lippenmuskel zuwandte, so können wir in dem kleinen Seitenast des Bogenmuskels bei *S. magalhanica* einen Rest sehen, der an das Verhalten des Bogenmuskels bei den Cyclosalpen, an seine Verbindung mit dem kleinen Längsmuskel, erinnert. Denken wir uns den kleinen Längsmuskel bei *S. virgula* an der Umbiegungsstelle geteilt und die Teilungsenden gerade ausgestreckt, so erhalten wir das Bild bei *S. magalhanica*: der mit dem Stammuskel verbundene Teil geht ein wenig nach hinten gerichtet zur Mediane, der andere, in der Richtung nach hinten gerade ausgestreckt, kreuzt diesen ursprünglich mit ihm verbundenen Teil. Bei der gregaten Form ist der Seitenast nicht vorhanden. Ihr Bogenmuskel hat die nur den gregaten Formen der Polymyarier zukommende Lage an der Außenseite der andern beiden Mundmuskeln bzw. ihrer Zügelstücke.

Die Cloakenmuskulatur ist bei beiden Formen nach dem Typus der rohrförmigen Cloakenöffnung gestaltet. Der 1. Cloakenmuskel ist bei der solitären Form mit dem letzten Körpermuskel dorsal bis zur halben Körperhöhe verschmolzen. Bei *S. fusiformis* sol. und *S. punctata* sol. lehnt er sich dorsal eng an den letzten Körpermuskel,

doch eine völlige Verschmelzung habe ich bei keiner andern solitären Salpe beobachtet. Die beiden untern Enden des in Rede stehenden dorsalen Muskels sind ventral als letzter Körpermuskel bzw. 1. Cloakenmuskel genau bestimmt, indem sich der eine zur Seite des Nucleus wendet, der andere aber hinter ihm verläuft. Bei der gregaten Form ist die Verschmelzung ebenso vorhanden, doch bildet sie das gewöhnliche und charakteristische Verhalten der gregaten Polymyariet. Der 2. Cloakenmuskel ist bei beiden Formen ein einfacher Ring. Der 3. zerfällt in eine größere Anzahl von Teilmuskeln, die sich dorsal und ventral zu je einem verhältnismäßig langen Zügelstück vereinigen. Besonders lang sind die Zügelstücke bei der solitären Form, sie reichen bis zum vorletzten Körpermuskel. Die Vereinigung der ventralen Teilmuskeln zu einem Zügelstück habe ich bei keiner andern Salpe gefunden. Ein kleiner Muskel α (vgl. *S. maxima* und *fusiformis* sol.) scheint auch vorhanden zu sein, doch konnte ich das nicht sicher feststellen.

Zur Körpermuskulatur gehören bei der solitären Form 7 Muskeln, die für die Polymyariet beschriebene Normalzahl 8 ist nicht erreicht. Zieht man noch in Betracht, daß der letzte Körpermuskel mit dem 1. Cloakenmuskel dorsal verschmolzen ist, so sind es nur 6 selbständige Muskeln, eine Zahl, die auch aus der APSTEIN'schen Abbildung hervorgeht und die mich in erster Linie veranlaßte, im systematischen Verzeichnis am Schlusse meiner Arbeit ein Fragezeichen vor diese Salpe zu setzen, denn 6 Muskeln haben bekanntlich die Cyclosalpen. Nach der Untersuchung der Salpe und nach der Feststellung des 7. Muskels kann ich diesem Umstande, d. h. dem Fehlen eines Körpermuskels, kein großes Gewicht beilegen, denn 1. sprechen charakteristische Merkmale für die Zugehörigkeit zu den Polymyariet, 2. haben wir das Fehlen eines Körpermuskels bei gregaten Formen der Polymyariet schon erwähnt (*S. cylindrica*). Die gregate Form von *S. magalhanica* hat ebenfalls einen Körpermuskel zu wenig, es sind nur 5 vorhanden, während die meisten Formen der Polymyariet 6 haben. Auch sie ist trotzdem nach der Disposition ihrer Körpermuskulatur wie nach den andern Merkmalen ein echter Polymyariet.

Die Körpermuskeln der solitären Form sind sehr breit. Die ersten 4 berühren sich dorsal, der 4. und 5. lateral, der 5. und 6. wieder dorsal.

Bei der gregaten Form werden von der Körpermuskulatur in üblicher Weise 2 Muskelgruppen gebildet. Zur 1. gehören 3, die

sich dorsal in der Mediane berühren, zur Bildung der 2. sind, wie bei allen Polymyariern, die beiden letzten Körpermuskeln mit dem 1. Cloakenmuskel vereinigt. Lateral stoßen der 3. und 4. Muskel zusammen; auf der linken Seite ist der 1. Muskel mit dem 2. durch eine Anastomose verbunden. Ventral sind der 2., 3. und 4. der linken Seite und der 2. und 3. der rechten alle untereinander durch Anastomosen verbunden. Die Muskulatur ist schwach asymmetrisch.

Das Tier besitzt nur einen Körperfortsatz und zwar am hintern Körperende auf der rechten Seite. (Bei einem Tier der andern Kettenseite würde der Fortsatz auf der andern Seite liegen!) Gewöhnlich haben die Polymyarier, wie die beschriebenen, an jedem Körperende einen Fortsatz, doch gibt es auch andere Formen, die wie *S. virgula* nur einen haben, nie aber erstreckt sich ein Teil der innern Organe wie bei *S. virgula* in den Fortsatz hinein. Der Fortsatz ist bei *S. magalhanica* bedeutend kleiner als bei *S. virgula*.

Um schließlich noch einen typischen Polymyarier-Charakter anzuführen, sei die Form der Haftorgane erwähnt. Sie sind flächenhaft ausgebildet, der Rand erhebt sich nur äußerst wenig über den sie umgebenden Mantel. Die Disposition scheint ähnlich wie bei *S. punctata* zu sein, eine genaue Angabe muß ich mir leider versagen, da das mir zur Verfügung stehende Exemplar nicht alle Haftorgane mit der nötigen Deutlichkeit zeigte.

Erklärung der Abbildungen.

a) M u s k e l n

- A* dorsaler Abschnitt des Segelmuskels
a ventraler Abschnitt des Segelmuskels
B dorsaler Abschnitt des Lippenmuskels
b ventraler Abschnitt des Lippenmuskels
A 1, A 2, B 1, B 2, a 1 etc. für den Fall, daß die Abschnitte dieser Muskeln in Teilmuskeln zerfallen
za Zügelstück des Segelmuskels
zb Zügelstück des Lippenmuskels
C der Bogenmuskel (*C 1, C 2* seine Teilmuskeln bei den Oligomyariern)
c die kleinen dorsalen Längsmuskeln
1, 2, 3 etc. 1., 2. etc. Körpermuskel
x 1. Cloakenmuskel
y 2. Cloakenmuskel (*y 1, y 2* seine ventralen Teilmuskeln)
zy sein Zügelstück
z 3. Cloakenmuskel (*z 1, z 2, z 3* seine Teilmuskeln)
zx sein Zügelstück

b) andere Organe

- An* Anus
Ax die basale Furche der Klappe (Achse)
Bl Blinddarm
Cr Herz
dmL dorsale Medianlinie
E Endostyl
El Elaeoblast
Fl Flimmerbogen
Gl Ganglion
H Flimmerorgan

Hf Haftorgan
K Cloakenöffnung
Klp Klappe der Oligomyarier
l 1, l 2 die linken lateralen Haftorgane
l 3, l 4 die linken ventralen Haftorgane
La Lateralorgan der Cyclosalpen
leeF die seitlichen Furchen der Klappe
M Mundöffnung
Ma Magen
mf die mediane Furche der Klappe
N Nucleus
OL Oberlippe
oS oberes Segel
pa vorderer Körperfortsatz der Kettensalpen
pp hinterer Körperfortsatz der Kettensalpen
r 1, r 2 die rechten lateralen Haftorgane
r 3, r 4 die rechten ventralen Haftorgane
St Stolo
test Hoden
UL Unterlippe
uS unteres Segel
vmL ventrale Medianlinie.

Tafel 1.

Fig. 1. *Cyclosalpa pinnata* sol. Cloakenmuskulatur von der Innenseite.

Fig. 2. *Cyclosalpa pinnata* sol., von der rechten Seite.

Fig. 3. *Cyclosalpa pinnata* greg. Junges, vom Stolo abpräpariertes Individuum. Bei völliger Ausbildung der Muskulatur liegt die Cloakenöffnung noch relativ weit dorsal. Der 1. Cloakenmuskel bildet eine natürliche Abgrenzung des Cloakenrohres gegen den Körper. Das jugendliche Stadium des Tieres dokumentiert sich auch durch die relative Größe des Ganglions. Die Körperöffnungen sind noch durch die den ganzen Körper umgebenden Gallertmassen geschlossen.

Fig. 4. *Cyclosalpa pinnata* greg. Älteres, etwa $2\frac{1}{2}$ cm langes Tier aus einer freischwimmenden Kette. Die Cloakenöffnung ist gestreckt und bereits endständig. Bei noch älteren Individuen erfolgt noch eine weitere Streckung.

Fig. 5. *Cyclosalpa virgula* sol., von der rechten Seite.

Fig. 6. *Cyclosalpa virgula* greg. Mundmuskulatur eines Individuums der rechten Kettenseite. Von der Außenseite gezeichnet.

Fig. 7. *Cyclosalpa virgula* greg. Individuum der rechten Kettenseite, von der Dorsalseite. Die Zeichnung ist insofern konstruiert, als der linke Mundwinkel auch hineingezeichnet worden ist, um die Topographie der Mundmuskulatur hineinzubringen. Beim Objekt ist der linke Mundwinkel bei dieser Orientierung nicht zu sehen, da er ganz ventralwärts

verschoben ist. Um das Bild der Muskulatur nicht zu komplizieren, sind fortgelassen worden: ventral der Lippenmuskel, dorsal der Segelmuskel, außerdem ihre Vereinigungen und Bildungen im Mundwinkel (vgl. hierzu Fig. 6).

Fig. 8. Dasselbe Individuum, von der Ventralseite. Lage des linken Mundwinkels. *Im 1* vorderer Muskel des Haftorgans, *Im 2* hinterer.

Fig. 9. *Salpa maxima* sol. Mundmuskulatur, von der Außenseite. Die beiden Segel sind ausgebreitet. *ab* bezeichnet hier das sekundäre Zügelstück des Lippenmuskels.

Fig. 10. *Salpa maxima* sol. Cloakenmuskulatur, von der Außenseite.

Tafel 2.

Fig. 11. *Salpa maxima* sol., von der rechten Seite. *Ps* der kleine baumförmige Fortsatz im Innern des Cloakenrohres. Der Segelmuskel ist fortgelassen worden, der Lippenmuskel im Mundwinkel nicht detailliert (vgl. Fig. 9).

Fig. 12. *Salpa maxima* greg. Mundmuskulatur, von der Innenseite.

Fig. 13. *Salpa maxima* greg. Cloakenmuskulatur, von der Innenseite.

Fig. 14. *Salpa maxima* greg. Individuum der rechten Kettenseite. Der Segelmuskel ist fortgelassen worden, der Lippenmuskel nur teilweise gezeichnet. Die Insertion des 1. Cloakenmuskels ist durch die punktierten Linien angegeben worden.

Fig. 15. *Salpa fusiformis* sol. Cloakenmuskulatur, von der Außenseite. *a* der kleine Muskel (vgl. Text).

Fig. 16. *Salpa punctata* sol., von der Dorsalseite. Der Segelmuskel und ein Teil des Lippenmuskels sind fortgelassen. *abo* obere Verlängerung des Zügelstücks des Lippenmuskels, die untere ist bei dieser Ansicht nicht zu sehen.

Fig. 17. *Salpa punctata* sol. Mundmuskulatur eines eben freigewordenen Embryos, von der Außenseite. Die beiden Segel sind ausgebreitet. *abu* und *abo* obere und untere Verlängerung des Lippenmuskels. Von beiden ist nur ein kurzes Anfangsstück gezeichnet.

Fig. 18. *Salpa punctata* sol. Cloakenmuskulatur, von der Außenseite.

Fig. 19. *Salpa punctata* greg. Cloakenmuskulatur, von der Innenseite.

Fig. 20. *Salpa punctata* greg. Individuum der linken Kettenseite, von der Dorsalseite. Der Segelmuskel und ein Teil des Lippenmuskels sind fortgelassen.

Fig. 21. *Salpa punctata* greg. Dasselbe Individuum, von der Ventralseite. Die Punktierung stellt die Disposition des braunroten Pigments vor, nach welchem die Salpe ihren Namen bekommen hat.

Tafel 3.

Fig. 22. *Salpa confederata* sol. Cloakenmuskulatur, von der Außenseite. Die punktierten Linien beziehen sich auf das Verhalten beim Embryo.

Fig. 23. *Salpa confederata* greg. Mundmuskulatur, von der Innenseite. *C1* und *C2* 1. und 2. Teilmuskel des Bogenmuskels.

Fig. 24. *Salpa confederata* greg. Cloakenmuskulatur, von der Außenseite.

Fig. 25. *Salpa confederata* greg., von der Dorsalseite. Individuum der rechten Kettenseite. Der Segelmuskel ist fortgelassen worden. Die Klappe ist nach dem lebenden Tier gezeichnet worden. *lccF* die seitlichen Furchen der Klappen, *Ar* die basale Furchen der Klappe, durch die die Bewegungsachse geht, *mccF* die mediane konvexe Falte der Klappe.

Fig. 26. *Salpa mucronata* sol. Mundmuskulatur, von der Innenseite. Der 2. Teilmuskel des Bogenmuskels sowie der kleine Längsmuskel *c* sind weggelassen worden (vgl. Fig. 28).

Fig. 27. *Salpa mucronata* sol. Cloakenöffnung ventralmedian zerschnitten und ausgebreitet. Muskulatur, von oben (Außenseite). Um das Bild nicht zu komplizieren ist das Segel der Klappe fortgelassen, die Muskel *Z2* und *Z3* verlaufen in situ auf diesem Segel. Die punktierte Linie bezeichnet den Ansatz des Segels, *dz* die lateralen Zapfen der Cloakenöffnung.

Fig. 28. *Salpa mucronata* sol., von oben. *Sr* Ansatz des Segels der Klappe, *dz* die lateralen Zapfen der Cloakenöffnung.

Tafel 4.

Fig. 29. *Salpa mucronata* greg. Mundmuskulatur, von der Innenseite. Der kleine Längsmuskel *c* ist fortgelassen worden.

Fig. 30. *Salpa mucronata* greg. Cloakenmuskulatur eines Tieres der linken Kettenseite, von oben (Außenseite). *xy* gemeinsames Zügelstück des 2. und 3. Cloakenmuskels.

Fig. 31. *Salpa zonaria* sol. Muskulatur der Cloakenöffnung, von oben (Außenseite). Rechte Seite der Cloakenöffnung. *Klw* Winkel der Cloakenöffnung, *S* oberes Segel der Cloakenöffnung.

Fig. 32. *Salpa zonaria* greg. Mundmuskulatur, von der Innenseite. Der Bogenmuskel ist fortgelassen worden (vgl. Fig. 33 und Fig. K). Die unterbrochene Linie (lang punktiert) bezeichnet den Segelrand und den Mundwinkel.

Fig. 33. *Salpa zonaria* greg. Tier der linken Kettenseite, von oben. Die Öffnung der Cloake ist durch die punktierte Ellipse bezeichnet. Der Lippenmuskel ist fortgelassen worden.

