

MÉMOIRES  
DE  
L'ACADÉMIE IMPÉRIALE DES SCIENCES DE ST.-PÉTERSBOURG, VII<sup>e</sup> SÉRIE.  
TOME X, N<sup>o</sup> 15.

---

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE  
DER EINFACHEN  
A S C I D I E N.

VON

**A. Kowalevsky.**

—  
(Mit 3 Tafeln.)  
—

*Der Akademie vorgelegt am 1. November 1866*

—  
**ST. PETERSBURG, 1866.**

Commissionäre der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften:

**in St. Petersburg**

Eggers et C<sup>o</sup> und H. Schmitzdorff,

**in Riga**

N. Kymmel,

**in Leipzig**

Leopold Voss.

Preis: 45 Kop. = 15 Ngr.

Gedruckt auf Verfügung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.

Im December 1866.

K. Vesselofski, beständiger Secretär.

Buchdruckerei der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften.

(Was.-Ost., 9. Linie, № 12.)

## Einleitung.

---

Die Entwicklungsgeschichte der Ascidien wurde schon vielfach studirt. Wollten wir von den Untersuchungen älterer Forscher absehen, deren Resultate durch neuere Gelehrte entweder schon ganz bearbeitet, oder wenigstens zum Theil erweitert sind, so hätten wir die Leistungen von Milne-Edwards<sup>1)</sup>, Van-Beneden<sup>2)</sup>, Köllicker<sup>3)</sup> und besonders von Krohn<sup>4)</sup> zu erwähnen. Von allen diesen Forschungen sind die Untersuchungen von Krohn diejenigen, welche mit unseren Resultaten am meisten übereinstimmen. Die Art, wie er die Pigmenthaufen abbildet, ist ganz übereinstimmend mit dem, wie wir sie fanden; nur hat er die Wandungen des Sackes, in welchem diese Sinnesorgane liegen, nicht aufgefunden, und die Entwicklung überhaupt nicht Schritt für Schritt verfolgt. Die Bildung des Achsenstranges im Schwanze der Ascidienlarven wurde auch schon von Krohn gesehen, aber als Aushöhlung der Zellen gedeutet. Die Umwandlung der Larven in die sitzende Form ist von ihm ebenfalls genau beschrieben worden, nur war er in der Anatomie der Larve nicht bewandert und konnte daher auch die Einzelheiten nicht hervorheben.

Das Verhalten der Segmentationskugeln zum Embryo, die Schritt für Schritt verfolgte Bildung des Darmkanales, der Leibeshöhle, die Bildung der Rückenwülste, ihre Schliessung zum Nervenrohr, die Bildung des Achsenstranges im Schwanze der Ascidienlarven sind Resultate meiner Forschung. Beim Beginn meiner Untersuchung interessirte mich das Verhalten der Furchungs- oder Theilungskugeln zum Embryo und die Bildung der Leibeshöhle und des Darmkanals am meisten. Die früheren Angaben über diesen Gegenstand waren so schwankend, dass sich keine Vergleichung mit dem Bildungs-

---

1) Milne-Edwards. Observations sur les ascidies composées. Paris 1841.

2) Van-Beneden. Recherches sur l'embryologie, l'anatomie et la physiologie des ascidies simples. Mémoires de l'Académie Royale de Belgique. Vol XX, 1847. p. 34.

Mémoires de l'Acad. Imp. des Sciences, VIIme Série.

3) Köllicker und Löwig. De la composition et de la structure des Enveloppes des Tuniciers. Annales de Sc. Natur. Zoolog. p. 218.

4) Krohn. Ueber die Entwicklung der Ascidien. Müller's Archiv 1852, p. 316.

modus bei den anderen von mir darauf untersuchten Thieren anstellen liess. Die Resultate meiner Studien haben dagegen meine eigenen Erwartungen übertroffen, indem mir der Drang der Thatsachen zuletzt Ansichten aufzwang, die mir Anfangs ganz paradox hätten erscheinen können.

Es wurden mehrere Arten der Ascidien studirt; alle Vorgänge sind aber sehr einförmig, und die Figuren wurden nach den Embryonen der *Phallusia mammillata* Cuv. und *Asc. intestinalis* entworfen. Die ersten Stadien wurden hauptsächlich an den Eiern der *Ph. mammillata*, der Uebergang der Larve in die sitzende Form nur an der *Asc. intestinalis* studirt.

Sämmtliche Figuren wurden mittelst der Camera lucida gezeichnet.

---

### Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien.

---

Die Eier der Ascidien haben, wenn sie das Mutterthier verlassen, die Form von ziemlich zusammengesetzten Gebilden. Sie bestehen aus der Dottermasse (Taf. I. Fig. 1 *d*), welche den grössten Theil des Eies einnimmt und von einer Schicht von Gallerte (*b*), in welcher gelbe Kerne (*c*) oder Zellen liegen, umgeben ist. Der Dotter hat ausser der erwähnten Gallertschicht keine eigentliche Dotterhaut. Die gelben Zellen, welche in die Gallertschicht eingepflanzt sind, stammen aller Wahrscheinlichkeit nach aus dem Follikel ab, in welchem sich das Ei entwickelte. Die gelben Kerne oder Zellen haben eine grosse Aehnlichkeit mit den Blutkörperchen der höheren Wirbelthiere. Sie stellen eigentlich eine einfache ganz einförmige Kugel dar, welche ebenfalls keinen Kern hat. Bei der Bearbeitung mit Essigsäure bemerkt man an der gelben Kugel fast dieselben Veränderungen, welche man auch am Blutkörperchen beobachtet; man findet dann nämlich, dass das ganze Gebilde eine Bläschenform angenommen hat, dass dieses Bläschen eine deutliche äussere Haut besitzt und nach innen aus einem wasserklaren Plasma und ziemlich dunkel gelb gefärbten Körnchen besteht. An vielen bemerkt man auch ein rundliches Körperchen, welches vielleicht als Kern anzusehen ist, obgleich ich darüber nicht ins Klare kommen konnte. Dass diese gelben Kugeln aus den Zellen des Eifollikels stammen, zweifle ich garnicht. Ihr weiteres Schicksal werden wir an den entwickelten Embryonen verfolgen, wo wir uns auch davon überzeugen können, dass diese Kugeln in die weissen Zellen des äusseren Mantels übergehen, Fortsätze ausschicken und sich mittelst derselben mit einander verbinden, eine Art Kanalsystems in dem Mantel

der einfachen Ascidien hervorbringend. Das schon ziemlich zusammengesetzte Ei liegt noch in einer harten Kapsel (Fig. 1 a), die ihrerseits mit sehr sonderbaren Gebilden besetzt ist, welche bei den verschiedenen Species bedeutend variiren. Die Beschreibung dieser Gebilde halten wir, da sie schon von mehreren Forschern geliefert ist, nicht für nöthig, um so mehr, da diese Bildungen bei der Entwicklung gar keine Rolle spielen und bald abfallen.

Die Ascidien sind bekanntlich wahre Hermaphroditen, nämlich in dem Sinne wahre, weil sie sich selbst befruchten können und keiner gegenseitigen Befruchtung zweier Individuen, wie bei den Salpen und vielen Gasteropoden, bedürfen. Bei den Ascidien nimmt man Eier und Samen aus einem und demselben Thiere; die Eier werden befruchtet und entwickeln sich. Was die Entwicklungsfähigkeit der Eier anbetrifft, so habe ich eine sonderbare Beobachtung gemacht, die ich mir Anfangs gar nicht erklären konnte. Die *Phallusia mammillata* Cuv. wurden mir früh Morgens (um 6 Uhr) gebracht, und die gleich darauf befruchteten Eier entwickelten sich sehr schnell und gut. Als ich 8 Stunden darauf noch eine zweite Befruchtung anstellte, um die schon beobachteten Stadien noch genauer zu studiren, fiel es mir auf, dass sich viele Eier nicht entwickelten. Am nächsten Morgen erwies es sich bei einem abermaligen Befruchtungsversuche mit Ascidien, die nicht länger als 24 Stunden in sehr grossen Gläsern mit Meerwasser zugebracht hatten, dass sich kein einziges Ei mehr entwickelte, obgleich an den Thieren selbst gar nichts Besonderes zu bemerken war, sondern sie ganz so aussahen, wie die frisch gebrachten.

Als ich später die Entwicklung der *Ascidia intestinalis* studirte, zeigte sich, dass bei den Thieren, die einige Stunden in Gläsern zugebracht hatten, besonders wenn das Wasser nicht oft verändert wurde, die Eier ihre Entwicklungsfähigkeit verloren, obgleich an den Ascidien selbst nicht das geringste Zeichen des Absterbens zu sehen war. Ich erwähne diese Erscheinung, weil sie uns beweist, dass die Eier möglicherweise noch im Mutterleibe in einer unmittelbaren Verbindung mit dem umgebenden Medium stehen und unbedeutende Veränderungen desselben auf sie bedeutend einwirken. Die Samenfäden der Ascidien sind schon längst bekannt; was aber den Befruchtungsact selbst anbetrifft, so erwähne ich nur, dass die Samenfäden nicht mit den Köpfchen an die Eihaut stossen, sondern sich mit den Schwänzen daran kleben, wie Fig. 1 e darstellt. Ob das ein besonderes Mittel ist, die Eihaut zu durchbohren, kann ich nicht sagen, nur muss ich bemerken, dass ich keine Samenfäden innerhalb dieser Haut wahrgenommen habe. Was nun den Dotter selbst anbetrifft, so ist er seinem Aussehen nach bei verschiedenen Eiern sehr verschieden. Bei einigen, z. B. bei der *Phallusia mammillata*, ist er ganz durchsichtig, stark strahlenbrechend, und erinnert hierin an einen grossen Fetttropfen. Bei den anderen, wie bei der *Asc. intestinalis*, *Cynthia* etc. ist er ganz undurchsichtig dunkelgelb oder braun und besteht aus einem durchsichtigen Plasma und einer Masse von Fettbläschen. Einen Kern konnte ich nur an den unreifen Eiern auffinden, an den reifen war er meist schon nicht mehr zu sehen. Die Grösse des Eies ist nach der Grösse des Thieres selbst verschieden, die Fig. 1 stellt uns ein Ei der *Ph. mammillata* bei 300 Vergrößerung dar.

Ungefähr eine Stunde nach der Befruchtung beginnt die Furchung und geht sehr schnell vor sich. Anfangs theilt sich das Ei in zwei Hälften (Fig. 2). Die Gallertschicht mit ihren gelben Kugeln nimmt daran keinen Antheil, nur liegt sie an den Furchungskugeln eben so dicht an, wie am Ei, geht aber in die Theilung nicht ein. An den beiden ersten Furchungskugeln sieht man beim Zusammendrücken einen deutlichen Kern, welcher bei der Bearbeitung mit Essigsäure noch deutlicher hervortritt. Die Dotterkörnchen der Furchungskugel liegen strahlenförmig gegen den Kern, was sich besonders deutlich an der Fig. 3 dargestellt findet. Die beiden Furchungskugeln theilen sich jede in zwei; wo bei jeder Theilung der Kugel die Theilung des Kernes vorausgeht. Im Centrum zwischen den vier Furchungskugeln bemerkt man schon einen kleinen Raum, der später zur Furchungshöhle wird. Die vier Furchungskugeln theilen sich nun weiter mittelst einer äquatorialen Theilung in acht Kugeln (Fig. 4). Diese theilen sich wieder jede in zwei, und die 16 Kugeln umgrenzen schon eine vollständig geschlossene Höhle *c* Fig. 5. Eine unmittelbar folgende Stufe, auf der sich schon ungefähr 32 Furchungskugeln oder Zellen vorfinden, ist auf der Fig. 6 im Querschnitt dargestellt. Die zusammensetzenden Zellen sind an einander gedrückt, und die centrale Höhle ist scharf, wenn auch nicht sehr regelmässig abgegrenzt. Schon auf dieser Stufe beginnt die Einstülpung der einen Seite des Eies. Das Ei legt sich zusammen und hat im Querschnitt die Form der Fig. 7, d. h. die Zellen auf einer Seite der Kugel platten sich anfangs ab und beginnen sich einzustülpen. Die Fig. 8 und 9 stellen die weiteren Stufen dieser Einstülpung dar, welche immer weiter fortschreitet. Die Zellen der äusseren Schicht vermehren sich schneller, da sie jetzt eine immer grössere Fläche umkleiden müssen. Die inneren Zellen vermehren sich ebenfalls, jedoch viel langsamer. Was die Zusammensetzung der Zellen selbst anbetrifft, so besitzen sie alle einen sehr deutlichen bläschenförmigen Kern und ein mehr oder weniger durchsichtiges Protoplasma. Die Eier der *Asc. intestinalis*, die sehr dunkel sind, zeigen diese Stadien, wenn sie mittelst der Essigsäure durchsichtig gemacht wurden, sehr deutlich. Die Fig. 10 stellt ein noch weiter entwickeltes Ei dar, an dem die durch Einstülpung gebildete Höhle fast ganz abgeschlossen ist und nur mittelst einer kleinen Oeffnung mit der Aussenwelt communicirt. — Werfen wir jetzt einen Blick auf die besprochenen Vorgänge, so finden wir, dass die Furchungs-, Segmentations- oder Baer'sche Höhe, die wir auf der Fig. 6 *c* so deutlich ausgedrückt sahen, bei der nächstfolgenden Stufe (Fig. 7 *c*), wenn auch noch fortbesteht, so doch schon bedeutend an Umfang abgenommen und sich in die Länge gezogen hat. An den Fig. 8, 9, 10 und den folgenden ist sie nur als ein dünner Streifen sichtbar, der sich zwischen den Zellen des äusseren Epithels und denjenigen, die den Innenkörper zusammensetzen, hinzieht. Dieser Streifen geht, wie wir später sehen werden, in die Leibeshöhle, und die durch die Einstülpung der Zellen neu gebildete Höhle *h* in die Höhle des Darmkanals über. Eine eben solche Bildung der Leibeshöhle, der Höhle und der Wandungen des Darmkanals habe ich im vorigen Jahre bei *Amphioxus* beschrieben. Eine etwas abweichende, aber auch auf denselben Typus zurückführbare Bildung wurde

von mir bei allen Ctenoforen beobachtet und in meiner Abhandlung «Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen» mitgetheilt. In diesem Jahre habe ich meine Erfahrungen über die Bildung des Darmkanals und der Leibeshöhle noch bedeutend erweitert und mich weiter davon überzeugt, dass dieser Modus der Entwicklung sehr verbreitet ist und wahrscheinlich allen Thieren zukommt, die eine Segmentationshöhle besitzen. Ferner habe ich die Entwicklung des *Phoronix*<sup>1)</sup> Wright, der *Sagitta*, des *Echinus esculentus* und einer *Ophiura* verfolgt und bei allen diesen Thieren mit kleineren oder grösseren Abweichungen dasselbe beobachtet. Nur möchte ich hier noch einige Worte über die Entwicklung der *Sagitta* sagen, welche nach den Untersuchungen Gegenbauer's einen Grundplan für einen ganz anderen Entwicklungsmodus bildet und auf welchen man sich allerselts beruft.

Bekanntlich giebt Gegenbauer an, dass sich bei der *Sagitta* nach der Furchung des Eies eine centrale Höhle bilde, um welche die langen Cylinderzellen lägen<sup>2)</sup>. Er meint weiter, diese Zellen theilten sich jetzt jede in zwei, und um die centrale Höhle entstünden somit zwei Zellenschichten; die unmittelbar um die Höhle liegende Schicht bilde die Wandungen des Darmkanals, und der zwischen den beiden Schichten von Zellen entstandene Spalt würde zur Leibeshöhle. Ferner nimmt Gegenbauer an, dass sich die Zellen auseinander schoben und die centrale Höhle sich auf diese Weise mit der Aussenwelt verbände (Entw. d. Sag. Taf. I. Fig. 9 und 10). Gegenbauer hat die Theilung der die Segmentationshöhle umgebenden Zellen nicht unmittelbar beobachtet; das Auseinanderschieben der Zellen, welches die Verbindung der Segmentationshöhle mit der Aussenwelt vermittelt, hat er auch nur angenommen. Ferner nimmt Gegenbauer an, die erste Oeffnung, mittelst welcher die Höhle des primitiven Darmkanales nach aussen mündet, würde zur Mundöffnung. Ich habe nun die Entwicklung der *Sagitta* mit der grössten Aufmerksamkeit verfolgt und mich hier wieder davon überzeugt, dass die Segmentationshöhle sich auch hier ganz nach demselben Typus bildet, dass ferner die sie umgrenzenden Zellen nie sich so theilen, wie Gegenbauer angiebt, sondern ganz so, wie wir es oben bei den Ascidien sahen, wo sich die Zellen der einen Seite allmählich abplatteten, sich einstülpten, die Segmentationshöhle zusammendrückten und sich weiter und weiter einstülpend ein ähnliches Stadium erreichten, wie es auf der Fig. 10 im Querschnitt dargestellt ist<sup>3)</sup>. Die weiteren Angaben Gegenbauer's, dass die

1) Die Anatomie und Entwicklung des *Phoronix* bildet meine Doctordissertation, welche jetzt in russischer Sprache erscheint. Was die embryonale Entwicklung anbetrifft, so geht sie ganz so vor sich, wie ich sie beim *Amphioxus* geschildert, d. h. die Furchungshöhle wird zur Leibeshöhle, der Darmkanal bildet sich durch eine ähnliche Einstülpung, wie ich sie bei den Ascidien schilderte, die von der ersten Einstülpung übrig bleibende Oeffnung wird zum *Anus*, und die Mundöffnung bildet sich später. Hier möchte ich noch erwähnen, dass der

*Phoronix* nichts anderes ist, als der *Sipunculus*, der nach den Beobachtungen von Schneider, Krohn und Claparède von der *Actinotrocha* abstammt. Die Entwicklung der *Actinotrocha* wurde von mir bis zu dem Stadium verfolgt, welches Claparède in seinen Beob. in Norm. abbildet.

2) Gegenbauer. Entwicklung der *Sagitta* 1857. Taf. I. Fig. 6 und 7.

3) Eine vorläufige Mittheilung über die Entwicklung der *Sagitta* findet sich in meiner Abhandlung: Anatomie

centrale Höhle der Fig. 8, 9 und 10 zur Höhle des Darmkanals und der Spalt zwischen den zwei Reihen von Zellen zur Leibeshöhle wird, ist richtig, nur wäre hier noch zu bemerken, dass bei der *Sagitta* die Oeffnung *d* der Fig. 8 und 11 nicht zur Mundöffnung, sondern zum Anus wird, was wir auch bei *Phoronix*, *Amphioxus*, *Echinus*, *Ophiura*, *Limnaeus*<sup>1)</sup> und auch beim Frosch und der Neunauge finden. Dass Gegenbauer das Stadium der Einstülpungen übersehen konnte, erklärt sich sehr leicht dadurch, weil dieses Stadium gewöhnlich sehr schnell vor sich geht.

Wir kehren nun wieder zu den Ascidien zurück. Der Embryo, welcher auf der Fig. 10 dargestellt ist, besteht nur noch aus zwei Schichten von Zellen, aber bald beginnen die inneren Zellen sich schneller zu vermehren und engen die Höhle *h* stark zusammen, wozu noch die Verlängerung des Eies selbst beiträgt. Die inneren grossen Zellen zerfallen sehr schnell in mehrere, und wir erhalten die Fig. 11, die sehr schnell in die Fig. 12 übergeht, wo die Lagerung der Zellen schon nicht mehr so regelmässig ist. Mit dieser Vermehrung der inneren Zellschicht geht aber auch eine sehr bedeutende Verlängerung des Embryo und eine Verkleinerung der Höhle des primitiven Darmkanales vor sich. Bald wird diese Höhle so klein, dass sie fast nicht zu entdecken ist. Dieser Zustand dauert jedoch nicht lange, da in der Partie *b* Fig. 12 die Zellen auseinanderzuweichen anfangen und die unbedeutende Höhle *h* Fig. 12 zu einer geräumigen Höhle *h* Fig. 13 wird, die übrigens bald wieder etwas zusammenschrumpft. Jetzt bebeginnt ein Zustand, der zu den schwierigsten in der ganzen Entwicklung gehört und der lange meine ganze Aufmerksamkeit fesselte. Zuerst müssen wir bemerken, dass die Oeffnung *a* bald den Pol des Eies verlässt, sich allmählich nach einer Seite schiebt, um sich endlich vielleicht ganz zu schliessen; wenigstens konnte ich die Oeffnung nicht mehr auffinden. Dabei geht auch eine Vermehrung der Zellen der inneren Schicht vor sich, und auf der Fig. 14 sehen wir, dass die Zellen auf jeder Seite des Darmkanales in zwei Schichten liegen. Wenn man jetzt das Ei von verschiedenen Seiten untersucht, so findet man, dass sich auf der Seite, die der oben erwähnten Oeffnung (*a*) gegenüber liegt, (genauer lag, weil ich auf dieser Stufe die Oeffnung nicht mehr sehen konnte), zwei Wülste zu bilden anfangen, die, wie Fig. 15 darstellt, am hinteren Ende (wir nennen jetzt vordere Partie diejenige, in welcher die Höhle *h* liegt, da sie während des Larvenzustandes wirklich das vordere Ende des Körpers ist) in einander übergehen, sich aber am vorderen allmählich verlieren. Wenn wir denselben Embryo so hinstellen, dass er sich im Querschnitt darstellt, so erhalten wir die Form Fig. 16. Hier sehen wir die Höhle des Darmkanales mit ihren breiten Wandungen und die zwei Wülste, die sich aufheben. Dieses Stadium, wie ich es darstelle, habe ich oftmals beobachtet, wogegen ich die unmittelbare und fortschreitende Schliessung der Wülste nicht Schritt für Schritt verfolgen konnte. Wohl habe

und Entwicklung des *Phoronix* Taf. II. Fig. 14 bis 19. | lézard, de la perche et du Limnée. Ann. d. Sciences Na-  
1) Lereboullet. Mémoire sur le développement du | tur. Zool. 1863.



ich Embryonen gesehen, bei denen die Wülste noch stärker ausgeprägt wurden (Fig. 17), aber die Schliessung derselben zu einem Rohr konnte nur aus dem Endresultate entnommen werden. Wenn wir nämlich denselben Embryo eine Stunde später untersuchen, finden wir die Form, die uns Fig. 18 von der Seite darstellt. Vermittelt der Schliessung der Wülste (Fig. 17*w*) hat sich ein neues Rohr gebildet, das anfangs noch nach aussen mündet (Fig. 18*d*). An dem Embryo unterscheiden wir die äussere epitheliale Schicht (*e*), die Höhle (*h*) des Darmkanales und seine Wandungen (*g*). Die Mündung des Darmkanales ist jetzt nicht sichtbar; wir haben sie schon auf der Fig. 14 aus den Augen verloren. Wahrscheinlich sind die Zellen jetzt so zusammengedrückt, dass die Oeffnung, obgleich vielleicht auch nicht ganz geschlossen, doch von den umgebenden Zellen in einem solchen Grade verengt ist, dass man sie nicht auffinden kann. Auf der oberen Seite finden wir eine andere Höhle (*n*), welche vermittelt der Oeffnung (*d*) nach aussen mündet, von einer Schicht von Zellen umgeben ist und sich durch die Zusammenschmelzung der Wülste *w* (Fig. 15, 16, 17) gebildet hat. Die hintere Grenze dieses Rohres ist nicht deutlich ausgeprägt und verliert sich in den Zellen, welche die hintere Partie des Embryokörpers ausfüllen. Zwischen diesen beiden Röhren, etwas nach einer Seite, liegt ein Zellenstrang, der sich aller Wahrscheinlichkeit nach aus den Zellen *mm* Fig. 14 gebildet hat. Ausserdem finden wir am hinteren Ende des Embryo, zwischen dem Zellenstrange und der äusseren Epithelschicht, eine unregelmässige Anhäufung von Zellen, die ebenfalls von den Zellen *mm* (Fig. 14) abstammen. Wenn wir diesen Embryo von vorne betrachten, in einem solchen Querschnitte wie Fig. 16, so erhalten wir die Fig. 21, wo sich nämlich die aufhebenden Wülste *u* geschlossen haben, und die Furche *f* (Fig. 16 und 17) die Höhle des oberen Rohres ausmacht. Als ich das erste Mal dieses Stadium beobachtete, war ich der Meinung, dies neue Rohr gehöre zum Darne und stelle den Afterdarm vor. Als ich aber nun die Entwicklung der Larve weiter verfolgte, fand es sich bald, dass dieses zweite obere Rohr zum embryonalen Nervensystem wurde. Diese Entdeckung veranlasste mich zu einer genauen Verfolgung aller vorhergegangenen Entwicklungsstufen, und es gelang mir nun, die Bildung des Rohres bis zu den Wülsten — Rückenwülsten — zu verfolgen. Damit war auch die vollständige Analogie der Bildung des Nervensystems der Wirbelthiere und der Asciden nachgewiesen. Diese Analogie geht sogar so weit, dass selbst die Mündung nach aussen (*d*) ganz analog einer ähnlichen Oeffnung ist, die ich selbst bei den Embryonen der *Amphioxus*<sup>1)</sup> auffand. Die unmittelbar folgende Veränderung, welche wir an dem Embryo beobachten, ist das Auswachsen des Schwanzes. Der Embryo biegt sich an seinem hinteren Theile, aber diese Biegung geht etwas einseitig vor sich, d. h. an der Bildung des Schwanzanhanges theilhaftig sich mehr die eine, die linke, Seite. Wenn wir den Embryo dagegen von der rechten Seite betrachten wollten, so würde es scheinen, als ob der Schwanz an der unteren Seite in Gestalt einer Warze auswüchse. Auf der Fig. 20 erblicken wir einen Embryo mit schon bedeutend mehr entwickeltem Schwanze, auch von

1) Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus* Taf. II. Fig. 23.

derselben Seite dargestellt. Der Zellenstrang hat sich jetzt schon sehr entwickelt und bildet die Achse des Schwanzes; er besteht noch immer aus einer Reihe von Zellen. Zwischen dem Zellenstrange und dem äusseren Epithel finden wir eine Reihe noch ziemlich unregelmässig gelagerter Zellen. Das obere Rohr hat sich etwas mehr an seinem hinteren Theile abgeschlossen, und die Höhle *n* ist etwas grösser geworden; die Epithelialzellen haben sich dagegen etwas verkleinert und am Schwanzanhang wegen der Ausdehnung etwas in die Länge gezogen.

Auf der Fig. 22 haben wir einen etwas mehr entwickelten Embryo von der rechten Seite dargestellt. Den Strang des Schwanzes sieht man hier, wie er von der anderen Seite hervorgeht. Im Uebrigen sind die Veränderungen noch sehr unbedeutend. Am vorderen Ende sieht man die Epithelialzellen sich etwas in die Länge ziehen und die Abschliessung des oberen Rohres etwas vorgeschritten. Die Oeffnung *d* hat sich schon geschlossen, obgleich die Zellen des Nervenrohres selbst noch eine kleine Lücke zwischen sich bemerken lassen.

Von jetzt an halten wir es für bequemer, die Beschreibung der einzelnen Organe besonders zu verfolgen, um Wiederholungen zu vermeiden, die bei der Beschreibung einzelner Stadien unvermeidlich sind. Wir beginnen mit dem Nervensystem.

Auf der Fig. 23 finden wir Veränderungen, vermittelt welchen sich neue Bildungen anlegen. Die Höhle *n* ist jetzt von allen Seiten geschlossen, selbst die kleine Lücke, welche wir auf der vorhergehenden Fig. zwischen den Zellen gesehen haben, ist verschwunden, und auch die hintere Grenze ist scharf ausgeprägt. Aus dem nach aussen mündenden Rohre der Fig. 20 ist jetzt eine verlängerte Blase entstanden, die noch immer aus ziemlich grossen und deutlichen Zellen besteht. Von dem hinteren Abschnitte derselben theilen sich kleine Zellen ab, von welchen sich die ganz nach hinten liegenden zu einem Ganglion ausbilden, und eine, die ganz nach vorne liegt, zu einem Pigmenthaufen wird. Was die Entstehung dieses Pigmenthaufens anbetrifft, so sieht man, dass er sich in dem Plasma der Zelle bildet (Fig. 23*p*) und den Kern, der anfangs als ein stark lichtbrechendes Körperchen zurückbleibt, von allen Seiten umgiebt, bald geht aber der Kern verloren, worauf sich alles mit Pigment anfüllt, dessen Anhäufung später selbst die Grösse der ganzen ursprünglichen Zelle übertrifft. Die nach hinten gelegenen Zellen (Fig. 23*g*) bilden einen Ganglion (Fig. 24), welcher den Pigmenthaufen von allen Seiten umgiebt. Die Zellen des Ganglions hängen innig, wie mit einander, so auch vermittelt ihrer vorderen Enden mit dem Pigmenthaufen zusammen. Es bildet sich somit ein Ganglion, welches in seiner höchsten Ausbildung die Form eines Kleeblattes hat (Fig. 25*n'*) und in dessen Einschnitt der Pigmenthaufen liegt. Die allgemeinen Contouren der ganzen Blase verändern sich auch bald sehr bedeutend. Die Zellen, welche noch auf der Fig. 23 fast auf der ganzen Blase ziemlich einförmig sind, ziehen sich mehr nach der hinteren und unteren Partie derselben, wobei die obere oder äussere jetzt ganz dünn wird. Bevor aber dieser Ganglion seine völlige Entwicklung erreicht hat, entsteht ein anderer Pigmentkörper und auch ein anderes kleineres Ganglion. Seine Entstehung geht ganz in derselben Weise vor sich, wie die des ersten Körpers. Anfangs bildet

sich eine kleine Erhöhung aus den abgetheilten Zellen. Während alle Zellen an Zahl zunehmen, lagert sich an der oberen Seite einer derselben etwas Pigment ab (Fig. 23 *z*), indem ihre untere Partie stark lichtbrechend wird und sich in einen Stiel ausdehnt (Fig. 24). Dieser Stiel sitzt in einem kleinen Häufchen von Zellen, welche jedoch nie zu einer bedeutenden Entwicklung kommen. Die anderen Zellen dieser Blase haben sich von der vorderen Seite zurückgezogen oder sich bedeutend abgeflacht; an der hinteren Partie ist die Stelle ihrer grössten Anhäufung. Die Zellen sind sehr klein geworden, und die allgemeinen Contouren in der ganzen Blase sind von aussen so scharf ausgeprägt, dass man wohl geneigt ist, eine besondere umgrenzende festere Membrane anzunehmen. Die Blase ist von allen Seiten geschlossen.

Es ist über dieses Organ viel geschrieben und discutirt worden. Man kannte jedoch nur die zwei Pigmentflecke und wusste weder von ihrer Bildung, noch von ihrem Verhältniss zu den anderen Gebilden. Was die Function des einfachen Pigmenthaufens (*p*), wie auch die des anderen Gebildes (*z*) mit durchsichtigem, glashellem Stiel anbetrifft, so scheint es mir, dass der einfache Pigmenthaufen, der unmittelbar auf besonders gebildeten, feinen und langen Zellen liegt, unzweifelhaft zur Aufnahme der Lichteindrücke dient.

Viel räthselhafter ist die Function des anderen Gebildes. Wenn es sich umgekehrt verhielte, wenn der stark lichtbrechende Theil oben, das Pigment aber unten läge, so wäre es sehr möglich, dieses ganze Gebilde als ein zur Lichtempfindung bestimmtes anzusehen. Das Letztere scheint mir aber hier ganz unmöglich; vielmehr scheint mir dies Gebilde mit einem Otolith übereinzustimmen. Die ganze Form, die Art der Anheftung scheint sehr geeignet, diejenigen Eindrücke zu erhalten, welche vermittelt eines Zitterns empfänglich werden. Dass es aber von einer Seite ziemlich rauh aussieht, an der unteren aus stark lichtbrechender Substanz besteht, die nicht mit Kalk, sondern vielleicht mit Chitin zu parallelisiren wäre, scheint meiner Annahme, dass dieses Organ ein Otolith ist, gar nicht zu widersprechen. In der eben jetzt erscheinenden Abhandlung über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Cephalopoden habe ich gemeinschaftlich mit Herrn Owsjannikow den Otolith der *Sepia* beschrieben, an welchem man auch zwei Partien unterscheidet: eine untere, die unmittelbar auf dem Nervenengebilde aufliegt und aus einer ganz festen und auf allen Seiten glatten Kalkverbindung besteht, und eine äussere, deren Bestandtheile unregelmässige, auf dem Otolith angehäuften Kalkablagerungen sind. Aus allen diesen Thatsachen ziehe ich den Schluss, dass das Organ *z* zur Tonempfindung und der Pigmenthaufen *p* zur Lichtempfindung bestimmt sind. Die Fig. 25, 27 und 28 stellen die höchste Entwicklung dar, welche das Nervensystem und seine Organe bei den Ascidien erreichen. Weiter unten werden wir bei der Umwandlung der Larve in die festsitzende *Ascidia* nur noch das Zerfallen und Auflösen dieser Organe zu schildern haben.

Es ist mir nicht gelungen, Nerven aufzufinden, welche vom Nervencentrum zur Peripherie gingen. Uebrigens sind die Schwierigkeiten zu gross, als dass man bei einem so

kleinen und meistens ganz undurchsichtigen Thiere, wie die Ascidienlarve, feine Nervenfädchen auffinden könnte.

Jetzt gehen wir zur Beschreibung der Bewegungsorgane der Larve über, nämlich zu der des Schwanzanhanges. — Als wir ihn auf der Fig. 23 verliessen, bestand der ganze Schwanz aus einem Achsenstrange  $x$ , der äusseren Epitheliumschicht  $e$  und aus einigen unregelmässig zwischen denselben gelagerten Zellen.

Der Achsenstrang auf der Fig. 23 reicht nach oben schon fast bis zur abgeschlossenen Nervenblase, sich von da bis zum Ende des Schwanzes hinziehend. Er besteht aus einer Reihe von Zellen, welche einen deutlichen Kern besitzen. Der Strang sowohl, als auch der ganze Schwanz sind keine unmittelbare Fortsetzung des Körpers, sondern verhalten sich zu diesem etwas asymmetrisch und sind an der linken Seite desselben eingepflanzt, so dass, wenn der Embryo von der rechten Seite beobachtet wird, die obere Partie des Stranges von dem Darmkanale zum Theil bedeckt ist. Die erste Veränderung, die wir am Strange beobachten, ist die Erscheinung von kleinen stark lichtbrechenden Körperchen zwischen den Zellen (Fig. 24 $rr$ ). Diese Bildung beginnt an der oberen Partie des Stranges und zieht sich allmählich bis zum Ende des Schwanzes hin. Zwischen je zwei Nachbarzellen erscheint anfangs in der Mitte ein fast punkartiges stark lichtbrechendes Körperchen, welches mehr und mehr anwächst und, wie Fig. 24 und 25 zeigen, die Zellsubstanz aus der Mitte des Stranges verdrängt. Endlich, nachdem diese Substanz schon so angewachsen, dass der centrale Theil der Zellen ausgepresst ist, schmilzt sie zusammen, und es entsteht in der Mitte des einfachen Zellenstranges ein Strang von fester Gallertsubstanz, der als Skelet des Schwanzes anzusehen ist. Nach dem Zusammenschmelzen der Substanz entwickelt sie sich noch weiter und drängt das Protoplasma der Zellen ganz an die Peripherie an (Fig. 27). Wie wir auf dieser Fig. sehen, so besteht der ausgebildete Strang aus einer gallertfesten Substanz  $h$  und aus einer dieselbe umgebenden Scheide, welche der Rest der oben beschriebenen Zellen ist. Die Scheide besteht aus einer Reihe von Kernen und einer unbedeutenden Menge von Protoplasma. Es ist mir nicht gelungen, das Schicksal der Kerne der ursprünglichen Zellen genau zu verfolgen. An vielen Zellen habe ich beobachtet, dass sich die Kerne bei der Bildung zwischen den Zellen der Gallertsubstanz nach einer Seite hin begeben. Ob sie sich aber weiter theilen, oder so unmittelbar in die länglichen Kerne übergehen, die wir in der Scheide finden, ist nicht mit Sicherheit anzugeben. Die obere Zelle des Zellenstranges scheint ihre Selbstständigkeit zu bewahren und verbleibt fast in derselben Grösse, wie sie auch auf der Fig. 24 dargestellt ist, nur scheint ihr Kern etwas seitwärts gelagert zu sein (Fig. 27 $h$ ).

Die Zellenstructur der Scheide ist nur wegen der Kerne zu erkennen, weil das Protoplasma selbst nicht in Zellen abgegrenzt ist und ganz homogen aussieht. Die Zellen, welche auf der Fig. 20 und folgenden zwischen dem Zellenstrang der äusseren Epitheliumschicht liegen, verwandeln sich allmählich in längliche (Fig. 24) und werden bald zu

Muskelfäden, die mit einander verschmelzen und so eine Art Muskelschlauches um den Achsenstrang bilden (Fig. 27 *m*).

Der Darmkanal der Larve erleidet während dieser Zeit auch bedeutende Umbildungen. Die Höhle *h* (Fig. 24) wird von den zusammenpressenden Zellen zu einer Art länglichen Spaltes, die Wandungen an ihrem vorderen Ende krümmen sich nach oben und vorn, und biegen sich um das vordere Ende des Nervensystems. Das Fortschreiten des Wachstums der Wandungen, so wie die gleich darauf folgende Erweiterung der Höhle *h* nach oben sind auf der Fig. 23 und 24 zu sehen. Bald finden wir, dass der Spalt allmählich fortschreitend auch die äussere Epitheliumschicht durchbricht und so von der Aussenwelt nur durch die Mantelhülle abgetrennt ist (Fig. 24). Die jetzt entstandene Oeffnung ist die Mundöffnung. Während der ganzen Entwicklung sieht man die Höhle *h* sich weiter nach hinten fortsetzen. Wie sich aber hier die Wandungen des Darmkanales verhalten, ist schwer wahrzunehmen, weil sich in der hinteren Abtheilung des Körpers gewöhnlich viele frei liegende Zellen befinden, die alles verdunkeln. In ganz entwickelten Larven, Fig. 27 und 28, sieht man den Darmkanal schon deutlich Schlingungen machen und endlich auch nach aussen münden (Fig. 28 *a*). Es ist eine interessante Frage, ob diese Oeffnung erst jetzt entstanden, oder ob es noch dieselbe Oeffnung ist, die wir auf den Fig. 13 bei *a* sahen. Das unmittelbar zu beobachten, ist mir allerdings nicht gelungen; nach der Analogie mit so vielen anderen Thieren möchte ich es aber doch schliessen. Bei der *Sagitta*, *Amphioxus*, *Phoronix*, *Limnaeus*, *Echinus* und vielen anderen wissen wir, dass die Oeffnung, die von der ersten Einstülpung bleibt, zum *Anus* wird. Nicht auf allen Larven liegt der *Anus* so unmittelbar unter dem Munde auf derselben Linie; meistens ist er etwas nach der Seite gerückt. Auf der Larve Fig. 27 ist er gar nicht wahrnehmbar, weil er etwas zur Seite liegt, dagegen ist er auf der Larve 28 sichtbar. Mit den beschriebenen Veränderungen geht auch eine bedeutende Vermehrung der Zellen vor sich, welche die Leibeshöhle ausfüllen. Was die äussere Epithelialschicht anbetrifft, so finden wir, dass, ausser der allgemeinen Vermehrung und Verkleinerung der Epithelialzellen, am vorderen Ende der Larve noch besondere Gebilde entstehen, welche nach der Art der *Ascidiae* auch verschiedene Formen haben. Bei der *Asc. intestinalis* stellen sie drei konische Verlängerungen dar, bei der *Phallusia mammillata* sind diese Fortsetzungen abgerundet (Fig. 28). In beiden Fällen bestehen sie aus den verlängerten Zellen der Epithelialschicht, und es zieht sich meistens durch das ganze Gebilde eine einfache, sehr in die Länge gedehnte feine Zelle hin.

Somit wären wir jetzt mit der ausgebildeten Larve bekannt, und es bliebe uns noch das Anheften derselben und ihre Umbildung in die sitzende Form zu verfolgen. Bevor wir aber zu diesen Veränderungen übergehen, werde ich erst einige Analogien in der Bildung unserer Larve mit der anderer Thiere hervorheben.

Die erste Anlage des Keimes, der unmittelbare Uebergang der Furchungskugeln in die Zellen des Embryo, die Bildung der Segmentations- oder Furchungshöhle, der Ueber-

gang dieser Höhle in die Leibeshöhle und die Bildung des Darmkanales durch Einstülpung: das sind alles Vorgänge, welche vielen Thieren gemein sind und schon bei Amphioxus, Sagitta, Phoronix, Echinus u. a. mit vollständiger Gewissheit verfolgt wurden. Der erste Unterschied in der Entwicklung aller Wirbelthiere spricht sich in der Bildung der Rückenwülste und ihrer Schliessung zum Nervenrohr aus. Diese Bildung des Nervensystems gilt für die Wirbelthiere als charakteristisch; kein einziges von den Wirbellosen hatte etwas Aehnliches aufzuweisen. Huxley räumt in seinem Handbuch der vergleichenden Anatomie, p. 70, diesem Unterschied in der Entwicklung des Nervensystems die wichtigste Stelle ein. Wir haben eine ähnliche Bildung bei den Ascidien aufgefunden und auf Seite 6 geschildert. Ferner ist ein Hauptcharakterzug der Wirbelthiere bekanntlich der, dass ihr Körper aus zwei parallelen Röhren besteht, von welchen das untere das Darmrohr, das obere das Nervenrohr darstellt. Dasselbe sehen wir auch bei den Ascidienlarven Fig. 20, 22 und 23. Fig. 21 stellt uns einen Querschnitt der Larve dar. Allerdings kommt noch bei den Wirbelthieren zwischen beiden Röhren ein festes Gerüst vor, die *Chorda dorsalis*. Bei den Ascidienlarven, wenn da auch solch ein Gerüst existirt, reicht es doch nicht so weit, um in demselben Querschnitt, der durch die beiden Röhre (Darm- und Nervenrohr) geht, zu gelangen (Fig. 23 u. 24); es liegt etwas mehr nach hinten.

Noch wird als wesentlich das Merkmal angesehen, dass das Nervencentrum bei den Wirbelthieren nicht von dem Oesophagus durchbohrt wird. Dasselbe finden wir aber auch bei den niederen Thieren fast aller Typen, so dass in unserem Falle diesem Merkmale kein grosser Werth beigelegt werden kann.

Zu den Hauptcharakteren der Wirbelthiere gehört noch die Anwesenheit eines festen Stranges — der *Chorda dorsalis* —. Es wird angenommen, dass bei den Wirbellosen nichts Aehnliches vorkomme. Allerdings wurde der Achsenstrang des Schwanzes der Ascidienlarven von vielen Forschern untersucht, aber sehr verschieden gedeutet. Joh. Müller<sup>1)</sup>, der das entsprechende Gebilde bei den Appendicularien untersuchte, sagt, p. 107: «In der Achse läuft ein Cylinder, der ungefähr der Chorda von einem Cyclostomen gleicht, er ist aber von feinkörniger Structur; über und unter dem Cylinder verläuft ein Gefäss und beide stehen am Ende des Cylinders und vor dem Ende des Schwanzes in bogenförmiger Verbindung. In diesen Gefässen strömen die Körnchen, und zwar in dem Bauchgefäss gegen das Ende des Schwanzes hin, in dem obern Gefäss nach dem Hammerkopf zurück. Breiter als der Cylinder mit den ihn begleitenden Gefässen ist eine Bekleidung der Seiten des Wimpels mit einer Substanzlage, welche der Sitz der Bewegung desselben zu sein scheint<sup>2)</sup>, ungefähr wie die Seitenmuskeln an einem Fischeschwanz». Dieselbe Meinung wurde von Leuckhart angenommen. Dagegen sehen Gegenbauer bei den Appendicu-

1) Bericht über einige neue Thierformen der Nordsee. p. 106. 3. *Vexillaria flabellum*. Müller's Archiv. 1846.

2) Nach den neueren Untersuchungen von Gegenbauer hat sich erwiesen, dass dieser Schlauch aus quer-

gestreiften Muskeln besteht. (Gegenbauer. Zur Organisation der Appendicularien. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. 6. 1856.)

rien und Krohn bei den Ascidienlarven<sup>1)</sup> den Achsencylinder für einen prall gefüllten Hohlraum an. Diese Meinung scheint mir aber ganz verfehlt zu sein.

Wenn wir die Entwicklung des zelligen (Fig. 21 *x*) Stranges, wie des Achsencylinders des Schwanzes (Fig. 27 *h*) der Ascidienlarven mit der Entwicklung der *Chorda dorsalis* des Amphioxus gegen einander halten, so erhalten wir noch mehrere Anhaltspunkte zu genauerer Vergleichung.

Die *Chorda dorsalis* des Amphioxus<sup>2)</sup> tritt ganz so wie bei allen anderen Wirbelthieren als ein zelliger Strang auf, der anfangs nur aus einer Reihe von neben einander liegenden Zellen besteht, Fig. 22 *ch*. Dieses Stadium ist also ganz übereinstimmend mit demjenigen, welches wir z. B. auf der Fig. 20 sehen. Die weitere Entwicklung, sowohl bei dem Amphioxus, als auch bei den Ascidien besteht nur in der Vermehrung und Verkleinerung der Zellen. Bei dem Amphioxus (Fig. 24) beginnt die Bildung der Chordasubstanz durch das Erscheinen kleiner, stark lichtbrechender, anfangs nur in der Mitte des Stranges liegender Körperchen. Bei weiterem Wachsen verschmelzen aber jene Körperchen zum Theil, und es bilden sich so grössere Massen, die der ganzen Chorda des jungen Amphioxus ein scheckiges Aussehen geben (Fig. 25 Ent. d. Amp.). Bei weiterer Entwicklung bildet diese Substanz eine Reihe von runden Plättchen, welche die *Chorda dorsalis* des Amphioxus zusammensetzen. Alle diese Plättchen sind von einer Chorda-Scheide umgeben, so dass bei dem Amphioxus die *Chorda dorsalis* aus einer centralen Abscheidungssubstanz und der Chordascheide besteht, — das Nämliche, was wir auch in dem Strange des Schwanzes der Ascidien finden, nur mit dem Unterschiede, dass bei den Ascidien diese Substanz nicht zu abgetheilten Plättchen wird, sondern zusammenschmilzt, d. h. nicht so fest, sondern viel flüssiger ist.

Nach allen diesen Gründen glaube ich mit vollem Rechte den Achsencylinder (Fig. 27 *h*) des Schwanzes der Ascidien mit der *Chorda dorsalis* des Amphioxus sowohl functionel, als auch genetisch vergleichen zu können. — Ich möchte hier noch einer Beobachtung meines Freundes Nagine Erwähnung thun, welche zu meinem grossen Bedauern bis jetzt noch nicht an die Oeffentlichkeit gelangt ist, und von deren Richtigkeit ich mich selbst vielfach überzeugt habe, dass sich nämlich «längs des Achsencylinders des Schwanzes der Appendicularien eine Reihe von paarigen Ganglien befindet». Diese Ganglien wurden schon von Gegenbauer<sup>3)</sup> gesehen, aber nur als Keime gedeutet.

Ich thue aller dieser Beobachtungen Erwähnung, weil sie uns vielleicht einen Wink geben könnten, wie das Vorkommen und die Bildung der Wirbelthiertypen zu erklären ist, besonders wenn wir der Ansicht Kölliker's beistimmen wollen, dass sich die Larven selbstständig vermehrend neue Formen hervorbringen können.

Auf der Taf. I, Fig. 1 sahen wir, dass das Ei von einer besonderen Gallertsubstanz umgeben ist, in der gelbliche Körperchen liegen. Diese Gallertsubstanz und ihre Körper

1) Krohn. Ueber die Entwicklung der Ascidien. Müller's Archiv. 1852. p. 316. *Amphioxus lanceolatus*. Fig. 22.

2) A. Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte des

3) Gegenbauer. Zur Organisation der Appendicularien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 6.

stammen aus dem Follikel, in dem sich das Ei gebildet hatte. Bei der Entwicklung des Embryo bis zu Fig. 23 oder 24 verhält sich diese Substanz ganz passiv und folgt allen Umbildungen der Furchungskugeln. Bei den Einstülpungen des Blastoderms, welche auf der Fig. 8, 9 und 10, Taf. I abgebildet sind, geht diese Substanz auch in die Einstülpung über, und es gelang mir nicht selten, in dem kleinen Raume, der auf der Fig. 12 (*h*) angegeben ist, die gelben, in der Gallertsubstanz befindlichen Körnchen aufzufinden. Die einzige Veränderung, welche die gelben Körperchen erleiden, scheint darin zu bestehen, dass sie zur Zeit der ersten Furchungstadien ganz auf die Peripherie der Gallertsubstanz kommen und an ihr so zu sagen ankleben, Fig. 6. Auf der Fig. 27 und 28 sehen wir die gelben Körperchen (*z*) in die ganz durchsichtige Gallertsubstanz farblose Fortsätze einsenden, welche sich bald verästeln. Mit der Bildung dieser Fortsätze geht auch die gelbe Farbe der Körperchen verloren; sich allmählich entfärbend, dringen sie endlich in die Gallertsubstanz ganz ein. Dabei wird der Kern in den meisten sichtbar, und das Protoplasma dieser jetzt zu Zellen gewordenen Körperchen verbindet sich öfters mit ihren Fortsätzen. Diese Zellen scheinen sich zu bewegen und gehören wahrscheinlich zu den von Kölliker beschriebenen Wanderzellen, obgleich die Bewegungen so träge sind, dass sie sich unmittelbar nicht beobachten lassen.

Die Umbildung der Larve in die sitzende Form ist nur an der *Ascidia intestinalis* verfolgt.

Einige Stunden darauf, nachdem die Larve das Ei verlassen hat, sucht sie sich an irgend einen Gegenstand anzuheften. Gewöhnlich wählt sie dazu die Wandungen der Gefässe aus, in welchen die Larven gehalten werden. Doch stellte ich fast immer Objectträger in das Larven enthaltende Glas; diese hefteten sich daran, und das gab mir Gelegenheit, die Thiere ganz unbeschädigt und in möglichst natürlichen Verhältnissen unter das Mikroskop zu bringen und ihr Wachsthum und ihre Veränderungen bei bedeutender Vergrößerung zu verfolgen.

Die Larve heftet sich mit den drei Fortsätzen an, die wir auf der Fig. 29 Taf. III sehen. Gleich darauf zieht sich der Schwanz ein (Fig. 29), wobei beobachtet werden kann, wie sich der Achsenstrang in einige Stücke zerbricht (*h h*) und eine gebogene Form annimmt. Die Zellen, welche die Scheide bildeten und ganz unmerklich waren, ziehen sich zu grossen schönen Zellen zusammen, welche noch die Stücke des zerbrochenen Achsenstranges umgeben. Die Muskelfäden, welche zur Bewegung des Schwanzes dienten, bilden sich wieder in einfache, rundliche Zellen (*m*) zurück und erfüllen den Raum, der noch hinter dem eingezogenen Achsentheile und dem äusseren Epithel geblieben ist. Die Gallertsubstanz des äusseren Mantels zieht sich nun auch ihrerseits zusammen und bildet anfangs auf seiner Oberfläche eine Reihe von Runzeln, die wir im Querschnitt auf der Fig. sehen. Mit dem Einziehen des Schwanzes beginnt auch ein Zusammenfallen der Nervenblase; der centrale Raum wird viel kleiner, die Ganglien, auf welchen Pigmenthaufen und der Otolith lagen, verlieren ihre scharfe Abgrenzung, und ihre Zellen werden mit den anderen Zellen



dieses Gebildes, die jetzt zugleich auch rundlicher sind, ziemlich einförmig. Auf der Fig. 30 finden wir eine junge *Ascidia*, bei welcher die Rückbildung schon fortgerückt ist. Von dem zelligen Rest des Schwanzes sehen wir eine fast unförmige Substanz, in welcher nur noch mit Mühe hier und da eine Zelle zu finden ist. Die Höhle des Nervencentrums ist zu einem ganz unbedeutenden Raume zusammengepresst, und alle Zellen sind einförmig geworden. Auf der folgenden Fig. 31 bleibt schon keine Spur mehr von der ursprünglichen Höhle zurück, und alle Zellen sind zu einem Haufen zusammengeschmolzen, in welchem die beiden Pigmentkörper ganz unregelmässig liegen. Von den drei Fortsätzen, mit denen sich die Larve angeheftet hat, bleibt auch sehr wenig übrig; alle drei sind jetzt zusammengeschmolzen, und die sie bildenden Zellen machen anfangs einen Haufen von Zellen aus, welche allmählich in die Gallertsubstanz auswandern. Das Ende des Körpers selbst erweitert sich (Fig. 31) etwas zu einem fussförmigen Gebilde, das Fortsätze zur besseren Anheftung der *Ascidia* aussendet (Fig. 31*t*). Mit der Zurückbildung der Organe des animalen Lebens entwickelt sich aber besonders der Darmkanal; sein Lumen wird jetzt überall deutlich, und seine Biegungen prägen sich schärfer aus. Die ganze vordere Partie des Darmes, die wir auf den Fig. 29 und 30 als eine grosse Anhäufung von Zellmaterial kennen lernten (*k*), bildet sich jetzt zu einem sehr breiten Gebilde mit einem fast viereckigen Lumen aus. Auf der einen Seite (Fig. 31*k*), welche der vorderen der Larven entspricht, werden die Wandungen sehr dick, und die sie zusammensetzenden Zellen gelblich körnig. Von der Kammer (Fig. 31*b*) schnürt sich am hinteren Ende auch ein ziemlich geräumiger Abschnitt (*m*) ab, der zum Magen wird. Der Darmkanal richtet sich von dem Magen aus nach unten, macht eine Biegung und geht dann gerade zum Anus (*a*). Die Analöffnung, so wie ihre Ausmündung nach aussen, liegen zum Theil auf der anderen Seite, so dass sie auf dieser Figur nur von der anderen Seite durchschimmern. Am unteren Vorderende der grossen Kammer finden wir eine Anhäufung (*c*) von Zellen, deren Abstammung ich nicht genau ermitteln konnte. Dieser Haufen konnte aus den Zellen, welche sich im Leibesraum befinden, entstehen, oder durch Abschnürung von den Wandungen des Darmkanales sich bilden. Aus diesem Haufen bildet sich das Herz und das Pericardium. Auf der Fig. 32, welche uns die *Ascidia* von anderer Seite darstellt, erblicken wir eine bedeutend entwickeltere Form. Die erste grosse Kammer des Darmkanales hat sich zum Kiemensacke ausgebildet. Auf beiden Seiten der vorderen Kammer bildeten sich jederseits zwei Kiemenspalten. Die Bildung der Spalten geht auf folgende Weise vor sich. Die epitheliale Schicht (Fig. 32*e*) und die Wandungen der vorderen Abtheilung des Darmkanales (der vorderen Kammer), welche auf den Seiten der jungen *Ascidia* dicht neben einander liegen, schmelzen jederseits an zwei Stellen zusammen. Von oben gesehen finden wir zwei parallel laufende dunklere Streifen (Fig. 34), welche durch Verdichtung des Gewebes an diesen Stellen entstanden sind. Betrachten wir diese Stellen im Querschnitt, so erhalten wir die Fig. 33, wo *e* die epitheliale Schicht darstellt, *d* die Wandung der vorderen Kammer des Darmkanales, *f* und *h* die zusammengeschmolzenen Stellen. Die Kiemenspalten bilden sich in

der Mitte der zusammengeschmolzenen Körperwandungen und breiten sich allmählich mehr und mehr aus. Das Wasser wird durch die grosse Oeffnung *o* eingezogen, geht in die Kammer und tritt durch die Kiemenspalten in den Raum zwischen der Epithelial-schicht des Körpers und der Gallertschicht, welche letztere sich unmittelbar bis zu der Oeffnung *a'* ausdehnt, durch welche auch die aus dem Anus austretenden Excremente ausgeworfen werden. Die weitere Entwicklung der Kiemenspalten geht immer in der beschriebenen Weise vor sich, und die vier folgenden erscheinen auf jeder Seite zu zweien zwischen den schon existirenden. Mit der Ausbildung der Kiemenspalten hält auch die Bildung des Herzens Schritt. Der Haufen von Zellen, den wir auf Fig. 31*c* sahen, bildet sich nun allmählich in das Pericardium und Herz um. Die Einzelheiten dieses Vorganges habe ich nicht verfolgen können. Das neu entstandene Herz pulsirt abwechselnd bald nach der einen, bald nach der anderen Seite und treibt die Blutkörperchen nach beiden Richtungen. Die im Leibesraum sich befindenden freien Zellen wandeln sich jetzt in die Blutkörperchen um. Der grösste Theil der Zellen, welche das Nervensystem der Larven zusammensetzten, bildet sich ebenfalls zu Blutkörperchen um. Von dem embryonalen Nervensystem bleibt nur ein ganz unbedeutendes Ganglion zurück, das zum Ganglion der sitzenden *Ascidia* wird. — Es bildet sich somit für die sitzende Form kein neues Ganglion, sondern ein Theil des alten bleibt. Der Fettkörper, welcher anfangs einen so bedeutenden Raum in der jungen *Ascidia* einnahm, löst sich allmählich auf. Das Umbilden der Zellen des Nervensystems in Blutkörperchen und das Auflösen der Fettmasse (*f*) wurde schon von Krohn beschrieben.

Mit der weiteren Ausbildung treten auf dem Darmkanale noch sonderbare Bildungen auf, die ich mir gar nicht erklären kann. Es sind blinde Schläuche, welche den Darm ganz umfilzen. Anfangs hielt ich sie für Zellenauswüchse, es scheinen aber viel complicirtere Bildungen zu sein, deren Entwicklung mir nicht klar wurde. Ich hoffe aber, bei einem neuen Besuche des Mittelmeeres, die Entwicklung der sitzenden Form noch genauer zu verfolgen.



## ERKLÄRUNG DER TAFELN.

- Taf. I.** Fig. 1. Ei der *Ascidia intestinalis*, Vergr. 303/1. *a* äussere Dotterhaut. *b* Gallertschicht. *c* die gelben Körperchen. *d* Dotter. *e* Spermatozoen, die sich mit ihrem Schwanze an die Dotterhaut anheften.
- Fig. 2. Die beiden Segmentationskugeln. Man sieht den Kern durchschimmern. Der Dotter um die Kerne sieht strahlig aus. Vergr. 114/1.
- Fig. 3. Die vier Segmentationskugeln. Vergr. 114/1.
- Fig. 4. Durch eine aequatoriale Theilung zerfallen die vier Kugeln in acht. Vergr. 114/1.
- Fig. 5. 16 Furchungskugeln, welche einen centralen Raum *c* umgeben. Sichtbar sind nur die 8 Kugeln der einen Seite. Vergr. 114/1.
- Fig. 6. Eine darauf folgende Stufe von ungefähr 64 Kugeln im Querschnitt. *c* die centrale Furchungs- oder Baer'sche Höhle.
- Fig. 7. Die Segmentationskugeln oder Zellen legen sich zusammen und pressen die centrale Höhle zu einem Spalt zusammen. Im Querschnitt dargestellt. Vergr. 303/1.
- Fig. 8. Die unteren Zellen beginnen sich einzustülpen.
- Fig. 9. Die Einstülpung schreitet weiter fort, es beginnt die Bildung einer neuen Höhle *h*. Die centrale oder Furchungshöhle bleibt nur als ein Spalt zwischen den zusammengepressten Schichten sichtbar. Vergr. 303/1.
- Fig. 10. *h* Höhle, welche durch das Einstülpen entstand. *a* ihre Oeffnung nach aussen. *c* der Rest der centralen Höhle.
- Fig. 11. Durch die Vermehrung der Zellen ist die Höhle *h* sehr eingeengt.
- Fig. 12. Das Zusammenpressen der Höhle *h* erreicht sein Maximum. In der Richtung nach oben findet man einen Spalt *b*, der durch die Erweiterung der Höhle *h* bald zu einem Hohlraum wird.
- Fig. 13. *h* Höhle. *a* ihre Mündung nach aussen.
- Fig. 14. Die Zellen, welche die Höhle *h* umgrenzen, vermehren sich. Das Ei wird im horizontalen Querschnitt dargestellt.
- Fig. 15. Dasselbe Ei, von oben, mit der beginnenden Bildung der Rückenwülste.
- Fig. 16 und 17. Das Ei der Fig. 15 im Querschnitt, um die Höhe der Wülste zu zeigen. *h* Höhle des Darmkanales. *w* Rückenwülste. *f* Furche zwischen den Rückenwülsten.

- Fig. 18. Das Ei mit den zusammengeschmolzenen Rückenwülsten im Längsschnitt. *h* Höhle des Darmkanales. *g* die sie umgebenden Zellen. *c* die Leibeshöhle. *n* Höhle des Nervenrohrs. *k* die sie umgebenden Zellen. *d* die Mündung des Nervenrohrs nach aussen. *e* Epithelzellen. *s* Zellenstrang.
- Fig. 19. Derselbe Embryo etwas mehr entwickelt.
- Taf. II. Fig. 20. Ein Embryo, dessen Schwanz schon bedeutend entwickelt ist. *h* Höhle des Darmkanales. *n* Höhle des Nervenrohrs. *d* Oeffnung des Nervenrohrs nach aussen. *x* Zellen- oder Achsenstrang des Schwanzes. *m* Zellen, welche zwischen dem Achsenstrange und dem Epithelium liegen und sich später zu Muskelfäden umbilden.
- Fig. 21. Querschnitt aus der vorderen Partie des Embryo Fig. 20, ungefähr an dem Punkte, wo die Buchstaben *h* und *n*, Fig. 20, stehen. Dieselbe Form des Querschnittes stellen die Embryonen der Fig. 18 und 19 dar. *h* Höhle des Darmrohrs. *n* Höhle des Nervenrohrs. *c* Leibeshöhle. *e* epitheliale Schicht.
- Fig. 22. Ein etwas entwickelteres Stadium, als auf der Fig. 21, von der anderen Seite. Das Nervenrohr hat sich geschlossen, die Höhle *n* ist etwas geräumiger geworden.
- Fig. 23. In dem Nervenrohr am hinteren Ende theilen sich die Zellen in zwei; es entsteht eine neue Reihe von Zellen *n'*. In der Zelle *p* sammelt sich Pigment an, und die Zelle wird von demselben bald ganz ausgefüllt. Auch an der untern Vorderwand theilen sich mehrere Zellen. *n* Höhle der Blase.
- Fig. 24. Die Zelle *p* ist zu einem Pigmenthaufen geworden. Die Zellen *n'* der Fig. 23 haben sich weiter vermehrt, füllen in einer dichten Reihe das hintere Ende der Blase und umgeben den Pigmenthaufen. An dem vorderen Ende bildet sich aus einer Zelle ein gestielter Körper *s*, der auf einer Reihe von Zellen sitzt. Die vordere Oberwand der Blase hat sich bedeutend verdünnt. Die Wandungen des Darmkanales bilden eine Umbiegung um den vorderen Rand der Nervenblase. Die Höhle des Darmkanales setzt sich auch etwas weiter fort. Am vorderen Ende des Körpers haben sich die Epithelialzellen zu zwei Wülsten gebildet (*s*). Zwischen den Zellen des Achsenstranges werden runde, stark lichtbrechende, gallertartige, ovale Körper *r* ausgeschieden. Die Zellen *m* der Fig. 20 werden jetzt zu länglichen Muskelzellen.
- Fig. 25. Die weitere Ausbildung derselben Theile. Die Höhle des Darmkanales setzt sich bis zu der Gallertschicht fort, durchbohrt also die epitheliale Bekleidung. Die als runde Körper zwischen den Zellen des Achsenstranges ausgeschiedene Substanz wächst so, dass die Substanz zwischen den Nachbarzellen verschmilzt *r' r'*, und so entsteht der Achsencylinder des Achsenstranges.
- Fig. 26. Stellt eine ausgebildete freie Larve der *Asc. intestinalis* bei 100/1 Vergr. vor. *g* Gallertschicht des äusseren Mantels mit ihren Kernen. *o* die Mundöffnung. *n* Höhle der Nerven- oder der Sinnesblase. *a* Achsencylinder des Schwanzes. *f* Endflosse.
- Fig. 27. Vordere Partie derselben Larve bei stärkerer Vergrößerung. *g* Gallertschicht. *s* Zellen in derselben. *o* Mundöffnung. *b* Wandungen der oesophagealen Partie des Darmkanales; unten sieht man den verschiedenartig gebogenen Darmkanal. Die Kanalöffnung liegt auf der anderen Seite. *n* Höhle der Sinnesblase. Nach unten sieht man den Pigmenthaufen *p* von cylindrischen Zellen umgeben, etwas nach vorne den gestielten Körper mit seinen kleinen Ganglien. Die ganze Blase

ist mit Zellen ausgekleidet, die auf der vorderen und oberen Seite sehr zusammengefallen sind. *h* Achsencylinder des Schwanzes; *h* seine Scheide mit ihren Kernen und Protaplasma. *m* Muskeln. In der Leibeshöhle sind sehr viele freie Zellen angehäuft. *rrr* drei konische Gebilde zur Anheftung der Larve.

Fig. 28. Die Larve der *Phallusia mamillata*. Die Leibeshöhle mit vielen Zellen angefüllt.

Taf. III. Fig. 29. Die Larve hat sich angeheftet. Der Schwanz eingezogen. *h* Achsencylinder, der bei der Zusammenziehung und Biegung in fünf Stücke zerbrochen ist. *h'* die Zellen der Scheide, welche sich jetzt in der zusammengezogenen Form als grosse Zellen darstellen. *m* Zellen, die meist von zurückbildenden Muskeln abstammen. *s* Gallertschicht des Schwanzes, welche sich in Falten zusammenlegt. *f* die Flosse noch sichtbar. Die Sinnesblase in der Rückbildung. Die Wandungen am vordern Ende ziehen sich bedeutend nach vorn.

Fig. 30. Die eingezogenen inneren Theile des Schwanzes haben sich zu Fett metamorphosirt, *f*. Das Nervensystem in Rückbildung. Die Höhle *n* unbedeutend. Das vordere Ende hat sich ausgezogen. Die drei konischen Gebilde *rrr* Fig. 29 haben sich in einen Haufen von Zellen umgewandelt, welche in die Gallertschicht auswandern. Das Lumen und die Wandungen des Darmkanales sind deutlich zu sehen.

Fig. 31. Von den drei Fortsätzen *rrr* Fig. 29 sieht man keine Spur; das vordere Ende hat sich dagegen fussartig ausgebreitet, *t*. Die Höhle der Sinnesblase ist ganz verschwunden. Die vordere Kammer des Darmkanales ist fast viereckig geworden. *o* Mundöffnung. *a* Analöffnung (durchschimmernd). *f* Fettkörper. *c* Haufen von Zellen, als Anlage des Herzens.

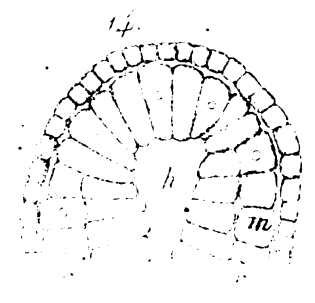
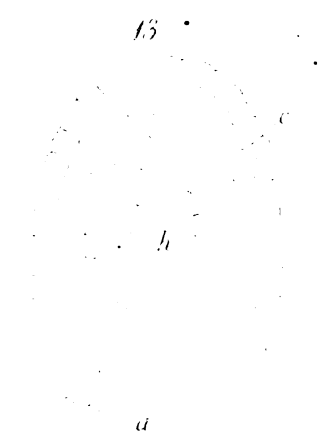
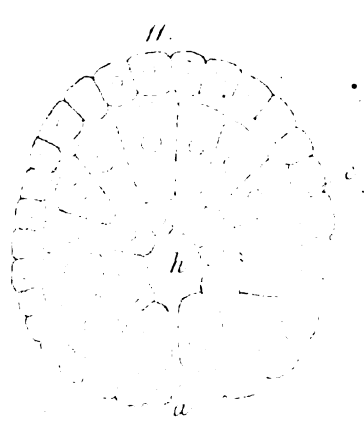
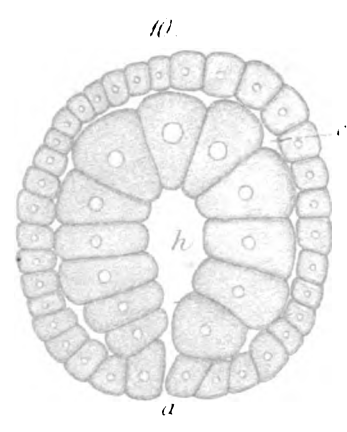
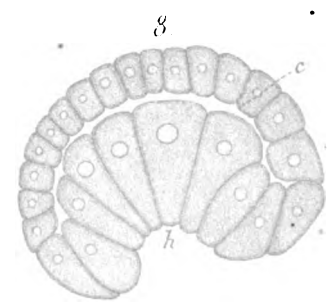
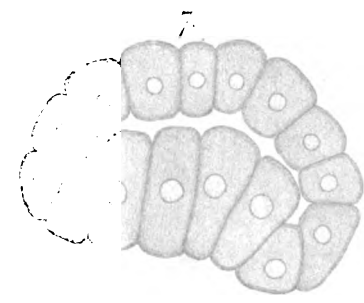
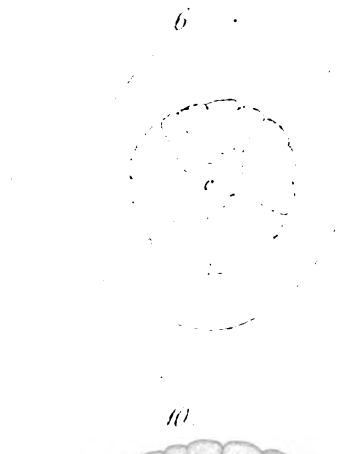
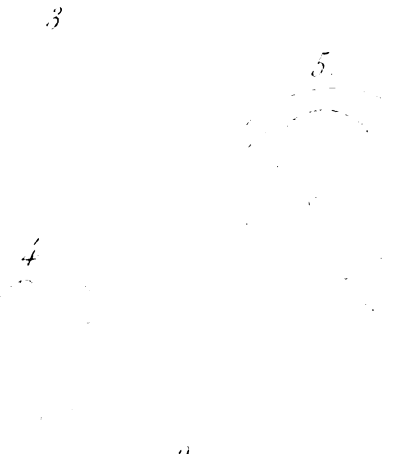
Fig. 32. Eine ausgebildete junge *Ascidia*. *o* Mundöffnung oder Einströmungsöffnung. *b* Eingang aus der vorderen Kammer in den Darmkanal. *b'* Afterdarm. *b''* Einmündung des Oesophagus in den Magen. *b'''* die Stelle, wo der Darm aus dem Magen austritt. *kk* Kiemenspalten. *a'* Auswurfsöffnung. *a* Anus. *f* Fettkörper. *c* Herz mit seinen zwei Kammern und Pericardium. *m* Magen.

Fig. 33. *e* Epitheliale Schicht. *d* Wandung der vorderen Kammer des Darmkanales. *f* und *h* die zusammengeschmolzenen Stellen beider Wandungen.

Fig. 34. Dasselbe von der Fläche gesehen.

Fig. 35. Eine junge *Ascidia* von der Seite, wo der Anus und der Nervenknollen liegen. *a'* Auswurfsöffnung. *a* Anus. *f* Fettkörper. *o* Einströmungsöffnung. *c* Nervenknollen. *m* Magen. *kk* Kiemenspalten.

3



15.

