

Ich glaube gezeigt zu haben, dass die Entwicklungsgeschichte der Gemmulä noch nicht genügend bekannt ist. Eine erneute eingehende Untersuchung würde zwei Hauptaufgaben zu lösen haben: erstens die Herkunft und das Wesen der Zellen, welche die Anlage der Gemmula bilden, und zweitens das Schicksal dieser Zellen zu ermitteln.

Was die Herkunft und das Wesen der Zellen der Gemmulaanlage betrifft, so liegen folgende Möglichkeiten vor:

- die Gemmulaanlage wird aus einer einzigen Zelle gebildet, welche den Wert eines Eies hat. Dann wäre eine Gemmula als ein Furchungszellenhaufen aufzufassen;
- oder die Gemmulainnenmasse geht aus mehreren gleichartigen Zellen des Mesoderms hervor;
- oder sie entsteht aus mehreren ungleichartigen Zellen des Mesoderms;
- oder endlich die Gemmula wird aus Zellen von verschiedenen (2 oder 3) Keimblättern gebildet. Die Gemmula wäre in diesem Falle eine Knospe.

Berlin, 14. Januar 1893.

## Ueber die Entstehung der Metagenesis bei Tunicaten.

Von Prof. **W. Salensky** in Odessa.

In dem vorliegenden Aufsätze will ich die Hauptresultate meiner Untersuchungen über die Entwicklungsvorgänge einiger Synascidien darstellen, welche zu der Aufklärung der dunkleren Frage über die Entstehung der Metagenesis der Tunicaten dienen können. Die Ansichten verschiedener Forscher in Bezug auf diese Frage sind nicht übereinstimmend. In den letzten Decennien sind gerade viele Hypothesen angestellt worden, die teilweise zu ganz kontroversen Schlüssen kommen. Da mein Zweck nur darin besteht, zu zeigen, wie man auf Grund der Evolutionsprinzipien die Metagenesis der Dolioliden, Salpen und Pyrosomen aus der Entwicklung der Synascidien ableiten kann, so darf ich auf die ausführliche Uebersicht der Litteratur verzichten. Ich will hier nur diejenigen Ansichten ausführlicher betrachten, welche sich auf eine Entwicklung der Ascidien beziehen. Der erste, welcher den Versuch gemacht hat die Entstehung des Generationswechsels der Tunicaten zu erklären, war *Leuckart*<sup>1)</sup>, welcher die von ihm so ausführlich ausgearbeiteten Principien der Arbeitsteilung zu der Entscheidung dieser Frage angewendet hatte. Er hat namentlich den Generationswechsel durch die Verteilung der beiden Hauptarten der Vermehrung, der geschlechtlichen und der ungeschlecht-

1) *R. Leuckart*, Zoologische Untersuchungen II. Salpen und Verwandte. Gießen 1854.

lichen, auf verschiedene Individuen und Generationen zu erklären versucht. Diese Hypothese erweist sich aber bei der Anwendung auf die Entwicklungsgeschichte einiger Tunicaten als nicht vollkommen zutreffend. So lässt sich z. B. mit der Verteilung der beiden Hauptarten der Vermehrung auf verschiedene Individuen und Generationen der Generationswechsel der Pyrosomen nicht erklären, bei welchen eine Generation (das Cyatozoid) sich bloß ungeschlechtlich vermehrt, während die andere resp. eine Reihe anderer Generationen, die man als Ascidioiden bezeichnet, zu beiden Arten der Vermehrung befähigt sind. Es existiert also in diesem Falle keine Verteilung der Vermehrungsarten weder zwischen den Individuen noch zwischen den Generationen, obgleich der Generationswechsel vorhanden ist.

Die Ansichten anderer Forscher [von Todaro<sup>1)</sup> Brooks<sup>2)</sup> und Seeliger<sup>3)</sup>] kann man in zwei Kategorien teilen. Zu einer gehören diejenigen, welche sich auf die Beobachtungen über die Knospung der exquisiten metagenetischen Tunicaten (Salpen und Pyrosomen) stützen. Die anderen betrachten den Generationswechsel der Tunicaten als ein Resultat der Komplikation derjenigen Entwicklungserscheinungen, welche man bei den nicht metagenetischen Tunicaten, namentlich bei den Ascidien, antrifft. Vor mehreren Jahren habe ich<sup>4)</sup> die Vermutung ausgesprochen, dass der Generationswechsel der Tunicaten in einer inneren Beziehung zur Metamorphose steht. Damals konnte ich meine Ansicht nicht genau begründen und habe diese Lücke in meiner späteren Arbeit<sup>4)</sup> zum Teil ausgefüllt. Inzwischen haben Balfour<sup>6)</sup> und Ulianin<sup>5)</sup> die Beziehungen der Fortpflanzung der Ascidien zu der der metagenetischen Tunicaten näher auseinandergesetzt und besonders der letztere von beiden hat auch das Bild entworfen, nach welchem die Entwicklung des Generationswechsels bei den Tunicaten geschehen sollte.

Es würde uns sehr weit führen, die Ansichten der ersten Kategorie der Forscher (Todaro, Brooks und Seeliger) zu diskutieren; dazu müssten wir alle Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Knospen bei den Pyrosomen und Salpen kritisch behandeln. Ich habe schon anderswo meine Meinung darüber ausgesprochen und hoffe noch in meinen unter dem Titel „Morphologische Studien der Tunicaten“ zu ver-

1) Todaro, *Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe* 1875.

2) Brooks, *The development of Salpa* (Bull. of the Mus. of comp. Zool. at Harvard College 1876).

3) Seeliger, *Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen*. Jen. Zeitschr., XV, 1888.

4) Salensky, *Ueber die Entwicklung des Hodens etc.* Zeitschr. f. wiss. Zoologie, XXX, Suppl.

5) Balfour, *Handbuch der vergleichenden Embryologie*. Uebersetzt von Vetter II S. 31.

6) Ulianin, *Doliolum* (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, X. Monographie) S. 115—117.

öffentlichenden Untersuchungen nochmals zu diesem Thema zurückkehren. Hier will ich nur die Ansichten von Balfour und Ulianin näher betrachten.

Balfour hat eigentlich keine bestimmte Hypothese über die Entstehung der Metagenesis gegeben. Er hat nur die Meinung ausgesprochen, dass der Generationswechsel durch eine Komplikation des Prozesses der Fortpflanzung durch Knospung entstanden zu sein scheint. Worin diese Komplikation besteht und in welcher Form sie sich äußert, darüber gibt Balfour keine Antwort. Ihm gebührt aber das große Verdienst, die damals bekannten Thatsachen ihrer Komplikation nach zusammenzustellen und also die Methode anzugeben, welche bei der Diskussion unserer Frage als sicherste anerkannt werden muss. Da der Generationswechsel immer mit der Knospung verbunden ist und diese Vermehrungsart bei allen zusammengesetzten Ascidien sehr verbreitet ist, so lässt es sich a priori vermuten, dass bei den Synascidien die primitiven metagenetischen Erscheinungen entdeckt werden können. Der sichere Weg zur Entscheidung der Frage von der Entstehung des Generationswechsels soll deswegen in der Untersuchung der verschiedenen Knospungsvorgänge der Synascidien und namentlich in der Vergleichung derselben mit denjenigen der metagenetischen Tiere bestehen. Dieser Bahn folgend hat schon Ulianin die allmähliche Entwicklung der Metagenesis im Tunicatenumstamme skizziert. Da einige Ascidien, namentlich die primitivsten Formen dieser Tunicatengruppe (die Appendicularien und die einfachen Ascidien) nur auf geschlechtlichem Wege sich fortzupflanzen befähigt sind, so sucht Ulianin zunächst die Frage über die Entstehung der Knospungsfähigkeit bei den Ascidien zu entscheiden. Er sagt darüber: „Es kann kein Zweifel sein, dass bei so hoch organisierten Geschöpfen, wie die Tunicaten, die ungeschlechtliche Fortpflanzung nur auf einem Wege in den Fortpflanzungszyklus eintreten könnte, nämlich als Teilung äußerst früher Entwicklungsstadien, wo noch die Gewebe des Geschöpfes sich sehr wenig differenziert haben. Später konnte diese Teilungsfähigkeit des Embryo zur Knospung umgebildet und auf etwas spätere Entwicklungsstadien übertragen werden. . . . Das bei der Knospung von dem Organismus der Knospen gelieferte Zellenmaterial konnte entweder in toto sich zu einer Knospe ausbilden (wie bei *Botryllus*), oder zum Aufbaue einer ganzen Reihe von Knospen dienen. Im letzteren Falle wurde ein Stolo prolifer gebildet. Da bei der Ausbildung des letzteren alle von ihm abgehenden Knospen unmöglich gleichzeitig sich entwickeln konnten, so wurde es unumgänglich notwendig, dass das proliferierende Entwicklungsstadium weiter lebte, um die von ihm erzeugte Brut zu ernähren und zur vollen Ausbildung zu bringen. So bildete sich mit der Zeit ein ungeschlechtliches, selbständiges Wesen, das wir als „Amme“ bezeichnen und von dem durch Knospung sich mit Geschlechtsorgane versehene Individuen entwickeln. So entstand nach meiner

Meinung der Generationswechsel der Tunicaten“<sup>1)</sup>. Aus den angeführten Zitaten ist ersichtlich, dass das Prinzip auf dem die Hypothese Ulianin's begründet ist, nichts anderes als die Balfour'sche „Komplikation der Knospung“ ist, welche Ulianin weiter entwickelt hat. Der Uebergang von der einfachen Knospung zu den komplizierten Erscheinungen des Generationswechsels soll nach Ulianin's Hypothese durch die Uebertragung der Knospungsfähigkeit aus den jungen Entwicklungsstadien auf spätere geschehen. Wie aber dadurch die echten ungeschlechtlich sich vermehrenden Generationen „Ammen“ entstehen, das ist für mich nicht klar genug, denn die Knospungsfähigkeit unterdrückt in keiner Weise die Fähigkeit zur geschlechtlichen Fortpflanzung, indem man bei den meisten Synascidien die beiden Arten der Vermehrung in einem und demselben Individuum regelmäßig und gleichzeitig antrifft.

Die Unbestimmtheit der Ulianin'schen Hypothese in dieser Beziehung hängt davon ab, dass er die beiden Fragen, nämlich die Frage von der Entstehung der Knospung und die von der Entstehung des Generationswechsels zusammen betrachtet. Diese beiden Vermehrungsvorgänge könnten doch nicht zusammen entstehen, denn man trifft mehrere Ascidien, die sich durch Knospung vermehren und doch keine Spur vom Generationswechsel an sich erkennen lassen. Die beiden Fragen müssen geschieden werden. Der Generationswechsel wurde ganz entschieden nur bei solchen Tunicaten entwickelt, welche bereits die Fähigkeit besaßen, sich durch Knospung zu vermehren. Die Knospungsfähigkeit hat sich also viel früher als der Generationswechsel im Tunicatenstamme entwickelt und zwar war sie zuerst nicht den jüngeren Entwicklungsstadien, sondern den ausgewachsenen Tieren eigen, weil man bemerkt, dass sie sich sehr verbreitet haben bei den sozialen Ascidien, die einen älteren Stamm als die Synascidien darstellen und die nur im ausgebildeten Zustande sich durch Knospung vermehren. Man kennt bis jetzt keine Art der sozialen Ascidien, die entweder durch Teilung oder durch Knospung im Larvenzustande sich zu vermehren im stande wären.

Wie die Knospung bei den Tunicaten entstanden — das ist die Frage, welche in keiner direkten Beziehung zum Entstehen der Metagenesis steht und wir werden sie hier nicht berühren. Ich will nur bemerken, dass die Fähigkeit, Knospen zu produzieren, sich offenbar erst bei den sessilen Tunicaten entwickelt hat, da die ältesten von den Tunicaten, die freibeweglichen Appendicularien, ausschließlich nur zu der geschlechtlichen Vermehrung befähigt sind. Die sich metagenetisch fortpflanzenden freischwimmenden Tunicaten (Salpen, Pyrosomen und Dolioliden) haben diese Fähigkeit von ihren sessilen Verfahren geerbt.

1) Ulianin, Die Arten der Gattungen *Doliolum* etc. (Fauna und Flora des Golfes von Neapel, X, S. 115—116).

In meinen Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen habe ich versucht, die metagenetischen Tunicaten von solchen abzuleiten, welche zur gleichzeitigen ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Vermehrung befähigt sind<sup>1)</sup>. Dafür sollte ich die Vermutung zulassen, dass bei solchen Tunicaten die Vermehrung durch Knospen von dem ausgebildeten Zustande in die jungen Entwicklungsstadien übertragen waren. In dieser Beziehung kam ich zu einem Schluss, welcher der eben erörterten Ulianin'schen Hypothese ganz entgegengesetzt ist, und habe mich in meinen Schlüssen auf das Vorkommen der im Larvenresp. Embryonalzustand sich ungeschlechtlich vermehrenden Ascidien gestützt. Bei diesen letzteren sollen meiner Meinung nach — die ich mit Balfour und Ulianin teile — die ersten Spuren der Metagenesis der Tunicaten gesucht werden.

Die Proliferationsfähigkeit im Larvenzustande ist nun bei zwei Synascidienarten, namentlich bei *Distaplia magnilarva*<sup>2)</sup> und *Diplosoma Listeri*<sup>3)</sup> (wahrscheinlich auch *Diplosoma spongiforme* = *Astellium spongiforme* Giard) bekannt. Diese beiden Arten werden schon vom Standpunkte der Metagenesis von den früheren Forschern (vergl. Ulianin, *Doliolum*) betrachtet. Wir wollen die Angaben der Forscher über diesen Gegenstand etwas näher kennen lernen.

Die Knospung der *Distaplia*-Larven wurde bekanntlich von Della Valle<sup>4)</sup> entdeckt. Er hat namentlich angegeben, dass auf der Bauchseite des Embryos der erwähnten Synascidienspecies eine Ausstülpung sich bildet, die aus dem Ektoderm und dem parietalen Blatte des Peritoneums entsteht, später sich vom Embryonalleibe abschnürt und in den Cellulosemantel wandert. Durch Teilung entstehen aus dieser Knospe mehrere Knospen, die sich weiter entwickeln und in die Individuen der Kolonie sich verwandeln. Die Larve selbst soll nach Della Valle in die junge Ascidie sich umbilden.

Die Ergebnisse der etwas später erschienenen Untersuchungen Ulianin's stimmen mit denen von Della Valle nicht vollkommen überein. Nach Ulianin (Zool. Anzeiger, 1885, S. 40—44) bildet sich „an der Bauchseite der Larve, in der Gegend des Herzens, der Stolo prolifer, der vollkommen ähnlich dem der anderen Tunicaten aus drei Blättern, die zum Aufbau des Körpers der Larve dienen, besteht. Von

1) Salensky, Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. Zool. Jahrbücher, Bd. V, S. 92 u. 93.

2) Zu dieser Art gehört ganz entschieden auch das von Kowalevsky (Ueber die Knospung der Ascidien. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. IX) beschriebene *Didemnum styliiferum*, wie es zuerst von Della Valle und Cahille angezeigt wurde.

3) Bei der Benennung der Art will ich mich an die Systematik von Lahille halten, die ich als die bequemste bei der Artbestimmung finde (vergl. Lahille, Recherches sur les tuniciers des côtes de France).

4) Della Valle, Nuove contribuzione alla storia naturale delle asidie etc. Mem. Ac. dei Lincei, 1880/81.

diesem Stolo schnüren sich rasch auf einander mehrere (bis 4) längliche, wurstförmige Knospen, die ähnlich wie die Urknospen des *Doliolum*, einer selbständigen Fortbewegung fähig sind. Diese Knospen wandern von dem Stolo prolifer in den Mantel der Larve fort und beginnen sich nun zu teilen. . . . Die aus der Larve nach Verlust ihres Schwanzes und nach ihrer Festsetzung sich ausbildende junge Ascidie lebt eine Zeit lang weiter, gelangt aber niemals zur vollkommenen Reife. In der Frist von zwei oder drei Wochen geht die junge Ascidie zu Grunde. . . . Die auf ungeschlechtlichem Wege entstandene zweite Generation gelangt schon zur Geschlechtsreife“.

Aus der Vergleichung der eben zitierten Angaben beider Forscher geht hervor, dass in Bezug auf die Hauptmomente der Entwicklung der Knospen bei *Distaplia* eine beträchtliche Divergenz der Meinungen obwaltet, die auch prinzipiell bei der Entscheidung der Frage über die Entstehung der Metagenesis sehr wichtig ist. Nach Della Valle soll aus dem Leibe der *Distaplia*-Larve nur eine Knospe sich ab schnüren, die sich weiter teilt; nach den Angaben von Ulianin besitzen die Larven derselben Ascidie schon einen Stolo prolifer, welcher mehrere auf einander sich ab schnürende Knospen bildet. Was das Schicksal der Larve anbetrifft, so sind die Unterschiede in den Angaben beider Forscher nicht so weitgreifend, wie es Ulianin meinte, weil, obgleich Della Valle die Verwandlung der Larve in die junge Ascidie angibt (vergl. seine Fig. 4'), er sagt doch nicht, ob diese Ascidie die Geschlechtsreife erreicht oder nicht. Obgleich die Angaben von Ulianin auch in dieser Beziehung viel bestimmter als diejenigen von Della Valle lauten, so bedürfen sie doch einer Bestätigung, um als Stütze für allgemeine Deduktionen über das Wesen der Entwicklungsvorgänge der *Distaplia* und über die Beziehungen derselben zu der Frage von der Entstehung der Metagenesis benützt zu werden.

In einem noch weniger befriedigenden Zustande stehen unsere Kenntnisse in Bezug auf die Entwicklung der Diplosomiden, die bekanntlich ebenfalls befähigt sind, sich im embryonalen Zustande ungeschlechtlich fortzupflanzen. Im Jahre 1859 hat Macdonald<sup>1)</sup> in Sidney eine eigentümliche Ascidienform entdeckt und *Diplosoma Reyneri* genannt; die Larven dieser Ascidie sollen zwei Atemsäcke und einfache übrige Eingeweide besitzen. Die Bildung dieser Zwillingform ist nach Macdonald dadurch bedingt, dass eine Seite des Embryos in die beiden Atemsäcke zerfällt, die andere zu den einfachen Eingeweiden sich umbildet. Mit anderen Worten kann die Entwicklung dieses Doppelembryos auf eine unvollständige Teilung des Eies resp. des einfachen Embryos zurückgeführt werden. Die Angaben von Macdonald sind meines Wissens bis jetzt noch nicht bestätigt worden und die Sidney'sche *Diplosoma*-Art scheint von den europäischen

1) Macdonald, On the anatomical character of a remarkable form of compound Tunicata. Trans. Linn. Soc., XXII, part. IV, S. 373—375.

*Diplosoma*-Arten bedeutend verschieden zu sein, indem bei den letzteren nicht nur zwei Atemsäcke, sondern zwei vollkommen ausgebildete Ascidioden aus einem und demselben Embryo entstehen. Trotzdem hält Lahille<sup>1)</sup> diese Form für *Diplosoma Listeri*, ob mit Recht — das können nur die weiteren Untersuchungen zeigen. Drei Jahre später wurde die Maedonald'sche Entdeckung durch Gegenbaur<sup>2)</sup> an einer der europäischen Species der *Diplosoma* (*Dideminum gelatinosum* = *Diplosoma Listeri*) bestätigt. Gegenbaur hat auch die Entwicklung von zweien Individuen aus einem Embryo beobachtet und lässt dieselben durch Teilung des einfachen Embryos in zwei Abschnitte entstehen. Nach Gegenbaur sollen die beiden Individuen ungleich entwickelt sein, obgleich sie von Anfang an gleichzeitig in der Larve angelegt waren. Die Untersuchungen von Ganin<sup>3)</sup>, die offenbar nicht vieles zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Diplosomen (*Dideminum gelatinosum*) beitragen, haben ihn doch zu dem Schluss geführt, dass die beiden Individuen der Larve nicht durch Teilung sondern durch Knospung auf dem Larvenleibe entstehen und dass der Larvenleib selbst nur im Schwanz und in die anderen temporären Organe sich umwandeln soll. Da der Schwanz der Larve von *Diplosoma*, wie bei den übrigen Ascidien, während der Metamorphose zerstört wird und die anderen Organe, welche die Larve zusammensetzen, temporär sind, so ergibt sich schon daraus, dass die Larve zu Grunde geht, und nur die von ihm durch Knospung entstandenen Ascidien-förmigen Individuen die Geschlechtsreife erreichen. Daraus schließt man, dass die Entwicklung der *Diplosoma* einen Generationswechsel darstellt, bei welchem die Larve die Rolle der Amme, die Ascidien-förmigen Knospen die Rolle der Geschlechtstiere spielen. Es sind aber in der Litteratur noch andere Interpretationen der Larventeile bekannt, welche nur durch Ungenauigkeit unserer Kenntnisse über die Entwicklung der *Diplosoma* erklärt werden können. So deuten Giard<sup>4)</sup> und Lahille<sup>5)</sup> einen von den Individuen als Embryo resp. als oozote (nach der französischen Nomenklatur), den anderen als Knospe oder als blastozote, ohne aber irgend welche embryologische Gründe dafür beizubringen.

Aus dieser kurzen Uebersicht der vorhandenen Litteraturangaben über die ungeschlechtliche Vermehrung der Synascidienlarven geht hervor, dass unsere Kenntnisse darüber durchaus nicht ihren Höhepunkt erreicht haben, welcher uns erlaubte, die bekanteten Thatsachen

1) Lahille, Recherches sur les Tuniciers etc., p. 108 u. 109.

2) Gegenbaur, Ueber *Dideminum gelatinosum*. Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1862.

3) Ganin, Entwicklungsgesch. d. zusammengesetzten Ascidien. Warschauer Universitäts-Nachrichten, 1870.

4) Giard, Recherches sur les synascidies. Arch. de Zool. experimental, T. I.

5) loc. cit.

für die Entscheidung der uns interessierende Frage zu benutzen. Die meisten und zwar die wichtigsten Punkte der Entwicklung beider Ascidenarten, der *Diplosoma* und der *Distaplia*, sind nicht festgestellt. In Bezug auf die Entwicklung der *Distaplia* weiß man erstens nicht bestimmt, ob bei den Larven derselben eine einzige Knospe sich abtrennt, oder ein ganzer Stolo prolifer vorhanden ist; zweitens ist auch das Schicksal der Larve bei der Metamorphose der *Distaplia* nicht ganz aufgeklärt. Inbezug auf die Entwicklung der *Diplosoma* ist nicht einmal festgestellt, ob wir es bei dieser Synascidie mit einer Teilung des Embryos, oder mit Knospung desselben zu thun haben. Natürlich würde die eine oder die andere von diesen Vermehrungsarten eine große Wichtigkeit für die Deutung des ganzen Entwicklungszyklus und für die Bestimmung der Beziehungen desselben zur Metagenesis der Salpen, Dolioliden und Pyrosomen haben.

Die Unbestimmtheit der Angaben in Bezug auf alle hier hervorgehobenen Fragen einerseits, sowie die Wichtigkeit der Entwicklungserscheinungen der erwähnten Ascidien andererseits, haben mich gezwungen, diesen Gegenstand etwas genauer zu untersuchen. Es ist mir gelungen, einige Thatsachen in diesem dunklen Gebiete etwas aufzuklären und ich will die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen, so weit dieselbe die uns interessierende Frage betreffen, hier mitteilen. Fangen wir mit der Metamorphose der *Distaplia magnilarva* an.

Die ersten Vorbereitungen zur ungeschlechtlichen Vermehrung bei den Embryonen der *Distaplia magnilarva* treten beim Embryo auf, welcher durch einen 2 bis 3 Zellschichtigen mächtigen Cellulosemantel charakterisiert ist. Der Embryo hat schon die beiden epikardialen Röhren ausgebildet, von denen eine nach außen stark wächst bis sie am Ektoderm dicht anliegt. Es bildet sich oberhalb des epikardialen Rohrs ein kleiner, aus verlängerten Ektodermzellen bestehender Fleck, welcher mit einer der epikardialen Röhren zusammen die erste Anlage der Proliferationsorgane darstellt. In den meisten Stadien stülpt sich das Ektoderm mit dem darunter liegenden Epikardialrohr immer mehr nach außen; diese Ausstülpung nimmt zuerst eine kugelförmige, dann länglichovale Gestalt an und schnürt sich allmählich vom Embryo ab. **Dies ist die einzige Knospe, die vom Larvenleibe gebildet ist und die später durch weitere Teilung mehreren Knospen den Ursprung gibt.** Trotz vieler Bemühungen konnte ich in den späteren Stadien keine Spur von der Ausstülpung bemerken und muss deswegen die Abbildungen von Lahille (vergl. Lahille, Recherches sur les Tuniciers des côtes de France, Fig. 80 u. 89), wo neben der abgetrennten Knospe noch eine Ausstülpung dargestellt ist, als nicht naturgetreu bezeichnen. Nach der Abtrennung der Knospe zieht sich das Epikardialrohr der Larve zurück, die Ektodermzellen nehmen ihre ursprüngliche Gestalt an und die Stelle, wo früher die Ausstülpung war, ist nunmehr nicht erkennbar.

Die erste Knospe, die wir als primordiale bezeichnen können, enthält also das Ektoderm und das Entoderm, die in Form von zwei konzentrisch gelagerten Blasen ursprünglich ziemlich dicht aneinander liegen. Vor der Abtrennung der Knospe dringen aber zwischen diese beiden Blasen die Mesodermzellen ein, und gleichzeitig damit bildet sich auch die Anlage des Nervensystems. Das letztere entsteht aus dem Ektoderm und zwar in der Nähe der Abschnürungsstelle der Knospe. Es sind eigentlich nicht mehr als drei Zellen die in die Anlage des Nervensystems sich verwandeln. Sie zeichnen sich durch ihre bedeutendere Größe vor den übrigen Ektodermzellen aus, sie liegen zuerst äußerlich, werden aber später durch die Teilungsprodukte der benachbarten Ektodermzellen umwachsen. Die letzteren sind ursprünglich ziemlich dünn, später verdicken sie sich allmählich und werden mit den anderen Ektodermzellen ausgeglichen. Die Umwandlung der Nervenanlage schreitet von der Peripherie nach dem Zentrum der Nervenanlage fort, so dass an einigen Präparaten oberhalb der Nervenanlage noch eine kleine Lücke beobachtet wird, welche sich dann durch das Zusammentreffen der Ektodermränder schließt.

Die in der Bildung begriffene Knospe ist von der Celluloseschicht umgeben, so dass sie nach der Abtrennung in eine Höhle der Celluloseschicht zu liegen kommt, aus welcher sie durch die Lücken des Cellulosemantels ihre Wanderungen unternimmt. Die Richtung, in welcher sie sich bewegt, ist immer dieselbe; sie kommt von ihrer Bildungsstelle in den vorderen Teil der Larve und gelangt bis zu den Fixationsapparat, wo man bei den älteren Larven immer mehrere Knospen zusammen antrifft. Während dieser Wanderungen geht die Teilung der primordialen Knospe und auch teilweise die Entwicklung der sekundären Knospen vor sich. Die Teilung, welche ziemlich oft zur Beobachtung kommt, tritt in verschiedenen Formen auf. In einigen Fällen konnte ich Zweiteilung in den anderen Dreiteilung beobachten. In beiden Fällen sind jedoch die sich abtrennenden Knospen nicht gleichmäßig entwickelt. Immer ist eine von denselben größer und stärker entwickelt als die andere. Bei der Dreiteilung stellt die in der Teilung begriffene Knospe eine Kette von Knospen dar, die ebenfalls nicht gleichmäßig entwickelt sind. Die beiden Endknospen sind überhaupt stärker entwickelt als die mittlere und doch ist eine von den Endknospen mehr als die andere entwickelt. Die Dreiteilung kann von der Zweiteilung abgeleitet werden, dies geschieht wahrscheinlich dadurch, dass eine von den beiden Knospen, namentlich die schwächer ausgebildete sich zu teilen beginnt, bevor sie von ihrer Schwester vollkommen abgetrennt ist.

Ein wesentlicher Punkt des Teilungsvorgangs, auf den ich aufmerksam machen muss, ist der, dass bei der Teilung immer das Nervensystem geteilt wird, so dass die jüngsten Knospen bereits das Nervensystem besitzen, welches sie von ihren Eltern direkt bekommen.

Die Entwicklung der Knospen geht während der Embryonalentwicklung der Larve vor sich; man trifft bei den Larven die Knospen in verschiedenem Entwicklungszustande; dies hat darin seinen Grund, dass einige von diesen Knospen eben geteilt sind, während die anderen schon einen gewissen Bildungsgrad erreicht haben. Die Hauptmomente der Entwicklung der Knospen, auf die ich hier hinweisen will, beziehen sich hauptsächlich auf das Nervensystem und auf den Entodermisack. Das Nervensystem, welches bei der abgetrennten primordiales Knospe in Form eines Zellenklumpens erscheint, bekommt ziemlich bald eine Höhle und verwandelt sich in ein Rohr. Das Nervenrohr liegt zuerst nicht vollkommen axial, sondern gegenüber derjenigen Stelle, wo der Entodermisack in zwei Säcke sich teilt; später nimmt es eine axiale Stellung an.

Die ersten Veränderungen des Entodermisackes entsprechen denjenigen, welche man seit lange als typische für die Knospung der Ascidien betrachtet. Der Entodermisack teilt sich nämlich in die Atemhöhle und in die Peribranchialhöhle, doch geht diese Teilung in einer von der typischen etwas abweichenden Form vor sich. Er teilt sich nämlich nicht in drei, sondern in zwei ungleiche Teile, von denen der größere die Anlage der Atemhöhle und der rechten Peribranchialhöhle, der kleinere nur die linke Peribranchialhöhle darstellt. Erst später tritt eine weitere Teilung des größeren Teiles des primitiven Entodermisackes auf, wodurch die rechte Peribranchialhöhle und die Atemhöhle entstehen. In dieser Beziehung erinnert die Differenzierung des primitiven Entodermisackes an die Verhältnisse, welche von Seeliger bei *Clavellina* beschrieben wurden; die Richtigkeit dieser Angaben wurde aber von E. van Beneden und Julin bestritten. Jedenfalls unterscheiden sich die eben beschriebenen Vorgänge der Knospung bei *Distaplia* von denjenigen der *Clavellina* dadurch, dass die beiden Peribranchialröhren der *Distaplia* aus zwei selbständig, nur nicht gleichzeitig sich abtrennenden Blasen entstehen, während sie bei der *Clavellina* nach den Angaben von Seeliger aus einer einzigen zuerst abgetrennten Blase sich entwickeln sollen. Sollten die Angaben von Seeliger bestätigt werden, so bietet *Clavellina* einen viel größeren Unterschied von dem typischen Verhalten der Peribranchialröhren als *Distaplia* dar.

Die Larve von *Distaplia magnilarva* lebt nur kurze Zeit. Bald nach der Fixation und nach dem Verlust des Schwanzes, welcher merkwürdiger Weise nicht eingezogen, sondern einfach abgeworfen wird, treten in der Larve die Degenerationsvorgänge auf. Die letztern äußern sich zuerst in der Dissoziation der histologischen Elemente der Larve. Die Ektodermzellen treten aus ihrem Verband aus, so dass man in den Schnitten schöne isolierte Ektodermzellen antrifft; der Kiemensack fällt zusammen, seine Teile fallen in die Kiemenhöhle ein und liegen dort zerstreut. In die Kiemenhöhle und in den Darmkanal

dringen amöboid bewegliche Mesenchymzellen hinein, die den ganzen Darmraum bald vollkommen erfüllen. Die Darmwand bleibt wenigstens stellenweise ziemlich lange Zeit intakt. Von der Oberfläche der Larve wachsen sofort verschiedene gestaltete Auftreibungen aus, die mit Mesodermzellen erfüllt sind und dem Larvenleibe immer mehr eine sonderbare Gestalt geben. Die Larve selbst verwandelt sich endlich in einen gebogenen oder selbst verästelten, mit freien Zellen gefüllten Schlauch, in dem nur stellenweise die Ueberreste einzelner Organe (aus Teilen des Darmkanals) angetroffen werden können. Die Phagocytose spielt bei der Zerstörung der Larvenorgane resp. der histologischen Elemente eine wesentliche Rolle, doch will ich hier bei diesem Punkt mich nicht aufhalten, da diese Vorgänge ziemlich kompliziert sind und unser Thema nicht direkt berühren. Ich will nur bemerken, dass die freibeweglichen Zellen aus dem zerstörten Larvenleibe teilweise in den Cellulosemantel, teilweise in die in der Bildung begriffene älteste Knospe hineintreten, welche sich durch einen hohlen Fortsatz mit der Larve während des Zerstörungsprozesses der letzteren verbindet. Die ersteren von diesen Zellen werden zur Bildung der neuen Schichten des Cellulosemantels verbraucht, welcher während der Metamorphose einen kolossalen Umfang erreicht; die letzteren verwandeln sich gewiss in die Mesenchymzellen der Knospen und beteiligen sich, obgleich indirekt, an Wachstum und an der Ernährung derselben.

Gleichzeitig mit den eben beschriebenen Degenerationsvorgängen der Larve schreitet die Ausbildung einer der Knospen allmählich fort. In der Frist von drei Wochen — diese Zeit stimmt vollkommen mit den Angaben von Ulianin überein —, bleibt keine Spur von der Larve übrig und an der Stelle derselben erscheint eine ganze Ascidie, die aus der Knospe sich entwickelt hat und die man leicht, ohne die Zwischenstadien kennen zu lernen, für die umgewandelte Larve annehmen könnte, wie es mit Della Valle vorgekommen ist. Im unteren Teile der jungen *Distaplia*-Kolonie trifft man eine Anzahl verschieden ausgebildeter Knospen, welche offenbar sich zu den neuen Ascidien entwickeln werden. Ob diese Ascidien die Geschlechtsreife erreichen, das konnte ich nicht aus meinen Beobachtungen erfahren und muss in dieser Beziehung auf die Untersuchungen von Ulianin verweisen, der das Gelangen zur Geschlechtsreife von der zweiten Generation der *Distaplia* behauptet<sup>1)</sup>.

So viel über *Distaplia*. Gehen wir nun zur Entwicklung der Didemniden über.

Die Eier von *Diplosoma Listeri*, die unmittelbar dem Ektoderm des Mutterleibes anliegen, treiben bei ihrem Wachstum die mütterlichen Körperbedeckungen (das Ektoderm mit der mütterlichen Cellulose-

1) Ulianin, Bemerkungen über die Synascidiengattungen *Distaplia* D. V. Zool. Anzeiger, Bd. VIII, S. 42.

schiebt) nach außen resp. in die gemeinschaftliche Kloakenhöhle hervor. Das Ei, welches inzwischen seine Reife erreicht, scheint schließlich nur mittels eines kurzen aus dem Ektoderm und aus der Celluloseschicht bestehenden Stieles mit dem Mutterleibe verbunden. Der Verbindungsstiel wird abgeschmürt und das Ei gelangt in die gemeinschaftliche Kloakalhöhle, an deren unterer Wand es mit seiner Cellulosehülle sich befestigt. Es ist also von außen durch die Celluloseschicht umgeben, auf der weiter die Ektodermischiebt folgt, welche unmittelbar die Eizelle mit der sie umgebenden follikulären Hülle anliegt. Ich konnte niemals eine Berstung der mütterlichen Körperbedeckungen beobachten, welche nach Lahille (vergl. l. c. S. 121) zum Austreten der Eier aus dem Mutterleibe geschehen soll. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Befruchtung in der gemeinschaftlichen Kloakenhöhle zu stande kommt.

Die Furchung des Eies ist in den ersten Stadien regulär. Nach der 8. Teilung sind aber schon die Blastomeren verschieden, es tritt eine Epibolie auf, die zur Bildung einer epibolischen Gastrula fährt. Das Embryo nimmt eine länglichovale und dann eine birnförmige Gestalt an. Im hinteren Teile desselben differenziert sich ein Haufen von Entodermzellen, welcher die Anlage der Chorda darstellt. Die peripherischen Schichten des Entoderms teilen sich schneller als die zentralen; sie bilden das Mesoderm, dessen Form und Entwicklung, ziemlich kompliziert sind und deswegen hier nicht erörtert werden können. Die übrig bleibende innere Zellenmasse der Gastrula stellt das Entoderm dar. Gleichzeitig mit der Differenzierung der Chordazellen bildet sich am hinteren Ende des Embryos eine axial gelegene plattenförmige Ektodermverdickung — die Nervenplatte —, welche nach vorne wächst und schließlich in das Nervenrohr sich verwandelt.

Viel wichtiger für unsere Zwecke sind die weiteren Entwicklungsvorgänge des *Diplosoma*-Embryos, auf die wir hier etwas näher eingehen wollen. Sie betreffen zunächst das Entoderm und bestehen in der Bildung der Darmhöhle. Im Stadium nämlich, wo der Schwanz noch als ein plumper Fortsatz am hinteren Teile des Embryos erscheint und das Nervenrohr noch auf seiner ganzen Länge gleichmäßig entwickelt ist, erscheint im Rückenteile des Entoderms eine kleine, von Epithelzellen begrenzte Höhle, die eben die primitive Darmhöhle darstellt. Dieselbe besteht bereits von ihrem Ursprung an aus zwei symmetrisch gestalteten blinden Schläuchen, die axial durch einen viel engeren mittleren Teil verbunden sind. Der nach der Bildung der primitiven Darmhöhle übrig bleibende Teil des Entoderms erscheint in Form eines Zellenklumpens, welcher dem prägastralen Entoderm der *Distaplia* (vergl. Davidoff, Entwicklungsgeschichte der *Distaplia magnilarva* in Mitteilung der zoolog. Studien in Neapel, Bd. IX) entspricht und deswegen mit denselben Namen bezeichnet werden kann. In einem etwas weiter vorgeschrittenem Stadium wird die Symmetrie

der primitiven Darmhöhle dadurch gestört, dass einer von den lateralen Schläuchen derselben, namentlich der linke, einen blinden Fortsatz nach hinten abgibt. Es entstehen dadurch aus dem linken Schlauche zwei Schläuche: ein vorderer und ein hinterer, die weiter sich in verschiedener Weise entwickeln. Den vorderen werde ich als Kiemenschlauch, den hinteren als Magenschlauch bezeichnen. Gleichzeitig damit treten auch im Nervenrohr wichtige Vorgänge auf, indem der vordere Teil derselben eine linkswärts gerichtete sackförmige Ausstülpung bildet, die die Anlage der Sinnesblase darstellt.

Die beiden linken Schläuche, sowie der rechte, den wir als Darmschlauch bezeichnen werden, wachsen in den weiteren Stadien nach hinten und bauchwärts; die ersteren bleiben einander parallel und angenähert. Im Stadium wo die Fixationsorgane in Form von dreischeibenförmigen Ektodermverdickungen angelegt erscheinen, ist das Wachstum derselben so weit fortgeschritten, dass die drei Schläuche sich schon mit ihren ventralen blinden Enden berühren. Inzwischen treten auch wichtige Formveränderungen in den Darmhöhlenschläuchen und im Nervensystem auf. Die hintere Wand des Kiemenschlauches bildet namentlich zwei kleine konische Ausstülpungen, von denen eine in der Mitte, der andere am distalen resp. bauchwärts gerichteten Ende sich befindet. Die beiden Ausstülpungen, die ich als Oesophagealsäcke bezeichnen will, sind mit ihren blinden Enden dem Magenschlauch zugewandt. Der Kiemenschlauch selbst erscheint in seiner Mitte, vor resp. bauchwärts von der ersteren Ausstülpung etwas abgeschnürt. Eine solche Abschnürung tritt an der entsprechenden Stelle auch an dem entsprechenden Darmschlauche auf. In Folge dessen besteht jeder der beiden lateralen Schläuche, der primitiven Darmhöhle, aus zwei mit einander verbundene Abteilungen: einer dorsalen und einer ventralen, welche die Anlagen der verschiedenen Teile des Kiemendarmapparates von zwei im Embryo entstehenden Ascidiozoiden darstellt. Die Rückenteile der beiden Schläuche bilden die Anlagen des Kiemensackes (nebst peribranchialen Höhlen und des Oesophagus) und Darmes des rückwärts gelegenen Individuums, die Bauchteile — die Anlagen der nämlichen Organe des bauchwärts gelegenen Individuums. Der Magenschlauch stellt die Anlage der Mägen für die beiden Individuen dar. Die weiteren Entwicklungsvorgänge bestehen in der Verwachsung aller hier beschriebenen Anlagen der einzelnen Teile des Kiemendarmapparates. Bevor wir zu diesen übergehen, müssen wir eine eigentümliche Bildung des Nervensystems erwähnen, welche mit der Entwicklung der beiden Ascidiozoiden-Embryonen in Beziehung steht. Es ist namentlich ein Nerv, oder vielmehr ein hohler Fortsatz des Nervenrohres, welcher von der linken Seite des letzteren abgeht und oberhalb des Magenschlauches nach der Bauchseite verläuft. An seiner Ursprungsstelle ist dieses laterale Nervenrohr birnförmig erweitert; die Höhle dieser Erweiterung ist so bedeutend, dass sie bei

den totalen Ansichten des Embryos leicht unterschieden werden kann. Die Höhle des lateralen Nervenrohres tritt selbst an den Schnitten sehr deutlich hervor. Das Vorkommen des eben beschriebenen Nervenrohrs ist eine Eigentümlichkeit der Embryonen von *Diplosoma*, welche nur durch eigentümliche Entwicklung dieser Synascidie erklärt werden kann. Sonst konnte ich eine ähnliche Bildung bei keiner von mir untersuchten Ascidie, selbst nicht bei den verwandten Arten finden. Aus den späteren Stadien erweist sich, dass dieses Nervenrohr den Ursprung des Nervensystems des bauchständigen Individuums gibt.

Die Verwachsung der Teile des Kiemendarmapparates muss sich ziemlich schnell vollenden, wenn man wenigstens die Aufeinanderfolge der Entwicklungsstadien nach der Entwicklung des Fixationsapparates beurteilt. Bei den Embryonen, bei denen die saugnapfförmigen Organe in Gestalt kleiner kugelförmiger Ausstülpungen des Ektoderms erscheinen, ist die Verwachsung bereits vollendet. Sie besteht darin, dass die blinden Enden des Magenschlauches und des Kiemenschlauches auf der Bauchseite des Embryos zusammentreffen und sich zusammenlöten. Die Wände beider Säcke werden dabei immer dünner und dünner, sie bilden noch zeitweise eine schräg verlaufende Scheidewand zwischen den Höhlen beider Säcke; schließlich verschwindet auch diese Scheidewand und die beiden Höhlen fließen zusammen. Was den Bauchteil des Kiemenschlauches anbetrifft, so tritt derselbe nie weder mit dem Magen- noch mit dem Darmschlauch in Verbindung. Sein Ende wird fadenförmig ausgezogen und damit wird dasselbe mit den Wänden des Magen- und Darmschlauches, gerade an der Verbindungsstelle dieser beiden, angelötet. Es scheint, dass dieser Teil des Kiemenschlauches später der regressiven Metamorphose unterliegen soll.

Während ein solches Zusammenfließen der Magen- und Darmschläuche vor sich geht, treten im Kiemenschlauche weitere Differenzierungen hervor. Erstens muss notiert werden, dass die oben erwähnte Abschnürung, durch welche sich derselbe in die Anlagen der beiden Kiemensäcke verwandelt, immer tiefer wird, während seine beiden Teile im Gegenteil sich erweitern. Zweitens bilden sich auf jedem Kiemensack je zwei laterale Ausstülpungen, welche die bekannten, bei allen Ascidien vorkommenden Anlagen der peribranchialen Höhlen darstellen.

Durch die Verwachsung der Bauchenden der Magen- und Darmschläuche verwandelt sich die ganze primitive Anlage der Darmhöhle in einen ringförmigen Schlauch, welcher in seinem mittleren Teile abgeschnürt ist und nach vorne mit einem halbringförmigen Schlauch — mit dem Kiemensack — in Verbindung steht. Der letzte bildet schon ziemlich frühe, wie wir gesehen haben, zwei Oesophageal- ausstülpungen, die sich nach hinten resp. zum Magensack verwachsen. Sie erreichen den Magensack und schmelzen mit demselben zusammen.

Durch diesen Vorgang, welcher zur Bildung von ösophagealen Röhren der beiden Individuen führt, wird das Verwachsen aller ursprünglich abgetrennten Teile des Darmkanals noch nicht vollendet. Die Anlagen der Kiemendarmapparate der beiden Individuen stellen halbzirkelförmige Schläuche dar, an denen schon verschiedene Teile (Kiemensack, Magen und Darm) differenziert sind; es fehlen aber an beiden noch die Verbindungen der rechten (Darmschlauch) mit den linken (Magenschlauch) Schläuchen und dadurch ist die Kontinuität aller dieser Teile des Kiemendarmapparates noch nicht vollkommen hergestellt. Beim rückständigen Individuum fehlt namentlich die Verbindung des Magens mit dem Darm, obgleich die Verbindung des Hinterdarmes mit den Peribranchialräumen bereits vorhanden ist; bei dem bauchständigen Individuum sind die Verhältnisse entgegengesetzt, indem sein Magen mit dem Darne bereits verbunden ist, während die Verbindung des Hinterdarmes mit den Peribranchialräumen noch fehlt. Durch die weitere Entwicklung der mittleren Abschnürung des Darmschlauhes wird der letztere in zwei bogenförmig gekrümmte Schläuche geteilt, von denen einer mit den rückständigen, der andere mit dem bauchständigen Individuum verbunden ist. Die beiden besitzen blindgeschlossene freie Enden, mit welchen sie dann zu den entsprechenden Organen der linken Seite hin wachsen und sich mit denselben verbinden. Der rückständige Schlauch verbindet sich mit den Magen der entsprechenden rechten Seite, der bauchständige wächst rechtwärts, bis er mit der peribranchialen Höhle des entsprechenden Individuums zusammentrifft und in dieselbe resp. in der Kloakenhöhle sich öffnet.

Während der beschriebenen Entwicklungsvorgänge der Kiemendarmapparate der beiden Individuen geht auch die Ausbildung des Nervensystem bei denselben vor sich. Das letztere besteht aus dem axial gelegenen Nervenrohr, welches vorne in der Darmhöhle des rückständigen Individuums sich öffnet, und aus den für die Aseidien charakteristischen Teilen: der Trichterblase, der Sinnesblase und dem Rumpfganglion besteht. Außerdem haben wir noch ein laterales Nervenrohr erwähnt, welches oberhalb des Magenschlauches verläuft. Die Anlage des Nervensystems des rückständigen Individuums ist durch die erwähnte Gesichtsblase dargestellt; es soll noch das definitive Gehirnganglion sich bilden, welches durch die Verdickung der Wände der Trichterblase entsteht. Die Sinnesblase bleibt während der embryonalen Entwicklung vorhanden, wird aber während der Metamorphose abgeworfen. Das Nervensystem des bauchständigen Individuums bildet sich aus dem eben besprochenen lateralen Nervenrohr, indem das letzte einen Fortsatz zu der Kiemenhöhle dieses Individuums abschickt, welcher mit der Kiemenvand verwächst und in der Kiemenhöhle sich öffnet. Dadurch entsteht die Trichterblase, auf deren Wand, durch Verdickung derselben, das Gehirnganglion sich bildet. Der Bauchteil des lateralen Nervenrohres scheint in den visceralen Nerv des bauchständigen Individuums sich umzubilden

Ueber die Entwicklung des Herzens bin ich noch nicht ganz klar und will deswegen vom Referieren meiner Untersuchungen in dieser Beziehung absehen.

Wenn wir auf Grund der eben erörterten Entwicklungsvorgänge uns die Frage stellen: ob die beiden Individuen eines Doppelsembryos der *Diplosoma Listeri* durch Teilung oder durch Knospung aus dem zuerst einfachen Embryo entstehen? — so muss man zugeben, dass bei der Beantwortung dieser Frage uns einige Schwierigkeiten entgegen-treten. Die Abschnürung der beiden Schläuche der primitiven Darmhöhle zum Zweck der Bildung verschiedener Teile des Kiemendarmapparates jeden Individuums weist offenbar auf den Teilungsprozess hin. Wir begegnen uns aber bei der Entwicklung der beiden Individuen mit so eigentümlichen und komplizierten Vorgängen (z. B. die separaten Magenanlagen), die außerdem eine gewisse Ähnlichkeit mit den Knospvorgängen der *Diplosoma Listeri*, wie die letzteren aus den Untersuchungen von Della Valle und Ganin erkannt sind, zeigen. Diese letzterwähnten Entwicklungsvorgänge beeinflussen jedenfalls die aus den Thatsachen gezogenen Schlüsse und machen die Entscheidung der oben gestellten Frage unsicher. Zwischen den *Didemnid*en gibt es bekanntlich mehrere Arten, die keinen doppelten, sondern einen einfachen Embryo bilden. Die Entwicklung dieser Arten schien mir von vornherein für die sichere Entscheidung der oben aufgestellten Frage besonders wichtig und ich unternahm namentlich die Untersuchung der Entwicklung eines von diesen Arten, namentlich des *Didemnum cereum*, welches zu den gewöhnlichsten Synascidienarten der Bucht von Ville franche gehört. Ich gelangte zu den folgenden Resultaten.

Die Eifurchung, Bildung der Keimblätter und der ersten Organe geht bei *Didemnum cereum* genau in derselben Weise wie bei *Diplosoma Listeri* vor sich. Im Innern des Entoderms bildet sich die primitive Darmhöhle, welche dieselbe Stellung wie bei *Diplosoma* einnimmt und aus zwei symmetrisch gestalteten Schläuchen besteht. Die weiteren Entwicklungsvorgänge in der Darmhöhle sind denjenigen der *Diplosoma Listeri* vollkommen ähnlich. Es bildet sich namentlich ein hohler Fortsatz des linken Schlauches der primitiven Darmhöhle, welcher die Anlage des Magens darstellt; die drei Schläuche der Darmhöhle stellen die Anlage derselben Organe dar, die wir bei der *Diplosoma* gesehen haben: aus dem vorderen linken Schlauche entsteht der Kiemensack mit den dazu gehörenden peribranchialen Höhlen, aus dem hinteren der Magen; der rechte Darmhöhlenschlauch stellt die Anlage des Darmkanals dar. Alle diese Teile verwachsen mit einander, genau in derselben Weise, wie bei *Diplosoma Listeri*. Mit einem Worte sind die Entwicklungsvorgänge des *Didemnum cereum* denjenigen der *Diplosoma Listeri* vollkommen ähnlich, aber mit dem Unterschiede, dass bei dem ersten aus der ganzen Darmanlage nur ein einziges In-

dividuum, und nicht zwei, wie bei letzterem entsteht. Dieser Unterschied ist dadurch bedingt, dass bei *Didemnum* keine Teilung der primitiven Darmschläuche zu stande kommt. In Uebereinstimmung damit bildet sich bei *Didemnum* auch kein laterales Nervenrohr, welches bei *Diplosoma* die Anlage des Nervenganglions des bauchständigen Individuums giebt.

Der Vergleich der Entwicklungsvorgänge der *Diplosoma Listeri* mit denjenigen des *Didemnum cereum* stellt uns den festen Boden für die Beurteilung der Bildung des Doppelebryos bei der ersten dar. Es lässt uns den sicheren Schluss ziehen, dass der Doppelebryo der *Diplosoma* nicht durch Knospung sondern durch Teilung des anfänglich einfachen Embryos entsteht. Da wir dabei keine Spur von einem Wechsel der ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Generation haben, so sind wir berechtigt die Angehörigkeit der Fortpflanzung der *Diplosoma* aus der Reihe metagenetischer Erscheinungen vollkommen auszuschließen.

Zwischen den Synascidien bleiben also nur *Distaplia*, welche ihrer Entwicklung nach in gewissen Beziehungen zur Metagenesis steht. Wir wollen nun diese Beziehungen etwas näher betrachten.

Aus den hier mitgeteilten Thatsachen über die Knospung der Larve von *Distaplia* geht hervor: 1) dass die Proliferation der Larve durch ein Organ (in physiologischem Sinne) sich vollzieht, welches nur kurze Zeit am Larvenleibe bleibt, sich sehr frühzeitig abtrennt und eine große Aehnlichkeit mit der jungen Ascidienknospe hat; 2) dass die primordiale Knospe sich auf der Bauchseite des Larvenleibes bildet und ihrer Lage nach mit dem Stolo prolifer der Dolioliden, Pyrosomen und Salpen übereinstimmt; 3) dass die Knospe sich dadurch von den Knospen anderer Synascidien unterscheidet, dass sie sich teilen kann, und in dieser Beziehung eine große Aehnlichkeit mit dem Stolo prolifer der metagenetischen Tunicaten darstellt und 4) dass die primordiale Knospe produzierende Larve der *Distaplia* sehr bald nach ihrer Fixation abstirbt ohne Geschlechtsorgane zu entwickeln; sie stellt also eine ungeschlechtliche Generation dar, welche mittels Knospung eine Reihe geschlechtlicher Generationen zu produzieren im stande ist. Der Entwicklungszyklus der *Distaplia* soll deswegen als Generationswechsel betrachtet werden; er hat aber einige wichtige Eigentümlichkeiten, die wir besonders hervorheben müssen, da sie auf einen primitiven Charakter dieser Entwicklungsart, im Verhältnis zu den exquisiten Formen der Metagenesis hinweist. In erster Linie ist es die frühzeitige Abtrennung der primordialen Knospe und Teilung derselben außerhalb des Larvenkörpers auf die man aufmerksam machen muss. Wenn diese Knospe nicht die Fähigkeit sich zu teilen und durch Teilung neue Generationen der Knospen zu produzieren gehabt hätte, so müssten wir sie ohne Rücksicht für eine einfache Knospe halten, die nur durch ihre frühzeitige Abtrennung von den

Knospen anderer Synascidien sich unterscheidet. Wenn sie andererseits vom Larvenkörper sich nicht abtrennen und doch im stande wären sich durch Teilung zu vermehren, so hätten wir vor uns einen Stolo prolifer, welcher in allen wesentlichen Punkten mit demjenigen des *Doliolum* und Verwandten übereinstimmen würde. Die primordiale Knospe der *Distaplia* vereinigt zu gleicher Zeit die Eigenschaften einer Synascidienknospe mit derjenigen des Stolo prolifer; sie stellt also eine Uebergangsform zwischen diesen zweien Arten der ungeschlechtlichen Vermehrung vor, und darin liegt das große Gewicht, welches sie für die Frage über die Entstehung der Metagenesis repräsentirt. Sie stellt ihrem Bau und ihrer weiteren Entwicklung nach eine vollkommene Homologie mit den Synascidienknospen dar, da sie ebenfalls wie diese letzteren aus einer Ausstülpung des Ektoderms und des Entoderms entsteht, und durch genau dieselben Entwicklungsvorgänge wie bei den Synascidienknospen zur Bildung der Organe gelangt. Sie besitzt aber die Teilungsfähigkeit, welche bei den übrigen Synascidien nicht vorkommt. Wie ist dieselbe entstanden? Bei der Beantwortung dieser Frage können uns einerseits die Knospungsvorgänge der Synascidien andererseits die Eigentümlichkeiten der Teilung der Knospen von *Distaplia* helfen. Es ist bekannt, dass bei mehreren Synascidien die Proliferation durch Knospung sehr frühzeitig eintritt. Bei den Botrylliden treten die Tochterknospen in einem sehr jungen Entwicklungsstadium der Mutterknospe auf; dieselbe Erscheinung kann ebenfalls bei den Didemniden und bei den Diplosomiden beobachtet werden. Ich habe schon oben aufmerksam gemacht, dass bei der Teilung der primordialen Knospe, sowie der sekundären, tertiären etc., die beiden Abkömmlinge der Knospe immer ungleich sind; eine von den entstehenden Knospen ist immer bedeutend größer und stärker entwickelt, als die andere. Diese Eigentümlichkeit tritt so regelmäßig bei der Knospung hervor, dass man keine einzige in der Teilung begriffene Knospe antrifft, welche in zwei gleiche Hälften sich teilte. Diese Art der Teilung ist offenbar sehr ähnlich der Knospung; freilich können bei den Tochterindividuen keine Neubildungen der Organe beobachtet werden, wie es bei der Knospung der Fall sein muss; es ist auch dabei kein großer Unterschied in der Organisation zwischen Mutterknospe und der Tochterknospe vorhanden, aber wir müssen beachten, dass die Mutterknospe in dem Stadium, wo sie sich zu teilen beginnt, überhaupt eine ziemlich einfache Organisation hat und deshalb kann überhaupt kein so großer Unterschied zwischen der Mutter- und der Tochterknospe erwartet werden wie der, welchen man bei der Knospung der Botrylliden und Didemniden beobachtet. Der Größenunterschied zwischen den beiden Abkömmlingen der Mutterknospe kann meiner Meinung nach nur dadurch erklärt werden, dass wir bei der Proliferation der Knospen nicht mit reinen Teilungsvorgängen, sondern mit der Uebergangsform zwischen Teilung und Knospung zu thun haben. Da alle

übrigen Synascidien nur durch Knospung und nicht durch Teilung sich ungeschlechtlich vermehren, so ist es sehr wahrscheinlich, dass die Teilung der Knospen von *Distaplia* aus der Knospung entstanden ist.

Eine andere Erscheinung, die den Generationswechsel der *Distaplia* von dem der anderen metagenetischen Tunicaten unterscheidet, ist namentlich der Zerfall des Larvenleibes, welcher schon in den ersten Tagen der Metamorphose beginnt. Während bei den Salpen und Dolioliden die Amme sehr lange lebt und immer neue und neue Individuen produziert, geht die Amme resp. die Larve der *Distaplia* zu Grunde, nachdem sie nur eine einzige Knospe geliefert hat. Eine ähnliche Erscheinung treffen wir bei *Pyrosoma*, bei welcher die Amme resp. der Cyathozoid schon während der embryonalen Entwicklung zerfällt. Die Amme der *Pyrosoma* stellt aber von Anfang an ein sehr stark degeneriertes Tier dar, die jedenfalls zum selbständigen Leben vollkommen unfähig ist. Die Larve der *Distaplia* ist im Gegenteil viel höher organisiert als manche übrigen Ascidienlarven und doch geht sie zu Grunde. Das Absterben resp. der Zerfall der Individuen der ersten Generation scheint überhaupt bei den Synascidien sehr verbreitet zu sein, wenn wir an die Entwicklungsverhältnisse des *Botryllus* erinnern, bei welchem eine ganze Folge der Generationen zerfällt. Worin der physiologische Grund dieser Erscheinung liegt, ist schwer zu entscheiden. Wir müssen uns mit der Konstatierung der Sache begnügen, welche jedenfalls die Vermutung zulässt, dass der Zerfall der Larve bei *Distaplia* von den anderen Synascidien geerbt wurde. Es ist weiter sehr wahrscheinlich, dass diese Erscheinung auch die echten metagenetischen Tunicaten geerbt haben. Seit den Untersuchungen von Krohn und Gegenbaur ist es bekannt geworden, dass die Ammengeneration des *Doliolum* nur einige von ihren Organen (den Darmkanal, die Kiemen) verliert. In der letzten Zeit wurden diese Angaben durch Grobben und Ulianin vollkommen bestätigt und die Degenerationsvorgänge genauer untersucht. Aus diesen Untersuchungen geht hervor, dass bei der ausgebildeten Amme nur einige Organe (das Nervensystem, das Herz und die Muskulatur) intakt bleiben; die Ernährungsorgane zerfallen in ihre einzelnen Elemente, die nach Ulianin sich amöboid bewegen und teilweise in die Blutkörperchen verwandeln. Man kann kaum eine physiologische Ursache für diese sonderbare Erscheinung finden. Das Tier, welches eine so ungeheure Menge von Knospen produziert und also eine ungeheure Masse von Material dazu verbrauchen muss, wie die *Doliolum*-Ammen, soll auch besser als sonst ernährt werden. Wir sehen aber gerade das Gegenteil; anstatt seine Ernährungsorgane zu entwickeln, verliert sie dieselben gänzlich. Es müssen dazu andere Gründe vorhanden sein als die rein physiologischen, und wir können sie leicht finden, wenn wir den Entwicklungszyklus des *Doliolum* von

dem der *Distaplia* ableiten. Die Degenerationsvorgänge des *Doliolum* stammen von denjenigen der *Distaplia* ab und stellen eine phylogenetische Erbschaft von dieser letzteren dar. Sie unterscheiden sich auch von den letzteren, indem beim *Doliolum* nicht der ganze Ammenleib, wie es bei der *Distaplia* der Fall ist, sondern nur einzelne Organe zerfallen. Die Organe des animalen Lebens (das Nervensystem und die Bewegungsorgane) unterliegen nicht nur nicht dem Zerfall, sondern nehmen in ihrer Größe und in ihrer Entwicklung zu. Der Uebergang von dem totalen Zerfall der *Distaplia*-Amme zur partiellen der Amme von *Doliolum* wird uns verständlich, wenn wir die Funktion dieser beiderlei Ammen mit einander vergleichen. Die Larve (Amme) der *Distaplia* produziert während des embryonalen Lebens nur eine einzige Knospe und damit wird ihre Proliferationsthätigkeit abgeschlossen. Der ganze Zweck ihres weiteren freien Lebens besteht nun in der Fixation und in der Entwicklung der Kolonie, für welche das Material in der primordialen Knospe schon angegeben ist. Die Amme des *Doliolum*, anstatt eine einzige Knospe zu produzieren, bildet eine ganze Reihe derselben; zu diesem Zweck besitzt sie einen *Stolo prolifer*, welcher eine mehr oder minder lange Zeit fortwährend thätig ist und durch seine Thätigkeit das dauerhafte Leben der Amme bedingt. Der partielle Zerfall der Organe der *Doliolum*-Amme weist beim Vergleich mit der totalen der *Distaplia*-Amme darauf hin, dass mit der Entwicklung des Generationswechsels bei Tunicaten das Leben der Amme immer dauerhafter wird. In den ersten phylogenetischen Entwicklungsstadien wird diese Amme teilweise degeneriert, indem sie ihre Ernährungsorgane verliert und nur die für ihr Leben unumgänglich notwendigen Organe des animalen Lebens bewahrt. Bei der weiteren Entwicklung der Metagenesis, welche wir bei den Salpen antreffen, werden auch die Ernährungsorgane bei der Amme zeitlebens konserviert.

Als Resumé will ich folgende Sätze aufstellen:

- 1) Die Urform der Metagenesis der Tunicaten ist in denjenigen Synaseidenarten dargestellt, welche im Larvenzustand sich ungeschlechtlich zu vermehren befähigt sind.
- 2) Zwischen den bekannten Synaseiden stellt nur die *Distaplia* einen Generationswechsel dar, während die Entwicklung der Didemnidien in keiner Beziehung zum Generationswechsel steht.
- 3) Die primordiale Knospe der *Distaplia*-Larve soll als eine Uebergangsform zwischen der einfachen Knospe und dem *Stolo prolifer* der metagenetischen Tunicaten betrachtet werden.
- 4) Der *Stolo prolifer* ist aus der Knospe entstanden, die vor der Abtrennung vom Mutterleibe sich zu teilen resp. zu knospen begann.
- 5) Bei den ältesten metagenetischen Formen sollte die Amme nach der Produktion der geschlechtlichen Generation resp. der Knospen

absterben; bei der weiteren Entwicklung der Metagenesis wird das Leben der Amme immer mehr dauerhaft. *Doliolum* stellt in dieser Beziehung eine Uebergangsform zwischen den Synaspiden und den Salpen dar.

Odessa, den 3./15. Januar 1893.

## Das Prinzip der organbildenden Keimbezirke und die entwicklungsmechanischen Studien von H. Driesch.

Von Dr. **F. Braem** in Breslau.

Die sehr interessanten „entwicklungsmechanischen“ Untersuchungen von Driesch haben den Verfasser zu Schlüssen angeregt, die er für Thatsachen ausgibt und die zu den Anschauungen, welche man auf Grund früherer entwicklungsgeschichtlicher Befunde sich bilden durfte, zum Teil in schroffem Widerspruch stehen. Es sei mir erlaubt, gegen die Behauptungen Driesch's Einiges in Erinnerung zu bringen.

In seiner zweiten Mitteilung (*Ztschr. f. wiss. Zool.* Bd. 55, S. 17. 1892) behandelt Driesch das Verhalten der in Entwicklung begriffenen Eier von *Echinus microtuberculatus* bei Druckwirkung. Er erzeugte die letztere dadurch, dass er ein Stück von einer mittelstarken Borste quer auf den Objektträger legte, dem einen Ende desselben genähert. Er brachte dann einen Haufen Eier mit der gehörigen Menge Seewasser etwa in die Mitte des Objektträgers und legte ein rechteckiges Deckglas auf Eier und Borste. Die Eier waren also zwischen zwei gegen einander geneigten Glasplatten eingezwängt.

In Fällen, wo die Membran des Eies durch den Druck gesprengt war, entwickelte sich statt des normalen 8- Stadiums eine einschichtige Zellplatte in Form eines Rechtecks, dessen eine Seite von 2, dessen andere von 4 Zellen gebildet wurde. Nach Aufheben des Druckes rundeten sich die einzelnen Zellen, die zuvor dicht an einander gepresst lagen, ab und trennten sich demgemäß bis auf einen gewissen Grad von einander, behielten aber im Uebrigen ihre frühere Stellung bei (Driesch Fig. 59). Indem sich sodann jede der 8 Zellen senkrecht zur Ebene der Platte teilte, entstand das 16-Stadium (Fig. 60). Die weiteren Teilungen erfolgten tangential und so resultierte das Blastula-Stadium.

„Die Thatsache nun, sagt Driesch a. a. O. S. 22, dass sich Stadien wie die in Fig. 59 und 60 dargestellten, welche sich senkrecht zu der durch sie bestimmten Ebene teilen und so eine doppelschichtige Platte von je acht Zellen in einer Schicht bilden, dass sich diese zu normalen Plutei zu entwickeln vermögen, widerlegt für die Echiniden die Lehre von der spezifischen Bedeutung der einzelnen Furchungszellen, oder anders gesagt, das His'sche Prinzip der Keimbezirke definitiv.“

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Salensky Wladimir

Artikel/Article: [Ueber die Entstehung der Metagenesis bei Tunicaten.  
126-146](#)