Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen.

Von

Dr. Oswald Seeliger,
Privatdozent an der Universität Berlin.

Im Jahre 1819 veröffentlichte Chamisso [1]) seine Beobachtungen über die Entwickelung der Salpen. Er behauptete, daß die aus dem Ei stammende solitäre Generation (A) eine ihr selbst unähnliche Kettengeneration (B) hervorgehen lasse, und daß erst diese wieder eine dritte (A) gebäre, welche der vorhergehenden unähnlich, aber der ersten gleich sei. So seien also die aufeinanderfolgenden Generationen stets ungleich, aber immer die Enkelin der Großmutter, die Mutter dagegen der Urgroßmutter oder Urenkelin ähnlich.

Mehr als 20 Jahre später (1842) verglich Steenstrup [2]) diese Entwickelungsweise der Salpen mit derjenigen der Coelenteraten, Cestoden und Trematoden und nannte sie Generationswechsel. Gestützt auf die richtigen, allerdings aber falsch gedeuteten Beobachtungen Eschricht's [3]) über den Salpenstolo, welche für die Kettenform eine von der geschlechtlichen Entstehungsweise durchaus verschiedene nachwiesen, konnte Steenstrup auf die Entstehungs- und Fortpflanzungsweise der aufeinanderfolgenden Generationen Gewicht legen. Er bezeichnet die aus dem befruchteten Ei entstandene Solitärform als „Amme" und ihre Fortpflanzungsart als „Ammen", das zur geschlechtlichen Vermehrung in Gegensatz zu bringen sei.

Spätere Untersuchungen haben festgestellt, daß das „Ammen" der Polypen, Cestoden und Salpen eine ungeschlechtliche Ver-

---

1) Chamisso, „De animalibus quibusdam e classe vermium." Berolini, 1819.

2) Steenstrup, „Über den Generationswechsel." Kopenhagen, 1842.

3) Eschricht, „Anatomisk-physiologiske Undersögelser over Salperne". Schr. d. kgl. dän. Gesellsch. d. Wiss. nath. u. math. Abh. VIII, 1841. Deutscher Auszug in Isis von Oken, 1842, p. 467.

mehrung durch Knospung, das der Trematoden und Athropoden Parthenogenese sei. Man hat dann die Form des Generationswechsels, bei welcher, wie bei Salpen, Fortpflanzung durch befruchtete Eier und Knospung abwechseln, als Metagenese, die, bei welcher Entwickelung aus befruchteten und parthenogenetischen Eiern sich ablösen, als Heterogonie bezeichnet. Als eine dritte Art des Generationswechsels könnte man den Saisondimorphismus der Spinnen und Schmetterlinge und die cyklische Entwickelung von Ascaris nigrovenosa hinzufügen, welche dadurch charakterisiert sind, daß die beiden verschieden gestalteten Generationen, welche einander folgen, in gleicher Weise aus befruchteten Eiern hervorgehen.

Gegen die anscheinend so fest begründete Auffassung der Entwickelung der Salpen als Generationswechsel ist in neuerer Zeit von mehreren Seiten Widerspruch erhoben worden. Er beruht auf einer eigentümlichen Auffassungsweise des Vorganges, durch welchen die Salpenkette an dem aus dem befruchteten Ei stammenden Embryo sich bildet [1]). Die neueren [2]) Untersuchungen über die Knospung der Salpen haben uns auch mit den Details des Prozesses bekannt gemacht, so daß über die Thatsachen Unklarheit nicht herrschen kann; ebensowenig aber auch, wie ich hier nachzuweisen hoffe, über ihre Deutung.

Die Knospung beginnt während der Embryonalentwickelung der Solitärform an der ventralen Seite hinter dem Ende des Endostyl. Die Anlage setzt sich aus Derivaten aller drei Keimblätter zusammen: aus einer Ausstülpung der ektodermalen Leibeswand, einem entodermalen Fortsatz des ventralen hinteren Kiemendarmes und einer mesodermalen Zellmasse, welche den dazwischen gelegenen Hohlraum, eine Fortsetzung der primären Leibeshöhle des Embryo, erfüllt. Das eingewanderte Mesoderm läßt sich für's erste von dem benachbarten bindegewebsartigen Mesenchym des Embryo histologisch nicht unterscheiden, hat aber die Fähigkeit

1) Ich gehe hierbei von der Voraussetzung aus, dafs sich die embryonale Entwickelung der Salpen, selbst wenn sich Salensky's Beobachtungen (Mitteilung. d. zool. Station Neapel, Bd. IV, 1883) bestätigen sollten, auf eine typische, wie wir sie sonst überall finden, wird zurückführen lassen und dafs die Verschiedenheiten rein cenogenetischer Natur sind.

2) Seeliger, „Die Knospung der Salpen". Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIX, 1885. Brooks, „The anatomy and development of the Salpa-chain". Stud. from Biol. Lab. Vol. III. Baltimore, 1886.

embryonaler Zellen bewahrt und bildet sich weiterhin zu den verschiedensten Organen und Geweben um. Sehr bald sondert es sich in der Knospenanlage in vier Stränge: einen neuralen, zwei laterale und einen hämalen; dazwischen zerstreut liegen einzelne Mesenchymzellen.

Die Knospenanlage wächst in die Länge und wird zum Stolo prolifer. Dieser teilt sich in eine Anzahl aufeinanderfolgender Stücke oder Segmente, welche nach rechts und links hin auseinanderweichen und die biseriale Anordnung der Salpenkette erzeugen, indem jedes Segment zu einer Kettensalpe sich ausbildet. Am distalen Ende lösen sich die ausgebildeten Tiere ab, unmittelbar an der Solitärform bleibt das zu weiterer Teilung und Entwickelung fähige Zellmaterial liegen. Hier erfolgt die Neubildung der Knospen, ähnlich wie bei der Strobilation der Bandwürmer hinter dem Kopf die jungen Proglottiden sich bilden oder wie der Scyphopolyp die Ephyramedusen hervorgehen läßt. Nur ist bei Salpen die Altersreihe keine kontinuierliche, sondern es lassen sich nur drei Regionen unterscheiden, innerhalb welcher alle Individuen auf gleicher Ausbildungsstufe angetroffen werden.

Was die Entstehung der Organe der Kettensalpen aus den Gebilden des Stolo anbelangt, so will ich mich hier darauf beschränken, zu erwähnen, daß aus dem Ektoderm die ektodermale Hautschicht, aus dem Entodermrohr der gesamte Verdauungstraktus mit seinen Drüsenanhängen hervorgehen. Im Mesoderm bilden sich aus dem Neuralrohr das gesamte Nervensystem der Kettensalpen, aus den Seitensträngen die Kloake, das Herz und die Muskulatur, aus dem hämalen die Geschlechtsorgane. In jeder Kettensalpe befindet sich nur ein Ei, mit Ausnahme der Salpa zonaria, die vier Eier zur Reife bringt, aber eine ungeheuere Masse von Spermatozoen. Die Eier reifen vor der definitiven Ausbildung der Spermatozoen, so daß Selbstbefruchtung der Hermaphroditen ausgeschlossen ist. Da alle Individuen einer freischwimmenden Kette fast ganz gleichalterig sind, befruchten sie sich wohl auch niemals untereinander.

Es erscheint diese Art der Entwickelung der Organe im höchsten Grade auffallend, wenn wir sie mit den Vorgängen vergleichen, welche sich bei der Embryonalbildung abspielen. Wir müssen dabei auf Pyrosomen, Dolioliden und Ascidien verweisen, weil die Embryonalentwickelung der Salpen selbst nach Salensky's Untersuchungen höchst seltsam zu verlaufen scheint. Durch das Wesen der Knospung ist es bedingt, daß sie der Embryonal-

entwickelung gegenüber verkürzt erscheint. Alle die ersten Stadien, welche bei dieser von der einzigen Zelle des befruchteten Eies an bis zur Bildung der Keimblätter führen, sind bei jener in Wegfall gekommen, und es setzt die Entwickelung gleich mit einem dreiblätterigen Stadium ein. Dann aber finden wir, daß bei der Knospung eine Anzahl von Organen sich aus den embryonalen, indifferenten Zellen des Mesoderms aufbauen, die in der Embryonalentwickelung aus dem Ektoderm sich bilden. Es sind dies das Nervensystem und dann die Peribranchialräume resp. Kloake, welche zur Kiemenbildung Veranlassung geben. Darnach scheint das Ektoderm des Stolo prolifer histologisch bereits so bestimmt differenziert zu sein, daß es sich zu wesentlich anders funktionierenden Geweben nicht mehr umbilden und nur zum Hautepithel der Knospen werden kann. Wir werden später diese außerordentliche Umbildungsfähigkeit des Mesoderms verstehen lernen.

Aus diesen Thatsachen geht zur Genüge hervor, daß die aus dem befruchteten Ei entstandene Form sich ausschließlich ungeschlechtlich fortpflanzt und daß die Kettensalpen eine Folgegeneration jener darstellen.

Die Auffassung Todaro's [1]), daß die Kettensalpen jüngere Geschwister der Solitären seien, erscheint als gänzlich unbegründet, wenn der Begriff einer Generationsfolge überhaupt aufrecht erhalten werden soll. Der Zusammenhang zwischen den aufeinanderfolgenden Generationen muß natürlich durch eine lebendige, vom Muttertiere herstammende Substanz vermittelt werden. In der geschlechtlichen Fortpflanzung ist es stets nur eine einzige, meist der Befruchtung bedürftige Eizelle; hier bei der Knospung sind es Derivate aller drei Keimblätter, aus welchen die Folgegeneration sich aufbaut. Übrigens wurde Todaro zu seiner Ansicht durch seine irrtümlichen Beobachtungen verleitet, welche ihn glauben ließen, daß die gesamte Salpenkette aus einer einzigen Zelle der Solitärform hervorgehe. Bei logischer Schlußweise hätte allerdings aus dieser vermeintlichen Thatsache seine theoretische Auffassung der Salpenentwickelung nicht gewonnen werden können.

Ebensowenig gerechtfertigt erscheint eine ähnliche, in zahlreichen Schriften geäußerte Ansicht von Brooks [2]), welche eben-

---

1) F. Todaro, „Sopra lo sviluppo e l'anatomia delle Salpe." Roma, 1875.

2) Brooks, „The development of Salpa." Bul. of the Museum of comp. Zool. at Harvard College", 1876. — „Über die Embryologie

falls das Vorkommen eines Generationswechsels bei Salpen in Abrede stellt und nur sexuellen Dimorphismus anerkennt [1]). Ihm ist die Solitärform das Weibchen, die Kettenform das Männchen. Das Weibchen aber bringe die Eier, aus denen wieder die Solitärform entstehe, nicht in seinem eigenen Körper zur Reife, sondern lege dieselben in die Männchen hinein, so daß also die Kettensalpen nur scheinbare Zwitter seien. Die weibliche Natur aber der Solitärform gründet Brooks darauf, daß in manchen Fällen bereits beim Einwandern des Mesoderms in die Stolohöhle einzelne Eizellen sich erkennen lassen.

Ich kann jedoch nicht Brooks' Schlußfolgerungen für zwingend erachten. Denn es erscheinen keineswegs die Eier der Kettensalpen bereits im Embryo definitiv ausgebildet, sondern sie sind bis unmittelbar vor der Befruchtung in steter Umbildung begriffen, wie die Mutterzellen der Hoden und die somatischen Zellen im Mesoderm des Stolo. Und wie man z. B. den Hoden oder auch die Athemhöhle der Kettensalpe als dieser angehörende Organe ansieht, obwohl sie naturgemäß Folgegenerationen embryonaler Mesodermzellen sind oder aus einem bestimmten Teile der Athemhöhle des Embryo sich bildeten, muß auch der Eierstock, dessen Umbildungen aus dem embryonalen Zellstrang nur quantitativ verschieden sind, von den Veränderungen, welche der männliche Geschlechtsapparat oder die Athemhöhle erfahren, als ein Organ der Kettenform angesehen werden. Da aber aus der gleichen Anlage, aus welcher das Ovarium sich bildet, auch der Hoden der Kettenform entsteht, erscheint es geradezu nur der Spekulation zu Liebe, wenn Brooks diesen als der Kettenform, jenes der Solitärform zugehörig betrachtet. Bei konsequenter Anschauungsweise müßte er die Solitärform als hermaphroditisch, die Kettenform als ungeschlechtlich ansehen.

---

von Salpa". Arch. f. Natg., Bd. 42, 1876. — „The origin of the eggs of Salpa". Studies from Biol. Lab. Vol. II, Baltimore 1882. — „Is Salpa an exemple of alternation of generations?" Nature, Vol. XXX. — „The anatomy and development of the Salpa-Chain." Stud. f. Biol. Lab. Vol. III. Baltimore, 1886.

1) Aus Brooks' letzter Arbeit scheint mir hervorzugehen, dafs er auch jetzt noch Todaro's Geschwisterlehre der Salpengenerationen festzuhalten geneigt ist, denn er sagt p. 472: „It will also be noticed that the egg-embryo or solitary Salpa is a member of the series, and that the only essential difference between it and the other members of the chain is its more rapid growth."

So meine ich also, daß die alte Lehre vom Generationswechsel der Salpen gerade in den neueren Arbeiten über die Salpenknospung eine feste Stütze erfahren hat und nunmehr als sicher angesehen werden darf.

Es entsteht jetzt aber die Frage, wie wir uns den Generationswechsel entstanden zu denken haben. Von vornherein wird man darauf verzichten müssen, für all die verschiedenen Formen des Generationswechsels, ja selbst für die verschiedenen Arten der enger umgrenzten Metagenese im Tierreich eine einheitliche phyletische Entstehung feststellen zu wollen. Es haben sich ähnliche Erscheinungen im Entwickelungsleben eben mehrmals in den verschiedenen Tierstämmen selbständig herangebildet. Die phyletisch ältesten Tunikaten, die Appendicularien, und auch die großen solitären Ascidien entwickeln sich ausschließlich hypogenetisch. Aus dem befruchteten Ei entsteht direkt oder durch Metamorphose mit einem geschwänzten Larvenstadium die geschlechtsreife Zwitterform, welche sich auschließlich geschlechtlich fortpflanzt und eine ihr selbst ähnliche Generation erzeugt. Der Generationswechsel ist also sowie die Knospung im Tunikatenstamm selbständig aufgetreten.

Mehrfach bereits sind Versuche gemacht worden, die Frage nach der Entstehung des Generationswechsels zu beantworten. Leuckart [1]) faßt den Generationswechsel als eine Arbeitsteilung auf dem Gebiete des Fortpflanzungslebens auf, bei der die beiden Hauptarten der Vermehrung, die geschlechtliche und ungeschlechtliche, auf verschiedene Individuen und Generationen verteilt seien.

Einen ähnlichen Standpunkt vertritt Claus[2]). In der letzten Auflage seines Lehrbuches entwickelt er seine Ansicht in folgenden Worten: „Wo Amme und Geschlechtstier, wie bei den Salpen, morphologisch einander gleich stehen, dürfte sich die Metagenese (ähnlich wie Trennung des Geschlechtes aus dem Hermaphroditismus) auf dem Wege der Arbeitsteilung aus ursprünglich gleichgestalteten Geschlechtstieren, welche zugleich Knospen produzierten, entwickelt haben. Es war für die Entwickelung der regelmäßigen Knospenkette am Stolo prolifer von Vorteil, daß an den dieselbe

1) Leuckart, „Über den Polymorphismus oder die Erscheinungen der Arbeitsteilung in der Natur". Gieſsen, 1851. — „Zoologische Untersuchungen. II. Salpen und Verwandte". Gieſsen, 1854.

2) Claus, „Lehrbuch der Zoologie". 4. Aufl. Marburg, 1887 p. 111.

produzierenden Individuen die geschlechtliche Zeugung unterdrückt und die Fortpflanzungsorgane bis zum schließlichen Schwunde der Anlagen rückgebildet wurden, während die zu Ketten vereinigten Individuen ihre Geschlechtsorgane frühzeitig zur weiteren Ausbildung brachten, dagegen die Anlagen zum Stolo prolifer völlig rückbildeten."

Auch Grobben[1]) schloß sich der Leuckart'schen Auffassung an. Es ist gewiß ein wichtiges Argument für den Dimorphismus der Generationen, wenn er in Bezug auf Doliolum sagt: „Alle Unterschiede zwischen Geschlechtstier und Amme ergeben sich aus dem Vorhandensein des Stolo prolifer und der damit dem Tiere erwachsenden Last."

Darnach hätten wir uns also vorzustellen, daß bei den Salpen die ursprünglich gleichen Generationen (jetzt A u. B) die Fähigkeit besessen haben, sich sowohl geschlechtlich als ungeschlechtlich zu vermehren, daß Generation A die erstere, B die letztere Fortpflanzungsweise eingebüßt habe. Es wird aber durch eine solche Annahme der Generationswechsel nur von einer Entwickelungsweise abgeleitet, welche im Grunde genommen fast ebensowenig verständlich ist wie jene selbst.

Salensky[2]) bringt die Metagenese der Salpen zur Metamorphose in Beziehung. Es läßt sich aber eine bestimmte Vorstellung aus seinen Publikationen nicht gewinnen, wie er sich die Entstehung des Generationswechsels aus der Metamorphose denkt. Meiner Meinung nach läge nur die eine Möglichkeit vor, daß nämlich Leuckart's[3]) Anschauungsweise der Cestodenentwickelung auf die Salpen Anwendung fände. Man wird aber vergeblich versuchen, die für Bandwürmer giltigen Verhältnisse hier nachzuweisen.

Obgleich Ulianin[4]) auf p. 114 seines Werkes sich für Salensky's Ansicht erklärt, entwickelt er dennoch auf den fol-

1) Grobben, „Doliolum und sein Generationswechsel." Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien. T. IV, 1882, p. 81.

2) Salensky, „Über die Entwickelung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen." Zeitsch. f. wiss. Zool., Bd. XXX, Suppl. 1878.

3) Leuckart, „Die Parasiten des Menschen." 2. Aufl., I. Bd., p. 489 u. fg.

4) Ulianin, „Die Arten der Gattung Doliolum im Golfe von Neapel." Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. X. Monographie. Leipzig, 1884.

genden Seiten eine andere Auffassung, die mit der von Balfour[1]) geäußerten ziemlich übereinstimmt, daß nämlich „der Generationswechsel durch eine Komplikation des Prozesses der Fortpflanzung durch Knospung entstanden sei.“ Die Knospung aber führt er auf embryonale Teilung oder Doppelbildung zurück.

Bei der Beantwortung der Frage nach der Entstehung des Generationswechsels der Salpen handelt es sich darum, zu zeigen, wie diese cyklische Entwickelung aus einer rein hypogenetischen sich entwickelt habe, wie sie sich gegenwärtig noch bei den Appendicularien, den an der Wurzel des Tunikatenstammes stehenden Formen, und den solitären Ascidien findet. Wie sich aus dem Nachfolgenden ergeben wird, fällt die Frage nach der Entstehung der Metagenesis nahezu zusammen mit der nach dem Ursprung und Wesen der Knospung. Diese hat aber bei Salpen mit embryonaler Doppelbildung nichts zu thun.

Wir haben oben die Vorgänge bei der Salpenknospung kennen gelernt. Die entodermalen Zellen am hintersten Endostylende besitzen die Fähigkeit, sich rege zu teilen und den Verdauungstraktus der Kettenformen zu bilden; die Ektodermzellen dieser Region leisten wenig mehr als die übrigen Ektodermzellen der Solitären in Bezug auf histologische Umbildung, nur sind sie außerordentlich wachstums- und teilungsfähig, denn sie bilden die großen Flächen der ektodermalen Hautepithelien aller Kettensalpen und den äußeren Cellulosemantel, der wohl auch bei anderen Tunikaten zeitlebens vom Ektoderm sich neubilden kann. Ganz unverständlich aber blieb uns die bedeutende histologische Umbildungsfähigkeit der mittleren Schicht, welche sich zu Organen umbildete, die sonst in der Embryonalentwickelung aus anderen Keimblättern ihre Entstehung nehmen.

Diese Verhältnisse finden ihre Erklärung, wenn wir die Knospungsvorgänge bei anderen Tunikaten, speziell bei Pyrosomen, die ich im Anschluß an Grobben[2]) aus von diesem erörterten und anderen Gründen als die Ausgangsform für Dolioliden und Salpen betrachtet habe[3]), zur Vergleichung heranziehen.

Bei Pyrosoma entsteht nach Kowalevsky's[4]) Untersuchungen

---

1) Balfour, „Handbuch der vergl. Embryologie“, II, p. 31 fg.

2) Grobben, „Doliolum und sein Generationswechsel.“

3) Seeliger, „Die Entwickelung der socialen Ascidien.“ Jen. Zeitsch. f. Naturw. XVIII, 1885, Sepabdr., p. 104 u. fg.

4) Kowalevsky, „Über die Entwickelungsgeschichte der Pyrosoma.“ Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI, 1875.

aus dem einzigen Ei, das sich meroblastisch, discoidal furcht, eine dem Dotter aufliegende Keimscheibe. An derselben lassen sich bald die beiden Keimblätter und dazwischen gelegene Mesenchymzellen unterscheiden. Später ziehen durch die ganze Länge des Keimes hindurch zwei dem Ektoderm entstammende Peribranchialröhren und die mesodermale Perikardialröhre. Auf den vorderen Abschnitt beschränkt, erscheint das Nervenrohr, jedoch entwickelt sich auch im hinteren Theil sehr bald auf eine noch nicht festgestellte Weise ein zweites Nervenrohr. Diese vollständig einheitliche Anlage zerfällt in fünf Abschnitte. Der erste unterscheidet sich von den hinteren durch den Besitz des ursprünglichen Nervenrohres, sonst finden sich in allen die gleichen Theile wieder, die im vorhergehenden Stadium in kontinuierlichem Zusammenhange miteinander gestanden. In Bezug auf die weitere Entwickelung verhalten sich die Abschnitte verschieden. Der vorderste wird zum Cyathozooid, das später eine Rückbildung erfährt, die vier hinteren zu den Ascidiozooiden, welche die vier ersten Individuen der Kolonie darstellen. Nach den Angaben von Kowalevsky hätten wir also in der Bildung der vier ersten Ascidiozooide eine wirkliche Teilung auf früher embryonaler Entwickelungsstufe vor uns. Schon im Momente ihrer Entstehung enthalten die Ascidiozooide fast alle späteren Organe angelegt, genau in gleicher Weise wie das Cyathozooid.

Mit dieser „Knospung" der Ascidiozooide am Cyathozooid läßt sich die der Salpen nicht vergleichen, denn nur undifferenzierte Derivate der drei Keimblätter bilden die Knospen in welchen ganz selbständig Peribranchialröhren und Herz sich entwickeln. Wohl aber findet die Salpenknospung ihr Homologon in den nun folgenden ungeschlechtlichen Fortpflanzungsakten [1]) der Ascidiozooide.

Die Knospung an den vier ersten Ascidiozooiden [2]) verläuft in ganz gleicher Weise wie bei den Salpen. Indifferentes mesodermales Zellmaterial tritt in die Stolohöhle über, während eine Partie solchen Materiales in den ersten Ascidiozooiden zurückbleibt. Erst in älteren Stöcken lassen sich die Geschlechtszellen histo-

1) In einer demnächst erscheinenden Arbeit „Zur Entwickelungsgeschichte der Pyrosomen" habe ich die Vorgänge bei der Knospung ausführlich auseinandergesetzt.

2) Ich habe im zoologischen Museum zu Königsberg junge Kolonien von Pyrosoma atlanticum untersuchen können, welche von Chun in gröfseren Tiefen (bis 1200 Met.) bei Capri und Ischia gefischt worden waren, und das erste Auftreten der Knospung zeigten.

logisch mit Sicherheit erkennen, dann aber auch schon in den jüngsten, eben in Bildung begriffenen Knospen. Da hat es sich schon längst gezeigt[1]), daß einem jeden der ganz gleichartigen Individuen des Stockes die Fähigkeit sowohl geschlechtlicher wie ungeschlechtlicher Vermehrung zukommt.

Untersucht man an einem jungen Tier die Stelle, an welcher in kurzer Zeit die Knospe äußerlich sichtbar auftreten wird, so findet man die Teile, welche zur ungeschlechtlichen Vermehrung verwendet werden, bereits erkennbar. Es sind Derivate aller drei Keimblätter, welche in die Knospe übergehen: erstlich ein entodermaler Fortsatz des Kiemendarmes, sodann das Ektoderm, das sich an der hinteren ventralen Stelle später ausbuchtet, und drittens eine mesodermale Zellgruppe, welche dorsalwärts vom Entodermfortsatz liegt. In dieser letzteren ist auf das deutlichste eine große Zelle mit bläschenförmigem Kern erkennbar, die, wie es sich aus der weiteren Entwickelung ergiebt, eine Eizelle ist. Bevor sich die Knospenanlage hervorwölbt, teilt sich die mesodermale Zellgruppe in zwei Teile. Der eine, der die Eizelle enthält, bleibt im Muttertiere zurück und zerfällt bei reichlicher Zellvermehrung wieder in zwei Teile: einen rechten, der die Eizelle enthält, und einen linken. Der rechte wird zum Eierstock d. h. zum einzigen Ei mit Follikel und Eileiter, der linke zum Hoden. Der ventrale Teil der mesodermalen Zellgruppe aber, in dem sehr bald ebenfalls eine zunächst kleinere Eizelle zu erkennen ist, geht in die Stolohöhle über, um sich wie bei Salpen in die vier Stränge aufzulösen. An dem distalen Teil des hämalen Eierstockstranges wiederholt sich dann später der gleiche Prozeß, den ich eben für die mesodermale Zellgruppe beschrieben habe, wenn die einzelnen Tiere, die aus dem segmentalen Zerfall der Stolo prolifer entstanden sind, sich selbst zur Knospenbildung anschicken.

Daraus ergiebt sich der sichere Schluß, daß das Mesoderm, das die Stolohöhle erfüllt, ein Teil des Geschlechtsapparates des Muttertieres ist. Dieses bringt ja nur ein einziges Ei zur Entwickelung, ein Verhältnis, das keineswegs ursprünglich sein kann, weil dann die Fortpflanzung nicht ausreichen würde, um die Art vor dem Aussterben zu sichern, das sich aber daraus erklärt, daß eben der andere Teil des Geschlechtsapparates in anderer Weise, nämlich bei der Knospenbildung, zur Verwendung gelangt.

---

1) Huxley, „On the Anatomy and Development of Pyrosoma.“ Linn. Trans. Vol. XXIII, 1860.

Damit ist aber auch die Erscheinung erklärt, die uns bei Salpen so unverständlich war: die außerordentliche Umbildungsfähigkeit des embryonalen Mesoderms im Stolo. Die Geschlechtszellen besitzen ja potentia eine jede die Fähigkeit, sich zu einem vollständigen Tier und also zu allen Geweben umzubilden; hier bethätigen sie diese Fähigkeit nur zum Teil in der Bildung des Nervensystems, der Peribranchialräume u. s. w.

Während aber bei Pyrosomen nur ein Teil des ursprünglichen Geschlechtsapparates als Mesoderm in den Stolo übergeht, thut dies bei den Salpen das gesamte Organ der Solitärform und damit ist die Erscheinung des Generationswechsels eingeleitet. So ließ sich aber auch bei Salpen nicht mehr der Nachweis führen, daß das Mesoderm des Stolo nichts weiter sei, als der in bestimmter Weise verwertete Geschlechtsapparat der ursprünglich noch ausschließlich geschlechtlich sich fortpflanzenden Solitärform, und wir mußten uns begnügen, ein indifferentes, embryonales Mesoderm zu konstatieren. Ich muß Kleinenberg [1]) ganz Recht geben, wenn er die Annahme eines solchen embryonalen Materiales, das im tierischen Organismus zu verschiedenen weiteren Bildungen disponibel bliebe, für nicht gerechtfertigt hält und die Zurückführung von phyletisch später aufgetretenen Organen auf phyletisch ältere fordert.

Der typische Generationswechsel der Salpen zeichnet sich aber noch durch ein zweites Moment aus: den Dimorphismus der Generationen. Ich glaube ihn mit Grobben auf die verschiedenen Leistungen zurückführen zu müssen, die die aufeinanderfolgenden Generationen auszuführen haben. Dazu kommt als Zweites die außerordentlich verschiedene Art und Weise, in welcher sich die Kettensalpen dicht gedrängt aus dem Stolo prolifer und andererseits die Solitärformen aus dem einzigen befruchteten Ei im Muttertiere geschützt entwickeln.

Wenn ich es nunmehr als sicher betrachten darf, daß bei der Knospung der Geschlechtsapparat des Muttertieres mit in Verwendung kommt, der dem Geschlechtsapparat der ursprünglich noch solitären, ausschließlich geschlechtlich sich vermehrenden Stammform, also auch dem der Appendicularien, gleichwertig ist, so fragt es sich dann, ob die alte Deutung als Generationswechsel bestehen bleibt.

Fast könnte es scheinen, als sei die hier vertretene Auffassungs-

1) Kleinenberg, „Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus.“ Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. 44, 1886.

weise der Salpenentwickelung von der Brooks' nicht wesentlich verschieden, obwohl ich mich oben zu ihr in scharfen Gegensatz gestellt habe. Ich stimme mit ihm darin überein, daß ich den Geschlechtsapparat, der der Solitärform ursprünglich zugekommen sein muß, nicht einfach verloren gehen, sondern auch gegenwärtig noch von Bedeutung für die Fortpflanzung sein lasse. Nach Brooks ist der Eierstock der Solitären identisch mit der Summe der einzelnen Eier der Kettensalpen, während nach meiner Auffassung der Geschlechtsapparat bei der Knospung in eigentümlicher Weise, wie eben die Beobachtungen lehren, verbraucht wird zur Bildung des Nervensystems, der Muskulatur, der Peribranchialröhren, des Herzens, des gesamten Mesenchyms und des Zwitterapparates der Kettensalpen. In diesem letzteren erst bildet sich das Ei, welches zum Embryo wird, der also nicht die direkte Folgegeneration der Solitären, sondern der Kettenform darstellt.

Es bleibt vollkommend zutreffend, wenn Weismann [1]) sagt, daß die Auffassung der Salpenfortpflanzung als Generationswechsel nur dann widerlegt sei, „wenn nachgewiesen würde, daß die im Stolo enthaltenen Eizellen in einer früheren phyletischen Periode in der Amme selbst lagen und reiften, oder kürzer, daß sie früher der Eierstock der Solitärsalpe waren und im Laufe der Entwickelung aus ihr herausgerückt sind.“ Denn die Eier, aus welchen gegenwärtig der Embryo in den Kettensalpen sich bildet, sind nicht mehr identisch mit den Eiern, aus welchen früher in der Solitärform die Embryonen entstanden, sondern sie repräsentieren Folgegenerationen jener Zellen. Es wird dies gerade durch die Thatsachen aus der Pyrosomen-Entwickelung bewiesen, wo, wenn die Anlage für den Geschlechtsapparat des Muttertieres und des Mesoderms der zukünftigen Knospen noch eine einheitliche ist, niemals neben dem einzigen erkennbaren Ei, das im Muttertiere zurückbleibt, gleichzeitig die Eier der späteren Knospengeneration auftreten. Diese differenzieren sich erst später.

Ich muß es als ein entscheidendes Moment für die Auffassung der Salpenentwickelung als Generationswechsel betrachten, wie dies schon früher Salensky [2]) gethan hat, als er aus dem Eierstockstrang außer Eierstock den Verdauungstraktus der Ketten-

---

1) Weismann, „Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen.“ Jena 1883, p. 294.

2) Salensky, „Die Entwickelung der Hoden u. d. Generationswechsel der Salpen.“ p. 284 u. fg.

salpen ableiten zu können glaubte, daß aus dem ursprünglichen Zwitterapparat der Solitären eine ganze Reihe von Geweben und Organen der Knospengeneration hervorgehen und unter diesen, wie ja gar nicht anders möglich, auch die Geschlechtsorgane. Immer hängen ja die aufeinander folgenden Generationen durch eine bestimmte Substanzmenge miteinander zusammen. Ein Teil des Furchungsmateriales wird mehr oder minder frühzeitig oder spät aus der weiteren Entwickelung ausgeschieden und zu den Geschlechtsorganen der Generation verbraucht. Bei der Knospung der Salpen vollzieht sich nun eine nur kleinere Reihe von Teilungen an den Zellen des Eierstocks der solitären Form, bis die Eier der folgenden Generation (der Kettenform) erreicht sind. So konnte das Bild vorgetäuscht werden, als ob die Eier der Kettensalpe nicht ihr selbst, sondern der vorhergehenden Generation zugehörten. Es hängt dies eben damit zusammen, daß die Kettenform nicht einfach aus einer Zelle den Ursprung nimmt, sondern aus einem von vornherein dreischichtigen Gebilde, so daß also eine jede Eizelle nur einen beschränkten Anteil am Aufbau einer Kettensalpe hat.

Dieser Gegensatz wird vermindert, wenn wir uns an einige Fälle aus der embryonalen Entwickelungsgeschichte erinnern, in welchen die Geschlechtsorgane sehr früh sich anlegen. Bei einigen Dipteren [1]) erscheinen als die ersten Zellen des Blastoderms die sog. Polzellen. Im Blastulastadium sind sie an dem einen Pole deutlich gesondert zu erkennen, und später bilden sie die Geschlechtsorgane. Auch bei Moina [2]) erscheinen sehr früh, im fünften Furchungsstadium, bereits die Zellen gesondert, aus welchen der Geschlechtsapparat hervorgeht. Nicht viel später zeigen sich bei Sagitta [3]) im Gastrulastadium im Entoderm zwei große Zellen, welche später zu den Sexualorganen sich ausbilden. In allen diesen Fällen treten also, sowie in der Salpenknospung, verhältnismäßig nur wenig Zellteilungen in der Embryonalentwicklung am Ei auf, bis neuerdings die Genitalorgane gebildet erscheinen.

Und wenn nun auch in gewissen Fällen bei Salpen die späteren

---

1) Metschinkoff, Embryologische Studien an Insekten." Zeitsch. f. wiss. Zool. Bd. XVI. 1866.

2) Grobben, „Zur Entwickelungsgeschichte der Moina rectirostris." Arb. a. d. zool. Inst. Wien. Vol. II. 1879.

3) Bütschli, „Zur Entwickelungsgeschichte der Sagitta." Zeitsch. f. wiss. Zool. XXIII. 1873. O. Hertwig, „Die Chaetognathen." Jen. Zeitsch. f. Naturwiss. Bd. XIV. 1880.

Eizellen der Knospengeneration bereits bei der Einwanderung des Mesoderms in die Stolohöhle erkennbar sind, so ändert dies an der Auffassung des Generationswechsels nichts, und wir dürfen mit Weismann eine Rückwärtsverschiebung ihrer Keimstätte annehmen, weil in der möglichst raschen Reifung des einen Eies ein erheblicher Vorteil liegen mußte.

Ich glaube, daß damit die Lehre vom Generationswechsel der Salpen fest und sicher begründet erscheint und wir nunmehr in den Stand gesetzt sind, den Ursprung und den Weg zu bezeichnen, welche die cyklische Entwickelung aus der hypogenetischen genommen hat. Es ist das Auftreten der Knospung, welches bestimmend war. Das Wesen dieser haben wir in einer eigentümlichen Entwicklungsweise, die ein Teil oder der gesamte Geschlechtsapparat nimmt, feststellen können, wobei freilich auch Ektoderm und Entoderm des Muttertieres sich beteiligen, um die Tochtergeneration zu erzeugen.

Über die Ursachen, die eine derartige Verwertung des Geschlechtsmateriales hervorgerufen haben, können wir nur Mutmaßungen hegen. Sie mag aber im Zusammenhange gestanden sein mit der Entwickelung nur weniger, vielleicht (wie gegenwärtig bei Kettensalpen) nur eines einzigen Eies zu einem großen, vom Muttertiere aus ernährten Embryo, so daß die übrigen Geschlechtszellen in anderer Weise verwertet werden konnten. Daß sie nicht einfach zu Nährmaterial desorganisierten, sondern zur Knospung führten, muß mit besonderen Vorteilen für die Art verbunden gewesen sein.

Ulianin [1]) meint, daß der Vorteil der Knospung für die Erhaltung der Art darin bestehe, daß eine größere Nachkommenschaft erzeugt werden könne. Er versinnlicht seine Auffassung durch eine Tabelle, in der er findet, daß bei den einfachen Ascidien, die sich ausschließlich auf geschlechtlichem Wege vermehren, aus dem befruchteten Ei in der vierten Generation eine Nachkommenschaft von 64, bei den Cyclomyariern und Salpen von 16 384, bei Botryllus sogar von über 6 Millionen Individuen resultiert. Durch seine Deduktionen zieht aber als der Grundirrtum der, daß unberücksichtigt bleibt, daß auch die ungeschlechtliche Vermehrung sowohl Zeit als auch einen bestimmten Aufwand von Material und Kraft in Anspruch nimmt. Es ist durchaus unzulässig, die gesamte cyklische Entwickelung im Generationswechsel ohne weiteres

1) Ulianin, „Die Arten der Gattung Doliolum.“ p. 116 u. folg.

der einfachen Embryonalentwickelung der hypogenetisch sich entwickelnden Tunikaten gleich zu setzen. Denn während die solitäre Form sich durch Knospung vermehrt und die Generation B erzeugt, wobei ja, wie ich gezeigt habe, der Geschlechtsapparat mit verwertet wird, könnte unter andern Umständen eine zweite Generation wieder hypogenetisch sich hervorbilden. Bei Botryllus gar vergleicht Ulianin die viermal aufeinander folgende ungeschlechtliche Vermehrung mit der einfach hypogenetischen der Ascidien, und es ist dann nur selbstverständlich, daß aus der cyklischen Entwickelung eine größere Nachkommenzahl resultieren muß als aus der hypogenetischen, ohne daß noch weitere irrige Annahmen gemacht werden müßten, wie es in jener Tabelle der Fall ist.

So einfach, wie Ulianin meint, liegen also die Verhältnisse leider nicht. Im Gegenteile läßt die Art und Weise der Knospenbildung, die uns zeigt, daß eine ganze Anzahl ursprünglicher Geschlechtszellen beim Aufbau eines Knospentieres mit Verwendung findet, eher den Schluß zu, daß durch die geschlechtliche Fortpflanzung unter sonst gleichen Umständen eine größere Zahl von Nachkommen erzeugt werden könnte als durch die ungeschlechtliche.

Der Vorteil des Auftretens der Knospung dürfte aber, wie ich glaube, einmal darin liegen, daß ursprünglich diese Vermehrung und Fortpflanzung von der bestimmten Zeit der Reife der Geschlechtszellen unabhängig eintreten konnte, zweitens darin, daß die Sicherheit der Entwickelung durch Knospung bei Salpen eine größere ist, d. h., daß von den Knospenanlagen eine relativ größere Zahl die definitive Ausbildung zu Geschlechtstieren erlangt als von den befruchteten Eiern. Es darf dies freilich nicht daraus geschlossen werden, daß die Zahl der Solitärsalpen im pelagischen Auftrieb gegenüber der der Kettensalpen eine verschwindend kleine ist. Vielmehr scheint es mir sich aus der Thatsache zu ergeben, daß man am Stolo prolifer alle Individuen sich gleichmäßig entwickeln sieht zu einer vollständigen Salpenkette, während in den Kettensalpen das einzige Ei sehr oft in Mißbildung angetroffen wird oder doch nur in relativ wenigen Fällen zu einer freien Solitärform mit Stolo prolifer wird.

Aus den vorstehenden Erörterungen ergiebt sich demnach für die Entwickelung des Generationswechsels der Salpen aus einer ursprünglich rein hypogenetischen folgender Weg. Ein Teil des Zwitterapparates der ausschließlich noch durch befruchtete Eier

sich fortpflanzenden Vorfahrenform der Salpen erfuhr eine eigentümliche Verwertung und führte unter gleichzeitiger Beteiligung von Fortsätzen des Ektoderms und Entoderms des Muttertieres, welche an einer bestimmten Stelle embryonale Zellteilungsfähigkeit bewahrt hatten, zur Knospenbildung, während der im Muttertier zurückbleibende Teil in normaler Weise befruchtete Eier produzierte. Wie bei Pyrosomen kamen den durch Knospung entstandenen Formen wohl beide Arten der Fortpflanzung zu.

Dadurch, daß weiterhin nicht nur ein Teil, sondern der gesamte Geschlechtsapparat der ursprünglichen Solitären bei der Knospung aufgebraucht wird, scheint die Generation A, wie gegenwärtig bei den Salpen, geschlechtslos zu sein. Parallel damit dürfte auch bei sich ausbildendem Dimorphismus der Generationen der Verlust der weiteren Vermehrungsfähigkeit durch Knospen bei den ungeschlechtlich entstandenen Individuen aufgetreten sein. Wenn man die Vorgänge der Knospung bei Pyrosomen und Salpen vergleicht, so ergiebt sich, wie ich glaube, als die Ursache dafür folgende. Bei Pyrosoma zerfällt der Stolo prolifer in kaum mehr als 6 Individuen, von denen ein jedes im Eierstockstrang eine große Eizelle enthält und um dieselbe eine beträchtliche Zahl noch undifferenzierter Geschlechtszellen, welche zahlreich genug sind, um die oben beschriebene Teilung in zwei Partien einzugehen. Bei Salpen dagegen zerfällt der Stolo prolifer der Solitären in viele Hundert außerordentlich dicht aneinander gelagerter Knospentiere, in welchen nur wenige Zellen im Eierstockstrang sich vorfinden, die eben hinreichen, um ohne besondere Verspätung den Zwitterapparat zu bilden. Neben diesem finden sich aber in der Kettensalpe nicht weitere Zellen, die, wie bei Pyrosomen, imstande wären, zum Mesoderm etwa neu auftretender Knospen zu werden. Dazu kommt, daß bei der dicht gehäuften Anordnung der Salpenknospen zur Entwickelung einer folgenden Knospengeneration sowohl der Raum als die Möglichkeit ihrer Ernährung fehlt, wenn auch Ektoderm und Entoderm jenen embryonalen Charakter noch zeigen sollten, der sie zur Teilnahme an der Knospenbildung geeignet erscheinen ließe.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: NF_15

Autor(en)/Author(s): Seeliger Oswald

Artikel/Article: Die Entstehung des Generationswechsels der Salpen. 399-414