© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber die Entwicklung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen.

Von

Prof. W. Salensky
in Kasan.

Mit Tafel XIII.

Die Entwicklung der Hoden bei den Salpen wurde, soweit mir bekannt, sehr wenig untersucht. Ich habe darüber nur die Angaben von Brooks[1]) gefunden, nach denen die Hoden der Salpen aus dem Elaeoblast entstehen sollen. In meiner eben erschienenen Arbeit »über die Knospung der Salpen«[2]) konnte ich auf die Entwicklung dieser Organe nicht näher eingehen, da ich damals diesen Gegenstand sehr wenig berücksichtigte. Diese Lücke in meiner eben citirten Arbeit, welche ich schon damals auszufüllen versprach, hinderte mich auch, die Ansichten verschiedener Forscher über die Fortpflanzung der Salpen etwas näher zu besprechen. Da ich jetzt die Gelegenheit hatte, die Entwicklung der Salpenhoden von neuem zu studiren, will ich auf Grund meiner früheren sowie der hier mitzutheilenden Untersuchungen auf die Betrachtung der Fortpflanzung der Salpen näher eingehen.

Es ist bekannt, dass die Fortpflanzung der Salpen seit Chamisso und Steenstrup als Generationswechsel betrachtet wurde. Die Richtigkeit dieser allgemein angenommenen Auffassung ist aber durch neuere Untersuchungen in Zweifel gezogen. Todaro[3]) und Brooks (loc. cit.).

1) Proceedings of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XVIII; Bulletin of the Mus. of compar. Zoology Vol. III p. 291—397; Ueber die Embryologie der Salpa (Arch. f. Naturgeschichte 1876 p. 347—354.

2) Morphol. Jahrbuch Bd. III Hft. 4.

3) Sopra lo sviluppo e l' Anatomia delle Salpe. Roma 1875.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sind namentlich auf Grund ihrer Untersuchungen zu dem Schluss gekommen, dass die Fortpflanzung der Salpen nicht als Generationswechsel, sondern als eine von diesem letzteren abweichende und ganz eigenthümliche Fortpflanzungsart betrachtet werden müsste. Etwas früher als die beiden letztgenannten Forscher hat Kowalevsky [1] eine Ansicht ausgesprochen, welche ebenfalls mit dem Begriff des Generationswechsels nicht übereinstimmt. Er sagt darüber Folgendes: »Bei den Salpen giebt es bekanntlich zwei Generationen, in der einen entwickelt sich der aus vielen Eikeimen bestehende Eierstock, welcher in den Stolo hineingeht und sich hier zu je einem Eie vertheilt, sodann die einzelnen Knospen- resp. Kettensalpen, in welchen weiter aus diesem Eie ein Embryo entsteht, wieder mit einem aus mehreren Eikeimen bestehenden Eierstock«. Wir werden unten sehen, dass diese Ansicht mit der von Brooks vollkommen übereinstimmt.

Die Angaben von Todaro und Brooks über die Entwicklung der Salpen weichen, wie ich in meiner früheren Arbeit gezeigt habe, durchaus von einander ab. So sind denn auch die Ansichten, welche diese beiden Forscher aussprechen, ebenfalls different. Da ich bereits die Untersuchungen dieser beiden Forscher an einem anderen Orte näher besprochen habe, will ich hier nur die Hauptzüge ihrer allgemeinen Auffassungen hervorheben.

Nach Todaro entsteht die ganze Colonie der Kettensalpen aus einer einzigen Zelle — germoblasto, — welche sich von der membrana germoblastica abtrennt, sich zertheilt und in einen Zellenhaufen verwandelt, welcher den Ursprung der Kettensalpen ausmacht. Todaro betrachtet die Knospung der Salpen nicht als eine selbständige Fortpflanzungsart, sondern als eine unmittelbare Fortsetzung der geschlechtlichen Vermehrung. Den Ausgangspunct der Fortpflanzung der Salpen bildet das Ei, welches, nachdem es befruchtet, in die sogenannte proles solitaria resp. in den Embryo sich verwandelt. In diesem letzteren bildet sich ein Organ, welches Todaro als glandula germinativa bezeichnet, welches aber nichts anderes als den längst bekannten Elaeoblast darstellt. Von der glandula germinativa soll sich nach Todaro eine Zelle abtrennen, welche in einen Raum zwischen das Exo- und Entoderm gelangt und das »primo germoblasto« von Todaro darstellt. Ich habe schon oben erwähnt, dass das primo germoblasto nach Todaro den Haupttheil des Keimstocks bildet und als Ausgangspunct für die Entwicklung der Salpenkette dient. Nach Todaro unterscheidet sich die glandula germinativa von dem echten Ovarium dadurch, dass ihre Ele-

1) Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. XI p. 604.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mente ohne Befruchtung zur Bildungsthätigkeit (»attivita formativa« loc. cit. p. 68) fähig sind, während die des Eierstocks vorher befruchtet sein müssen.

Die beiden Salpengenerationen betrachtet Todaro als einen einzigen Cyclus, welcher mit der Furchung des Eies beginnt; er stellt aber die Selbständigkeit der ungeschlechtlichen Fortpflanzung vollkommen in Abrede, indem er sagt: »Il materiale formativo della prole aggregata e dato dai germoblasti provenienti della membrana germoblastica, che sorge sul cerchio germinativo dell' uovo; e quindi gli embrioni di questa prole non derivano dalla prole solitaria come fin qui si é ritenuto, ma derivano, ugualmente come questa dall' uovo primitivo segmentato« (loc. cit. p. 68). Deswegen betrachtet Todaro die Kettensalpen nicht als Nachkommen der solitären Salpen, sondern als jüngere Geschwister der letzteren: »Quindi gl' individui della prole aggregata non sono figli, ma fratelli cadetti della prole solitaria che rappresenta il primogenito rimasto agamo e destinato ad incubare ed allevare i suoi futuri fratelli« (loc. cit. p. 68).

Die Ansicht von Todaro stützt sich auf die von ihm auseinandergesetzten Thatsachen, welche von mir ziemlich genau in meiner citirten Schrift über die Knospung der Salpen analysirt wurden. Da aber diese Thatsachen durch keine von den existirenden Untersuchungen bestätigt werden können, so will ich mich der weiteren Analyse der Todaro-schen Theorie enthalten. Die eigenthümliche Entwickelung des Keimstocks, wie sie von Todaro beschrieben ist und an welcher nur die Abkömmlinge des primo germoblasto Theil nehmen, die anderen Theile aber wie Haut, Seitengefässe u. s. w. zu Grunde gehen müssen, steht mit dem, was über die Knospung der Salpen bekannt ist, vollkommen in Widerspruch. Deswegen muss die Beurtheilung der Todaro'schen Theorie bis auf die Zeit verschoben werden, in welcher die Angaben dieses Forschers in Uebereinstimmung mit denen der anderen Forscher gebracht werden können. Hier will ich nur bemerken, dass nach Todaro: 1. das Elaeoblast der solitären Salpen die Geschlechtsdrüse darstellt und 2. dass die Bildung des Keimstocks keine ungeschlechtliche Vermehrung resp. Knospung ist, sondern als ein parthenogenetischer Vermehrungsact betrachtet werden kann.

Die Brooks'sche Theorie hat in ihren Hauptzügen viele Aehnlichkeit mit der früher hervorgehobenen Ansicht von Kowalevsky, nach welchem die solitären Salpen ebenfalls wie die Kettenformen geschlechtliche Individuen und zwar Weibchen darstellen, welche ihren Eierstock in einzelne Individuen der von ihnen producirten Salpenkette

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vertheilen. Diese Theorie ist vollkommen gut durch folgende Sätze von Brooks characterisirt worden[1]:

»Die solitäre Salpe — Weibchen — bildet durch Knospung eine Kette von Männchen und legt in jedes der letzteren vor ihrer Geburt je ein Ei ab«.

»Die Eier werden befruchtet schon zu der Zeit, in welcher die Zooiden noch jung und geschlechtlich unreif sind; aus den Eiern entwickeln sich die Weibchen, welche in derselben Weise, wie früher, den Männchen den Ursprung geben«.

»Obgleich die beiden Formen die Abkömmlinge des Weibchens sind und eine von ihnen durch Knospung, die andere durch geschlechtliche Vermehrung entstehen, haben wir doch in diesem Fall keinen »Generationswechsel« vor uns, sondern nur eine höchst merkwürdige Sexualdifferenz, welche in der Form sowie in der Entstehungsart beider Geschlechter sich äussert«.

Brooks vergleicht die Fortpflanzung der Salpen mit der der Biene, wo das befruchtete Ei immer weibliche, während das unbefruchtete männliche Individuen producirt (Mus. of comp. zool. p. 337; Arch. f. Nat. 1876 p. 353.)

Nach der Ansicht von Brooks sollen die Eier, welche in Kettensalpen sich finden, nicht den Kettensalpen sondern den solitären mit Keimstock versehenen Salpen gehören. In dieser Beziehung stimmt Brooks' Ansicht am meisten mit der von Kowalevsky überein. Die Kettensalpen entbehren vollständig des Eierstocks und stellen nach Brooks ausschliesslich männliche Individuen dar (Mus. of comp. zool. p. 342; Arch. Nat. p. 354).

Von besonderem Interesse ist auch die Ansicht von Brooks, nach welcher die Trennung der Geschlechter aus der ursprünglichen hermaphroditischen Form entstanden ist. Ich füge hier die entsprechende Stelle aus der Brooks'schen vorläufigen Mittheilung an, wie dieselbe im Archiv für Naturgeschichte übersetzt ist: »Die Geschichte von Salpa ist von besonderem Interesse, da sie viel Licht auf die Art und Weise wirft, wie Trennung der Geschlechter in Formen hervorgebracht sein mag, welche ursprünglich hermaphroditisch waren und es ist auch interessant zu bemerken, dass das Elaeoblast, dessen Entwicklungsgeschichte zeigt, dass es das Homologon im Weibchen von dem Hoden des Männchens ist, an der Fortpflanzung Theil nimmt, obgleich es alle Merkmale eines Geschlechtsorgans verloren hat und einfach eine Ergänzung der Nahrung ist« (Arch. f. Nat. p. 354).

1) Mus. of compar. zoology p. 337.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Um sich in der Frage über die Fortpflanzung der Salpen orientiren zu können, müssen wir hauptsächlich zwei Puncte betrachten, nämlich 1) die Entstehung der Eier bei den Kettensalpen in Beziehung zu der Anlage des Eierstocks, 2) die Entstehung der Hoden, welche uns zeigen muss, ob die männlichen Geschlechtsorgane in der That, wie es Brooks annimmt, dem Elaeoblaste homolog sind, oder nicht.

In Bezug auf den ersten Punct, namentlich auf die Entstehung des Eierstocks kann ich zu dem, was von mir in meiner früheren Arbeit (Morph. Jahrb. Bd. III) erörtert wurde, nichts Factisches hinzufügen. Es wurde von mir gezeigt, dass der Eierstock aus dem Theile des Keimstocks entsteht, welcher von mir als Entoderm bezeichnet wurde und welcher zugleich auch die Anlage der Athemhöhle repräsentirt. Diese Thatsache genügt, meiner Meinung nach, um sich zu überzeugen, dass im Keimstocke keine besondere Anlage für den Eierstock existirt und ebenfalls, um die Annahme zu widerlegen, dass die solitäre Salpe ihre Eier in die Kettensalpen ablegt. Bei den solitären Salpen existirt kein Eierstock; die Zellen, aus welchen das Entoderm entsteht bilden den Eierstock so gut, wie eine Masse anderer zu diesem Organ in keinem Verhältniss stehender Organe.

Die Entstehung der Hoden bei den Salpen scheint mir für die Morphologie dieser Thiere sehr wichtig zu sein und zwar aus dem Grunde, als von der Aufklärung der Hodenentwicklung die Entscheidung der Frage abhängt: ob die Hoden in der That, wie es Brooks annimmt, dem Elaeoblaste homolog sind, oder nicht. Leider führt Brooks für eine solche Annahme keine Beweise an, ausser dass er sagt, dass die Hoden zuerst in Form einer Zellenmasse erscheinen, welche unter dem Darmcanal und hinter dem Herzen liegt und denselben Platz bei den Kettensalpen, wie das Elaeoblast bei den solitären einnimmt. In seinen Abbildungen bezeichnet Brooks den Stoloblast resp. den Elaeoblast als Hoden.

Aus allen älteren Untersuchungen von Vogt, Leuckart u. a. weiss man schon, dass die Entwicklung der Hoden viel später als die des Eierstocks zu Stande kommt. Bei den Individuen, welche schon ganz entwickelte Eier besitzen, trifft man noch keine Hoden an und erst bei den Kettenzooiden von bestimmter Grösse kann man entwickelte mit Samen angefüllte Hoden antreffen. Bei Salpa democratica geschieht es, wenn die Individuen ungefähr 6 Mm. in der Länge erreichen. Solche ausgebildete Hoden wurden schon mehrmals beschrieben. Neuerdings giebt auch Brooks eine gute Beschreibung dieses Organs, und da ich zu dieser Beschreibung und zu den guten Abbildungen von Brooks nichts weiter hinzufügen kann, so gehe ich zur Darstellung meiner

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eigenen Untersuchungen, welche die Entwicklung der Hoden betreffen, über.

Zur leichteren Orientirung in unserem Gegenstand fangen wir unsere Untersuchung von dem Zustande an, wo die Hoden bereits vollkommen entwickelt sind. Macht man einen Querschnitt durch den hinteren Theil einer solchen Kettensalpe (Fig. 6), so bemerkt man die Hoden in Form von vier ziemlich grossen und zu beiden Seiten des Hinterdarms liegenden Zellenhaufen. Der Hinterdarm selbst ist von einem Blutsinus umgeben, dessen untere Wand von einer Zellenlage begrenzt ist (Fig. 6 *H*). Vom Elaeoblast treffen wir keine Spur; dasselbe scheint vollkommen verschwunden zu sein. Was die innere Structur der Hoden (Fig. 6 *H'*) anbetrifft, so ist dieselbe ziemlich einfach. Die Hoden bestehen überall aus dicht zusammengedrängten ovalen Zellen, welche offenbar die Mutterzellen der Spermatozoiden darstellen.

Bei den etwas jüngeren Kettensalpen kann man jüngere Entwicklungsstadien der Hoden beobachten, welche zur Aufklärung des eben betrachteten Querschnittes dienen können. Der Querschnitt Fig. 5 ist dem hinteren Theile einer Salpe entnommen, bei welcher die Hoden etwa im Beginn ihrer Entwicklung sich befinden und das Elaeoblast noch nicht vollkommen verschwunden ist. Das letztere erscheint in Form einer grossen unter dem Hinterdarm liegenden Lücke, in welcher man keine zelligen Elemente bemerken kann. Zu beiden Seiten des noch ziemlich engen Hinterdarms bemerkt man zwei Zellenhaufen (Fig. 5 *H'*), welche sich sogleich, aus der Vergleichung mit Fig. 6, als die Anlagen der Hoden erkennen lassen. Jeder von diesen Zellenhaufen besteht noch im Querschnitte aus vier bis fünf kleinen Zellen, deren Inhalt feinkörnig ist. Der obere und untere Theil des Hinterdarms ist von einer Lage ziemlich abgeplatteter Zellen bedeckt (Fig. 5 *H*), welche nur an den Seitentheilen und namentlich an den Stellen, wo die Hodenanlagen sich befinden, aufhören. Der Vergleich mit der Fig. 6 weist darauf hin, dass diese Zellenlage dieselbe ist, welche wir auf der Fig. 6 an der hinteren Wand des Blutsinus angetroffen haben. Obgleich diese Zellenlage nach unten dem Elaeoblast dicht anliegt, kann man doch bei der aufmerksamen Betrachtung des Präparates bemerken, dass sie vom letzteren vollkommen unabhängig ist.

Es fragt sich nun: woher stammen die Zellen, welche den Hoden ihren Ursprung geben und in welchem Verhältnisse stehen diese Zellen zum Elaeoblast? Für die Entscheidung dieser Frage müssen wir uns zu den früheren Entwicklungsstadien der Kettensalpen wenden, in denen noch keine Hodenanlagen existiren.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein solches Stadium stellen die Kettensalpen der Salpa democratica von 0,44''' Länge, welche lange noch nicht definitiv entwickelt sind und auf Fig. 1 und 2 abgebildet sind. Bei solchen Salpen treffen wir ein vollkommen ausgebildetes Eläeoblast, welches in Form eines ovalen aus glashellen, vollkommen durchsichtigen Zellen bestehenden Körpers auftritt und dicht dem Hinterdarm anliegt. Zwischen dem Hinterdarm und dem Elaeoblast bemerkt man keine Zellenlage, welche in den späteren Stadien leicht zu unterscheiden ist. Anstatt dieser findet man bei solchen Salpen ein anderes zelliges Gebilde, welches in Form eines kleinen Zellenhaufens dem hinteren Ende des Hinterdarms dicht anliegt und aus mehreren Zellenschichten besteht (Fig. 1 *H*). Bei der Betrachtung dieses Stadiums von der Rückenfläche (Fig. 2 *H*) bemerkt man, dass dieser Haufen nicht vollkommen in der Längsachse des Thieres liegt, sondern etwas nach rechts von derselben abgelenkt ist. Die Zellen, welche den erwähnten Haufen zusammensetzen, sind rund, viel kleiner als die des Elaeoblastes, und mit feinkörnigem Inhalt angefüllt.

Aus der Untersuchung der weiteren Entwicklungsstadien ergiebt sich, dass es eben dieser Zellenhaufen ist, aus welchem die Entwicklung des Hoden vor sich geht. Bei den 0,9 Mm. langen Salpen (Fig. 3) trifft man den erwähnten Zellenhaufen etwas verändert. Er besteht aus nur einer Zellenlage, ist dünner geworden, hat dafür aber eine weit grössere Ausdehnung erhalten, als das früher der Fall war. Er beschränkt sich jetzt nicht nur auf den hintersten Theil des Salpenkörpers, sondern breitet sich nach vorn aus und geht selbst über die Region des Elaeoblastes hinaus. Man kann in solchen ausgedehnten Zellenlagen einen hinteren und einen vorderen Theil unterscheiden; der erste besteht aus runden ziemlich scharf von einander gesonderten Zellen, der letzte lässt aber in der Profilansicht keine Zellen unterscheiden. Macht man aber einen Querschnitt aus der Salpe (Fig. 4), so überzeugt man sich leicht, dass auch dieser Theil aus gesonderten Zellen besteht. Die Verhältnisse, welche man an Querschnitten beobachtet, sind schon denen der späteren Stadien (Fig. 5 u. 6) ziemlich ähnlich. Nur unterscheidet sich dieses Stadium dadurch, dass wir hier keine Hodenanlage antreffen. Dieselben sind noch nicht differenzirt.

Der auf Fig. 4 dargestellte Querschnitt ist durch dieselben Theile des Salpenkörpers geführt, wie die früher von uns betrachteten Querschnitte (Fig. 5 u. 6). In dem oberen Theile sehen wir den Querschnitt vom Vorderdarm, welcher aus denselben cylindrischen Zellen besteht, wie in den späteren Entwicklungsstadien. Dieselbe Structur zeigt auch der in der Mitte des Querschnittes liegende Magen (*M*). Der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hinterdarm (*Hd*) zeichnet sich aber vor seinen späteren Entwicklungsstadien dadurch aus, dass er noch kein Lumen hat. Die cylindrischen Zellen, aus welchen er besteht, sind mit ihren inneren Theilen so mit einander verbunden, dass der Hinterdarm einen vollkommen soliden im Querschnitt ovalen Strang darstellt. Unter dem Hinterdarm liegt das noch vollkommen gut entwickelte Elaeoblast, in welchem wir sehr deutlich characteristische blasenförmige Zellen unterscheiden können. An einigen Stellen bemerkt man in ihnen einen wandständigen Kern, welcher von einem sternförmigen Protoplasmahof umgeben ist.

Ganz unabhängig von dem Elaeoblast erscheint die den Hinterdarm umgebende Zellenlage, welche wir als hodenbildende Schicht bezeichnen können. Man kann bei aufmerksamer Betrachtung eine äusserst feine Spalte zwischen den beiden erwähnten Gebilden bemerken. Die hodenbildende Schicht besteht nun aus ziemlich grossen Zellen, welche ihrer Form nach schon vollkommen denen der spätern Stadien gleichen. Die Form der Schicht unterscheidet sich aber von dem, was wir bei den etwas grösseren Salpen (Fig. 5) gesehen haben, indem sie nicht nur die obere und untere Oberfläche des Hinterdarms bedeckt, sondern auch über die Seitentheile, wenigstens auf der rechten Seite des Querschnitts, desselben sich herumschlägt. Auf der linken Seite erscheint die Schicht etwas unterbrochen und zwar dadurch, dass eben hier ein Haufen von vier Zellen von derselben abgetrennt ist (Fig. 4 *H'*). Vergleicht man die Lage und Form dieses Zellenhaufens mit denen, welche wir in den späteren Stadien antreffen, so überzeugt man sich gleich, dass derselbe nichts anderes als die Hodenanlage darstellt (vergl. Fig. 4 u. 5 *H'*).

Fasst man alles, was hier über die Entwicklung der Hoden mitgetheilt ist, zusammen, so bekommt man folgendes Bild der Entwicklungsgeschichte der Hoden. In einem ziemlich jungen Zustande der Entwicklung der Salpenketten bildet sich am hinteren Ende des Salpenkörpers ein Zellenhaufen, welcher später immer mehr und mehr nach vorn wächst, den Hinterdarm umhüllt und eine hodenbildende Schicht darstellt. Aus den Seitentheilen dieser Zellenschicht bilden sich die Hoden, während der obere und untere Theil derselben, welche der oberen und unteren Wand des Hinterdarms anliegen, bei der Bildung der Hoden keine Rolle spielen; wahrscheinlich verschwinden sie später vollkommen. Die Entwicklung der Hoden steht in keinem Verhältniss zu dem Elaeoblast und deswegen kann dieses letztgenannte Organ keineswegs als Homologon der Hoden betrachtet werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nachdem wir eben die Entwicklung der Salpenhoden kennen gelernt haben, können wir nun auf Grund der hier auseinandergesetzten Thatsachen, sowie deren, welche von mir an einem anderen Orte[1]) über die Entwicklung des Eierstocks mitgetheilt worden, zur Discussion der Frage übergehen: gehört die Entwicklung der Salpen zum Typus des Generationswechsels, oder muss dieselbe an irgend eine andere Fortpflanzungsart angereiht werden? Bevor wir aber zur Kritik der darüber bestehenden Meinungen schreiten, müssen wir darauf Acht geben, dass bei der Knospung der Salpen einige Eigenthümlichkeiten vorkommen, welche der Salpenfortpflanzung einen ganz besonderen Character geben. Das Wesentlichste von diesen Eigenthümlichkeiten besteht in der sehr frühzeitigen Entwicklung der Eier in den Salpenknospen; es ist bekannt, dass jede Kettensalpe noch lange, bevor die Kette vom Mutterindividuum sich lostrennt, ein Ei bekommt, welches bereits in einem ziemlich reifen Zustande vorhanden ist. In keinem der bekannten Fälle des Generationswechsels treffen wir eine so frühzeitige Entwicklung der Geschlechtsproducte und dieser Umstand hat, wie es scheint, als Beweggrund für die Annahme gedient, dass die solitären Salpen, welche man bisher als ungeschlechtliche Formen betrachtet hat, weibliche Individuen sind, dass sie aber ihre Eier in die von ihnen selbst producirten Kettensalpen ablegen. Ist diese Annahme richtig, so muss die Fortpflanzung der Salpen nicht als ein Fall des Generationswechsels, sondern als eine ganz besondere Fortpflanzungserscheinung betrachtet werden. Solche Meinung wurde von Brooks in seinen von mir schon mehrmals citirten Aufsätzen über die Entwicklung der Salpen ausgesprochen.

Nach der Meinung von Brooks hat die Fortpflanzung der Salpen eine Analogie mit der der Bienen; er findet diese Analogie in der Art der Entwicklung der Geschlechter bei diesen beiden Thiergruppen. Wenn man selbst mit Brooks darin übereinstimmt, dass die solitären Salpen weibliche, die Kettensalpen — männliche Individuen darstellen, so kann man diese Analogie nur insofern bestehen lassen, dass die Kettensalpen, wie die männliche Biene ohne Befruchtung, durch ungeschlechtliche Vermehrung entstehen, während die solitären Salpen, wie die weibliche Biene, aus dem befruchteten Ei sich entwickeln. Weiter geht die Analogie nicht und der wesentlichste Punct der Salpenvermehrung, namentlich das hypothetische Ablegen der Eier von solitären Salpen in die männlichen Kettensalpen bleibt ohnedem ganz isolirt, denn im ganzen Thierreiche treffen wir keine dem analoge

1) Morpholog. Jahrbuch. Bd. III. Heft 4.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fortpflanzungserscheinung. Wo finden wir in der That eine Vermehrung, bei welcher eine geschlechtliche Form ihre Eier in die Knospen, welche sie selbst producirt, ablege? Um eine derartige Fortpflanzungsweise für die Salpen zuzulassen, müsste man zuerst beweisen, dass die solitären Salpen wirklich die Eierstöcke oder deren Homologa besitzen, und das die Eier der Kettensalpen aus diesen Eierstöcken entstehen. Dies wurde aber durch keine Untersuchung bewiesen. Brooks bestrebt sich zu beweisen, dass bei den Ascidien einige den bei Salpen vorkommenden analoge Fortpflanzungserscheinungen sich finden, und dass die Eier dieser Thiere genau in derselben Weise, wie er es für die Salpen angiebt, von einer Generation in die andere übergehen. Er sagt darüber Folgendes: »Die Zooiden der meisten Tunicaten sind hermaphroditisch und entwickeln Eier aus ihrem eigenen Ovarium, aber, wenigstens bei Pyrosoma, Perophora, Didemnium und Amauricium ist das Ei, welches die Befruchtung und Entwicklung in dem Körper des Zooids erfährt, nicht aus dem eigenen Ovarium, sondern von dem der vorhergehenden Generation, und die Eier, welche im Körper der zweiten Generation erzeugt werden, müssen in die Körper der Zooiden der dritten Generation übergehen, bevor sie befruchtet werden können« (Arch. f. Naturg. 1876. Heft 3. p. 353).

Ehe ich auf eine Behandlung der von Brooks angeführten Ascidien weiter eingehe, will ich hier einige Bemerkungen über die Analogie der Entwicklung der Salpen und Ascidien im Allgemeinen vorausschicken. Diese Analogie, welche hauptsächlich die Knospungserscheinungen dieser beiden Tunicatengruppen betrifft, wurde von mir in meiner früher citirten Schrift »über die Knospung der Salpen« berücksichtigt. Sie besteht meiner Meinung nach darin, dass an der Bildung des Keimstocks oder der Stolonen der Salpen, so gut wie der Ascidien, die Derivate aller Keimblätter theilnehmen. Diese Analogie wird aber bei der Bildung der Athemhöhle dieser beiden Tunicatenordnungen wesentlich gestört. Bei den Ascidien bildet sich die Athemhöhle als eine unmittelbare Fortsetzung des gleichnamigen Gebildes des Mutterthieres, bei den Salpen entsteht dieselbe aus einer besonderen Anlage, welche zugleich als Anlage des Eierstocks dient. Bei den Salpen giebt es keine besondere Eierstocksanlage, und das ist ein sehr wesentlicher Umstand, welcher den Grundsätzen der Brooks'schen Theorie widerspricht. Wenn der Zellenklumpen, aus welchen die Eierstöcke und die Athemhöhlen der Kettensalpen entstehen, nur die Anlage des Eierstocks darstellte, so könnte man denselben unter gewissen Umständen als Eierstock der solitären Salpen betrachten, vorausgesetzt, dass er bei den solitären Salpen im unentwickelten Zustande existirt und erst in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Folge der Generation resp. bei den Kettensalpen zur vollen Entwicklung kommt; man könnte aus diesem Grunde die solitäre Salpe für ein weibliches Individuum halten. Ist aber einmal bewiesen, dass im Keimstocke der Salpen keine besondere Eierstocksanlage existirt, so können wir den Zellenklumpen, welcher nur theilweise in den Eierstock der Kettensalpen übergeht, nicht als Eierstock betrachten. Bei den Ascidien ist aber, nach den Angaben von Kowalevsky u. A. eine besondere Eierstocksanlage vorhanden, welche von der Anlage der Athemhöhle vollkommen different ist. Das ist der wesentlichste Unterschied in der Fortpflanzungsgeschichte beider Tunicatengruppen, welcher genügt, um zu beweisen, dass das Eierstocksrohr der Ascidien mit dem Entoderm der Salpen nicht homolog ist.

Aus allem oben Gesagten kann man den Schluss ziehen, dass die solitären Salpen keinen Eierstock besitzen; da bei ihnen gleichzeitig kein Hoden nachweisbar ist, so können dieselben als Formen der ungeschlechtlichen Generation betrachtet werden.

Die Annahme der ungeschlechtlichen Natur der solitären Salpen kann schon allein für die Aufrechterhaltung der früheren Theorie des Generationswechsels genügen, welche offenbar die anderen Theorien wie z. B. die von Brooks und Todaro ausschliesst, und allein die Fortpflanzungsverhältnisse der Salpen in richtiger Weise darstellt.

Um das Verhältniss der Fortpflanzung der Salpen zu jener der Ascidien zu erläutern, wollen wir nun die von Brooks angeführten Ascidien etwas näher betrachten. Wir werden dabei sehen, dass die Fortpflanzung derjenigen dieser Ascidien, welche den Salpen am nächsten stehen, ebenfalls nur als Generationswechsel betrachtet werden muss, während andere Ascidien in dieser Beziehung von den Salpen bedeutend verschieden sind.

Was zunächst Pyrosoma anbetrifft, so ist schon durch die Untersuchungen von Huxley und Kowalevsky bekannt, dass bei der Knospung dieser Ascidie die Eierstocksanlage aus der Mutterknospe in die Tochterknospe übergeht. Bei Pyrosomen kennen wir aber zwei Arten von Knospen, welche nicht nur durch die Zeit ihrer Entstehung, sondern auch durch ihre Entstehungsart von einander verschieden sind; und bei der Vergleichung der Knospung von Pyrosoma mit jener der Salpen ist es sehr wichtig, die Art der Knospe zu bestimmen, mit welcher man die Salpenknospen vergleichen will. Es ist schon durch die vortrefflichen Untersuchungen von Huxley bekannt geworden, dass in der Entwicklung der Pyrosomen zwei Entwicklungsstadien zu unterscheiden sind: eins davon, welches von Huxley als Cyathozoid bezeichnet wurde, entwickelt sich aus dem Ei und zeichnet sich seiner Orga

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nisation nach von dem anderen aus, welches von Huxley Ascidiozoid genannt wurde. Dieses letztere Stadium entsteht aus dem ersteren durch eine Art Knospung und unterscheidet sich von demselben durch eine weit complicirtere Organisation. Das Cyathozoid spielt in der Entwicklung der Pyrosoma die Rolle einer Amme, da dasselbe auf ungeschlechtlichem Wege und zwar in Form eines stolo prolifer die Ascidiozoiden producirt. Die Ascidiozoiden sind im Gegentheil geschlechtliche Formen; sie stellen eine typische Ascidienform dar und sind, wie alle Ascidien überhaupt, hermaphroditisch. Für die Entscheidung der uns interessirenden Frage über den Uebergang der Eier aus dem mütterlichen Organismus in den töchterlichen, wäre es besonders wichtig kennen zu lernen, wie diese hermaphroditischen Geschlechtsorgane in den Ascidiozoiden entstehen. Kowalevsky[1]) hat einige Jugendzustände dieser Geschlechtsorgane beobachtet, hat aber die Frage über die Entstehungsweise derselben offen gelassen. Unter den Abbildungen, welche Kowalevsky in seiner Schrift giebt, sieht man keine, in welcher die Anlage der Geschlechtsorgane im Cyathozoid gezeigt würde; die Geschlechtsorgane wurden nur in den Ascidiozoiden beobachtet. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieselben in den Ascidiozoiden und nicht in dem Cyathozoid sich bilden; wenigstens haben wir keinen Grund für die Annahme, dass sie von dem Cyathozoid in die Ascidiozoiden übergehen und können deswegen schliessen, dass das Cyathozoid eine ungeschlechtliche resp. eine Ammenform in dem Entwicklungscyclus der Pyrosoma darstellt.

Die vom Cyathozoid entstehenden vier Ascidiozoiden bilden die Grundlage der künftigen Pyrosomacolonie, deren weiteres Wachsthum durch die Knospung der Ascidiozoiden bedingt wird. Bei dieser zweiten Knospungsart wurde die Entwicklung der Eierstöcke durch die Untersuchungen von Huxley und Kowalevsky sehr genau verfolgt. Aus den Angaben beider Forscher ist schon bekannt, dass die Eierstocksanlage in Form eines Eierstockrohrs von der Mutterknospe in die Tochterknospe übergeht und dort zur Bildung der Eier dient.

Es fragt sich nun: welche von diesen beiden Knospungsarten der Pyrosoma können wir mit den Knospen der Salpen vergleichen? Diese Frage kann leicht beantwortet werden, da die Analogie zwischen der Knospung bei den Pyrosomen und den Salpen vollkommen ersichtlich ist. Die Colonie der Salpenkette bildet sich bekanntlich auf einem stolo prolifer, welcher bei den solitären Salpen schon im embryonalen Zustande zum Vorschein kommt; die vier Ascidiozoiden des Pyrosoma bilden sich auch ursprünglich in Form eines stolo prolifer, welcher in

1) Arch. für mikrosk. Anatomie Bd. XI p. 630.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vier Theile zerfällt. Der Bau des Keimstocks und die Entwicklung der Individuen auf demselben haben bei den Salpen und Pyrosomen eine grosse Analogie. Die zweite Knospungsart der Pyrosomen, die Knospung der Ascidiozoiden hat keine Analogie in der Entwicklungsgeschichte der Salpen, da die Kettensalpen, welche den Ascidiozoiden homolog sind, bekanntlich sich durch Knospung nicht vermehren können. Es folgt daraus, dass diese zweite Knospungsart keineswegs als analog mit der Salpenknospung betrachtet werden kann, und da nur bei dieser Knospung die Eierstöcke der Mutterknospe in die Tochterknospe übergehen, so kann auch dieser Uebergang der Geschlechtsorgane nicht auf die Salpenknospung übertragen werden.

Aus dieser kurzen Uebersicht der Entwicklungsgeschichte des Pyrosoma können wir schliessen, dass die Entwicklung dieser Thiere, worauf schon Kowalevsky aufmerksam macht, in der That sehr viele Analogie mit derjenigen der Salpen besitzt. In beiden Fällen haben wir eine ungeschlechtliche Form — Amme — welche bei den Salpen durch die sog. solitäre Salpe, bei den Pyrosomen — durch das Cyathozoid repräsentirt ist. Die beiden Ammenformen erzeugen vermittelst des stolo prolifer eine Individuenkette: die Kettensalpen (bei den Salpen) und die ersten Ascidiozoiden (bei Pyrosoma). Die Kettenformen sind jedoch in beiden Gruppen verschieden: die Individuen der Pyrosoma sind im Stande, ausser durch geschlechtliche Vermehrung eine Anzahl von neuen Individuen durch Knospung zu erzeugen, während die Salpen (Kettensalpen) nur die geschlechtliche Vermehrung vollziehen. In allen übrigen Entwicklungsvorgängen stimmt Pyrosoma mit den Salpen überein, so dass wir die Fortpflanzung des Pyrosoma ebenfalls als Generationswechsel betrachten müssen.

Ueber die Knospung des Didemnium liegen die Beobachtungen von Kowalevsky vor. Die Entstehung der Eierstöcke in den Knospen dieser Tunicate ist diesem Forscher unbekannt geblieben; wenn aber die von ihm beschriebenen problematischen früheren Entwicklungsstadien als solche in der That anerkannt werden können, so entstehen die Eierstöcke und Eier des Didemnium nicht aus denen des Mutterthiers, sondern bilden sich durch Differenzirung der allgemeinen Knospenanlage. Die Knospen von Didemnium styliferum können bekanntlich sich durch Theilung vermehren; bei dieser Theilung gehen die Theile des Eierstocks und der anderen Organe von der Mutterknospe in die töchterliche über. Diese Erscheinung kann doch keineswegs im Sinne der Brooks'schen Theorie erklärt werden, da bei derselben nicht nur ein Ei, sondern eine Masse von verschiedenen Organanlagen in den töchterlichen Organismus übergeht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dasselbe gilt auch für Amauricium und Perophora, bei welchen die Entstehung der Eierstöcke aus den entsprechenden mütterlichen Organen nicht bewiesen und selbst nicht beschrieben ist. Kowalevsky sagt freilich: »Die Geschlechtsorgane scheinen als Anlage in der jungen Knospe schon zu existiren und können vielleicht schon als vom Mutterthiere abstammend angesehen werden« (Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. X. p. 466); diese Meinung ist aber in Form einer Vermuthung ausgesprochen und ist durch gar keine von Kowalevsky beschriebenen Thatsachen bestätigt.

Alle Thatsachen, welche hier in Bezug auf die Entwicklung der Ascidien angeführt sind, können nur zur Bestätigung der von uns oben ausgesprochenen Meinung dienen: bei keinem Thier treffen wir den von Brooks angegebenen Uebergang des mütterlichen Eies in den töchterlichen Organismus. Als Grund der theoretischen Auffassungen von Brooks diente ihm seine Beobachtung, dass die Eier in allen Entwicklungsstadien der Kettensalpen dieselbe Grösse darstellen, wie zur Zeit der Befruchtung resp. in ihrem Reifezustand. Er sagt: »sobald die Kettensalpe bei der Geburt immer ein unbefruchtetes, organisch mit ihrem Körper verbundenes Ei enthält, und sobald dieses Ei und der daraus entstehende Embryo durch das Blut der Kettensalpe mittelst einer Placenta ernährt wird, und sobald keine Geschlechtsorgane in dem Körper der einfachen Salpen beobachtet sind, scheint es sehr vernünftig die Meinung zu acceptiren, dass die einfache Salpe ungeschlechtlich, die Kettensalpe die hermaphroditische geschlechtliche Generation sei, und dass die Entwicklungsgeschichte der Gattung ein wirkliches Beispiel von Generationswechsel darstellt. Wenn wir dagegen rückwärts die Geschichte eines der Zooiden, welche eine Kette zusammensetzen, verfolgt haben und finden, dass das Ei in allen Stadien des Wachsthums vorhanden, und genau von derselben Grösse und demselben Ansehen ist, wie zur Zeit seiner Befruchtung .... dann scheint der Schluss unleugbar zu sein, dass das Thier, welches bisher noch nicht existirt, nicht die Mutter des Eies sein kann, welches bereits vollständig ausgebildet ist« (Arch. f. Naturgesch. 42. Jahrg. Heft 3. p. 352; Proceeding of the Boston Society of Nat. History vol. XVIII. p. 197). Eine solche Behauptung, dass das Ei in allen Stadien des Wachsthums vorhanden und genau von derselben Grösse und demselben Ansehen ist, kann ich nicht bestätigen. Die Eizelle der Salpen wächst und verändert sich während ihrer Entwicklung, wie jede Zelle des thierischen Organismus. Die Entwicklung der Eierstöcke der Kettensalpen geht wie die der anderen Thiere stufenweise vor sich und zeichnet sich nur durch die frühzeitige Entwick-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lung der Eier aus, wie es oben erwähnt wurde. Der Eierstock entsteht aus einem Zellencomplex, welchen ich als Entoderm bezeichnet habe. Dieser Zellencomplex theilt sich in einem gewissen Stadium in zwei Theile, von denen der innere die Anlage der Athemhöhle, der äussere die des Eierstocks darstellt. Nachdem diese Theilung geschehen ist, erfährt die Anlage des Eierstocks eine abermalige Veränderung, bis die Eizellen, welche sich in dieser Anlage finden, ihre Reife erreicht haben. Es ist bemerkenswerth, dass in den Eierstocksanlagen und in den Anlagen der Eizelle zuerst zwei oder drei Kerne vorhanden sind, was meiner Meinung nach auf die Mehrzelligkeit dieser Anlage hinweist; erst in den späteren Stadien verschwinden einige Kerne (Nebenkerne) und es bleibt nur ein einziger Kern, welcher die Rolle eines Eikerns resp. Keimbläschens spielt (vergl. meine Untersuchungen im Morph. Jahrb. Bd. III. p. 583 und Fig. 11, 12, 13, 14 u. 15).

Die Entwicklung der Hoden, welche ich oben beschrieben habe, zeigt uns, dass die Entstehung dieser Organe unabhängig vom Elaeoblast vor sich geht; folglich haben wir keinen Grund, die Hoden für die Homologa des Elaeoblastes zu halten, wie es Brooks in der letzten Zeit gethan hat.

Das Resultat der bisherigen Betrachtung der Entwicklung der Salpen kann in Form folgender Sätze ausgesprochen werden: 1) Da die solitären Salpen keine Geschlechtsorgane besitzen, so haben wir keinen Grund dieselben als Geschlechtsformen zu betrachten; 2) wir haben ebenfalls keinen factischen Grund, die Eier der Kettensalpen als den solitären Salpen angehörende und aus denselben in die Kettensalpen übergehende Gebilde anzusehen und folglich 3) wenn die solitären Salpen — die ungeschlechtlichen, die Kettensalpen — die geschlechtlichen Generationen sind, so stellt die Fortpflanzung der Salpen eine typische Form des Generationswechsels dar.

Bei den Tunicaten treffen wir verschiedene Entwicklungsarten von der einfachen Metamorphose (Ascidien, ausgenommen Pyrosoma) bis zu den complicirtesten Metagenesisformen (Doliolum), und es wäre interessant die verschiedenen Entwicklungszustände der durch Metamorphose sich entwickelnden Tunicaten mit denjenigen der metagenetischen Entwicklung zu vergleichen: Die Metagenesis der Salpen erweist sich bei diesem Vergleich als ein sehr lehrreiches Beispiel dieser Zeugungsart, welches für die Erläuterung des Generationswechsels überhaupt sehr Vieles verspricht. Man könnte hierin einige Anhaltspuncte für die Erklärung der Beziehungen zwischen dem Generationswechsel und der Metamorphose erwarten, worauf manche Beobachter schon angespielt haben. Leider ist die Entwicklung mancher und zwar für

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

diese Frage sehr wichtigen Tunicaten noch nicht in dem Grade bekannt, um daraus streng wissenschaftliche auf Thatsachen sich stützende Folgerungen zu ziehen.

Es ist bekannt, dass die Ascidien ihre Eier in Form von geschwänzten Larven verlassen, welche, nachdem sie eine Zeit frei schwimmen, später auf dem Boden sich festsetzen und in eine geschlechtsreife Form sich verwandeln. In der Entwicklung der Salpen und Pyrosomen treffen wir keine geschwänzten Larven an, wohl aber bei Doliolum, welches in dieser Beziehung besonders wichtig erscheint, und wie die Ascidien in Form einer geschwänzten Larve aus dem Ei kriecht. Aus den Untersuchungen von Keferstein und Ehlers[1]) ist bekannt, dass im Schwanze der Doliolumlarven ein Strang existirt, welcher, wenigstens nach den Abbildungen dieser beiden Forscher (Taf. X Fig. 5, 6, 7 u. 16 loc. cit.), eine grosse Aehnlichkeit mit der sog. Chorda dorsalis der Ascidienlarven hat. Nach der Beschreibung der genannten Gelehrten besteht dieser Strang aus hinter einander liegenden Fächern ... und ist contractil durch sternförmige Muskelzellen, von welchen in jedem Fach eine liegt (loc. cit. p. 66). Da die Abhandlung von Keferstein und Ehlers noch zu der Zeit erschienen ist, als man sehr wenig die Chorda dorsalis der Ascidienlarven kannte, und da andererseits die Fächer des Doliolumschwanzes mit den darin liegenden »sternförmigen Muskelzellen« sehr viele Aehnlichkeit mit den Zellen der Chorda zeigen, so wären die erneuerten Untersuchungen desselben Gegenstandes vom hervorgehobenen Standpuncte sehr wünschenswerth. Sie könnten uns die höchst wichtigen Verwandtschaftsverhältnisse der Doliolumlarven mit denen der Ascidien aufklären. Jedenfalls als festgestellt müssen wir annehmen, dass der Schwanz der Doliolumlarven ein Larven- resp. provisorisches Organ darstellt, dessen Existenz beweist, dass wir in dem geschwänzten Stadium des Doliolum eine Larvenform vor uns haben, und dass Doliolum viel näher den Ascidien steht, als die übrigen Salpen, welche ein geschwänztes Larvenstadium entbehren.

Bevor der Schwanz bei der Doliolumlarve verschwindet, bildet sich am hinteren Ende der Larve der Keimstock, welcher bekanntlich zweierlei Knospen bringt. Von diesem Zeitpuncte an stellt schon die Larve nicht einen einfachen Jugendzustand des Doliolum dar, sondern spielt im Entwicklungscyclus dieses Thiers die Rolle einer Amme, indem sie eine ungeschlechtliche Generation repräsentirt, welche auf ungeschlechtlichem Wege die geschlechtliche Generation zu produciren im Stande ist. Denken wir noch, dass die Larvenform des Doliolum

1) Zoologische Beiträge p. 66—68.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihre Fähigkeit die Geschlechtsknospen zu produciren verloren habe und dennoch sich weiter metamorphosirt, so wird uns die ganze Entwicklung des Doliolum nicht als Generationswechsel, sondern als einfache Metamorphose erscheinen. Ist aber die Larve im Stande, die Knospen zu erzeugen, so erscheint sie uns als Amme und die ganze Entwicklung erhält den Character des Generationswechsels. Diese Thatsachen können nur zum Beweis für die schon von Steenstrup, Sars, Loven und Leuckart ausgesprochene Annahme dienen, dass »der Generationswechsel uns als eine Metamorphose erscheint, die über verschiedene Generationen vertheilt ist« (s. Leuckart Art. Zeugung in Wagner's Handwörterb. der Physiologie Bd. IV. p. 983).

Leuckart hat hervorgehoben, dass die Salpen zu der Gruppe der durch Generationswechsel sich entwickelnden Thiere gehören, bei welcher die Ammen als ausgebildete Individuen zu betrachten sind (Zeugung p. 981). Die frühzeitige Entwicklung des Keimstocks, die Entstehung desselben noch zu der Zeit, in welcher die Larve ihre Larvenorgane (wie z. B. den Schwanz des Doliolum) besitzt, gestattet uns nicht, die Leuckart'sche Meinung zu adoptiren. Die Entwicklung des Doliolum steht ohne Zweifel mit der Meinung von Leuckart im Widerspruche, da die Ammengeneration dieses Thieres, wie es eben gezeigt ist, dem Larvenzustande entspricht. Es ist aber leicht einzusehen, dass die Entwicklung der echten Salpen ebenfalls mit der Meinung Leuckart's nicht übereinstimmt. Zu der Zeit, in welcher die Salpen ihren Keimstock zu treiben beginnen, besitzen sie ebenfalls ein provisorisches Organ, welches auf den Larvenzustand dieser Formen hinweist. Dieses provisorische Organ ist das Elaeoblast.

In meiner ersten Arbeit über die Entwicklung der Salpen [1]) habe ich die Meinung ausgesprochen, dass das Elaeoblast seinem Bau und seiner Bildungsstelle nach der Chorda dorsalis der Ascidienlarven homolog ist. Ich muss gestehen, dass diese Meinung noch eine Bestätigung erfordert, und dass die Entscheidung der Frage über die Homologie des Elaeoblastes von unseren Kenntnissen der Entwicklungsgeschichte des Doliolum abhängt. Nach dem aber, was wir aus den schönen Beschreibungen und Abbildungen von Keferstein und Ehlers (loc. cit.) und von Gegenbaur [2]) wissen, kann man schon die Vermuthung aussprechen, dass die Doliolumlarve eine Uebergangsform zwischen den Ascidienlarven und einigen Entwicklungsstadien der Salpen darstellt. Solche Vermuthung stützt sich auf die Entwicklung einiger

1) Zeitschr. fur wiss. Zoologie Bd. XXVII.
2) Zeitschr. für wiss. Zoologie Bd. VII.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wichtiger Organe: des Nervensystems und der Chorda dorsalis. Das Nervensystem der Doliolumlarven hat eine Form, welche jener bei Salpenembryonen vorkommenden sehr ähnlich ist; es besteht aus einem Ganglion, welches nach vorn in den Nasenfortsatz übergeht, nach hinten aber keine Fortsetzung besitzt, welche für ein bei den Ascidienlarven auftretendes Rückenmark gehalten werden könnte. Die Entwicklung der Chorda, — wenn man bei den Doliolumlarven für eine solche den Zellenstrang des Schwanzes annehmen dürfte, — stellt eine Mittelform zwischen der Chorda der Ascidienlarven und dem Elaeoblast der Salpen dar. Sie ist im hinteren Theile des Körpers, im Schwanze — genau so wie bei den Ascidienlarven — gelagert, hat aber über sich kein Rückenmarksrohr; bei den Salpen treffen wir bekanntlich auch kein Rückenmarksrohr oberhalb des Elaeoblastes an. Denken wir uns, dass der Schwanz der Doliolumlarve sich verkürzt, die Zellen seiner Chorda sich zusammenhäufen und in mehreren Schichten sich lagern, so werden wir aus der Chorda ein Organ hervorgehen sehen, welches eine Aehnlichkeit mit dem Elaeoblast besitzen wird. Diese Verkürzung geschieht in der That beim Verschwinden des Schwanzes und es wäre sehr wichtig die dabei auftretenden Veränderungen der Chorda genauer zu untersuchen.

Indem ich die genauere Erforschung der Homologie des Elaeoblastes und der Chorda weiteren Untersuchungen überlasse will ich hier bemerken, dass das Elaeoblast keineswegs als eine blosse Ansammlung des Nahrungsmaterials betrachtet werden kann. Dies könnte durch die Ernährungsverhältnisse der Salpenknospen bewiesen werden; in den Knospen der Salpen bildet sich bekanntlich ebenfalls das Elaeoblast, welches oft Stoloblast genannt wurde. Die Bedingungen der Entwickelung und der Ernährung der Salpenknospen (Kettensalpen am Keimstocke) erfordern aber keinen besonderen Nahrungsvorrath. Die Knospen bekommen ihr Nahrungsmaterial aus dem Blute der Mutter, welches in den Blutsinusen fortwährend circulirt. Wir müssen deswegen annehmen, dass das Elaeoblast ein morphologisch wichtigeres Organ, als die Ansammlung des Nahrungsmaterials darstellt, und da es nur in dem Jugendzustand der Salpen auftritt und später verschwindet, so können wir es mit vollem Recht für ein provisorisches Organ halten. Ist diese Annahme richtig, so bietet die Salpenamme resp. die solitäre Salpe die Verhältnisse dar, welche denen der Doliolumamme sehr ähnlich sind; sie treibt den Keimstock ebenfalls noch in dem Entwickelungsstadium, welches dem Larvenzustande des Doliolum entspricht; später unterliegt sie einer Metamorphose, welche in der Bildung verschiedener Fortsätze, in der Veränderung der allgemeinen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Form, in dem Verluste der provisorischen Organe (des Elaeoblasts) etc. besteht und endlich mit der Ausbildung der definitiven Form abschliesst.

Fassen wir nun alle hier betrachtete Thatsachen zusammen, so müssen wir zu dem Schluss kommen, dass die Ammengeneration der Salpen der Larvenform anderer Tunicaten entspricht, und mehr oder weniger modificirt von dem primitiven Typus der Larve entfernt ist.

Die Entwicklung der Tunicaten ist für das Verständniss der allgemeinen Erscheinungen des Generationswechsels von besonderer Wichtigkeit, da wir 1. hier die verschiedenen Entwicklungsstadien resp. Larvenformen bei ihrer Ausbildung und Verwandlung in die Amme treffen und 2. da wir neben den durch Metagenesis sich entwickelten Arten andere finden, bei denen die Entwickelung nur in der Metamorphose besteht. Deswegen tritt die Beziehung der Metagenesis zur Metamorphose bei den Tunicaten viel deutlicher hervor als bei anderen Thieren, und man kann kaum zweifeln, dass die genauere Erkenntniss der Entwicklung einiger Repräsentanten dieser Thiergruppe für die Erklärung der Metagenesis im Allgemeinen fruchtbare Ergebnisse bringen wird.

Kasan, November 1877.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII.

Alle Figuren betreffen die Salpa democratica.

Ao Auswurfsöffnung;	*H* hodenbildende Schicht;
Eo Einfuhröffnung;	*H'* Hoden;
N Nervenganglion;	*Vd* Vorderdarm;
K Kieme;	*M* Magen;
End Endostyl;	*Hd* Hinterdarm;
D Darm;	*El* Elaeoblast;
Hz Herz;	*Cm* Cellulosenmantel;
Ah Athemhöhle;	*Ei* Ei.

Fig. 1. Dorsalansicht einer 0,44''' langen Kettensalpe.

Fig. 2. Profilansicht derselben Salpe.

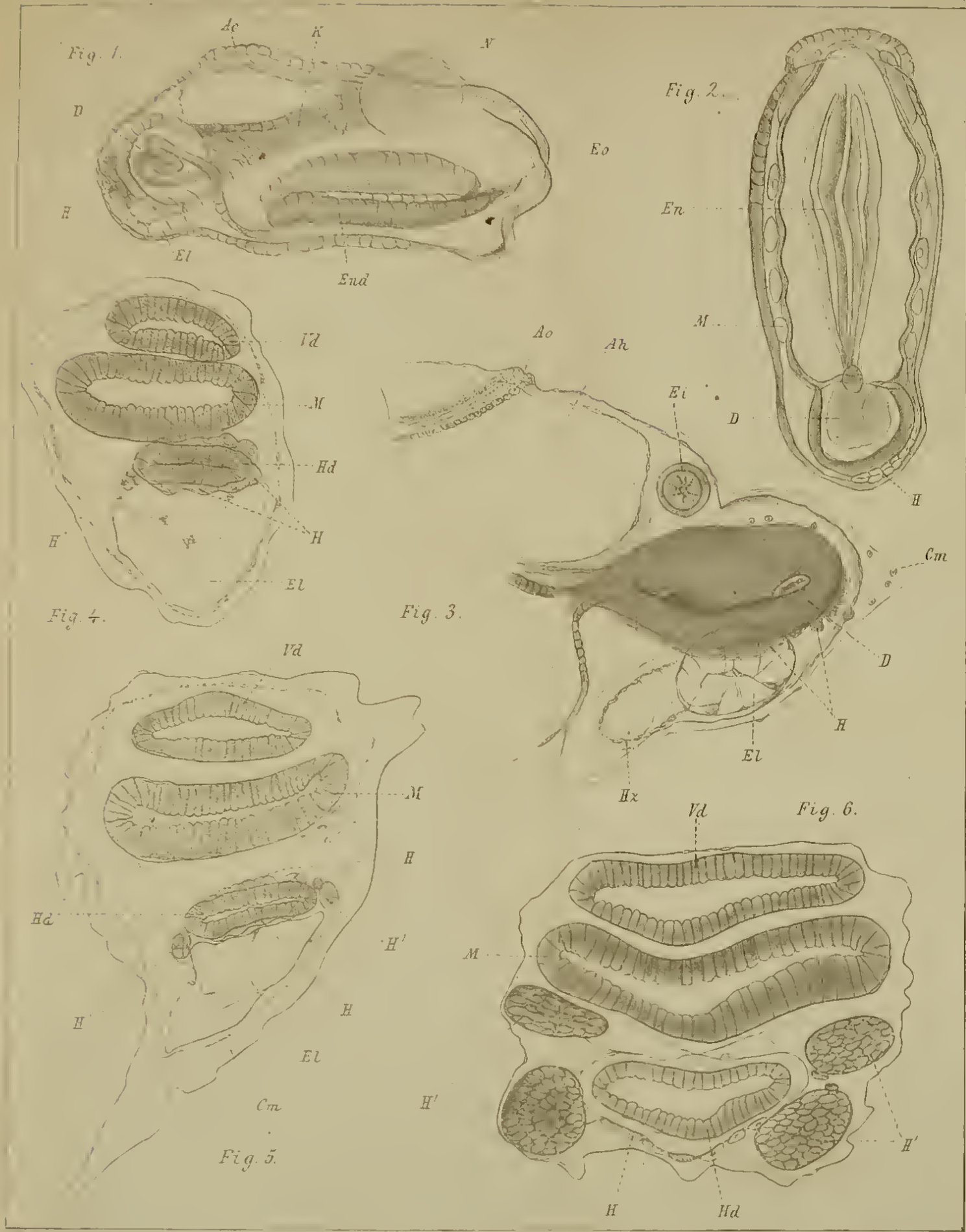
Fig. 3. Hinteres Ende einer 0,9''' langen Kettensalpe.

Fig. 4. Querschnitt durch das hintere Ende derselben Kettensalpe.

Fig. 5. Querschnitt durch das hintere Ende einer etwas älteren Salpe als in der vorhergehenden Figur.

Fig. 6. Querschnitt durch das hintere Ende einer 6''' langen Salpe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: 30_Supp

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

Artikel/Article: Ueber die Entwicklung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen. 275-293