



HAL
open science

Spongiolische Studien

Elie Metchnikoff

► **To cite this version:**

Elie Metchnikoff. Spongiolische Studien. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 1879, 32, pp.319-387. pasteur-00538544

HAL Id: pasteur-00538544

<https://pasteur.hal.science/pasteur-00538544>

Submitted on 22 Nov 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Spongiologische Studien.

Von

Prof. **Elias Metschnikoff**

in Odessa.

Mit Tafel XX—XXIII.

I. Entwicklungsgeschichte der *Halisarca Dujardinii*.

Angesichts der allgemeinen Bedeutung, welche die skeletlosen Schwämme in der ganzen Morphologie der niederen Thiere haben, ergriff ich die erste Gelegenheit, um mir einen näheren Begriff über die Entwicklung einer in Neapel häufigen *Halisarca*art zu bilden. Bevor ich aber zur Darstellung eigener Beobachtungen übergehe, will ich eine kurze Uebersicht über die Angaben meiner Vorgänger machen.

Der erste Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Myxospongien ist von GIARD¹⁾ geliefert worden, indem er eine kurze Beschreibung der Flimmerlarve einer *Halisarca* aus Roscoff im Jahre 1873 gab. Die doppelschichtige, mit einer Magenhöhle und Mundöffnung versehene Larve machte den Eindruck einer *Gastrula* und wurde von HAECKEL²⁾ auch wirklich für eine solche gehalten. So interessant die von GIARD gemachten Angaben auch waren, so waren sie doch bei weitem nicht genügend, um irgend eine Vorstellung über die *Halisarca*entwicklung zu geben.

Im Frühherbst 1874 bekam mein College A. KOWALEVSKY einige mit reifen Larven versehene Exemplare einer mit *H. Dujardinii* sehr nahe verwandten Art, die ich vorläufig als *H. pontica* bezeichnen werde. Da ich mich seit längerer Zeit mit der Spongienentwicklung beschäftigte, lud mich Professor KOWALEVSKY ein, das von ihm gefundene Material gemeinschaftlich zu bearbeiten. So konnten wir constatiren, dass die reifen Larven bereits aus zwei Schichten bestehen, wovon die äussere von

1) Archives de Zoologie expérimentale 1873. Bd. II. p. 489. Taf. XIX, Fig. 46.

2) Biologische Studien. II. Studien zur *Gastraea*-Theorie. Jena 1877. p. 442.

einem gleichmässigen Lager Geisselzellen gebildet ist, während die innere eine Masse körniger Zellen darstellt. Aus den Vorgängen der weiteren Entwicklung haben wir feststellen können, dass die innere Zellenmasse zum sogen. »Mesoderm« wird und später die Epithelbekleidung der inneren Röhren bildet (»Entoderm«). Ueber das Schicksal des Ectoderms sind wir nicht ins Klare gekommen, zumal wir damals noch nichts über das Vorhandensein einer Epidermis bei den erwachsenen Schwämmen wussten. Gerade wegen dieser Lücke in unseren Wahrnehmungen haben wir uns der Publication unserer Arbeit enthalten, in der Hoffnung, in den künftigen Jahren die ungelöst gebliebenen Fragen zu lösen. Dies gelang uns indessen bis jetzt noch nicht, wegen der Schwierigkeiten, geschlechtsreife Halisarca zu erhalten. Ich beschränke mich hier nur auf diese kurzen vorläufigen Notizen über unsere Beobachtungen an Myxospongien, wobei ich bemerken will, dass der Antheil meines Freundes viel bedeutender als der meinige war, zumal ich als zweiter Arbeiter kam.

Schliesslich will ich noch über die von uns häufig beobachtete Zygose der Halisarcalarven berichten, eine Erscheinung, welche bei *H. Dujardinii* und *lobularis* nicht vorkommt. Die freischwimmenden Larven der *H. pontica* vereinigen sich zu zwei und mehreren, so dass sich schliesslich eine grosse Zygoplanula bildet, welche von den ursprünglichen Larven nur durch die Grösse unterschieden wird.

In demselben Jahre erschien die Arbeit CARTER'S¹⁾, in welcher zum ersten Male eine zusammenhängende Reihe Beobachtungen an einer Halisarca (»lobularis«) publicirt wurde. Nach den Wahrnehmungen dieses Forschers bildet sich bei der ebengenannten Art eine freischwimmende Larve (als Resultat einer totalen Zerklüftung), welche zunächst aus einer einzigen Zellschicht besteht, zu welcher sich dann noch eine Masse innerer Zellen gesellt. Weder der Ursprung, noch das Schicksal der letzteren, wie überhaupt die Metamorphose der Halisarca sind von CARTER ermittelt worden. Nicht glücklicher war in dieser Beziehung BARROIS²⁾, welchem wir eine im Jahre 1876 erschienene Arbeit über die Entwicklung der Spongien verdanken. Die zwei Stadien, welche er als metamorphosirte *H. lobularis* betrachtet, können als solche nicht in Anspruch genommen werden; sie sind viel eher als abgelöste Schwammstücke oder sogen. Knospen zu deuten.

1) Annals and Magazin of natural history. 1874. Nov. Dec. p. 324 und 398. Taf. XX, Fig. 4—11.

2) Embryologie de quelques Eponges de la Manche, thèse présentée à la faculté des sciences de Paris. (Abgedruckt in Annales sc. nat. Zool. Série VI. Tome III. 1876.) p. 44—55. Fig. 23—35, 37.

In Uebereinstimmung mit CARTER beschreibt BARROIS bei *H. lobularis* eine regelmässige totale Zerklüftung des Eies, welche zur Bildung einer Blastula, resp. einer Planula führt. Die letztere soll bei beiden beobachteten Arten (*lobularis* und *Dujardinii*) aus einer einzigen Schicht Geisselzellen bestehen, welche am hinteren Körperende der Larve dicker und mit kürzeren Geisseln versehen erscheinen. F. E. SCHULZE¹⁾ bestreitet diese letztere Angabe, da die Larvenzellen seiner triestiner *H. lobularis* ihm alle gleichmässig gebildet erschienen. Ich habe dasselbe jüngst auch bei den Larven von neapolitanischen Exemplaren der *H. lobularis* beobachtet und glaube, dass die Meinungsdivergenz zwischen SCHULZE und BARROIS lediglich auf einem Missverständniss beruht. Ich halte nämlich für gar nicht bewiesen, dass die knorpeligen *Halisarca*-Arten aus dem Mittelmeer und dem Canal identisch seien, wie es von SCHULZE angenommen wird. Ich stütze mich dabei auf die Thatsache, dass die oben erwähnte *Halisarca pontica*, welche im Habitus sowohl wie in anatomischer Beziehung durchaus mit der *H. Dujardinii* aus dem Mittelmeere übereinstimmt, in der Beschaffenheit der Larven sich von dieser deutlich unterscheidet, wie es weiter unten auseinandergesetzt werden soll. Durch die Verschiedenheit der Arten aus dem Mittelmeere und Lamanche können auch die Unterschiede in den Angaben von BARROIS und mir über die Larven der »*H. Dujardinii*« erklärt werden. Aus meinen entwicklungsgeschichtlichen Wahrnehmungen folgert überhaupt die Forderung, die Myxospongien aus verschiedenen europäischen Meeren einer neuen Untersuchung zu unterwerfen, wobei die Beschaffenheit der Larven in den Vordergrund gestellt werden muss.

Bevor ich nun zur Darstellung eigener Beobachtungen übergehe, will ich auch an diesem Orte den so zuvorkommenden Zoologen der ausgezeichneten zoologischen Station in Neapel meinen verbindlichsten Dank für Alles sagen.

Die von mir untersuchten Exemplare der *H. Dujardinii* aus Neapel können in zwei verschiedenen Varietäten untergebracht werden. Die eine, welche nur in grösseren Tiefen (bei der sogen. Secca) vorkommt, entspricht durchaus der von F. E. SCHULZE beschriebenen und abgebildeten Form (l. c. Taf. I, Fig. 5 a), während die andere Varietät aus ganz dünnen und weichen schleimartigen Krusten besteht, welche auf Steinen bei Santa Lucia in Gemeinschaft mit *Ascetta blanca* sehr häufig vorkommen. Die Larvenform ist bei beiden Varietäten ganz gleich, nur ist sie bei der ersten fast zwei Mal so gross als bei der zweiten. Es ist

1) Die Gattung *Halisarca*. Diese Zeitschrift. Bd. XXVIII. p. 32.

auffallend, dass diese Varietäten sich verschieden in Bezug auf die Zeit der Geschlechtsreife verhalten: während ich die meisten Exemplare der zweiten Varietät im Mai geschlechtsreif fand, erwies sich blos ein einziges Stück der grösseren Varietät mit Geschlechtsproducten und zwar mit bereits ganz fertigen Larven versehen.

In anatomischer Beziehung verweise ich auf die sorgfältige Arbeit von F. E. SCHULZE; nur will ich hier bemerken, dass ich im sogen. Mesoderm constant zwei verschiedene Zellformen fand, ein Umstand, welcher bei der Deutung einiger Entwicklungserscheinungen besonders beachtet werden soll. Ausser den gewöhnlichen amöboiden Zellen mit feinkörnigem Protoplasma sind in dieser Schicht noch andere Elemente enthalten (Taf. XX, Fig. 4 und 3 a), welche sich durch grössere stark lichtbrechende Körner auszeichnen. Die letzteren sind scharf contourirt und sehen wie Fettkügelchen aus, bekommen aber unter der Einwirkung von Osmiumsäure keine dunkle Färbung, sondern lösen sich in ihr vollständig auf, wobei die Zellen das charakteristische in der Fig. 13 C wiedergegebene Aussehen erhalten. Dasselbe wird durch die radienweise von dem central liegenden Kerne ausgehenden Protoplasmastränge herbeigeführt, welche sich zwischen die körnerhaltenden Räume fortsetzen. Zu erwähnen ist noch, dass durch Chromsäure diese Körner besonders scharfe Contouren erhalten, während das zwischenliegende Protoplasma im Gegentheil fast verwischt wird.

Ich gehe nun zur Beschreibung der Geschlechtsproducte über, die ich, beiläufig gesagt, nur bei der dünnen Varietät aus Santa Lucia zu sehen bekam. Es hat sich herausgestellt, dass *Halisarca Dujardinii* hermaphroditisch ist, also entgegengesetzt dem bei *H. lobularis* von SCHULZE entdeckten Verhalten. Die ovalen Samendrüsen fand ich im sogen. Mesoderm zerstreut als kleine vollständig geschlossene Kapseln (Fig. 2 A), welche aus einer compacten Masse samenbereitender Zellen zusammengesetzt sind. Bei vergrösserten Kapseln, in deren Innern bereits fertige Zoospermien liegen, lässt sich ganz deutlich ein äusserer Epithelüberzug der Samendrüse wahrnehmen (Fig. 2 B, ep). Die beweglichen Zoospermien (Fig. 2 c) erscheinen mit einem Köpfchen versehen, an welchem ich stets einen länglichen Protoplasmalappen gefunden habe; es ist möglich, dass derselbe blos den letzten Rest des Zellenprotoplasma darstellt, welcher schliesslich vollständig atrophiren mag. Darauf deuten wenigstens die von SCHULZE bei *H. lobularis* beschriebenen und abgebildeten Zoospermien (l. c. Taf. III, Fig. 17).

Die jüngsten von mir beobachteten Eizellen haben eine so grosse Aehnlichkeit mit gewöhnlichen feinkörnigen Elementen des sogen. Mesoderm, dass es ganz unmöglich ist, eine scharfe Grenze zwischen beiden

festzustellen. Soweit ich urtheilen kann, werden das (am lebenden Gewebe) auffallend gewordene Kernkörperchen und dann das Stumpfwerden der Protoplasmaausläufer (Fig. 3 *bb*) als erste Zeichen der Eibildung gelten können. Schliesslich muss die bedeutende Grössenzunahme der Eizellen als letztes und sicherstes Kennzeichen von solchen erwähnt werden (Fig. 3 *c*). Bei weiterer Entwicklung füllt sich das ursprünglich feinkörnige Eiprotoplasma mit einer Menge etwas gröberer Körnchen, welche sich regelmässig im ganzen Zelleninhalte vertheilen. Zu gleicher Zeit fängt die Eizelle an, eigenthümliche keulenförmige Fortsätze zu treiben, welche radienweise dem runden Zellkörper anliegen. Anfangs glaubte ich in ihnen eine besondere Zellschicht gefunden zu haben, zumal diese Ausläufer an ihrem dünnen Hals leicht abbrechen, überzeugte mich jedoch bald, dass sie blos Protoplasmafortsätze der Eizelle darstellen. Im reifen Ei ziehen sie sich wieder ein, so dass die Zelle die gewöhnliche Kugelform annimmt. Ueber die inneren Vorgänge der Reife, namentlich über die Umbildung des Keimbläschens, resp. des Keimfleckes habe ich keine Beobachtungen gemacht, wegen der ausserordentlichen Undurchsichtigkeit des Eiinhaltes und der Schwierigkeit des Einsaugens von Farbstoffen.

Am Ei habe ich keine eigentliche Eimembran wahrgenommen, sondern dasselbe von einem dünnen Häutchen umgeben gefunden, welches aus Endothelzellen zusammengesetzt erschien. Ein solcher Endothelüberzug mangelte jedoch stets den unreifen mit Protoplasmafortsätzen noch versehenen Eizellen.

Der Zerklüftungsprocess ist, wie bereits F. E. SCHULZE gesehen hat, ein totaler, wie auch sonst bei den Schwämmen, nur verläuft er nicht so regelmässig, wie z. B. bei *Halisarca lobularis*. Die ersten vier Zellen (Fig. 6) sind noch ziemlich unter einander gleich; bei weiterer Zerklüftung dagegen (Fig. 7) bemerkt man grössere und kleinere Elemente, welche radienartig um die centrale noch sehr kleine Segmentationshöhle gelagert sind. Eine solche Höhle, wie sie F. E. SCHULZE abgebildet hat (l. c. Taf. V, Fig. 32), konnte ich auf früheren Stadien niemals finden, ebenso wie die von ihm angegebene grosse Gleichheit der Zerklüftungszellen. Ich kann dagegen seine Angabe, dass die Segmentationshöhle sich erst verkleinert (bis zu einem Spalte Fig. 8) und nur auf späteren Stadien sich wieder vergrössert, vollkommen bestätigen. An jedem Keime mit einer solchen vergrösserten Höhle habe ich bereits in ihrem Innern einzelne Zellen des zweiten Blattes wahrgenommen. Es ist möglich, dass die von F. E. SCHULZE abgebildeten polygonalen Körper im Innern der Segmentationshöhle nicht die innere Fläche der Zerklüftungszellen, sondern gerade solche Elemente des zweiten Blattes darstellen.

Den Vorgang selbst, wie diese Zellen in die Segmentationshöhle gelangen, konnte ich nicht beobachten, wegen der absoluten Unmöglichkeit sich über die Verhältnisse an frischen, nicht bearbeiteten Eiern zu orientiren. Um dieselben durchsichtiger zu machen, habe ich sie mit Osmiumsäure und Glycerin behandelt; die Farbstoffe waren dabei von keinem Nutzen, da sie fast gar nicht in die Zelle eindringen. Nach der Analogie mit einigen anderen Schwämmen, namentlich mit *Ascetta*, zu urtheilen, müssen diese inneren Zellen für Einwanderer aus dem Blastoderm gehalten werden. Wenigstens unter der grossen Anzahl der von mir untersuchten Keime habe ich nicht eine Spur einer Invagination oder irgend eines ähnlichen Bildungsmodus der inneren Zellen wahrgenommen. Die charakteristische Form der letzteren (Fig. 10 a) lässt in ihnen sogleich die oben beschriebenen grobkörnigen Elemente des Mesoderm erkennen. An Durchschnitten, welche aus den mit Chromsäure behandelten Keimen gemacht worden sind, erscheinen diese Zellen in Form von Rosetten, weshalb ich sie weiterhin einfach als »rosettenförmige Zellen« bezeichnen werde. Bei fortdauernder Entwicklung wächst ihre Zahl sehr rasch an, so dass schliesslich die ganze Segmentationshöhle von ihnen überfüllt wird (Fig. 11). Es kommt mitunter vor, dass anstatt solcher Elemente zunächst einige feinkörnige Mesodermzellen erscheinen (Fig. 10 A) und erst dann die Rosettenzellen auftreten.

Es entsteht somit ein Embryo, an welchem man ein, aus dünnen Cylinderepithelzellen bestehendes Ectoderm und eine mehr oder weniger compacte innere Parenchymmasse der Rosettenzellen unterscheidet. Der Embryo ist auf diesem Stadium so undurchsichtig, dass sein Bau nur auf Durchschnitten untersucht werden kann; da er aber zugleich eine regelmässige Kugelform zeigt, so ist das Schneiden in einer bestimmten Richtung ganz unmöglich. Dadurch wird der Umstand erklärt, dass ich auf meinen Schnitten eine Differenzirung des Ectoderm nicht wahrzunehmen im Stande war, während die Beobachtung weiterer Stadien uns deutlich zeigt, dass eine solche in Wirklichkeit stattfindet. Die zum Ausschwimmen fertige Larve (Fig. 12) unterscheidet sich nämlich, ausser durch die verlängerte Körperform und einen Geisselüberzug auf dem Ectoderm, eben durch die Trennung des letzteren in zwei Abschnitte, ähnlich wie es von BARROIS für die Larven seiner *H. Dujardinii* und *lobularis* angegeben worden ist. Der grössere vordere Abschnitt, welcher beinahe die gesammte Oberfläche der Larve bedeckt, besteht aus cylindrischen kernhaltigen Geisselzellen, in deren Innern die Körnchenmasse sich ausschliesslich unterhalb des Kernes befindet (Fig. 13 A). Der kleinere Abschnitt dagegen bildet nur das hintere Schlussstück und besteht aus viel dickeren Geisselzellen, in deren Innern der gesammte Zelleninhalt regel-

mässig vertheilte Körnchen enthält (Fig. 13 B). Nach BARROIS (l. c. p. 46 und Fig. 37), sollen diese Zellen viel kürzere Geisseln besitzen, was ich jedoch weder bei der kleinen, noch bei der grossen Varietät der *H. Dujardinii* aus Neapel bemerkte. Die Länge der Geisseln war immer dieselbe wie bei den vorher beschriebenen schmalen Zellen, nur war der Abstand zwischen je zwei Geisseln viel grösser. F. E. SCHULZE betont, dass die von ihm untersuchten Larven der *H. lobularis* ganz gleiche Zellen, resp. Geisseln im ganzen Ectoderm lager besitzen. Diese Angabe kann ich durchaus bestätigen nach Beobachtung ähnlicher Larven aus Neapel, nur glaube ich nicht, dass daraus ein Schluss auf die Unrichtigkeit der bezüglichen Angaben von BARROIS gemacht werden darf. Ich glaube im Gegentheil, dass diese im Ganzen richtig sind und sich nur deshalb von den Wahrnehmungen SCHULZE's unterscheiden, weil er eine andere Art vor sich hatte. — Viel schärfer ist der Unterschied zwischen den Angaben von BARROIS über die Einschichtigkeit der Larven von *H. Dujardinii* und meinen oben dargestellten Beobachtungen, aus welchen hervorgeht, dass der ganze Innenkörper der Larve mit Rosettenzellen ausgefüllt ist. Es ist möglich, dass unsere Arten nicht identisch waren, möglicherweise aber hat sich BARROIS geirrt, indem er das bei einer Art gewonnene Resultat ohne Weiteres auch auf die andere übertrug. Auch kann ich die Ansicht von BARROIS über die Rolle der unteren dickeren Geisselzellen als Anlage des Entoderm nicht theilen, zumal diese Ansicht ohne thatsächliche Begründung aufgestellt wurde. Es stellt sich vielmehr heraus, dass die Larve nur zwei Hauptschichten aufweist und zwar ein aus zweierlei Geisselepithelementen bestehendes Ectoderm und ein parenchymartiges, aus Rosettenzellen gebildetes Mesoderm.

Ich gehe nun zur Darstellung der Metamorphosenerscheinungen über. Es ist mir nur gelungen grössere Larven, die ich aus dem einzigen Exemplare der *H. Dujardinii* von der Secca erzog, zur Verwandlung zu bringen. Die verlängerte, meistens lateral zusammengedrückte Larve nimmt dabei eine scheibenförmige plattgedrückte Gestalt an (Fig. 14). Oft setzen sich solche Larven auf runde Gegenstände (namentlich auf kugelförmige Halisarcaknospen), wobei sie die Gestalt einer chinesischen Mütze annehmen. Bei Untersuchung derartiger Exemplare habe ich die freie Körperoberfläche stets aus schmalen Geisselzellen gebildet gefunden, woraus man den Schluss ziehen kann, dass die Larven sich mit dem aus dickeren Geisselelementen bestehenden hinteren Körperende ansetzen.

Die einzige von mir während dieses ersten Stadiums der Metamorphose bemerkte Veränderung im Bau des Ectoderms besteht in der gleichmässigeren Vertheilung der Körnchen im Zellenprotoplasma, wo-

durch der Unterschied zwischen beiderlei Geisselzellenformen verwischt wird. Wichtigere Veränderungen kommen im inneren Körperparenchym zu Stande. Die früher dicht nebeneinander gelegenen Rosettenzellen werden nunmehr (Fig. 14 a) durch grössere Zwischenräume getrennt, welche aus feinkörnigen Zellen zusammengesetzt erscheinen. Die letzteren stimmen durchaus mit den gewöhnlichen amöboiden Elementen des Mesoderms, als welche sie auch zu deuten sind, überein. Sie stammen aus den Ectodermzellen, wie es die nach einem zerzupften Präparate dargestellte Abbildung (Fig. 14 A) zeigt.

Bei weiterer Entwicklung gehen die Flimmergeisseln verloren, was aber nicht plötzlich geschieht. Sie verwandeln sich zunächst in dünne langsam kriechende Fortsätze (Fig. 15), welche sich dann einziehen, wobei die äussere Oberfläche vollkommen glatt erscheint (Fig. 16). An der Peripherie eines solchen Schwammes bemerkt man eine fast homogen aussehende Schicht, deren Zusammensetzung aus Zellen an frischen Präparaten gar nicht wahrgenommen werden kann. Um sich ein deutliches Bild zu machen, muss man aber die Höllesteinlösung (1%) anwenden, wobei man nur etwas anders, als es gewöhnlich geschieht, verfahren muss. Das Zusetzen des destillirten Wassers ist absolut zu vermeiden, indem es die Ectodermzellen augenblicklich zerstört. Wenn man einen auf einem Objectträger festgesetzten Schwamm aus dem Gefässe nimmt, so muss man das auf dem Glase gebliebene Seewasser mit Löschpapier möglichst entfernen und nur so viel davon lassen, dass der Schwamm ungestört bleibt. Dann giesst man einen Tropfen Höllesteinlösung darauf, wodurch natürlich das Präparat ganz milchfarben weiss wird. Nach dem Zusatze einiger weiteren Tropfen kann man leicht den weissen Niederschlag entfernen und man bekommt ein ganz reines Präparat, an welchem man ebenso gut wie bei dem erwachsenen Thiere die schwarzen Silberlinien an den Grenzen der Epithelzellen sehen kann (Fig. 16 A). — Bei fortlaufender Entwicklung wird die äusserste Schwammschicht etwas fester, so dass sie wie mit einer Cuticula versehen erscheint (Fig. 17). Die darunter liegenden Zellen senden protoplasmatische Ausläufer aus, welche sich gegen die Peripherie begeben. Es sammelt sich zugleich zwischen diesen Elementen eine structurlose wasserhelle Intercellularsubstanz an, wie sie auch bei dem erwachsenen Schwamme vorkommt.

Es tritt nunmehr eine ein paar Tage dauernde Pause in der Entwicklung ein. Der junge Schwamm bleibt als zweiseichtiges Thier bestehen, an welchem man ein dünnes Ectoderm und das mächtig entwickelte Mesoderm unterscheiden kann. Das zunächst folgende Stadium zeichnet sich vorzüglich durch die Bildung der inneren Canäle aus. Um

sich einen Begriff von diesem Prozesse zu machen, muss man Durchschnitte untersuchen. An solchen bekommt man nicht selten Stellen zu sehen, welche auf die Bildung der Canäle aus angehäuften feinkörnigen Mesodermzellen hindeuten (Fig. 48 und 49). Dafür spricht auch der Umstand, dass sowohl die fertigen als die in Bildung begriffenen Canäle in der Parenchymschicht ihre Lage finden und niemals mit der Aussenschicht in Zusammenhang stehen. In dieser Beziehung sind besonders lehrreich einige von mir gemeinschaftlich mit KOWALEVSKY untersuchte Larven der *H. pontica*, welche, ohne ihr Flimmerkleid verloren zu haben, bereits einige Canäle besitzen. Falls die letzteren etwa als Einstülpungen des Ectoderm oder überhaupt unmittelbar aus ihm entstünden, würde man gewiss an solchen, mit einer dicken Schicht Geissel-epithelzellen versehenen Larven etwas davon bemerkt haben. Unsere sämtlichen Wahrnehmungen sprechen dagegen übereinstimmend für die oben vertretene Auffassung. Es muss hier noch ausdrücklich bemerkt werden, dass die Canäle nicht alle zusammen entstehen, sondern vereinzelt als isolirte Bildungen, welche erst später ein ganzes System bilden.

Mit der Weiterentwicklung des Canalsystems gleichen Schritt haltend, setzt sich auch die Bildung der gallertigen Intercellularsubstanz fort, so dass der junge Schwamm allmählig durchsichtiger wird. Etwa am achten Tage nach dem Festsetzen, bekommt derselbe die auf der Fig. 4 (Taf. XXI) dargestellte Ansicht. Der platte Schwamm erhält lappenförmige Contouren und besitzt in seinem Innern ein mächtig entwickeltes und mit einem grossen Hohlraum versehenes Canalsystem. Bei genauerer Untersuchung ergiebt sich Folgendes. Das Ectoderm lässt sich mit Nadeln herauspräpariren als ein ziemlich festes Häutchen, an welchem man bei der Osmiumsäurebehandlung polygonale mit einem Kerne versehene Epithelzellen wahrnimmt (Taf. XXI, Fig. 2 A und B). Solche Bilder haben eine grosse Aehnlichkeit mit dem von F. E. SCHULZE gesehenen Verhalten (l. c. p. 39. Fig. 27) und sprechen für seine Meinung über die Entstehung der oberflächlichen cuticulaartigen Schicht bei *H. Dujardinii*. Bei Anwendung der Höllensteinlösung auf den unversehrten Schwamm bekommt man wieder die bekannten Silberlinien (Fig. 2), wie ich solche bereits von einem früheren Stadium beschrieben habe.

Im Körperparenchym lassen sich beiderlei Mesodermzellen unterscheiden (Fig. 2 C); nur wird jetzt die Zahl der feinkörnigen Elemente bei Weitem grösser als die der Rosettenzellen. Die Epithelzellen der Canäle (Fig. 2 C, a) behalten noch immer ihre grosse Aehnlichkeit mit den feinkörnigen Mesodermzellen; sie unterscheiden sich aber durch die verlängerte, ungefähr cylindrische Form und das Vorhandensein eines

Geisselfadens. Der letztere lässt sich deutlich am lebenden Schwamme wahrnehmen, verschwindet dagegen bei der Behandlung mit Osmiumsäure.

Wir sind somit bis zu einem Stadium gelangt, welches bereits die grösste Aehnlichkeit mit dem fertigen Schwamme besitzt. Ich konnte zwar noch nicht die Ein-, resp. Austrittsöffnungen finden, wie auch das junge Thier noch nicht im Stande war, die ihm angebotenen Carminkörnchen aufzunehmen. Das beschriebene Stadium ist überhaupt das letzte, welches ich beobachtet habe.

Fast man die von mir beobachteten Thatfachen kurz zusammen, so muss man zum Schlusse kommen, dass sich bei *Halisarca Dujardinii* eine Keimblase bildet, deren Zellen sich einzeln ablösen und in die centrale Höhle einwandern, um dort eine neue Bildung, das sogen. Mesoderm zu erzeugen. Von der Keimblase selbst bleibt nur eine dünne Schicht, welche das Ectoderm darstellt, während das sogen. Entoderm als ein späteres Product der feinkörnigen Elemente des Mesoderm auftritt. Ueber die allgemeinere Bedeutung dieser Schlussfolgerungen wird noch im letzten Capitel gehandelt.

II. Anatomisches über *Ascetta*.

Insoweit als die Gruppe der sogen. Asconen zu den niedersten Schwämmen gehört, erscheint die Kenntniss der Organisationsverhältnisse derselben von hoher Bedeutung für die gesammte Morphologie der Spongien; da aber die von HAECKEL herrührenden Angaben über diese Formen als durchaus mangelhaft anzusehen sind, so habe ich mir zur Aufgabe gestellt, wenigstens die in Neapel vorkommenden Repräsentanten der niedrigsten Asconengattung in ihren Hauptzügen etwas näher zu erforschen. Als Material dienten mir vorzugsweise die *Olythus*formen von *Ascetta blanca*, welche in Neapel ausserordentlich häufig vorkommt, und die *Tarrus*formen der *Ascetta primordialis* und *clathrus*.

Die erste Frage, auf die ich meine Aufmerksamkeit richtete, betraf das Vorhandensein eines Ectoderms. Nachdem F. E. SCHULZE einen Ectodermüberzug bei *Sycandra* constatirte, schien es a priori als äusserst wahrscheinlich, dass derselbe auch anderen Kalkschwämmen eigen sei. Es war mir deshalb ausserordentlich auffallend, dass weder HAECKEL ¹⁾ noch OSCAR SCHMIDT ²⁾ und KELLER ³⁾ ihn aufzufinden im Stande waren,

1) Biologische Studien. II. p. 249.

2) Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XIV. p. 261.

3) Unters. über die Anat. und Entw. einiger Spongien des Mittelmeeres. Basel 1876. In seinem letzten Aufsatz in dieser Zeitschrift, Bd. XXX, p. 566, beschreibt KELLER die charakteristischen Silberlinien bei Asconen, die er übrigens nicht als Contouren von Ectodermzellen anerkennen will.

trotzdem sie mit verschiedenen Reagentien arbeiteten¹⁾. Als ich aber eine *Ascetta blanca* auf ähnliche Weise mit einprocentiger Höllensteinlösung behandelte, bekam ich sofort das bekannte Bild eines Zellennetzes auf der äussersten Oberfläche des Schwammes. Die weitere Untersuchung zeigte mir, dass, abgesehen von dem flimmernden Ectoderm der *Halisarca lobularis*, ein äusserer Epithelüberzug in der ganzen Schwammklasse nirgends so auffallend ist als gerade bei den Asconen. Bei *Ascetta clathrus* ist die Epidermis ohne Weiteres zu sehen, wenn man auf durchsichtigere Stellen trifft. Während die tiefer liegenden Zellensorten mehr oder weniger ungleichmässig gelagert sind (ich meine die so häufigen Exemplare mit eingezogenen Geisseln des sogen. Entoderms), scheinen die Elemente des Ectoderms sehr regelmässig in ziemlich gleichen Abständen von einander zu stehen, wie es auf der Fig. 3 (Taf. XXII) dargestellt ist. Fixirt man die betreffende Stelle etwas genauer, so sieht man sofort feine polygonale Contouren, welche je eine solche Zelle abgrenzen (Fig. 4). Das Protoplasma sammt den in ihm enthaltenen gelben Körnchen zieht sich gewöhnlich um den centralen Kern dicht zusammen, wobei der peripherische Theil der Zelle wasserhell erscheint. Aehnlich ist das Ectoderm bei *Ascetta primordialis* beschaffen, nur dass es mir nicht gelungen ist, dasselbe an lebenden Exemplaren so deutlich zu sehen, wie bei der vorher genannten Art. Bei der Behandlung mit Höllensteinlösung dagegen treten die polygonalen Contouren sofort auf (Fig. 4), wobei jedoch der Zelleninhalt sammt dem Kerne meistens ganz undeutlich wird. Um sich deshalb einen besseren Begriff von den Gesamtttheilen der Ectodermzelle zu machen, braucht man nur ein frisches Schwammstück mit Essigsäure zu bearbeiten und dasselbe dann mit Nadeln zu zerzupfen. Auf solchen Präparaten erhält man sowohl einzeln abgelöste Zellen (Fig. 7), als ganze, das unterliegende Gewebe überziehende Häutchen. Die isolirten Epithelzellen haben eine grosse Aehnlichkeit mit den Elementen aus der Oberfläche der menschlichen Zunge, nur dass die ersteren bedeutend kleiner erscheinen. Im Innern solcher Zellen, deren Ränder gewöhnlich mehr oder weniger zusammengeschrumpft erscheinen, kann man deutlich einen runden oder ovalen Kern unterscheiden. — Ganz ähnlich ist das Ectoderm auch bei *Leucandra aspera* beschaffen, wo ich dasselbe zum ersten Mal mit Hülfe der Essigsäure dargestellt habe (Fig. 6). Ich erwähne diese Thatsache, um noch besser zu zeigen, dass ein Ectoderm nicht als etwas Secundäres, mehr oder weniger Zufälliges bei den

1) In seiner neuesten Arbeit (diese Zeitschr., Bd. XXXI, p. 290) sagt F. E. SCHULZE, dass er ein Lager platter Epithelzellen »auch bei Asconen deutlich gesehen« hat.

Schwämmen vorkommt, sondern dass es eine allgemeine und wichtige Eigenthümlichkeit der gesammten Spongienclasse bildet.

Bei den Olynthusformen, von welchen ich nur diejenige der *Ascetta blanca* untersuchen konnte, ist das Ectoderm noch stärker und auffallender ausgebildet als bei den oben erwähnten Tarrusformen. Es erscheint bei den ersteren für gewöhnlich in Gestalt eines Cylinderepithels oder wenigstens als eine zwischen einem solchen und dem Plattenepithel stehende Mittelform. An Durchschnitten von Präparaten, welche erst in Chromsäure und Alkohol erhärtet wurden, sieht man deutlich ein kernhaltiges Cylinderepithel (Fig. 44), dessen einzelne Zellen durch ziemlich weite Zwischenräume getrennt bleiben. Bei der Behandlung mit Essigsäure dagegen erscheint die Epidermis aus etwa pilzförmigen Zellen gebaut (Fig. 9 *ep*), deren hutförmiger Theil peripherisch, der stielförmige central liegt. Auf Fig. 10 ist ein ähnliches Essigsäurepräparat unter stärkerer Vergrösserung abgebildet, um den peripherischen schuppenförmigen Zellenabschnitt und den unterhalb desselben liegenden runden Kern besser zu veranschaulichen. Man findet nicht selten verschiedene Uebergangsformen zwischen einem cylindrischen und einem ganz platten Ectodermepithel bei *Ascetta blanca*. Die letztere Form erscheint gewöhnlich auf buckelförmig aufgetriebenen Theilen des von dem unten liegenden Gewebe abgehobenen Ectoderm. An solchen Stellen sind sowohl die Zellgrenzen, als der Inhalt nebst Kern und Kernkörperchen bei ganz frischen Exemplaren und ohne jede Behandlung so klar und deutlich, dass man sich nur wundern kann, dass dieses Bild noch von keinem der früheren *Ascetta*forscher bemerkt worden ist.

Indem das Ectoderm bei der Olynthusform von *Ascetta blanca* so auffallend ist, so glaube ich, dass dasselbe auch von HAECKEL bei den entsprechenden Stadien anderer Asconen bemerkt worden ist. Wenigstens deuten darauf seine Abbildungen von *Ascartis fragilis* (Kalkschwämme. Taf. XI, Fig. 6, 7), dessen oberflächlich, in ziemlich gleichen Abständen gelegenen Kerne die grösste Analogie mit dem entsprechenden Verhalten bei *Ascetta blanca* zeigen; nur zeichnet HAECKEL, seiner Syncytiumtheorie gemäss, keine Spur von Zellencontouren, worin er sich ganz bestimmt im Irrthum befindet.

Indem ich nunmehr die Existenz eines Ectodermepithels bei *Ascetta*, den niedersten Repräsentanten der Asconengruppe, für gesichert halte, gehe ich zur Frage nach dem sogen. Mesoderm über. Das letztere ist besonders schön und auffallend bei *Ascetta clathrus* ausgebildet, wo es in Form grosser körnchenreicher Zellen auftritt. Die gelben Körnchen verleihen ihre Farbe dem ganzen Zelleninhalte, so dass nur der centrale runde Kern farblos und durchsichtig erscheint (Fig. 2 *m*). An isolirten

Mesodermzellen kann man leicht Protoplasmafortsätze sehen, durch deren Vermittelung die amöboiden Bewegungen ausgeführt werden (Fig. 2 *M*). — Ganz ähnlich verhält sich das Mesoderm bei *Ascetta primordialis*, nur dass dasselbe nicht gelb, sondern schwarzbraun (bei durchfallendem Lichte) erscheint. Die Zellen desselben werden dadurch noch besonders auffallend, dass sie überhaupt die grössten und körnchenreichsten im ganzen Schwamme sind (Fig. 5). Bei dieser Art gelingt es am leichtesten, das Verhältniss der körnigen Mesodermzellen zur Skelettbildung aufzuklären. Die kleinsten Kalknadeln bilden sich nämlich im Innern solcher Zellen, wie es die Figuren 4, 5 und 8 *s* veranschaulichen. Niemals habe ich so junge Skeletgebilde ausserhalb der Mesodermzellen gesehen, was dafür spricht, dass sie stets im Zellenprotoplasma und nicht in der gallertigen Zwischensubstanz entstehen¹⁾.

Ich will hier ausdrücklich hervorheben, dass im Mesoderm von *Ascetta primordialis*, ausser den beschriebenen körnigen Zellen noch andere viel kleinere Elemente existiren, welche sich namentlich durch körnchenlosen durchsichtigen Zellinhalt auszeichnen. Die Anzahl solcher Elemente ist bei Weitem kleiner als die der körnchenhaltigen.

Am schwierigsten ist das Mesoderm bei *Ascetta blanca* (wenigstens bei der von mir untersuchten Olynthusform) aufzufinden. Anstatt aus grossen körnchenreichen Zellen, wie bei den beiden vorigen Arten zusammengesetzt zu sein, besteht dasselbe aus blassen mit wenigen feinen Körnchen versehenen Elementen, welche sich von dem darunter liegenden Gewebe durch grösseren Durchmesser und viele auch durch eingeschlossene junge Kalkspicula auszeichnen (Fig. 12 *m*). Auf Durchschnitten sieht man einige Mesodermzellen in Form spindelförmiger Körper, in deren Innern der centrale Kern enthalten ist (Fig. 10 *m*).

Ueber die Beschaffenheit der sogen. Entodermzellen weis ich zu dem bereits Bekannten nichts Neues hinzuzufügen. Ich will hier deshalb nur auf einen Punkt aufmerksam machen, welcher meiner Ansicht nach eine allgemeine Bedeutung besitzt. Ich meine den Uebergang der geisseltragenden Entodermzellen in amöboide, welcher von HAECKEL und von CARTER beobachtet worden ist. »Bei vielen Kalkschwämmen — sagt der

1) Hier will ich beiläufig bemerken, dass die Nadelform der Arten durchaus nicht die Constanz zeigt, welche von HAECKEL so stark betont wird. So z. B. finde ich bei *Ascetta blanca*, namentlich bei erwachsenen Exemplaren, ausser der gewöhnlichsten Nadelform, noch wenigstens zwei Sorten, wovon die eine, im Mitteltheile des Körpers vorherrschende, aus Dreistrahlern mit gleich langen Strahlen, die andere dagegen, welche im Stiele vorkommt, aus zwei hornförmig gewundenen kleineren und einem grösseren Strahle zusammengesetzt erscheint (Fig. 14). Ueberhaupt halte ich es für durchaus nothwendig, die ganze HAECKEL'sche Systematik der Kalkschwämme einer gründlichen Revision zu unterwerfen.

Erstgenannte — welche ich unverletzt, ganz frisch und unmittelbar aus dem Meere unter das Mikroskop brachte, konnte ich nicht die Spur von Wasserströmung wahrnehmen, und bei mikroskopischer Untersuchung von Schnitten derselben fand ich die Geisselzellen bald scheinbar todt, mit stillstehender oder nur ganz schwach sich bewegender Geissel, bald in amöboiden Zuständen, bald rundlich zusammengezogen, ohne Geissel und ohne amöboide Fortsätze « (Kalkschwämme. I. p. 374. Man vergl. auch p. 408). Ganz ähnlich beschaffen sah ich das Entoderm besonders häufig bei *Ascetta clathrus*, zum Theil auch bei anderen Arten, namentlich bei der Anwesenheit von Eiern und Larven in dem Innenraum des Mutterkörpers. Die gewöhnliche regelmässige Anordnung der Entodermzellen macht jetzt einer ganz unregelmässigen Platz, indem sich einige Elemente in Haufen vereinigen, während dagegen andere in weiten Abständen von einander zu liegen kommen. Solche geissellose Zellen dienen auch zur Bildung der Scheidewände zwischen den Brutkammern im Mutterkörper.

Als Hauptresultat der mitgetheilten Beobachtungen darf angesehen werden, dass die niedersten Kalkschwämme in allen Hauptzügen mit anderen Repräsentanten der Spongienklasse übereinstimmen. Es folgt daraus, dass die von HAECKEL neuerdings geäusserte Ansicht, dass bei den Schwämmen »die niederen Formen in entwickeltem Zustande blos aus Entoderm und Exoderm bestehen, während bei den höheren Formen zwischen beiden sich ein Mesoderm ausbildet«¹⁾, nicht stichhaltig ist.

III. Entwicklungsgeschichtliches über die Kalkschwämme.

Ich beginne mit den Asconen. — Nachdem MIKLUCHO-MACLAY²⁾ zum ersten Male eine oberflächliche Beschreibung der Flimmerlarve seiner *Guancha (Ascetta) blanca* geliefert, machte HAECKEL³⁾ einige Beobachtungen über die sogen. *Planogastrula* von *Ascetta clathrus* und die sogen. *Gastrula* bei *Asculmis armata*. Bei beiden Arten beschreibt er die Larve als aus zwei Schichten bestehend, wovon die äussere (Exoderm) aus Geisselzellen, die innere dagegen (Entoderm) aus einer gleichmässigen Schicht geisselloser Elemente zusammengesetzt sein soll. Das Entoderm soll als Bekleidung einer geräumigen inneren Höhle, welche sich bei *Asculmis armata* durch eine Mundöffnung nach aussen öffnet, dienen; bei *Ascetta clathrus* bleibt die innere Höhle dagegen geschlossen. Gegen

1) Biologische Studien. II. 1877. p. 250.

2) Jenaische Zeitschrift. 1868. Bd. IV. p. 226.

3) Kalkschwämme. Bd. I. p. 336. Bd. III. Tafel IV, Fig. 6, 7; Tafel XIII, Fig. 5, 6.

diese Auffassung trat OSCAR SCHMIDT auf, auf Grund eigener Beobachtungen an *Ascetta clathrus*¹⁾ und *primordialis*²⁾. Er bestreitet die Existenz eines Larvenentoderms als einer zusammenhängenden Schicht von Epithelzellen und negirt das Gastrulastadium. In seinem neuesten Aufsatz bestätigt er seine früheren Angaben und fügt noch einige werthvolle Beobachtungen hinzu über die erste Bildung der Entodermzellen durch Auswanderung aus dem Ectoderm. — Die Angaben von BARROIS³⁾ über *Ascandra contorta* sind sehr kurz und beschränken sich fast ausschliesslich auf das Aufstellen von Aehnlichkeiten mit den *Sycandralarven*. In beiden Fällen beschreibt er eine sogen. Amphiblastula, in welcher man eine flimmerlose Hälfte und eine aus Geisselzellen zusammengesetzte Hemisphäre unterscheidet. — Nach Beobachtungen von KELLER⁴⁾ besitzt *Ascandra Lieberkühnii* ein echtes Gastrulastadium, dessen weitere Entwicklung jedoch nicht verfolgt werden konnte. Auch er betont »die grosse Aehnlichkeit mit den *Syconlarven*«.

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich nur auf *Ascetta primordialis* und *blanca*, und wenn sie die Hauptfragen auch bei Weitem nicht erschöpfen, so bilden sie doch einigen Zuwachs zu dem Erlangten und erleichtern somit die Arbeit künftiger Forscher.

Während der Dotterzerklüftung (Taf. XXIII, Fig. 4—3) bildet sich im Centrum des Keimes bei *A. primordialis* eine anfangs kleine Segmentationshöhle, welche aber bei weiterer Entwicklung zu grossen Dimensionen auswächst. Die Keimzellen bilden zugleich eine einschichtige Blastula (Fig. 4), welche nun bald Geisseln an der Oberfläche bekommt. Aber noch während des Aufenthaltes solcher Planulae im Innern des Mutterleibes beginnt die Erzeugung anderer Zellenformen, die sich von der Peripherie ins Innere der Segmentationshöhle begeben. Wenn man den Inhalt dieser Höhle genauer untersucht, so findet man zuerst die auffallenden grossen und körnchenreichen Zellen (Fig. 5 *m*), in deren Innerem der runde glashelle Kern besonders scharf hervortritt. Solche Zellen sammeln sich hauptsächlich am unteren Körperende. Ausser ihnen sieht man noch eine andere viel kleinere und weniger auffallende Zellenform, welche sich durch Armuth an Körnchen auszeichnet und regelmässiger im ganzen Körper vertheilt ist (Fig. 5 *e*). Was den Ursprung beider Zellensorten betrifft, so lassen sich dieselben mit Sicherheit als Derivate einzelner Geisselzellen der Blastula bestimmen. Der Uebergang der letzteren in die körnchenreichen Elemente ist bereits von

1) Diese Zeitschrift. Bd. XXV. Supplement. 1875. p. 132, 133.

2) Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. XIV. p. 249.

3) l. c. p. 36.

4) Untersuch. über Anat. und Entw. p. 32. Taf. II, Fig. 9.

OSCAR SCHMIDT angenommen worden, eine Angabe, welcher ich nur bestimmen kann. Obwohl es mir nicht gelungen ist, diesen Uebergang direct an einer Zelle zu verfolgen, so wird er doch durch manche Anhaltspunkte bewiesen. Oft sieht man inmitten der Cylinderzellen der Blästula eine durch runde Form sich auszeichnende geissellose Zelle (Fig. 6 *m*), die nach aussen von keinerlei Elementen überzogen wird, wie man es an Oberflächenansichten deutlich wahrnimmt (Fig. 7 *m*). Ganz in der Nähe, aber bereits im Innern der Centralhöhle unterscheidet man eine oder mehrere andere Zellen, welche mit der ersteren in jeder Hinsicht übereinstimmen. OSCAR SCHMIDT ist sogar im Stande gewesen, den Uebergang und das Auswandern solcher Zellen durch directe Beobachtung zu ermitteln. Oft sieht man in der äusseren Schicht nicht eine, sondern mehrere körnchenreiche Zellen (Fig. 9), was darauf hindeutet, dass das Auswandern zugleich an mehreren Stellen zu Stande kommt. — Das Hervorgehen der kleineren Zellen aus den cylindrischen wird durch genauere Untersuchung der letzteren (vermitteltst Osmiumsäuredampf) bewiesen. Unter den Geisselzellen findet man hie und da solche mit keulenförmig verdicktem Hinterende, welches mehr oder weniger in die Centralhöhle hineinragt (Fig. 8 *A, B, C*). An anderen Stellen sieht man wiederum dicht unterhalb des Ectoderms bereits abgelöste rundliche Zellen, welche zur oben beschriebenen zweiten Form gehören (Fig. 8 *E*). Der ganze Vorgang zeigt überhaupt eine auffallende Aehnlichkeit mit der Entodermbildung bei einigen Hydroiden, namentlich bei Campanularien.

Wir finden somit bei der noch nicht ausgeschlüpften Planula dreierlei Elemente, welche Zahl mit derjenigen der Hauptschichten im ausgewachsenen Schwamme übereinstimmt. Nach der Beschaffenheit der Zellenformen zu urtheilen, kann man die körnchenreichen grösseren Zellen (»Entoderm« von O. SCHMIDT) als Mesoderm und die körnchenarmen kleineren Elemente als Anlage des Entoderms bestimmen.

Bei der eben ausgeschlüpften Larve sieht man die gleichen Verhältnisse wie die vorhin beschriebenen. Die Weiterentwicklung besteht zunächst in der Zunahme an Zahl innerer Elemente, wobei anfangs die körnchenreichen Zellen die hervorragendste Rolle spielen. Es kommt vor, dass man bei einigen Larven nur die letzteren sieht, während die körnchenarmen Zellen sich noch nicht gebildet haben. Auf der anderen Seite findet man dagegen Larven, welche fast ausschliesslich diese kleineren Elemente enthalten. Ueberhaupt zeigt uns der Zeitpunkt der ersten Bildung innerer Zellenformen, resp. des Ausschlüpfens, grosse Verschiedenheiten; so findet man nicht selten freie Larven mit eben angefangener Auswanderung, während man auf der anderen Seite noch

im Mutterleibe Planulae mit bereits fast ausgefüllter Höhle sehen kann (Fig. 10).

Ich muss die Angabe von O. SCHMIDT vollkommen bestätigen, wenn er gegen HAECKEL behauptet, dass sich bei *Ascetta primordialis* (und *clathrus*) niemals eine regelmässige, die Innenhöhle auskleidende Entodermsschicht bildet. Die beiderlei Zellenformen füllen im Gegentheil die gesammte Innenhöhle aus, einen Haufen unregelmässig liegender Zellen darstellend (Fig. 11). Anfangs liegen diese Zellen ziemlich lose neben einander, nachher aber bilden sie eine compacte Masse (Fig. 11), in welcher man hie und da einzelne körnchenreiche Zellen bemerkt. Ueberhaupt muss ich bemerken, dass während dieser letzten Periode des freien Lebens, sowie auf den weiteren festsitzenden Stadien die Menge der körnchenarmen Zellen sehr zunimmt, während die Zahl der körnchenreichen Elemente im Gegentheil zurücktritt. Es ist möglich, dass ein Theil der letzteren sich in die kleineren Zellen verwandelt, was ich jedoch nicht behaupten kann. Dieses letzte Planulastadium zeichnet sich noch durch eine Veränderung im Bereiche des Ectoderms aus, dessen Zellen dicker und kürzer erscheinen und dazu eine regelmässige Anordnung der Körnchen im ganzen Protoplasma zeigen (Fig. 12 *ec*). Es ist noch zu bemerken, dass die älteren höhlenlosen Larven im Umfang kleiner werden (man vergl. die Fig. 5, 9, 10 mit 11), was ebenfalls an metamorphosirten *Ascetta* zu beobachten ist.

Die in meinen Gläsern aufgezogenen Larven von *Ascetta primordialis* setzten sich auf anderen Körpern fest, z. B. auf Bryozoenästen und auch auf Objectträgern. Das erste Stadium eines metamorphosirten Schwammes unterscheidet sich von der zuletzt beschriebenen Planula nur durch rundlichere Form und das Verschwinden der Geisseln (Fig. 13). Die kürzer gewordenen Ectodermzellen (Fig. 13 *A*) behalten noch ihre Cylinderform und die regelmässige Anordnung der Körnchen, und auch die beiderlei inneren Zellensorten erscheinen in jeder Hinsicht mit dem früheren Stadium identisch. — Bei fortlaufender Entwicklung bemerkt man eine totale oder partielle Abplattung des Ectoderms; im letzteren Falle bleibt eine Ectodermhälfte aus cylindrischen, die andere ist bereits aus platten Epithelzellen zusammengesetzt (Fig. 14). Die inneren Zellen vereinigen sich noch inniger, so dass sie ein Ganzes bilden, welches durch einen weiten Zwischenraum vom Ectoderm getrennt sein kann. Bei genauerer Untersuchung findet man in dieser inneren Masse die beiden beschriebenen Zellenformen, wie es auf der Fig. *A m* und *en* zu bemerken ist. — Das letzte von mir gesehene Verwandlungsstadium zeichnet sich vornehmlich durch die Verlängerung der Entodermzellen aus, deren Contouren eine radienartige Anordnung zeigen (Fig. 15). Zwischen dem

Entoderm und dem bei dem betreffenden Exemplare aus abgerundeten Zellen bestehenden Ectoderm befindet sich ein Zwischenraum, in welchem man mehrere Mesodermzellen wahrnehmen kann; nur eine körnchenreiche Zelle habe ich inmitten des Ectoderms gefunden, an einer Stelle, wo zufällig die gegenüberliegenden Wandungen des letzteren sich gegen einander abplatteten. — Es ist mir leider nicht gelungen die Bildung erster Nadeln zu beobachten, welche wahrscheinlich im Innern der körnchenreichen Zellen stattfindet. Die Metamorphose fiel überhaupt in die ersten Junitage, zur Zeit, als ich bereits Neapel verlassen musste. Ich hoffe bei einer anderen Gelegenheit diese wichtige Lücke auszufüllen.

Die von mir erforschten Vorgänge aus der Entwicklungsgeschichte der *Ascetta blanca* zeigen eine grosse Aehnlichkeit mit den Verhältnissen bei der vorhergehenden Art. — Nach der totalen Zerklüftung bildet sich auf gleiche Weise eine Blastula mit einer geräumigen Centralhöhle (Fig. 16). Gleich beim Ausschlüpfen ist die Planula eiförmig und besteht aus einer einzigen Schicht cylindrischer Geisselzellen. Bald aber fängt die Bildung der inneren Elemente an, welche gewöhnlich am unteren Ende stattfindet. Es erscheinen auf einmal eine oder mehrere Zellen, welche sich durch runde Form der Zelle, resp. des Kernes und durch regelmässige Anordnung der Körnchen, sowie durch Mangel an Geisseln von den übrigen Zellen unterscheiden (Fig. 17, 17 A). Es entsteht somit eine Zellenform, welche mit den oben beschriebenen Zellen der *A. primordialis* eine grosse Aehnlichkeit zeigt und sich nur durch geringere Menge von Körnchen unterscheidet. Die Zahl solcher Zellen nimmt allmähig zu (Fig. 18), so dass schliesslich der ganze Innenraum von ihnen eingenommen wird (Fig. 19). Der Hauptunterschied besteht hier somit darin, dass sich anstatt zweier Zellenformen nur eine im Innern der Planula bildet, was durchaus mit dem Verhalten bei der ausgewachsenen *Ascetta blanca* übereinstimmt, welche ja keinen scharfen Gegensatz zwischen Meso- und Entodermzellen zeigt.

Die metamorphosirten Larven verlieren ihr Geisselkleid und erfahren eine Veränderung der äusseren Epithelform (Fig. 20). Die innere Zellmasse bildet ebenfalls einen compacten Körper, in welchem man eine grosse Menge gleicher kernhaltiger Zellen unterscheiden kann (Fig. 20 A).

Auf Steinen, deren Oberfläche mit *Ascetta blanca* massenhaft besetzt war, konnte ich einzelne ganz junge Exemplare mit noch wenigen Nadeln auffinden. Fig. 21 repräsentirt uns den kleinsten solchen Schwamm. An ihm konnte ich deutlich zwei Schichten unterscheiden, von welchen die äussere ihre definitive Zusammensetzung (vergl. p. 360) bereits deutlich zeigte. An der viel dickeren inneren Schicht konnte ich die radien-

artige Richtung der Zellencontouren (nach Behandlung mit Essigsäure und Glycerin) unterscheiden, welche an eine kleine centrale Höhle grenzten. Die Dreistrahler lagen im Zwischenraum zwischen beiden Schichten, worin ich nach der Entfernung der Nadeln durch Säure einzelne Zellen wahrnahm.

Wenn wir das Gesagte zusammenfassen, so können wir mit O. SCHMIDT behaupten, dass bei *Ascetta* ein Gastrulastadium gar nicht vorkommt, ferner, dass bei ihnen die innere Zellschicht für längere Zeit in Form eines parenchymartigen Haufens auftritt und nie eine epithelförmige innere Blase darstellt. Bei der Metamorphose wird das Geissel-epithel der Larve in das definitive Ectoderm umgewandelt, während das Ento- und Mesoderm aus dem parenchymartigen Zellenhaufen ihren Ursprung nehmen.

Sehr bedeutend ist der Unterschied zwischen den Entwicklungsvorgängen der *Ascetta*arten einerseits und denjenigen von *Sycandra*, *Sycortis*, *Ascandra* und *Leucandra* andererseits. Von den Schwämmen dieser letzten Kategorie habe ich nur *Sycandra raphanus*, eine andere nicht näher bestimmte *Sycandra*art und *Leucandra aspera* untersucht.

Während man in Bezug auf die Vorgänge der embryonalen Entwicklung von *Sycandra* zu übereinstimmenden Resultaten gelangte, herrschten noch zur Zeit, als ich im April dieses Jahres meine Untersuchungen in Neapel begann, manche Missverständnisse über die Erscheinungen der Metamorphose bei der genannten Schwammgattung. Während z. B. OSCAR SCHMIDT die Existenz eines Gastrulastadiums in Abrede stellen wollte, behaupteten F. E. SCHULZE und ich selbst, dass ein solches Stadium bei *Sycandra* vorkommt, nur waren wir mit dem letztgenannten Forscher nicht einig darüber, wie man die Gastrula zu deuten habe. Nach SCHULZE sollte sich die geissellose, nach mir die geisseltragende Schicht der Amphiblastula einstülpen. Da ich meine ersten Untersuchungen vor zehn Jahren, also zur Zeit, wo unsere anatomischen Kenntnisse der Spongien noch mangelhaft waren, gemacht hatte, war ich geneigt zu glauben, dass bei mir ein Irrthum sich eingeschlichen habe und dass vielleicht auf der Seite F. E. SCHULZE's die Wahrheit liege. Als ich aber die Untersuchung von Neuem wiederholte, konnte ich mich sofort von der Richtigkeit meiner früheren Angaben überzeugen, und zugleich war ich im Stande den Herren Zoologen der zoologischen Station, welche so freundlich waren mir ihre Zeit zu schenken, einige überzeugende Präparate zu demonstrieren. Als die Tafeln zu dieser Arbeit bereits ausgearbeitet waren und ich das Niederschreiben meiner Beobachtungen vornahm, bekam ich den neuesten

Aufsatz von F. E. SCHULZE¹⁾, in welchem er, auf Grund eigener, in demselben April gemachten Untersuchungen angiebt, dass sich bei *Sycandra* wirklich die geisseltragende Schicht einstülpt, während die geissellose zum Ectoderm wird. Während nun damit eine Uebereinstimmung in Bezug auf die Hauptfrage erlangt worden ist, bleiben noch andere minder wichtige Punkte, über welche unsere Anschauungen auseinander gehen. Eben deshalb habe ich mich entschlossen die Darstellung meiner Beobachtungen über *Sycandra* nicht zu unterdrücken und hauptsächlich diejenigen Momente zu berücksichtigen, in welchen sich meine Angaben von denen anderer Forscher unterscheiden.

Bei den älteren Larven bleibt der hintere geissellose Theil nicht so einfach, wie man es auf früheren Stadien vorfindet. In seinem Innern findet man einen Hohlraum (Taf. XXI, Fig. 6 c), welcher den ganzen Abschnitt in zwei Schichten sondert. Einige Male sah ich diesen Hohlraum bedeutende Dimensionen annehmen (Fig. 10 c), während die beiden denselben begrenzenden Schichten je aus einer einzigen Reihe geisselloser Zellen bestanden. Bei anderen Larven fand ich dagegen den hinteren Abschnitt stark aufgetrieben, wobei der innere Hohlraum fast gänzlich mit kleineren Zellen ausgefüllt war, während die Aussenschicht aus einer dünnen Epithellage zusammengesetzt erschien (Fig. 11 u. 12). Wenn man solche Stadien mit dem vorher beschriebenen zusammensetzt, so kommt man leicht zum Schluss, dass von den beiden Schichten des geissellosen Larvenabschnittes es der obere ist, welcher den erwähnten inneren Zellenhaufen darstellt, während der untere sich zur Epidermis gestaltet. Diesen Zellenhaufen kann man als Mesoderm deuten, wie es solche Larven beweisen, wo in demselben sich mehrere Nadeln vorfinden (Fig. 13). Ich will nicht behaupten, dass die von mir beschriebenen Stadien durchaus normale sind; ich glaube vielmehr, dass sie uns eine sehr verfrühte Bildung des Mesoderms, resp. der Nadeln repräsentiren, welcher Vorgang aber mit dem normalen qualitativ ganz ähnlich verläuft. Wenigstens habe ich auch an vollkommen regelmässig und normal ausgebildeten Stadien eine, wenn auch bei weitem nicht so stark ausgebildete Mesodermanlage wahrgenommen (Fig. 7, 8 m). Die Einstülpungsstadien sind nicht schwer zu untersuchen. Man findet nicht selten Larven mit mehr oder weniger eingezogener Geisselepithelschicht, wobei die letztere am besten durch die langgezogene schmale Gestalt der cylindrischen Epithelzellen zu erkennen ist; an einigen ziemlich weit fortgeschrittenen Stadien vermisst man die Geisseln, wogegen die übrigen Merkmale der cylindrischen Zellen noch deutlich zu erkennen sind

1) Die Metamorphose der *Sycandra raphanus* in dieser Zeitschrift, Bd. XXXI, p. 262.

(Fig. 7, 8). Der Blastoporus sowie die Invaginationshöhle verschwinden vollständig, so dass die verwandelte Larve einen compacten Körper darstellt, dessen Oberfläche mit einer Schicht mehr oder weniger abgeplatteter Ectodermzellen bedeckt und dessen Inhalt aus einem Haufen verschieden grosser Zellen zusammengesetzt erscheint. Solche verwandelte Schwämme setzen sich oft auf die Oberfläche des Deckgläschens und bewegen sich ganz nach Art von Amöben. Die Ectodermzellen senden dabei conische Ausläufer aus und erscheinen so homogen, dass man an ihre Verschmelzung in eine gemeinsame Syncytiummasse leicht glauben könnte. Wenn man aber einen solchen amöbenähnlichen Schwamm mit einer Nadel oder auf irgend eine andere Weise berührt, so ziehen sich die Protoplasmaausläufer sofort ein und die Contouren einzelner Ectodermzellen treten auf das Deutlichste auf. Wenn man diese Erscheinung nur einmal gesehen hat, so kann man nicht weiter an der Verschmelzungstheorie festhalten.

Die amöbenähnlichen jungen Sycandra liefern die beste Gelegenheit, die jüngsten Stadien der Nadelbildung zu untersuchen, da der abgeplattete und nach verschiedenen Richtungen ausgebreitete Schwammkörper verhältnissmässig am durchsichtigsten erscheint. Man sieht dann im Innern einiger Elemente des Zellenhaufens noch ganz kleine, dem Durchmesser der Zelle gleich lange Nadeln (Fig. 14, 15 s); daneben findet man freilich auch ausserhalb des Zellenprotoplasma, zum Theil im Zwischenraume zwischen dem Epithel und dem inneren Zellenhaufen liegende Nadeln, welche sich aber meistens durch bedeutendere Länge unterscheiden (Fig. 14, 15 p). Ich kann somit der Ansicht F. E. SCHULZE's nicht beistimmen, wenn er die Nadeln im Innern der von den Ectodermzellen »producirten Grundsubstanz oder Zwischensubstanz« entstehen lässt (l. c. p. 271). Ausser den eben angeführten Beobachtungen kann ich gegen diese Anschauungsweise noch folgende Gründe anführen. Erstens sind die kleinsten von F. E. SCHULZE abgebildeten Kalkspicula bereits viel zu gross (sie gleichen ungefähr einer Summe von drei Zellen des Innenhaufens, wie man es auf der Fig. 10, Taf. XIX a. a. O. sieht) im Verhältniss zu den jüngsten von mir beobachteten Nadeln, um für die ersten Entwicklungsstadien gehalten zu werden. Ausserdem aber widerspricht die Annahme des Entstehens von Skeletgebilden in einer Zwischensubstanz, welche von Zellen ausgeschieden wird und nicht aus Protoplasma besteht (wie es durch die Osmium- und Picrocarminpräparate bewiesen werden kann) der thatsächlich gewonnenen Ansicht, dass die Schwammnadeln im Innern von Zellen ihren Ursprung nehmen. Ich erinnere nur an die bekannte Darstellung der Nadelbildung bei Spon-

gilla von LIEBERKÜHN und an die oben gemachten Bemerkungen über denselben Vorgang bei *Ascetta primordialis* und *blanca*.

Wir können somit annehmen, dass die Kalknadeln nicht in der leblosen Zwischensubstanz, sondern im Zellenprotoplasma selbst entstehen. Es fragt sich nun, welcher von den drei Schichten diese Mutterzellen gehören mögen? Wenn man die vorher beschriebenen Stadien mit abnorm verfrühter Bildung des Mesoderms und namentlich der Stabnadeln zu Rathe zieht, so kann man nur zum Schlusse kommen, dass die Skelettheile, entsprechend dem Verhalten bei *Ascetta* und anderen Schwämmen, im Innern des Mesoderms entstehen. Der Mangel jeglicher Beobachtungen über die Bildungsweise dieser Schicht bei F. E. SCHULZE hat meiner Meinung nach einen grossen Einfluss auf seine Auffassung der Skelettbildung geübt.

Da die weiteren Stadien der festsitzenden *Sycandra* mit einer geräumigen von einer zusammenhängenden Schicht Geisselepithelzellen ausgekleideten Innenhöhle bereits besser bekannt sind, so kann ich die Beschreibung derselben unterdrücken, zumal ich noch nicht ins Klare über die Entstehung des Plattenepithels im Gastralraume gekommen bin.

Die von mir beobachteten Entwicklungsstadien bei *Leucandra aspera* zeigen in jeder Beziehung die grösste Aehnlichkeit mit *Sycandra*. Die Flimmerlarve ist eine ebensolche Amphiblastula (Taf. XXI, Fig. 17, 18), welche sich nur durch ganz untergeordnete Merkmale, z. B. durch grösseren Körnchenreichthum in der peripherischen Schicht der Geisselepithelzellen und dergl. unterscheidet. Aber auch unter einzelnen Exemplaren findet man nicht geringere individuelle Unterschiede. So besitzt die auf der Fig. 17 abgebildete Larve eine ganz von Geisselzellen umgebene Centralhöhle, während die auf der Fig. 18 dargestellte Amphiblastula eine solche Höhle zwischen den geisseltragenden und geissellosen Zellen aufweist.

Von weiteren Stadien habe ich sowohl die *Gastrula* als auch bereits das mundlose Kugelstadium beobachtet, wobei sich die bekannten Verhältnisse der *Sycandra* buchstäblich wiederholen. Die Einstülpung des vorderen Larvenabschnittes lässt sich auch hier auf das Entschiedenste beweisen. — Die Uebereinstimmung mit *Sycandra* in früheren Stadien wird durch die von KELLER (l. c. p. 34, Taf. II, Fig. 12) beobachtete *Pseudogastrula* angedeutet. — Nach den Angaben dieses Forschers¹⁾ sowie jenen von BARROIS wird wohl auch die Entwicklung von *Ascandra* auf ähnliche Weise verlaufen. Wenn dies sich durch unmittelbare Beobachtung bestätigen sollte, so würde das nur zeigen, dass zwischen

1) Man vergl. auch dessen Aufsatz in dieser Zeitschrift Bd. XXX. p. 363.

der letztgenannten Gattung *Leucandra* und *Sycandra* eine nähere Verwandtschaft als zwischen *Ascandra* und *Ascetta* besteht.

Aus dem Gesagten ergibt sich die Schlussfolgerung, dass unter den, auf ihre Entwicklung näher untersuchten Kalkschwämmen, zwei Typen vorkommen, von welchen der erste durch *Ascetta*, der zweite durch drei andere Gattungen (*Sycandra*, *Leucandra*, *Ascandra*) repräsentirt werden. Auf welche Weise diese Typen vermittelt werden, und ob gegenwärtig zwischen ihnen Uebergänge vorkommen, wird erst die weitere Beobachtung an solchen Kalkschwämmen, über welche wir noch ganz im Dunkeln sind, lehren. Nach den Abbildungen von HAECKEL (Kalkschwämme. Atlas. Taf. XIII, Fig. 5, 6; Taf. XXX, Fig. 8, 9; Taf. XLIV, Fig. 14, 15) zu urtheilen, kann man als Vermuthung aussprechen, dass *Asculmis* und *Leuculmis* in ihrer Entwicklung sowohl unter sich, als mit *Ascetta* die meiste Aehnlichkeit aufweisen, während *Sycyssa* zum *Sycandratypus* die meisten Beziehungen hat.

IV. Ueber die Nahrungsaufnahme bei Spongien.

Vor mehr als zwanzig Jahren hat LIEBERKÜHN¹⁾ eine Reihe ausgezeichneter Untersuchungen über die Aufnahme von Carminkörnchen und anderen festen Theilen durch die *Spongilla* mitgetheilt; in der letzten Zeit hat man aber die von ihm erlangten Resultate fast ganz ausser Acht gelassen. Nur HAECKEL hat den von LIEBERKÜHN erörterten Fragen einige Aufmerksamkeit geschenkt, ist aber zu ganz anderen Schlussfolgerungen als der letztgenannte Forscher gekommen. Da, wo er in seiner Monographie (Bd. I. p. 372) die Frage über die Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung berührte, kam HAECKEL zum folgenden Resultate: »Die Geisselzellen des Entoderms — sagt er — scheinen die einzigen Organe der Verdauung, der Aufnahme, Assimilation und Resorption der Nahrungsmittel zu sein. Ob ausserdem auch das Syncytium des Exoderms im Stande ist, Nahrung aufzunehmen, erscheint sehr zweifelhaft und ist mir nicht glaublich«. Und weiter (p. 374): »Das Syncytium des Exoderm ist wahrscheinlich bei der Verdauung und Assimilation der Nahrungsstoffe direct gar nicht betheilig, und erhält sein Nahrungsmaterial durch die Geisselzellen nur in bereits assimilirter Form zugeführt. Allerdings können bei Fütterungsversuchen mit Pigmentkörnern solche auch in die Sarcodine des Syncytium eindringen, entweder von der dermalen oder von der gastraln und canalen Fläche aus. . . . Indessen scheinen diese fremden Körper meistens durch äussere Gewalt mechanisch in das Syncytium hinein gedrängt zu sein«. Man sieht aus dieser Darstellung,

1) MÜLLER'S Archiv 1857. p. 385 u. f.

dass die Annahmen HAECKEL's auf keinen thatsächlichen Befunden beruhen und nur auf Grund seiner theoretischen Ansichten über die Natur der Spongien ausgesprochen wurden. Wie ich aber diese Ansichten nicht theilen kann, so bin ich auch ausser Stande, den Einwendungen von HAECKEL gegen LIEBERKÜHN beizustimmen, und stelle mich auf Grund eigener Untersuchungen durchaus an die Seite des letztgenannten Forschers.

Ich gehe nun zur Darstellung dieser Untersuchungen über, wobei ich mit *Halisarca*, als mit einem der niedersten Schwämme, anfangen. — Wenn man Stücke eines solchen Schwammes (ich habe *H. Dujardinii* und *pontica* untersucht) unter dem Mikroskop genauer durchmustert, so findet man sowohl im Innern der Entodermzellen als auch in den durchsichtigen Mesodermelementen verschiedene fremde Körper, wie z. B. Chlorophyll und Diatomeenfarbstoff, Sandkörnchen, stäbchenförmige Körper und dergl. Oft sind derartige Gegenstände nur an einigen Körperstellen der *Halisarca* concentrirt, während man sie an anderen, durchsichtiger aussehenden Stellen vergeblich suchen wird. Will man das auf solche Weise gewonnene Resultat experimentell controliren, so braucht man nur in das Schwämme enthaltende Wasser etwas Carmin- oder Indigopulver zu werfen und dann nach einiger Zeit Stückchen von solchen Schwämmen zu untersuchen. Unter den Mesodermzellen wird man sogleich mehrere finden, welche mehr oder weniger Farbstoffkörnchen in sich aufgenommen haben (Taf. XXI, Fig. 4). Besonders viel Pigment enthalten gewöhnlich solche Zellenpackete, welche sich in der Umgebung der Sammelcanäle¹⁾ befinden. Zugleich findet man auch die Entodermzellen mit viel Farbstoffkörnchen angefüllt. Auf welche Weise die letzteren in die tiefer liegenden Mesodermelemente eindringen, lässt sich unmittelbar nicht feststellen; sehr wahrscheinlich ist mir aber, dass wenigstens ein Theil solcher Carminkörnchen haltender Zellen aus dem Entoderm ausgewandert ist. Dafür sprechen solche Bilder, wo man am inneren Rande der Canäle eine Menge Protoplasmaausläufer der Entodermzellen und ganz ausgetretene solche Zellen findet (Taf. XXI, Fig. 3 *en*). Einige Male nach einer zu starken Ueberfütterung der *Halisarca pontica* verschwanden deren Canäle vollständig, so dass der Gesamtkörper des Schwammes ausser dem Ectodermüberzuge, nur aus einer Masse carminhaltender amöboider Zellen zusammengesetzt erschien. Diese Thatsachen, welche jedenfalls einen innigen Zusammenhang zwischen Meso- und Entodermzellen beweisen, könnte man im ersten Augenblick als Hinweisung auf den Ursprung der gesammten durchsichtigen Mesodermzellen aus den Canälröhren deuten. Die Entwicklungsgeschichte lehrt

1) Man vergl. die Darstellung bei F. E. SCHULZE in dieser Zeitschrift Bd. XXVIII.

uns aber, dass dem nicht so ist, denn die Mesodermzellen bilden sich früher als das Canalsystem, welches letztere gerade aus dem Mesoderm entsteht.

Um die Nahrungsaufnahme bei den Kalkschwämmen zu beobachten, habe ich mich an *Ascetta primordialis*, wegen ihrer grossen Mesodermzellen gewendet. Es hat sich nun herausgestellt, dass auch bei diesem Schwamme die Carminkörnchen nicht nur ins Innere der Entoderm-, sondern auch in die Mesodermzellen übergehen. Einige der letzteren nehmen sogar grössere Körnchenhaufen auf, welche sich längere Zeit während der Bewegungsstadien der Zelle beobachten lassen (Taf. XXII, Fig. 8 *a*, *b*). Einmal, als ich eine solche Zelle fixirt hatte, bemerkte ich nach einiger Zeit, dass die Pigmentkörnchen durch eine spontan gebildete Oeffnung heraustraten (Fig. 8 *c* und *d*), während an der Stelle, wo früher der Pigmenthaufen lag, ein durchsichtiger freier Raum sich gebildet hatte. — In den leicht zu beobachtenden Ectodermzellen habe ich niemals fremde Körper finden können.

Unter den Kieselschwämmen ist *Spongilla* ein sehr günstiges Object zur Untersuchung der betreffenden Verhältnisse. In jedem Stück des so reich entwickelten Mesoderms findet man eine grosse Menge fremder Körper im Zellenprotoplasma eingebettet. Die Wimperkörnchen, resp. deren Zellen, bleiben dagegen für gewöhnlich leer. Wenn man aber frisch mit Carmin gefütterte Schwämme untersucht, so findet man sowohl die Entoderm- als die Mesodermzellen mit Pigmentkörnchen angefüllt. — Bei den marinen Silicispongien, von welchen ich *Reniera aquaeductus* und namentlich *Siphonochalina coriacea* O. S. untersuchte, findet man auch stets aufgenommene fremde Körper im Innern der Mesodermzellen liegend (Taf. XXII, Fig. 15 und 18). Es lässt sich auch sehr leicht Carmin in diese Zellen einführen, während die Elemente der Wimperkörnchen, auch bei der intensivsten Fütterung, vollkommen frei davon bleiben (Taf. XXII, Fig. 16 und 17). Es stellt sich also heraus, dass bei einigen Schwämmen die Rolle der Nahrungsaufnahme ausschliesslich von Mesodermelementen ausgeführt wird.

Obwohl es sich von selbst versteht, dass, wenn fremde Körper einmal ins Innere des Zellenprotoplasma aufgenommen worden sind, sie auch nach Möglichkeit aufgelöst, resp. verdaut werden, so war es mir doch sehr wünschenswerth den Vorgang selbst zu beobachten. Zu diesem Zwecke können die fertigen Schwämme nicht verwendet werden, weshalb ich als das beste Versuchsobject die jungen aus den Gemmulae entwickelten *Spongilla* (*lacustris* und *fluviatilis*) wählte. Diese Thiere können mit grosser Leichtigkeit gefüttert und während mehrerer Tage lebend beobachtet werden.

Es ist noch von LIEBERKÜHN (l. c. p. 388) bemerkt worden, dass die ins Innere des Spongillaparenchyms eingedrungenen Infusorien zerfallen, so dass von ihnen nichts übrig bleibt. Diesen Vorgang vergleicht LIEBERKÜHN mit demjenigen, welcher bei der Verdauung eines Infusoriums durch Actinophrys stattfindet. Meine Beobachtungen stimmen mit diesen Angaben vollkommen überein. So habe ich gesehen, dass eine in den jungen Spongillenkörper aufgenommene lebende Oxytricha im Laufe einer Viertelstunde sich auflöste, wobei die in ihrem Innern gelegenen Nahrungsstoffe, wie Chlorophyllkörner u. A. bald von den Mesodermzellen verschluckt waren. Ebenso schnell beobachtete ich das Zerfallen von Glaucoma und Actinophrys sol, welche in das Mesoderm des Schwammes gelangten. Nicht selten dauert dieser Process mehrere Stunden fort. So hat ihn LIEBERKÜHN in zwei bis drei Stunden sich vollziehen sehen, was aber noch nicht das Maximum vorstellt. Ich habe zum Beispiel einen aufgenommenen Trachelius ovum binnen fünf bis sechs Stunden im Spongillaparenchym fortwährend beobachtet, ohne dass er vollständig aufgelöst wurde. In einem jungen Schwamme habe ich während mehrerer Tage eine grosse Anzahl aufgenommener Euglena (zu mehreren Arten gehörig) verfolgt, wobei ich bemerkte, dass nur deren Protoplasma aufgelöst wurde, während die Chlorophyllkörner unverdaut blieben und entweder in einem ganzen Haufen oder mehr oder weniger zerstreut neben einander lagen.

Aus dem Gesagten kann man wohl mit Sicherheit den Schluss ziehen, dass das sogen. Mesoderm, dessen Zellen im Stande sind Nahrungsstoffe aufzunehmen, auch zum Verdauen der letzteren mehr oder weniger befähigt ist.

V. Allgemeines.

Während man in den letzten Jahren hauptsächlich die Aufgabe verfolgte, den Schwammorganismus vom Gesichtspunkte des Coelenteratenbaues zu begreifen und dabei besonders die Aehnlichkeiten zwischen den Spongien und Coelenteraten betonte, schenkte man den Unterschieden dieser beiden Gruppen viel weniger Aufmerksamkeit. Es kann aber nicht bezweifelt werden, dass, trotz aller Analogien, die Spongien einen viel niederen Zweig der Metazoen als ihre nächsten Verwandten — die echten Coelenteraten — repräsentiren. So habe ich bei den letzteren noch nirgends eine parenchymatische Verdauungsweise (d. h. die Verdauung im Innern der Zellen, resp. das Eindringen von Nahrungsstoffen in dieselben) bemerkt, obwohl ich in dieser Beziehung verschiedene Repräsentanten geprüft habe. Unter allen von mir untersuchten Wirbellosen überhaupt habe ich (abgesehen von Protozoen) eine ähnliche

Verdauungsweise nur bei den Turbellarien, d. h. bei den niedersten Würmern gefunden.

Zu betonen ist noch, dass bei den Spongien die Verdauung nicht allein von den Zellen der Innencanäle, sondern auch von den Elementen des Körperparenchyms besorgt wird, was schon an und für sich auf die nahe Verwandtschaft der bezüglichen Gewebsschichten hindeutet. Die oben mitgetheilten Beobachtungen über den Uebergang der Canalzellen von *Halisarca* in Mesodermelemente und das ganze Auflösen der Canäle in die letzteren können als weitere Beweise für die Zusammengehörigkeit der beiden Schichten bei den Spongien gelten. Dafür sprechen auch andere Beispiele des Ueberganges von Geisselzellen des Entoderms in die amöboiden Elemente, welche für das sogen. Mesoderm charakteristisch sind. Ich erinnere nur an die für die Kalkschwämme angegebenen Verhältnisse (man vergl. oben p. 362); zu dem Gesagten kann ich noch folgende Thatsachen hinzufügen. Die Exemplare der *Halisarca pontica*, welche ich im März in Odessa untersuchte, unterschieden sich durch Mangel an Canälen, obwohl sie in jeder anderen Beziehung vollkommen normal ausgebildet waren. Sie besaßen ein Ectoderm (welches durch Höllesteinlösung deutlich hervortrat) und ein mächtig entwickeltes inneres Parenchym, dessen Zellen eine gehörige Menge Nahrung enthielten. **LIEBERKÜHN**¹⁾ hat bereits Aehnliches bei *Spongilla* gefunden. Er sagt, dass er bei dem Süßwasserschwamme im Winter keine Wimperkörnchen, sondern nur amöboide Zellen wahrgenommen hatte; die Wimperkörnchen kamen erst im Frühjahr zum Vorschein. Diese Angabe kann ich vollkommen bestätigen. Die *Spongilla*-exemplare, welche ich im October und November aus dem Dniepr untersuchte, enthielten eine Menge Gemmulae und ein reich entwickeltes Parenchym, dessen Zellen grosse Massen von Nahrung beherbergten; von Wimperkörnchen war aber auch nicht die Spur zu finden, was mich anfangs sehr überraschte. Soviel ich urtheilen kann, verschwindet das Geissel-epithel des »Entoderms« nicht nur bei Eintritt einer niederen Temperatur, sondern auch überhaupt unter dem Einflusse ungünstiger Lebensbedingungen. **LIEBERKÜHN** hat bemerkt (a. a. O. p. 412), dass vor dem eintretenden Tode die jungen *Spongilla* einen Theil ihrer Nadeln abwerfen, während die Weichtheile sich in einen Haufen vereinigen. »Es kommt aber vor,« setzt er hinzu — »dass die Schwammzellen sich in der Mitte des Skelets zusammenlegen und noch Wochen lang so fortleben.« Ich habe selbst beobachtet, dass, bei erneuertem Wasserwechsel, die jungen *Spongilla*, welche vorher ihre Wimperkörnchen verloren und

1) MÜLLER'S Archiv 1856. p. 2.

sich in einen gemmulaartigen (obwohl hüllenlosen) Zustand verwandelt haben, sich von neuem erholen und neue Wimperapparate aus den Parenchymzellen bekommen.

Die beigebrachten Thatsachen zeigen uns, dass von allen Theilen des Spongienkörpers das innere Geisselepithel als der unbeständigste gelten muss. Wenn man auch noch nicht zur Annahme berechtigt ist, dass dieses »Entoderm« ein wirklich periodisches Gebilde, wie etwa die Geschlechtsproducte, darstellt, so kann man jedenfalls annehmen, dass die Zellen dieser Schicht, indem sie aus den geisseltragenden in amöboide übergehen, ihre charakteristische Eigenschaft einbüßen um die Merkmale der gewöhnlichen Parenchymzellen anzunehmen. — Die Entwicklungsgeschichte stimmt mit dieser Auffassung vollkommen überein. Wir haben im ersten Abschnitt der vorliegenden Arbeit gesehen, dass bei *Halisarca Dujardinii* und *pontica* erst das Mesoderm und dann aus ihm die Entodermzellen hervorgehen. Dasselbe gilt für *Reniera*, *Esperia* und viele andere Spongien. Bei *Aplysina sulfurea* besitzt nach F. E. SCHULZE¹⁾ das Mesoderm seine definitive Gestalt bereits bei der noch nicht ausgeschlüpften Larve, indem es aus verzweigten Zellen und einer homogenen Zwischensubstanz besteht. SCHULZE hält das für etwas ganz Besonderes, während der von ihm beobachtete Fall weiter nichts als eine stärkere Ausbildung der gewöhnlichen Verhältnisse darstellt. Wenn bei *Ascetta primordialis* die beiden inneren Schichten (Meso- und Entoderm) gleichzeitig erscheinen, so liefert uns die ähnliche Bildungsweise und das analoge Verhalten beider einen weiteren Beweis für ihre Zusammengehörigkeit. Bei *Ascetta blanca*, wo die Elemente des Mesoderms sich viel weniger von denen des Entoderms als bei der vorhergenannten Art unterscheiden, ist die Uebereinstimmung so gross, dass man auf Stadien, wo die Entodermzellen noch keine Geisseln tragen und in Form runder Zellen auftreten, beiderlei Schichten noch gar nicht auseinander halten kann. Das am meisten abweichende Verhalten zeigt uns *Sycandra* und die verwandte Gruppe (*Leucandra* und wahrscheinlich *Ascandra*), wo das Mesoderm, soviel man gegenwärtig urtheilen kann, sich in innigerer Beziehung zum Ectoderm befindet. Freilich muss auch beachtet werden, dass es bei diesen Schwämmen auch Stadien giebt, wo die geissellosen Entodermzellen durchaus mit den nadelbildenden Mesodermzellen übereinstimmen, sowie ferner, dass die Entwicklungsgeschichte dieser Gruppe uns viele caenogenetische Momente aufweist, wie es weiter unten gezeigt werden soll.

Wenn man auf der einen Seite vollkommen berechtigt ist, die drei

1) Diese Zeitschrift. Bd. XXX. p. 416. Taf. XXIV, Fig. 30.

im Spongienkörper nachgewiesenen Schichten mit den entsprechenden Gebilden anderer Thiere zu vergleichen, so muss man auf der anderen Seite beachten, dass bei den Schwämmen diese Schichten noch nicht den Grad der Selbständigkeit und Unabhängigkeit erlangt haben, welcher bei den höher stehenden Thieren so charakteristisch ist. Es ist so wenn man z. B. das Gastrovascularsystem der Coelenteraten mit den Eingeweiden der Echinodermen vergleicht. Man kann wohl annehmen, dass das zusammenhängende ein Ganzes bildende Gastrovascularsystem einer Summe aus Verdauungsorganen, Wassergefässen und Peritonealhöhle der Echinodermen entspricht, aber noch einen so niederen Zustand bildet, dass von diesen gesonderten Systemen bei den ersteren nicht die Rede sein kann. Wenn man also von drei Blättern oder Hauptschichten des Körpers bei den Spongien spricht, so muss man damit nicht die scharf abgesonderten Keimblätter der höheren Thiere, sondern die viel weniger fixirten, leicht in einander übergehenden (wenigstens was das Entoderm betrifft) Gebilde meinen.

Diese Ansicht stimmt nicht mit der von F. E. SCHULZE neulich ausgesprochenen ¹⁾ überein, indem er den Spongien »nur zwei Keimblätter, Ectoderm und Entoderm«, zuschreibt. Er stützt sich auf die Thatsache, dass »die fragliche, beim ausgebildeten Schwamme zu findende Bindegewebslage jedenfalls nicht als ein besonderes Keimblatt auftritt«. Dieser Angabe widerspricht erstens die oben mehrfach erörterte Thatsache der Mesodermbildung bei *Halisarca* und vielen anderen Schwämmen und zweitens die für viele verschiedene Metazoengruppen geltende Regel, nach welcher das Mesoderm später als beide anderen Keimblätter entsteht. Wenn F. E. SCHULZE nur dann von einem Mesoderm reden will, wenn sich die entsprechende Schicht als »eine nach beiden Seiten abgegrenzte Zellenlage schon früh, d. h. vor der Entwicklung der Gewebe und Organe, also gleichsam schon am Keime als ein besonderes Keimblatt anlegt«, so muss er auch das Mesoderm bei den Echinodermen, vielen Würmern, *Amphioxus* und vielen anderen Thieren, bei welchen der Primitivdarm früher als die Mesodermanlage auftritt, läugnen. Ich glaube vielmehr, dass die Spongien sich gerade dadurch besonders auszeichnen, dass bei ihnen das Mesoderm verhältnissmässig sehr früh erscheint, so dass es bei vielen Repräsentanten als Matrix des sich später bildenden Entoderms fungirt. Wenn man von einer Zweiblättrigkeit der Spongien sprechen wollte, so könnte es meiner Meinung nach in einem ganz anderen Sinne geschehen. Auf die Thatsache sich stützend, dass bei ihnen die beiden inneren Schichten nicht streng von einander getrennt sind und sowohl morphologisch als auch functionell (Verdauungs-

1) Diese Zeitschrift. Bd. XXXI. p. 289 u. f.

thätigkeit) miteinander zusammenfallen, könnte man als primäre Keimblätter nur die äussere Epidermis und die so zu sagen neutrale parenchymatische Innenschicht bezeichnen, aus welcher letzteren dann die definitiven Meso- und Entodermisichten, als secundäre Bildungen, hervorgingen. Eine ähnliche Ansicht ist auch bereits von BARROIS (l. c. p. 78) ausgesprochen worden, indem er sagt: »Le mode général de développement, ou cycle primitif« »me semble être une masse compacte, composée de deux feuilletts superposés, l'exterieur représentant l'exoderme, l'interieur, représentant la réunion des feuilletts interne et moyen« (l. c. p. 78).

Die weitere Differenzirung dieses inneren Blattes in zwei besondere Schichten bildet nur einen ersten Schritt in der Richtung, welche von anderen, höher stehenden Thierformen weiter und bestimmter verfolgt wird. Ebenso wie bei den Schwämmen sich noch keine fixirte Mundöffnung gebildet hat, fehlt ihnen auch ein abgesondertes der Nahrungsaufnahme gewidmetes Organsystem. Es muss hier besonders hervorgehoben werden, dass das Mesoderm der Schwämme keineswegs mit der »skeletbildenden Binde substanzschicht« zu identificiren ist, wie es F. E. SCHULZE thut, sondern dass dasselbe ausserdem noch die Geschlechtsproducte sammt Endothel und die nahrungsaufnehmenden Zellen enthält und dazu noch die Fähigkeit besitzt, das Geisselepithel des Entoderms zu erzeugen.

Um sich ein Urtheil über die allgemeinen morphologischen Verhältnisse des Spongienkörpers zu bilden, ist es sehr wichtig die Frage nach der Bedeutung einzelner Entwicklungserscheinungen zu discutiren. F. E. SCHULZE ist meiner Meinung nach dadurch verleitet worden, dass er die bei der Metamorphose von *Sycandra* constatirten Thatsachen ohne Weiteres verallgemeinert und zu einem Gesamtbilde verwerthet hat. So sagt er: »Dieselben (d. h. allgemein die Spongien) entstehen aus den polar gegenüberstehenden Theilen einer einschichtigen Zellenblase, Blastula, und bilden, indem sich das eine Keimblatt gegen das andere einstülpt und unter Verengerung der Invaginationsöffnung an dessen Innenseite dicht anlegt, eine zweiblättrige sackförmige Larve, eine wahre Gastrula« (l. c. p. 289). *Sycandra*, welche dieser Verallgemeinerung zu Grunde gelegt worden ist, ist aber gewiss nicht als eine der niedersten und primitivsten Spongien zu betrachten. Abgesehen von dem zusammengesetzten Höhlensystem, zeichnet sich dieser Kalkschwamm noch durch die mannichfaltigste Ausbildung der Nadelformen aus. In dieser letzteren Beziehung bekundet sich auch die höhere Stellung der *Ascandra* unter den *Asconen*, einer Gattung, welche wahrscheinlicher Weise sich ebenso wie *Sycandra* entwickelt. Es wird wohl kaum in Zweifel

gezogen werden, dass unter den Calcispongien die Gattungen mit einem einfachen Röhrensystem und nur einer Art von Nadeln als der Urform am nächsten stehend angesehen werden müssen. Es kann fraglich sein, ob man diese Stellung der Gattung *Ascetta*, wie es HAECKEL thut, oder einer der beiden anderen Asconengattungen mit einfachen Nadeln (*Ascilla* oder *Ascyssa*) zuschreiben muss; aber jedenfalls wird man annehmen müssen, dass wir in der Entwicklung von *Ascetta* viel eher nach primitiven (palinogenetischen) Erscheinungen als bei *Sycandra* suchen dürfen. Und *Ascetta* zeichnet sich gerade sowohl durch Mangel eines Gastrulastadiums als durch die Ausbildung einer Parenchymenschicht, welche bei *A. primordialis* aus zweierlei Elementen zusammengesetzt erscheint, aus. Es ist in hohem Grade wichtig, dass auch die früheren Embryonalstadien bei *Ascetta* augenscheinlich auf einer primitiveren Stufe als bei *Sycandra* stehen. So ist die Blastula der erstgenannten Gattung aus ganz gleichartigen Zellen gebildet, während sich bei *Sycandra* sehr frühe die körnchenreichen Elemente absondern. Es muss ferner hervorgehoben werden, dass die Entwicklungsvorgänge bei *Ascetta* sich eng an *Hali-sarca*, als einen der niedersten Schwämme, sowohl wie an die meisten anderen Spongien anschliessen, welchen sämtlich ein Gastrulastadium fehlt. Neuerdings ist dies von GANIN¹⁾ für *Spongilla* constatirt worden. Der Angabe von HAECKEL²⁾, dass die so niedrig stehenden Physemarien eine Gastrula besitzen, kann einstweilen keine entscheidende Bedeutung zugeschrieben werden. Die Beschreibung ist bei HAECKEL so kurz gefasst und die Abbildungen in so hohem Grade schematisirt, dass man sie nichts weniger als überzeugend nennen kann. Dazu ist die Angabe einer aus 64 Zellen bestehenden soliden Morula an und für sich sehr unwahrscheinlich und die beigegebene Abbildung (Fig. 445), auf welche sich HAECKEL beruft, stellt das betreffende Stadium nicht im optischen Durchschnitte, sondern von der Oberfläche, also in einer Stellung, welche in dieser Frage gar nichts entscheiden kann, dar. Wenn man, trotz der wunderbar vollkommenen Uebereinstimmung zwischen der Gastrula von *Gastrophysema* und den entsprechenden Abbildungen der Larven bei *Monoxenia Darwinii*³⁾ und des *Olynthus*⁴⁾ und ungeachtet dessen,

1) Zoologischer Anzeiger. Nr. 9. p. 195—199.

2) Biologische Studien. II. 1877. p. 204, 205 und Taf. VIII.

3) Arabische Korallen. 1876. p. 42.

4) HAECKEL, *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Sechste Auflage 1875. Taf. XVI, Fig. 5 und 6. Es ist auffallend, dass auf diesen überaus schematischen Abbildungen HAECKEL die in seiner Monographie allen Kalkschwammgastrulae zugeschriebenen, die Mundöffnung umgebenden Kragenzellen weggelassen hat, wodurch allerdings eine grössere Uebereinstimmung mit den Archigastrulae von *Gastrophysema*, *Monoxenia* und anderen Thieren erlangt worden ist.

dass die Planogastrula bei *Ascetta* sich als unrichtig erwiesen hat, dennoch die Naturtreue der Abbildungen HÄECKEL's festhalten will, so muss man sich nur daran erinnern, wie oft verschiedene inwendig hohle Stadien, wie Blastula und Planula, zufällig Faltungen an ihrer Oberfläche bekommen, welche mitunter auffallend an eine Gastrula erinnern. Wenn man ein Uhrgläschen mit den Planula von *Ascetta* auf ein Paar Stunden unbedeckt lässt, wobei das Seewasser salzreicher wird, so bekommt man sofort eine ganze Reihe künstlicher Invaginationsstadien, aus welchen man sowohl die Gastrula als auch Blastula invaginata leicht construiren kann. Eine ähnliche Bildung hat auch F. E. SCHULZE bei *Halisarca lobularis* gesehen, wie es ein durchschnittener Embryo aus der Fig. 20 (Taf. IV) seiner Abhandlung deutlich darstellt. Es wäre ausserordentlich interessant, die Physemarien sowohl in anatomischer als auch in entwicklungsgeschichtlicher Beziehung genauer zu untersuchen, da es bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse unmöglich ist, sich ein Urtheil über diese Thiergruppe zu bilden.

Für die Anschauungsweise, welche ich hier vertheidige, können noch Thatsachen aus dem Bereiche der echten Coelenteraten beigebracht werden. Ebenso wie bei den Spongien, entwickeln sich auch bei jenen die niederen Formen ohne ein Gastrulastadium zu durchlaufen, während bei den höheren Coelenteraten ein solches bereits vorhanden ist. Der *Ascetta* und *Halisarca* entsprechend, besitzen *Eucope* (nach KOWALEVSKY), *Thiura*, *Geryonopsis*, *Zygodactyla* u. A. ebenfalls eine Blastula, aus deren Zellen sich auf ganz ähnliche Weise ein compacter Haufen Parenchymzellen bildet, welcher später das epithelartige Entoderm erzeugt. Und wie bei *Reniera*, *Esperia* und verschiedenen anderen Schwämmen der Keim sich zu einer Morula gestaltet, welche sich dann in zwei Blätter (Ectoderm und Parenchym) spaltet, so findet ein ganz analoges Verhalten auch bei *Eudendrium*, *Cordylophora*, *Sertularia*, *Polyxenia* und *Aeginopsis* statt. Auch die Siphonophoren schliessen sich diesem Entwicklungsmodus an. Eine Gastrula erscheint erst bei den höher stehenden Formen, wie *Acalephen*, *Actinien*, einigen Polypen, vielleicht auch *Ctenophoren*. Man braucht nur einen Blick über diese Thatsachen zu werfen, um sich zu überzeugen, dass die Gastrula den niederen Coelenteraten und niederen Spongien, also gerade den dem Primitivzustande am nächsten stehenden Repräsentanten, vollkommen fremd ist. Es ist ein Irrthum, wenn HÄECKEL angiebt, dass die Archigastrula »bei verschiedenen Hydroiden von GEGENBAUR, AGASSIZ, ALLMAN, HINCKS, KOWALEVSKY u. A. beobachtet worden ist« (Biol. St. II. p. 112). So hat z. B. KOWALEVSKY von Hydroiden nur *Eucope* untersucht, welche aber nicht die Spur eines Gastrulastadiums zeigt. Die ausgedehnten Beobachtungen

von ALLMAN¹⁾ haben uns nicht ein einziges Beispiel von Gastrula bei Hydroiden aufgedeckt, und seine sämtlichen Angaben sprechen für die Delamination. — Ebenso unrichtig ist die Aeusserung HAECKEL'S, als ob KOWALEVSKY »unter den Corallen sie (die Archigastrula) bei Actinia, Caryophyllia, Gorgonia und Cereanthus gesehen« hat. Bei Gorgonia hat er eine doppelschichtige Larve mit einer geschlossenen Centralhöhle beschrieben, so dass sie noch als Planogastrula, gewiss aber nicht als Archigastrula bezeichnet werden könnte. Auf der anderen Seite giebt uns KOWALEVSKY eine ausführlichere Untersuchung der Entwicklungserscheinungen von *Alcyonium digitatum*, bei welchem keine Gastrula existirt. Auch bei *Astraea* lässt sich eher eine Delamination als eine Invagination vermuthen.

Der Parallelismus in den Vorgängen der Entodermbildung bei Spongien und Coelenteraten, namentlich das Auftreten der Gastrula bei den höher stehenden Formen deutet auf diese Larvenform als auf eine secundäre Erscheinung. Damit stimmen sowohl die bei den Kalkschwämmen gefundenen Pseudogastrulae (F. E. SCHULZE), als auch die Thatsache, dass bei nahe verwandten Thieren ganz verschiedene (in topographischer Beziehung), d. h. orale und anale Gastrulae vorkommen. Eine Pseudogastrula kommt sogar im Pflanzenreiche, nämlich bei der Bildung der Tochterblasen von *Volvox globator* vor.

Wenn HAECKEL die Gastrula invaginata für eine primäre Larvenform und die mundlose Hydroidlarve für eine secundäre, caenogenetisch abgeänderte erklärt, so bleibt bei ihm diese Annahme etwas ganz Willkürliches und Unbegründetes. Die Leichtigkeit, mit welcher man die beiden Arten der Entodermbildung aufeinander zurückführen kann, spricht sowohl für die HAECKEL'sche als auch für die entgegengesetzte Annahme, nach welcher die Gastrula eine caenogenetische, aus der primitiveren Parenchymella (Planula mit einer inneren Parenchymschicht) entstandene Larvenform darstellt. Für die scharfe Aeusserung HAECKEL'S: »Ich

1) In seiner Monographie (A Monograph of the Gymnoblasic or Tubularian Hydroids. Part. I. 1874. Ray Soc. p. 87) dient die Embryologie von *Laomedea flexuosa* als Typus der Entwicklungsweise der Hydroiden und diese Art zeigt deutlich eine Delamination, wie es auch aus folgenden Worten des Verfassers hervorgeht: »When the vitellus has thus become broken up into a great number of minute spheres, it is evident that the most superficial of these spheres have arranged themselves into a distinct stratum, consisting of a single layer of spheres and completely enveloping the more internal parts«. — Auch L. AGASSIZ wird von HAECKEL unrichtig citirt, da in dem betreffenden Bande der bekannten Contributions (IV) auch nicht eine einzige Archigastrula von Hydroiden beschrieben worden ist. Uebrigens sind diese Untersuchungen überhaupt in unserer Frage nicht entscheidend genug.

selbst bin gegenwärtig ganz überzeugt, dass auch diejenigen Gastrulaformen, welche heute wirklich ontogenetisch durch Delamination oder Abspaltung sich bilden, ursprünglich (phylogenetisch) durch Invagination entstanden sind«, wird auch nicht ein einziger Beweisgrund beigebracht. Die von mir angeführten Thatsachen (das Fehlen einer Gastrula bei niederen Spongien und Coelenteraten, resp. das Auftreten derselben bei den notorisch höheren Formen, die Nichthomologie verschiedener Gastrulae und das Vorhandensein von Pseudogastrulae) sprechen vielmehr dafür, dass die Gastrula ihre Bedeutung als eine secundäre Larvenform besitzt.

Wenn man die gewonnenen morphologischen Ergebnisse als Leitfaden für die Aufstellung von Hypothesen benutzen will, um Bahnen für neue Forschungen zu öffnen, so wird man aus den von mir zusammengestellten Daten sich etwa folgendes Bild entwerfen.

Einen niedersten freilebenden Zustand sowohl bei Spongien als auch bei Hydroiden bildet eine mit Flimmerhaaren versehene Blastula, deren Körper aus einer einzigen Schicht gleichartiger Elemente zusammengesetzt erscheint. Dieses Stadium entspricht solchen Geschöpfen, wie Volvocineen und Monadencolonien, deren einzelne Elemente vollkommen unter einander gleich sind. Den ersten Schritt zu einer weiteren Differenzierung zeigt uns Volvox, dessen einzelne Zellen (so habe ich wenigstens bei *V. globator* wiederholt beobachtet) aus der Oberfläche in die Tiefe eindringen, wobei sie ihre Geissel verlieren und eine kugelförmige Gestalt annehmen. Solche Zellen fangen an sich bald zu vermehren um eine neue Colonie zu liefern. Aehnlich ist der Vorgang der Parenchymbildung bei *Ascetta* (und vielen Hydroiden), welcher auf der Einwanderung einzelner Blastulazellen in die Centralhöhle beruht. Es wäre meiner Meinung nach zeitgemäss, nach solchen niederen Wesen zu suchen, wo die Nährzellen etwa nach der Nahrungsaufnahme ihre gewöhnliche Stätte verliessen, um aus der äusseren Oberfläche der »Colonie« in deren Innenhöhle einzudringen. Auf die Möglichkeit eines solchen Verhaltens deutet unter anderem auch die von HAECKEL betonte Verwandlung der übersättigten Geisselzellen in amöboide, sowie das Auswandern der Entodermzellen in das Parenchym bei *Halisarca*. Es würde dann Anlass gegeben zur Bildung eines besonderen, die Verdauung besorgenden inneren Parenchyms. Dass die Verdauung ursprünglich im Innern des Zelleninhaltes stattfand, bekunden uns heute die niedersten Metazoen, wie Spongien einerseits und Turbellarien anderseits¹⁾. Eine besondere Magenöhle müsste sich erst später unter Ansammlung grösserer

1) Man vergl. den Zoologischen Anzeiger. Jahrgang I. 1878. p. 387.

Massen Nahrungsstoffe differenziren, wie wir sie auch jetzt bei vielen Turbellarien mit einer parenchymatischen Verdauung vorfinden.

Wie ursprünglich (nach unserer Hypothese) die Nahrung auf vielen Punkten der Oberfläche von den Nährzellen eingenommen werden müsste, so könnte sie auch später, wie wir es gegenwärtig bei Spongien sehen, durch viele Oeffnungen in der Oberflächenschicht zum verdauenden Parenchym gelangen. Dieser Ansicht zufolge müsste man die fixirte einzige Mundöffnung ebenso wie eine Magenöhle als spätere Erwerbungen betrachten.

Der von mir entwickelte Gesichtspunkt lässt sich, soviel ich urtheilen kann, viel besser mit den gewonnenen Ergebnissen vereinigen, als die Gastraeatheorie von HAECKEL und die Planulatheorie von RAY LANKESTER. Ausser den oben erwähnten Gründen gegen die erstere kann ich noch die Unmöglichkeit einer phyletischen Stufe, welche dem Stadium der sogen. Blastula invaginata entsprechen würde, anführen. HAECKEL umgeht diese Frage, indem er die sogen. Planaea (als phyletische, der Blastula entsprechende Stufe) direct in die Gastraea übergehen lässt, was aber durchaus einen unnatürlichen Sprung voraussetzt. Zwischen der vollkommen darmlosen Planaea und der mit einem stark entwickelten Magen versehenen Gastraea müsste eine Uebergangsform vorhanden sein, und wenn man solche, der HAECKEL'schen Darstellung folgend, als eine der Archiblastula invaginata entsprechende Thierform annimmt (man vergl. die Abbildung bei HAECKEL in den Biol. St. II. Taf. VIII, Fig. 448), so muss man dabei ein selbständiges frei schwimmendes Wesen mit einer weiten offenen Magenöhle, in welcher keine Nahrung bleiben kann, voraussetzen.

Wenn ich einige von RAY LANKESTER¹⁾ angeführte Einwände gegen die Gastraeatheorie vollkommen theile, so kann ich mich doch nicht für seine Planaeatheorie aussprechen. Es folgt nach dieser Theorie, dass die Verdauungshöhle eine sehr frühzeitige Erwerbung bildet, welche bereits bei den dem Stadium Diblastula entsprechenden Stammformen ausgebildet war. Diese Höhle soll somit früher als die Mundöffnung und ein differenzirtes Entoderm entstanden sein. Bei der Aufstellung dieser Hypothese hat RAY LANKESTER offenbar ein zu starkes Gewicht auf die ontogenetischen Erscheinungen der Geryoniden gelegt, welche jedenfalls weniger primitiv als die entsprechenden Vorgänge bei niederen Schwämmen (namentlich Ascetta und Halisarca) und Hydroiden sind. Da die Planaeatheorie überhaupt die niedersten uns bekannten Meta-

1) Notes on the Embryology and Classification in Quart. Journ. of Micr. Science. October 1877. p. 399.

zoen unberücksichtigt lässt, kann man ihr auch keine durchgreifende Bedeutung zuschreiben.

Die angeführten theoretischen Bemerkungen dürfen nicht als eine begründete Theorie, sondern vielmehr als ein Programm zu einer Reihe von Untersuchungen gelten, welche vielleicht einmal zur Aufstellung einer solchen Anlass geben sollten.

Odessa, den 2/14. December 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX.

Halisarca Dujardinii.

Fig. 1. Ein Stück Mesoderm einer erwachsenen Halisarca Dujardinii. *a*, Rosettenzellen.

Fig. 2. Männliche Genitalien derselben. *A*, eine unreife, *B*, eine reife Samenkapsel, *ep*, äusserer Endothelüberzug (3 + 8 HARTNACK), *C*, Samenkörperchen (3 + 9 trocken von HARTNACK).

Fig. 3. Aus dem Mesoderm einer Halisarca Duj. *a*, eine Rosettenzelle, *b, b, b*, junge Eizellen, *c*, eine solche etwas älter, *d*, eine gewöhnliche Mesodermzelle (3 + 9 tr.).

Fig. 4. Eierstockseier derselben Schwammart. *A*, unter stärkerer Vergrösserung (3 + 8), *B*, unter 3 + 5.

Fig. 5 und 6. Zwei Stadien der Dotterzerklüftung (3 + 7).

Fig. 7. Ein weiteres Stadium mit eben angelegter Segmentationshöhle (3 + 7). Osmiumsäurepräparat.

Fig. 8. Ein Zerklüftungsstadium mit spaltförmiger Segmentationshöhle. Optischer Durchschnitt eines Osmiumpräparates (2 + 7).

Fig. 9. Dasselbe Ei von der Oberfläche gesehen.

Fig. 10. Das Stadium mit den ersten Rosettenzellen (*a*). Durchschnitt eines in Chromsäure gehärteten Embryos. Indigocarminfärbung (3 + 7).

Fig. 10 *A*. Ein Stück eines ähnlichen Stadiums mit feinkörnigen Mesodermzellen (*b*).

Fig. 11. Das weitere von Rosettenzellen angefüllte Entwicklungsstadium. Durchschnitt. Chroms. Indigoc. (3 + 7).

Fig. 12. Eine ausgeschlüpfte Larve (3 + 5).

Fig. 13. *A*, Geisselzellen derselben, *B*, Geisselzellen aus dem Hinterende, *C*, Rosettenzellen. Osmiumsäure (3 + 9 tr.).

Fig. 14. Eine in Verwandlung begriffene Larve. *a*, Rosettenzellen des Innenkörpers (3 + 5).

Fig. 14 *A*. Einige Zellen derselben, aus einem in Osmiumsäure zerzupften Präparate (3 + 9).

Fig. 15. Ein Randstück einer verwandelten Larve nach einem lebenden Präparate. *a*, Rosettenzellen (3 + 9).

Fig. 16. Ein weiteres Stadium der Metamorphose (3 + 5).

Fig. 16 A. Einige Ectodermzellencontouren eines solchen Schwammes. Einprocentige Höllensteinlösung (3 + 9).

Fig. 16 B. Einzelne Mesodermzelle des in Fig. 15 abgebildeten Exemplares. *a*, Rosettenzellen, *b*, feinkörnige Mesodermzellen. Osmiumpräparat (3 + 9).

Fig. 17. Ein Randstück eines lebenden metamorphosirten Schwammes (3 + 7).

Fig. 18. Durchschnitt einer verwandelten Halisarca mit Entodermröhren. Chromsäure. Indigoc. (3 + 5).

Fig. 19. Ein Stück eines anderen Durchschnittes desselben Schwammes (3 + 9).

Tafel XXI.

Fig. 1. Eine junge Halisarca mit Entodermröhren im Innern. Nach dem Leben gezeichnet (3 + 5).

Fig. 2. Ein Stück eines ähnlichen Stadiums mit den Contouren der Ectodermzellen. Höllensteinl. (3 + 5).

Fig. 2 A. Das Ectoderm eines solchen Schwammes im opt. Durchschnitt. Osmiumpräparat (3 + 9).

Fig. 2 B. Einzelne Ectodermelemente desselben Schwammes. Osmiumpräparat (3 + 9).

Fig. 2 C. Zellen aus dem Innenkörper desselben. *a*, Entodermzellen, *b*, feinkörnige Mesodermzellen, *c*, Mesodermelemente. Osmiumpräparat (3 + 9).

Fig. 3. Ein Stück aus der erwachsenen Halisarca Dujardinii. *en*, Entoderm.

Fig. 4. Ein Stück einer mit Carmin gefütterten Halisarca Dujardinii.

Fig. 5. Eine freischwimmende Sycandralarve von der Oberfläche gesehen (3 + 8).

Fig. 6. Dieselbe im optischen Längsschnitt. *c*, Spalthöhle im hinteren Körperende (3 + 8).

Fig. 7. Ein Gastrulastadium von Sycandra raphanus, im Profil. *m*, Mesodermanlage.

Fig. 8. Dieselbe Gastrula von oben gesehen. Beide Figuren nach einem mit Osmiumsäure gedämpften und dann mit Picrocarmin behandelten Präparate. Methode von PAUL MAYER in Neapel (3 + 8 bei ausgezogenem Tubus).

Fig. 9. Eine freischwimmende Sycandralarve mit zwei grossen Zellen in der Innenhöhle (3 + 8).

Fig. 10. Eine Larve desselben Schwammes mit einer geräumigen Innenhöhle (3 + 8).

Fig. 11. Eine andere Larve mit stark entwickelter Mesodermanlage (*m*). *ec*, Ectoderm (3 + 8).

Fig. 12. Eine Sycandralarve mit der in Einstülpung begriffenen Geisselepithelschicht (3 + 8).

Fig. 13. Eine Larve mit verfrühter Nadelbildung (3 + 8).

Fig. 14. Ein amöboides Stadium der metamorphosirten Sycandra. *s*, Nadeln in Zellen, *p*, freie Nadeln (3 + 8).

Fig. 15. Ein ähnliches Stadium mit eingezogenen Protoplasmaausläufern. *s*, Nadeln in Zellen (3 + 8).

Fig. 16. Ein etwas weiteres Stadium mit vielen tangential angeordneten Stabnadeln (3 + 8).

Fig. 17. Freischwimmende Larve von Leucandra aspera (3 + 8).

Fig. 18. Eine andere Larve desselben Schwammes (3 + 9).

Fig. 19. Eine metamorphosirte *Sycandra spec.?* (3 + 8).

Fig. 19 A. *a*, eine Ectodermzelle, *b*, vier Zellen des inneren Parenchyms.

Fig. 20. Der auf Fig. 19 abgebildete junge Schwamm. Opt. Durchschnitt.

Tafel XXII.

Fig. 1. Ein Stück Ectoderm aus einer lebenden *Ascetta clathrus* (3 + 8).

Fig. 2. Mesodermzellen (*m*) in Zusammenhang mit ihre Geißel eingezogen habenden Entodermzellen (*e*) desselben Schwammes (3 + 8).

Fig. 2 A. Eine isolirte Mesodermzelle (*M*) und zwei Entodermzellen (*E*) mit ausgezogenen Fortsätzen desselben Schwammes (3 + 8).

Fig. 3. Entodermelemente von *Ascetta primordialis*, wie sie bei dem lebenden Schwamme aussehen (3 + 7).

Fig. 4. Ein Stück aus der Oberfläche desselben Schwammes. *s*, skelethaltige Mesodermzellen. Höllesteinlösungspräparat (3 + 7).

Fig. 5. Das Mesoderm einer lebenden *Ascetta primordialis*. *a*, eine körnchenlose Zelle, *s*, skelethaltige Mesodermzellen (3 + 7).

Fig. 6. Ectodermepithel von *Leucandra aspera*. Essigsäurepräparat (3 + 8).

Fig. 7. Isolirte Ectodermzellen von *Ascetta primordialis*. Essigsäurepräparat (3 + 8).

Fig. 8. Mesodermzellen einer mit Carmin gefütterten *Ascetta primordialis*. *a*, *b*, zwei Zustände einer und derselben Zelle, *c*, *d*, eine andere Mesodermzelle, *s*, skelethaltige Zellen (3 + 8).

Fig. 9. Der Vorderkörper einer *Ascetta blanca*. *ep*, Ectodermzellen. Essigsäurepräparat (3 + 4).

Fig. 10. Ein Stück Körperwandung eines solchen Schwammes. Opt. Durchschnitt. Essigsäure und BEALE'sches Carmin (3 + 8).

Fig. 11. Ein Querschnitt durch das Ectoderm. Chromsäure und Indigocarm. (3 + 8).

Fig. 12. Mesodermzellen (*m*) von *Ascetta blanca*. *en*, ihre Geißel verloren habende Entodermzellen (3 + 8).

Fig. 13. Ein oberes Stück einer lebenden *Ascetta blanca*, um das Ectodermepithel (*ep*) zu demonstrieren (3 + 4).

Fig. 14. Kalknadeln von *Ascetta blanca*. *A* und *B*, aus der Mitte des Körpers, *C*, aus dem Stiele (3 + 8).

Fig. 15. Ein Stück aus dem Körper von *Siphonochalina coriacea* (3 + 8).

Fig. 16. Ein Stück aus einem mit Carmin gefütterten Exemplare derselben Art (3 + 8).

Fig. 17. Ein anderes Stück aus demselben Schwamme.

Fig. 18. Eine Mesodermzelle derselben Schwammart in vier nacheinander folgenden Bewegungszuständen (3 + 8).

Tafel XXIII.

Fig. 1—3. Zerklüftungsstadien von *Ascetta primordialis* (3 + 7).

Fig. 4. Eine Blastula derselben Art in ihrer Endothelkapsel (*ed*) (3 + 7).

Fig. 5. Eine aus dem Mutterkörper herauspräparirte Larve von *A. primordialis*. *m*, Mesodermzellen, *e*, Entodermzellen (3 + 7).

Fig. 6. Das Hinterende einer anderen Larve. *m*, eine in Bildung begriffene Mesodermzelle. Osmiumsäurepräparat (3 + 9).

Fig. 7. Ein Stück desselben von der Oberfläche betrachtet (3 + 9).

Fig. 8. *A*, ein Stück Ectoderm in Osmiumsäure zerzupft, *B*, ein solches in Chromsäure, *C*, eine keulenförmige Zelle, *D*, zwei Mesodermzellen, *E*, vier Entodermzellen. Osmiumsäurepräparat (3 + 9).

Fig. 9. Eine freischwimmende Larve mit weggelassenen Geisseln (3 + 7).

Fig. 10. Eine aus dem Mutterkörper herauspräparierte Larve (3 + 7).

Fig. 11. Eine ältere Larve von *Ascetta primordialis*. Osmiumsäurepräparat (3 + 7).

Fig. 12. Isolierte Zellen aus derselben Larve. *ec*, Ectodermzellen, *m*, Mesodermzelle, *en*, Entodermelemente (3 + 9).

Fig. 13. Eine metamorphosirte Larve (3 + 8).

Fig. 13 *A*. Zwei Ectodermzellen derselben (3 + 9).

Fig. 14. Ein etwas weiteres Verwandlungsstadium (3 + 8).

Fig. 14 *A*. Isolierte Mesodermzelle (*m*) und Entodermzellen desselben. Osmiumsäurepräparat (3 + 9).

Fig. 15. Das letzte von mir gesehene Stadium von *A. primordialis* (3 + 8).

Fig. 16. Ein mit Geisseln bedeckter Embryo von *Ascetta blanca*.

Fig. 17. Eine freischwimmende Planula desselben Schwammes. Osmiumsäurepräparat (3 + 8).

Fig. 17 *A*. Drei Ectodermzellen und zwei grosse Endzellen derselben. Osmiumsäurepräparat (3 + 9).

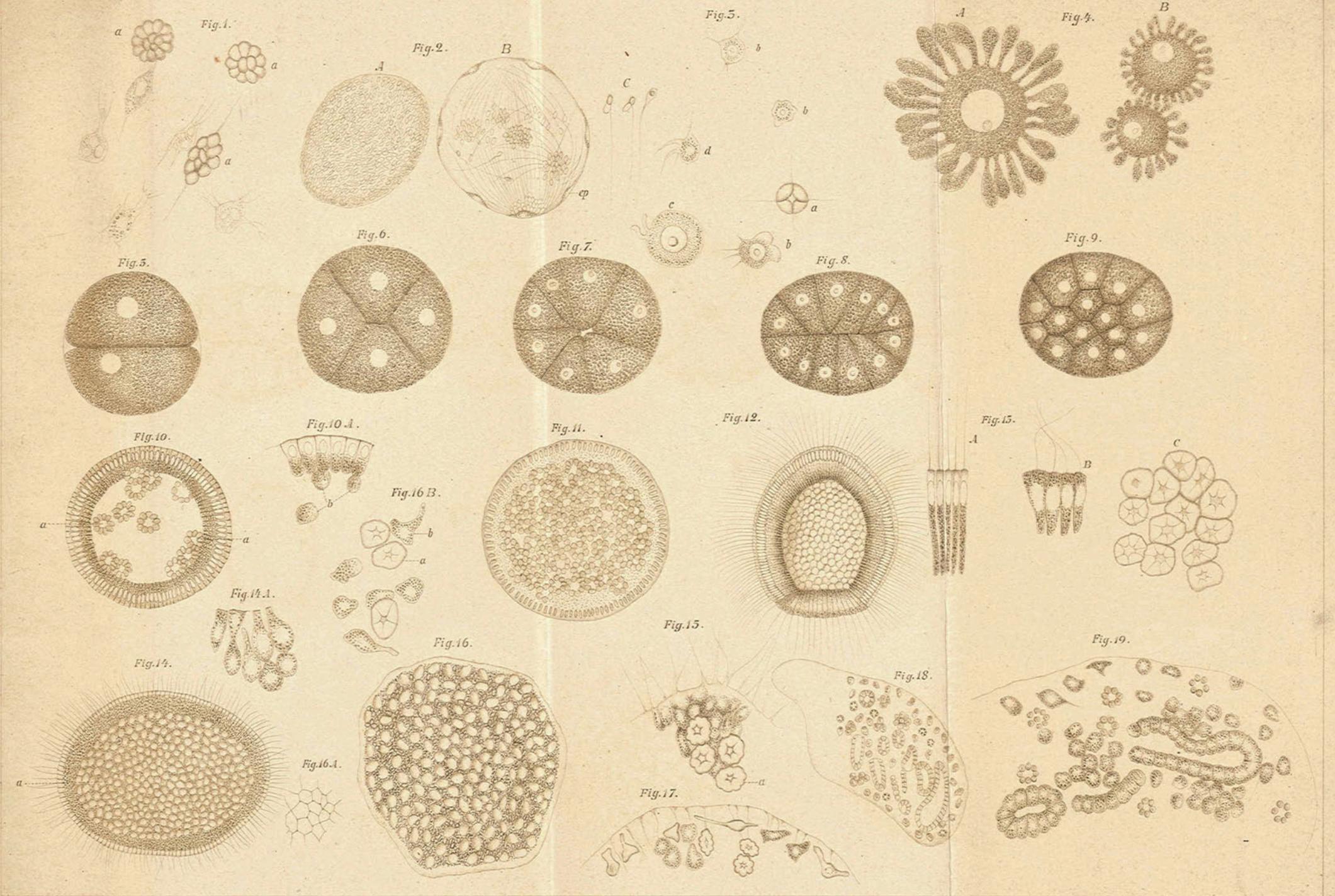
Fig. 18. Ein etwas weiteres Stadium (3 + 7).

Fig. 19. Eine freischwimmende Larve mit ausgefüllter Innenhöhle (3 + 8).

Fig. 20. Ein Verwandlungsstadium (3 + 7).

Fig. 20 *A*. Innere Zellen desselben unter längerer Einwirkung von Osmiumsäure (3 + 9).

Fig. 21. Eine junge auf einem Steine gefundene *Ascetta blanca* (3 + 7).



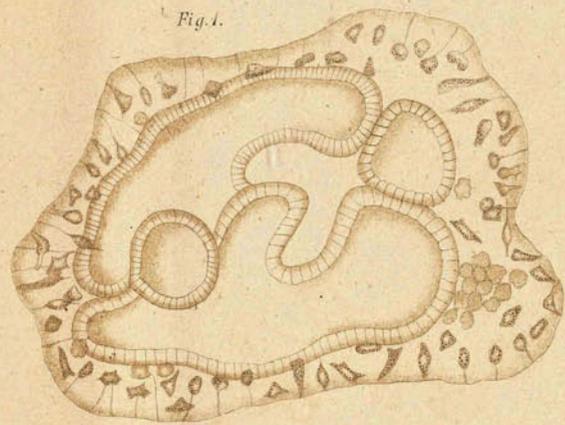


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 2 A.



Fig. 2 B.

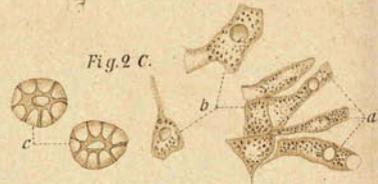


Fig. 2 C.



Fig. 5.

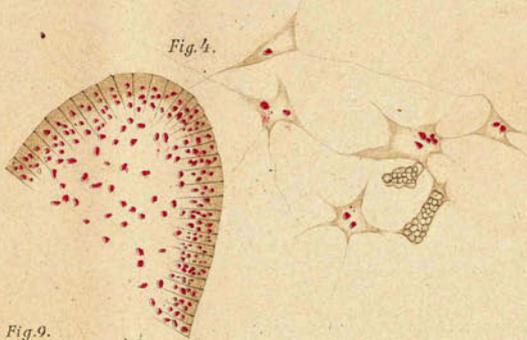


Fig. 4.

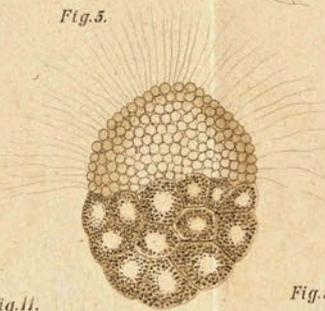


Fig. 5.

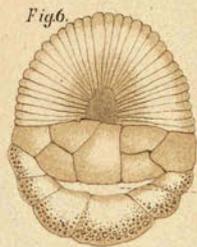


Fig. 6.

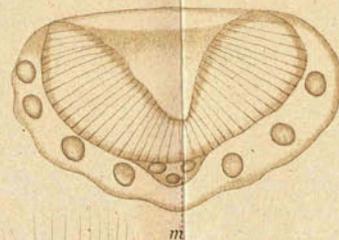


Fig. 7.

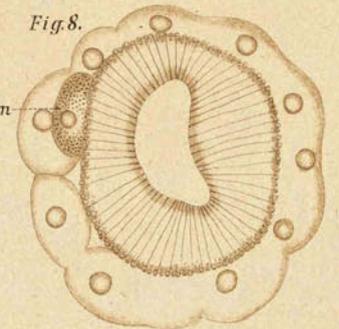


Fig. 8.



Fig. 9.

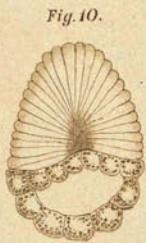


Fig. 10.

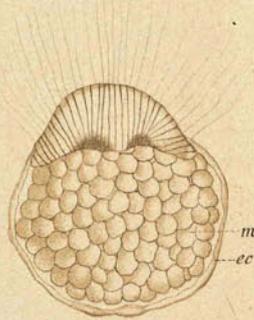


Fig. 11.

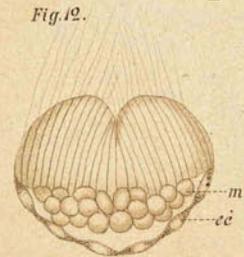


Fig. 12.

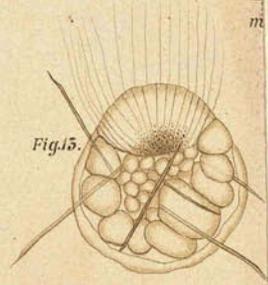


Fig. 13.

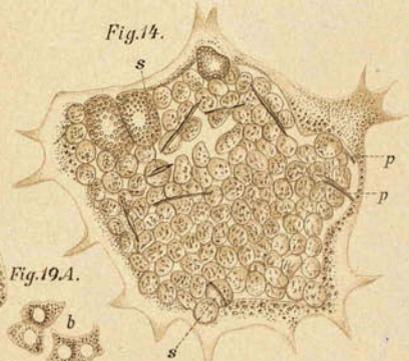


Fig. 14.

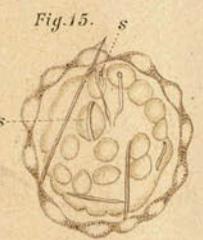


Fig. 15.

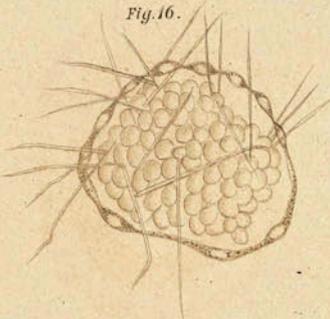


Fig. 16.

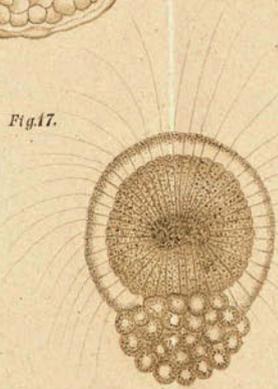


Fig. 17.

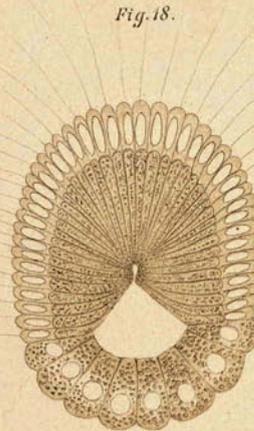


Fig. 18.

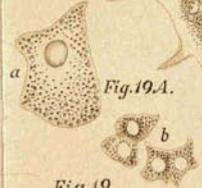


Fig. 19 A.

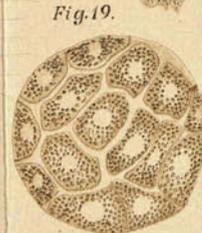


Fig. 19.

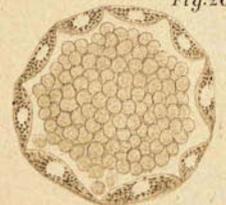


Fig. 20.

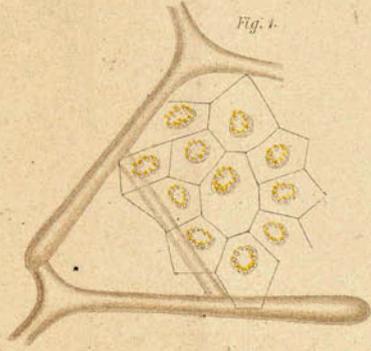


Fig. 1.

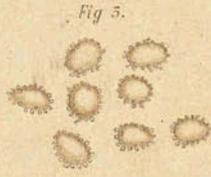


Fig. 5.

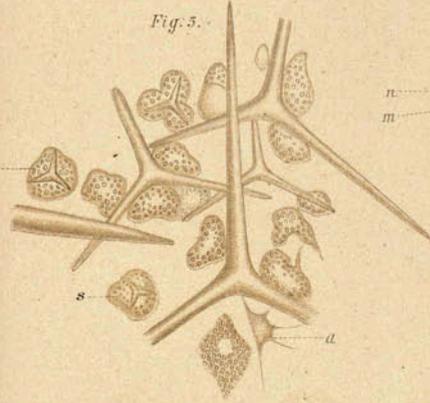


Fig. 5.

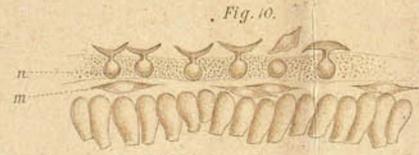


Fig. 10.

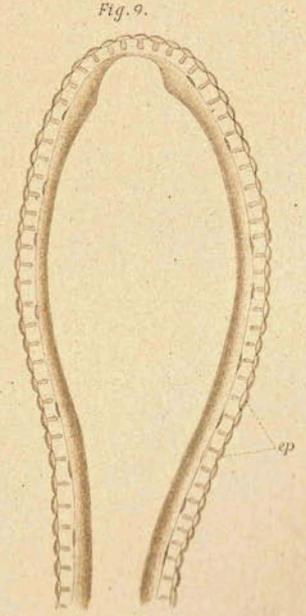


Fig. 9.

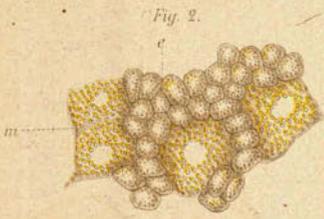


Fig. 2.

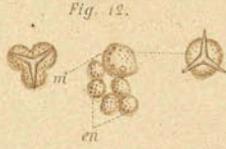


Fig. 12.

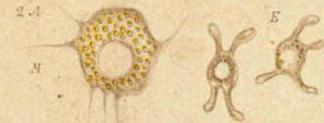


Fig. 2.

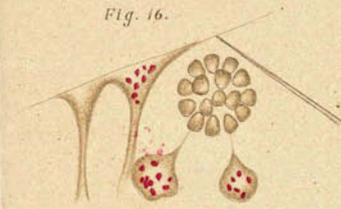


Fig. 16.



Fig. 11.

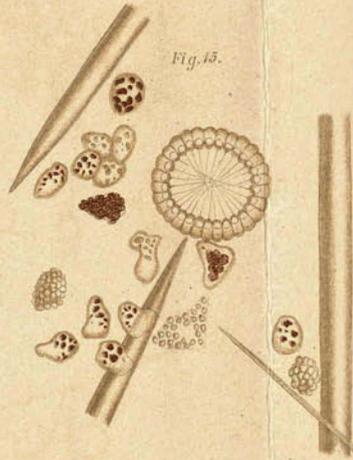


Fig. 13.

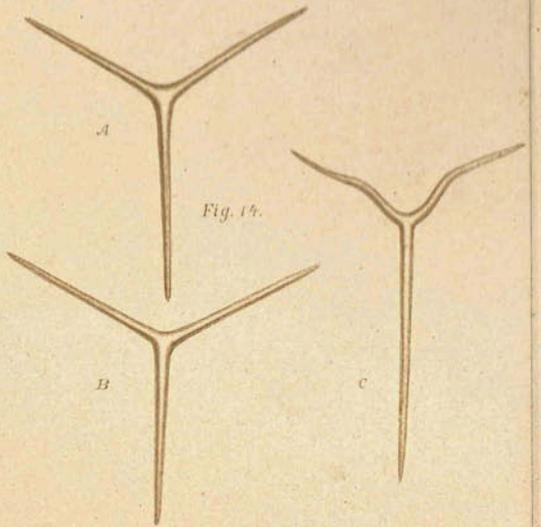


Fig. 14.

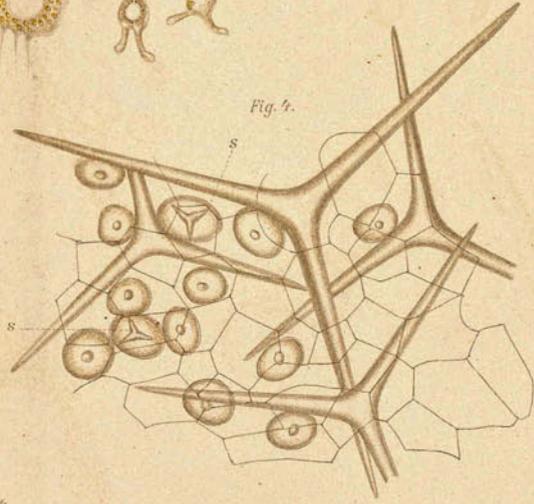


Fig. 4.

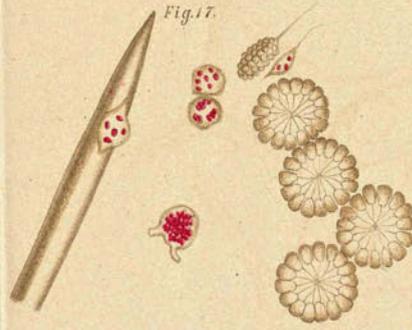


Fig. 17.

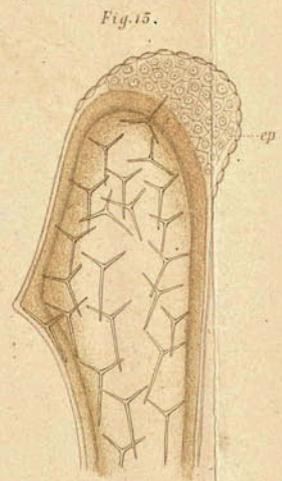


Fig. 15.

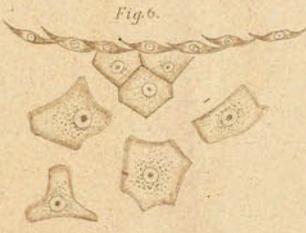


Fig. 6.

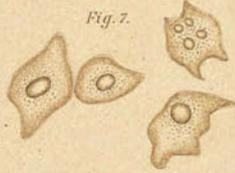


Fig. 7.

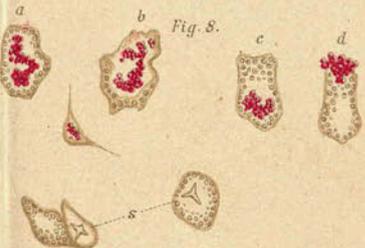


Fig. 8.



Fig. 18.

