Zur Metamorphose der Oscarella lobularis O. Schm.

Von

Karl Heider,

Doctor der Philosophie und der gesammten Heilkunde.

(Mit 3 Tafeln.)

Bei Gelegenheit eines Aufenthalts E. Metschnikoff's in Wien im October 1884 kam auch die Spongienentwicklung mehrmals zur Sprache, und diese Anregung erweckte in mir den alten Wunsch, ein so sehr interessantes und bisher wenig bekanntes Gebiet durch eigene Anschauung kennen zu lernen. Metschnikoff machte mich damals auf die Larve von Oscarella lobularis als besonders günstig zum Zweck entwicklungsgeschichtlicher Studien aufmerksam. Als nun wenige Tage darauf ein glücklicher Zufall es wollte, dass von Triest lebende Krusten von Oscarella lobularis, der Schulze'schen Varietät „rubra" und auch einige der Varietät „purpurea" und „pallida" zugehörig, nach Wien gesandt wurden und in kleinen Aquarien zahlreiche Larven zum Ausschwärmen brachten, die sich regelmässig weiter entwickelten, so konnte ich mich nicht zurückhalten und ging mit Hintansetzung anderer, seit längerer Zeit in Ausarbeitung befindlicher Themen an die Untersuchung dieses werthvollen Objectes.

Wenn nun auch das bald spärlicher werdende Material mich nicht in den Stand setzte, meinen Untersuchungen jene Vollständigkeit zu geben, welche ich wünschte, so sind doch meine Beobachtungen ausreichend genug, um einige Schlüsse von allgemeinerer Bedeutung zuzulassen, was mich veranlasste, dieselben in vorliegender Form zusammenzustellen.

Berlin, den 8. September 1885.

Historisches über die Entwicklungsgeschichte der Myxospongien.

Die ersten Angaben über die Entwicklung von Oscarella lobularis O. Schm. verdanken wir Carter.[1]) Dieser Autor erkannte 1874 die Furchung als eine totale und reguläre (l. c. p. 330, Taf. XX, Fig. 1—10) und beschrieb eingehend das freischwärmende Larvenstadium (p. 398, Taf. XX, Fig. 11 und 12) als von eiförmiger Gestalt und durchaus als von einem „ciliated ectoderm" bedeckt. Die Cilien seien im vorderen Drittel länger und stehen daselbst „borstig" ab, im hinteren Drittheil erscheinen sie kürzer und dem Körper angedrückt, während am hinteren Eipol ein Schopf längerer Cilien beobachtet wird. Die roth-violette Färbung der Larve ist besonders am hinteren Drittheil intensiv entwickelt, und am Rande dieser stärker gefärbten Partie erscheint das Pigment von der Oberfläche etwas zurückgezogen.[2]) Die in Fig. 12 abgebildete Larve ist wahrscheinlich ein abnormes Stadium. Allen Forschern, welche sich mit Spongienentwicklung beschäftigen, ist bekannt, wie unendlich häufig derlei Monstrositäten, die nur zu leicht zu Täuschungen Veranlassung geben, zur Ausbildung gelangen.

Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Oscarella wurden 1876 von Barrois[3]) veröffentlicht. Dieser Forscher beobachtete für die ersten Furchungsstadien einige Abweichungen vom regulären Typus, welche sich jedoch in späteren Stadien wieder ausgleichen sollten. Das achtzellige Stadium weist einen Kranz von 6 Zellen auf, welcher oben und unten von je einer Zelle geschlossen wird. Weitere Stadien zeigen zwei derlei Zellkränze zu je sieben oder acht Zellen und sind oben und unten von je 2 oder 4 Zellen geschlossen (18- und 24zelliges Stadium). Durch weitere Theilungen entwickelt sich der Embryo zu einer Hohlkugel, die aus einer einzigen Schicht von Zellen gebildet wird und im Inneren eine grosse Furchungshöhle aufweist. Die Zellen dieser Schicht gehen bald aus der cubischen in die gestreckte, prismatische Form über

[1]) H. J. Carter: Development of the Marine Sponges ect. Ann. and Mag. of Natural History. 1874. Vol. XIV, p. 321 u. p. 398.

[2]) So verstehe ich den Satz: „The embryo is now coloured redviolet, but most strongly over the posterior third, where the colour-margin appears to be somewhat pressed inwards laterally, and thus by its form and deeper colour, distinctly marks this portion." Wie wir sehen werden, ist diese Angabe völlig richtig.

[3]) Ch. Barrois: Embryologie de quelques Éponges de la Manche. Annales des Sc. Nat VI. sér., Vol. III, 1876, pag. 41, Taf. XV, Fig. 23—35.

und sind einander völlig gleich (Archiblastula-Stadium). Das fortschreitende Wachsthum des Embryo führt zum Zerreissen der Hüllen, die von Seite des Mutterkörpers den Embryo umgeben, und die so freigewordene Larve producirt Geisseln, durch deren Bewegung sie im Wasser rotirt. Eine Abbildung der die Larve zusammensetzenden Geisselzellen (Pl. XV, Fig. 29) zeigt dieselben als mit einem ziemlich hohen Kragen (collier des cellules) versehen.

An der freischwimmenden Larve bemerkte Barrois als einzige Veränderung eine Volumsvergrösserung der Zellen der hinteren Partie, welche zum Anwachsen des ganzen Theiles führt. Der Act des Festsetzens konnte nicht beobachtet werden. Während die erwähnten Veränderungen am hinteren Theil der freischwimmenden Larve meinen Beobachtungen zufolge höchst wahrscheinlich abnorme sind, glaube ich, dass Fig. 34 und 35 normalen, festsitzenden Stadien entsprechen, und zwar halte ich das in Fig. 35 gegebene Bild ungefähr meiner Fig. 15 gleichwerthig, während Fig. 34 vielleicht der in Fig. 18 derselben Tafel von mir gegebenen Abbilduug entsprechen dürfte.

Die Angaben der bisher angeführten Untersucher wurden von dem nächsten Forscher, der sich mit unserem Gegenstande beschäftigte, einer genauen und kritischen, auf eigenen Untersuchungen fussenden Betrachtung unterzogen. In der That verdanken wir F. E. Schulze[1]) (1877) die eingehendste Darstellung der Furchung und des schwärmenden Larvenstadiums bei Oscarella lobularis.

Die Furchung ist nach F. E. Schulze (l. c. p. 30) in ihren Grundzügen eine reguläre, und wenn auch die von Barrois angeführten Abweichungen von diesem Typus häufig zur Beobachtung kommen, so entsprechen sie doch keineswegs der Norm. Im 16zelligen Stadium konnte das erste Auftreten einer Furchungshöhle constatirt werden. Ebenso konnte im Gegensatze zu Barrois erst in diesem Stadium die von diesem Forscher angegebene regelmässige Lagerung der Zellen beobachtet werden. Der Uebergang dieser Embryonalstadien in die mit Geisseln besetzte, freischwärmende Larve wurde auf's Genaueste verfolgt und die prismatischen Zellen, welche diese Larve zusammensetzen, eingehend geschildert.

Den Angaben von Carter und Barrois, dass die Geisseln der Larve am hinteren Drittheil kürzer seien, kann F. E. Schulze nicht beistimmen. Die Geisseln sind überall von gleicher Länge,

[1]) F. E. Schulze: Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Die Gattung Halisarca. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXVIII, 1877, p. 29—34, Taf, IV, Fig. 20—23.

und nur der Umstand, dass sie am hinteren Drittheile der Oberfläche der Larve angedrückt getragen werden, lässt sie daselbst kürzer erscheinen.

Das Festsetzen der Larve und die Umwandlung derselben konnte nicht beobachtet werden. Die Methode der Beobachtung im hängenden Tropfen erwies sich auch in diesem Falle — wie bei der Spongienentwicklung überhaupt — als unbrauchbar. Es scheint, dass ein grösserer Spielraum für die Bewegung der umherschwärmenden Larve zu den Entwicklungsbedingungen derselben gehört.

Wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, kann ich den in Fig. 23 der Taf. IV abgebildeten jungen Schwamm für kein normal entwickeltes Individuum ansehen. Meinen Beobachtungen zufolge möchte ich es für eine durch Nahrungsmangel hervorgerufene Involutionsform der festgesetzten Larve halten.

In jüngster Zeit ist eine sehr merkwürdige Entwicklungsgeschichte der Oscarella lobularis von Sollas[1]) publicirt worden. Dieser Autor hat sich im Sommer 1883 in Roscoff aufgehalten und dort einige Krusten von Oscarella lobularis mit einer Mischung von Osmiumsäure und Chromsäure und andere mit Sublimat conservirt und schliesslich in absoluten Alkohol übertragen. Nach seiner Rückkehr nach England wurden die conservirten Krusten in Schnittserien zerlegt, und nun findet der Autor in denselben zahlreiche Entwicklungsstadien, und zwar nicht nur bis zur Blastosphaera, sondern auch noch die weiteren Stadien und schliesslich selbst junge Oscarellen. Die Oscarella lobularis von Roscoff durchläuft also nach Sollas ihre ganze Entwicklung innerhalb des mütterlichen Körpers, während die im Mittelmeer vorkommenden Exemplare derselben Art schon im Blastula-Stadium frei ausschwärmen. Sollas meint, dass dies geänderte Verhalten eine Anpassung an die hohen Fluthen und bewegten Strömungen des Canals darstelle. Gegen diese Hypothese spricht nur die Thatsache, dass die Oscarella lobularis an der Südküste von Devon, wo sie Carter[2]) beobachtete, und wo sie unter ähnlichen Bedingungen sich entwickeln dürfte, wie in Roscoff, ganz auf gleiche Weise Blastulae zum Ausschwärmen brachte, wie dies von unseren Mittel-

---

[1]) W. J. Sollas: On the Development of Halisarca lobularis O. Schm. Quart. Journ. of microscopical Science. 1884, New Series, Vol. XXIV, pag. 603, Plate XXXVII.

[2]) Carter. Development of Marine Sponges ect. Ann. and Mag. of Natural History. Vol. XIV. IV. Serie. 1874. p 321.

meer-Exemplaren beobachtet ist. Ich habe eine viel naheliegendere Hypothese, welche mir bei Betrachtung der etwas grottesken Abbildungen auf Taf. XXXVII ziemlich wahrscheinlich dünkt. Ich glaube nämlich, dass die Oscarella lobularis sich in Roscoff ebenso wie an allen andern Localitäten, wo sie bisher beobachtet ist, durch ausschwärmende Larven des Blastosphaera-Stadiums fortpflanzt, und dass die von Sollas abgebildeten Gastrulae und Larven mit Geisselkammeranlagen etc. nichts sind, als durch Einwirkung von Reagentien geschrumpfte Blastulae. Jedem, der sich mit Spongienanatomie beschäftigt, ist bekannt, wie leicht die Embryonen des Blastosphaera-Stadiums der verschiedensten Spongien den grossartigsten Schrumpfungen bei Behandlung mit Reagentien unterliegen und diese bekannten Bilder lassen sich selbst in Sollas' wenig naturgetreuen Darstellungen noch deutlich wiedererkennen.

Auch über die Entwicklung der mit Oscarella verwandten Gattung Halisarca liegen verschiedene Angaben vor. Die erste derselben, welche von Giard[1]) herrührt, will ich nur kurz erwähnen. Ebenso die Abbildung und Beschreibung der freischwärmenden Larve durch Barrois.[2]) F. E. Schulze[3]), welcher die Entwicklung von Hal. Dujardini Johnst. beobachtete, fand, dass die Furchung in ähnlicher Weise wie bei Oscarella sich vollziehe. Dagegen zeigt die im 16zelligen Stadium auftretende Furchungshöhle ein abweichendes Verhalten, indem sie vorerst durch einen Streckungsprocess der sie umschliessenden Zellen sich verkleinert und erst später zur definitiven Ausdehnung anwächst. An den schwärmenden Larven von Halisarca pontica, welche E. Metschnikoff gemeinsam mit A. Kowalevski beobachtete[4]), fanden sich zwei Schichten, ein äusseres gleichmässiges Lager von Geisselzellen und eine innere Masse körniger Zellen, welche zum „Mesoderm" sich entwickelte und auch die „Entoderm"-Bekleidung der inneren Röhren bildete.

Die totale Furchung des Eies von Halisarca Dujardini führt bei

---

[1]) Giard: Histoire naturelle des synascidies. Arch. de Zool. expérimentale, 1873, Tome II, p. 488, enthält Angaben über die Entwicklung der „Halisarca de Roscoff", einer der Hal. guttula O. Schm. nahestehenden Form. Ueber die Identität der Hal. guttula O. Schm. und H. Dujardini Johnst. cf. F. E. Schulze: Die Gattung Halisarca. p. 40.

[2]) Ch. Barrois Embryologie de quelques Éponges de la Manche. Ann. Sc. Nat. 6. Sér. Tom. III, 1876, pag. 53, Pl. XIV, Fig. 37.

[3]) l. c. p. 43.

[4]) El. Metschnikoff: Spongiologische Studien. Zeitschrift f. w. Zoologie, XXXII. Bd., 1879.

einer Varietät von Sta. Lucia (Neapel), an der sie E. Metschnikoff beobachtete, bald zur Bildung von Furchungssegmenten mit auffallenden Grössenunterschieden. Nachdem sich die Furchungshöhle anfangs verkleinert und später erweitert hatte, finden sich in derselben einzelne Zellen des zweiten Blattes vor, welche wahrscheinlich durch Einwanderung aus dem Blastoderm in dieselbe gelangt sind und die charakteristische Rosettenform der Mesodermzellen aufweisen. Schliesslich wird die Segmentationshöhle von ihnen überfüllt. Der oberflächliche Ueberzug von Geisselzellen weist bei der reifen Larve zwei Abschnitte auf: einen vorderen, grösseren, dessen Zellen nur in ihrem vom Kern proximal gelegenen Theile von Körnchenmasse erfüllt sind, während das hintere Schlussstück aus dickeren Zellen besteht, welche gleichmässig mit Körnchen versehen sind. Die Geisseln sämmtlicher Zellen sind von gleicher Länge.

Spätere Stadien entstammten der Varietät von der Secca. „Die verlängerte, meist lateral zusammengedrückte Larve nimmt dabei eine scheibenförmige, plattgedrückte Gestalt an (loc. cit. Fig. 14). Oft setzen sich solche Larven auf runde Gegenstände, 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."

Nun werden die Rosettenzellen durch grössere Zwischenräume getrennt, welche aus feinkörnigen Zellen zusammengesetzt erscheinen, die Flimmergeisseln wandeln sich in kriechende Fortsätze um und gehen schliesslich verloren. Zwischen den Zellen des Mesoderms sammelt sich eine structurlose, wasserhelle Intercellularsubstanz an. Die Canäle sollen als vereinzelte Bildungen aus angehäuften feinkörnigen Mesodermzellen entstehen und erst später in Communication treten.

Ueberblicken wir zum Schlusse das abwechslungsreiche Bild der Myxospongien-Entwicklung, wie es sich uns aus der angeführten Literatur darstellt, so sehen wir, dass die Angaben der Forscher hinsichtlich der Furchung und der weiteren embryonalen Entwicklung bis zur Ausbildung der freischwärmenden Larve ziemlich übereinstimmen. Der hauptsächlichste Unterschied im Entwicklungsgang vom Oscarella und Halisarca würde darin bestehen, dass bei letzterer Form die Elemente des Mesoderms frühzeitig aus dem Blastoderm in die Furchungshöhle einwandern.

Ueber die Metamorphose der Larven dagegen geben die bisherigen Angaben noch kaum ein klares Bild; da sich nun meine Untersuchungen vornehmlich auf diese Stadien beziehen, so glaube ich trotz der Unvollständigkeit derselben doch in der Erkenntniss dieses höchst interessanten Entwicklungsganges um einen Schritt weiter gekommen zu sein.

Eigene Beobachtungen.

Die schwärmende Larve des Blastosphaerastadiums. (Taf. I, Fig. 1 u. 2.)

Die von mir beobachteten Larven von Oscarella lobularis schwärmten in den Monaten October und November aus. Mitte October schien die Production derselben am reichlichsten zu erfolgen. Sobald die Larven den mütterlichen Körper verlassen haben, gehen sie an die Oberfläche des Wassers und sammeln sich an der Lichtseite des Gefässes, in welchem sie gehalten worden, an.

Es sind dies die durch Carter, Barrois und F. E. Schulze bekannt gewordenen Blastosphaeren, welche im Wesentlichen eiförmig oder fast birnförmig gestaltet sind. Der breitere Pol, welchen wir, der Bewegungsrichtung nach, auch als den vorderen bezeichnen wollen, ist von schmutzig gelblicher Farbe, welche sich bis gegen das hinterste Dritttheil der Larve ausbreitet. Von dort an ist der ganze hintere oder schmälere Pol carminroth mit einem Stich in's Bräunliche gefärbt. An der Stelle, an welcher die Grenze zwischen der rothen und gelblichen Färbung gelegen ist, haben die Zellen des Blastoderms eine breite, oberflächliche Schicht glashellen Protoplasma's (Exoplasma's), so dass an dieser Grenze die Larve einen hyalinen Gürtel über dem rothen Pigment aufweist (Taf. I, Fig. 1 u. 2 a).

Die Larven bewegen sich rasch durch das Wasser, indem sie in der Richtung ihrer Längsaxe fortschiessen, den breiten, gelblich gefärbten Pol nach vorne und den rothen, schmäleren nach hinten gerichtet; ausnahmsweise kann jedoch die Bewegungsrichtung auch eine umgekehrte sein. Gleichzeitig rotiren sie um ihre Längsaxe, so dass ihre Bewegung die charakteristische, weitverbreitete Form der schraubenden Umdrehung aufweist.

Die Körperform der Larve kann auch normaler Weise innerhalb gewisser Grenzen schwanken. Häufig sah ich die Larven sich verkürzen und verbreitern oder sich strecken. Besonders gerne nehmen sie eine seitlich plattgedrückte Form an, indem sie sich in einer Richtung senkrecht zur Längsaxe abflachen, kehren aber

nach einiger Zeit immer wieder zur eirunden Form zurück. Solche Formveränderungen kann man ungemein häufig an völlig normal sich entwickelnden Exemplaren beobachten; wie auch eine weitere Eigenthümlichkeit zum normalen Zustand dieses Thierchens gerechnet werden muss. Es ist dies die Neigung, sich an feste Körper oder an die Oberfläche des Wassers zeitweilig festzuankern — ohne Zweifel um in dieser fixirten Lage auszuruhen. Dieses Sichfestheften geschieht immer mit dem vorderen Körperpole, doch gewöhnlich so, dass die Längsaxe der Larven eine schiefe Lage zur Oberfläche, an der das Festheften vollzogen wird, hat. Larven mit plattgedrückter Gestalt setzen sich stets mit einer der abgeflachten Seiten fest, und es hat dann oft das Aussehen, als hätte sich die Larve mit der abgeflachten Stelle, wie mit einem Saugnapf, festgesaugt. Das hintere rothgefärbte Drittel legt sich jedoch nie an die Unterlage an, so dass die abgeflachten und festgehefteten Planulae dann ihrer Länge nach gekrümmt sind. Die so verankerten Larven lösen sich nach einiger Zeit von ihrem Fixpunkte wieder los, um eine Weile frei zu schwärmen und sich dann an einem andern Punkte festzusetzen.

An der Oberfläche des Wassers setzen sich die Larven in der Weise fest, dass ihre Längsaxe senkrecht zur Wasseroberfläche steht. So ruhen sie entweder völlig, indem sie die Geisseln nach allen Richtungen gerade ausstrecken[1]), oder sie rotiren langsam um ihre Längsaxe.

In diesem Stadium scheinen die Larven normaler Weise durch mehrere Tage zu verharren, ohne dass an ihnen wesentliche Veränderungen vor sich gehen. Ob sie während dieser Zeit Nahrung zu sich nehmen, konnte ich nicht entscheiden. Ich beobachtete zwar die Aufnahme von Spaltpilzen und Carminkörperchen durch lappige, pseudopodienartige Fortsätze der Zellen der gelben Körperhälfte. Doch schien mir dieser Vorgang nicht zur Norm zu gehören, sondern nur einer Reaction auf den Reiz, den der an die Körperoberfläche festgeheftete Fremdkörper ausübte, zu entsprechen. Ebensowenig war ich im Stande, die Frage zu entscheiden, wie eigentlich das Festheften bewerkstelligt wird. Nach dem, was ich gesehen habe, scheint es mir nicht wahrscheinlich, dass dabei pseudopodienartige Fortsätze der Geisselzellen in Frage kommen. Diese Zellen scheinen normaler Weise keine Pseudopodien auszusenden und ihre Form überhaupt nur wenig zu verändern.

[1]) Dies ist wahrscheinlich der Zustand, in welchem sie Carter „borstig" erschienen. Der Ausdruck ist in der That ganz bezeichnend.

Ich glaube, dass das Festheften der Larven um so häufiger ausgeführt wird, je mehr sich die Larven dem Process der Gastrulation nähern. Solche Beobachtungen kann man an einem kleinen Aquarium anstellen, in welches man mehrere Oscarella-Krusten gesetzt hat. Das Ausschwärmen der Larven geht meist (oder in der Regel?) Nachts vor sich und man findet den folgenden Morgen an der Lichtseite des Glases zahlreiche schwärmende Larven des Blastulastadiums, die sämmtlich gleichaltrig sind und daher auch sämmtliche Veränderungen zu annähernd der gleichen Zeit durchmachen. Nach meinen Beobachtungen geht das Ausschwärmen der Larven häufig schubweise vor sich, worauf dann eine längere Pause eintritt.

Zur Histologie der Blastosphaeralarve.

Die so nach ihrem äussern Aussehen und ihrer Lebensweise beschriebenen Larven stellen das Blastosphaera-Stadium der Oscarella dar. Sie bestehen aus einer einzigen Schichte sehr hoher prismatischer Geisselzellen, welche eine mit eiweisshältiger Flüssigkeit gefüllte Höhlung umschliessen. Dass diese centrale Höhlung Eiweisskörper in gelöstem Zustande enthält, beweisen die körnigen Gerinnungen, welche nach Behandlung mit Reagentien in derselben auftreten. Zerdrückt man eine Larve, die mit Osmium behandelt ist, durch leises Klopfen auf das Deckgläschen, so gelingt es leicht, die zelligen Elemente der Aussenschicht zu isoliren, während der flüssige Inhalt der centralen Höhlung (primären Leibeshöhle) in netzförmigen oder fädigen Gerinnungen dazwischen zu bemerken ist. Diese centrale Höhle ist absolut frei von zelligen Elementen jeder Art. (Taf. I, Fig. 2.)

Die einfache Schicht von Geisselzellen ist nicht überall von gleicher Höhe. Am mächtigsten ist sie in jenem Uebergangstheil zwischen der rothen und gelbgefärbten Körperhälfte, welcher durch sein glashelles Exoplasma auffällig ist. An den Polen dagegen erscheint die Zellschicht am niedrigsten; es ist aber nicht möglich, den Nachweis zu liefern, dass der eine der beiden Pole constant die niedrigsten Zellprismen aufweise. Die Verhältnisse unterliegen in dieser Beziehung mannigfachen Variationen, wie es bei einer Larve, der eine gewisse Formveränderlichkeit zukommt, nicht anders möglich ist.

Betrachten wir vor Allem die Geisseln. Dieselben sind an der von mir untersuchten Form sämmtlich von gleicher Länge, wie F. E. Schulze gegenüber Barrois und Carter hervor-

gehoben hat. Das gleiche Verhältniss hat auch Metschnikoff bei Oscarella lobularis constatirt.

Die Art und Weise, wie die Geisseln in der Regel in den beiden vorderen Körperdritteln weitabstehend und im hinteren dicht an die Körperoberfläche angedrückt getragen werden, so dass der Anschein entsteht, als seien die Geisseln des hinteren Drittels in der That kürzer, dies wurde von F. E. Schulze schon in genauester Weise erörtert. Bei dieser Lage entsteht am vorderen Körperpol ein Wirbel auseinanderweichender Geisseln und am hinteren Pole ein Büschel convergirender Geisseln.

Die angegebene Haltung der Geisseln ist nun zwar die häufigste, aber keineswegs ohne Ausnahmen. Einige Male beobachtete ich, dass die Geisseln des hinteren Körperpols eine Richtung nach vorne eingenommen hatten, so dass ein Wirbel divergirender Geisseln am hinteren Pol auftrat. Dadurch entstand hinter der Region des hyalinen Exoplasmas ein Kranz von steilgestellten Geisseln, die Grenze bezeichnend, an welcher die Geisseln von entgegengesetzter Lage aneinanderstiessen. (Fig. 2).

Betrachten wir die Geisselzellen selbst nach Form und Inhalt, so stellen sich uns dieselben in der ganzen Oberfläche als ziemlich gleichartige, sehr hohe Prismen dar. Barrois gibt an, dass die Zellen am hinteren Körperende der freischwimmenden Larve, welche die niedrigen Geisseln trügen, auch dicker seien. Das konnte ich nicht beobachten. Die Zellen variirten nach der Höhe in den früher angegebenen Massen; aber in Bezug auf ihre Dicke verhielten sie sich an der ganzen Peripherie völlig übereinstimmend. Hingegen werden wir in Bezug auf den Zellinhalt einige allerdings wenig bedeutende Unterschiede auffinden.

F. E. Schulze gibt an, dass die Geisselzellen einen nach Aussen gekehrten hyalinen Abschnitt aufweisen, der etwa ein Fünftel der Höhe der Zelle beträgt, während der übrige Abschnitt grobgranulirt und pigmentirt sei. In dieser granulirten Schicht finde sich der kleine, helle Kern, und zwar etwas nach Aussen von der Mitte gelagert.

Diese Angaben kann ich vollinhaltlich bestätigen. Dieser hyaline Abschnitt (Exoplasma) der Zellen (Taf. I, Fig. 3 und 4) der vorderen, gelbgefärbten Körperhälfte ist von einem eigenthümlich trüben Aussehen, welches von einer ganz feinen Granulirung herrührt. Gehen wir an der Larve weiter nach hinten, so kommen wir in die Zone des hyalinen Plasmas (Taf. I, Fig. 5). Die Zellen dieser Schicht führen schon sämmtlich rothes Pigment.

In ihnen erreicht die Exoplasmaschicht, welche aus glasheller Substanz besteht, ihre grösste Mächtigkeit, entsprechend der ansehnlichen Höhe der Zellen dieser Schicht. Weiter nach hinten finden wir eine scharfe Grenze, und dann bilden das hintere Körperende roth pigmentirte Cylinderzellen (Taf. 1, Fig. 6), welche der Exoplasmaschicht völlig entbehren und bis zu einem gleich zu erwähnenden, hyalinen Saum ganz mit grobgranulösem und roth pigmentirtem Inhalt erfüllt sind.

Schon am lebenden Thier erkennt man mit stärkeren Vergrösserungen an der Oberfläche der Zellen einen hellen Saum von stärker lichtbrechender Substanz (Taf. 1, Fig. 4). Bei genauerer Betrachtung findet man, dass dieser Saum sich nicht wie eine Cuticula continuirlich über die Oberfläche hinzieht, sondern dass er in einzelne Territorien den einzelnen Zellen entsprechend zerfällt. Er ist nichts als eine dichtere, stärker lichtbrechende und hyaline Differenzirung des Exoplasmas, in welche man schon am lebenden Bilde die Geisseln deutlich eingesenkt sehen kann. Auch sieht man am lebenden Objecte mit starken Vergrösserungen (Hartnack, Imm. 15), dass derAussencontour dieses hellen Saumes keine gerade fortlaufende Linie bildet, sondern dass die Aussengrenzen jedes Zellterritoriums etwas stärker markirt hervorstehen, man kann kaum sagen, etwas vorragen. Daher bildet die Aussenfläche jeder Zelle eine kleine Delle, in deren Mitte wieder eine kleine Erhöhung sich findet, in welche die Geissel sich einsenkt. Ferner erkennt man noch eine äusserst zarte Linie, welche sich parallel mit der Aussencontour des Grenzsaumes hinzieht und über jeder Zelle gleichsam nur angedeutet erscheint (Taf. I, Fig. 4). An mit Osmiumsäure behandelten und isolirten Zellen (Taf. I, Fig. 7 a—m) erkennt man deutlich, um was es sich bei diesen Bildern handelt, nämlich um einen der hyalinen Grenzschicht jeder Zelle aufsitzenden, niederen Kragen, welcher nicht völlig die Breite der Zelle besitzt, sondern einen etwas geringeren Umfang hat. Dieser Kragen, der seinem Aussehen nach völlig dem für die Geisselzellen der Wimperkörbe bekannten Kragen entspricht — mit dem einzigen Unterschiede, dass er viel niederer ist — geht ohne jede Grenze, sondern ganz continuirlich in den hyalinen Saum über, den man an der Aussenfläche jeder Zelle erkennt. Beide zusammen — nämlich der hyaline Grenzsaum und Kragen — bilden offenbar das, was Barrois am distalen, äusseren Ende jeder Geisselzelle der Oscarellalarve auf Taf. XV, Fig. 29 abbildet und in der Tafelerklärung als collier des cellules bezeichnet. Im

Text seiner Abhandlung dagegen hat Barrois dieser Eigenthümlichkeit nirgends Erwähnung gethan.

Es ist gewiss eine Thatsache von Bedeutung, dass sämmtliche prismatische Geisselzellen des einschichtigen Blastosphaerastadiums einen deutlich entwickelten Kragen aufweisen. Derselbe kommt den Zellen des vorderen Larvenpols ebensowohl zu, als denen des hinteren Poles, und zwar findet er sich an allen Zellen in gleicher Entwicklung; ich konnte wenigstens nicht nachweisen, dass er an den Zellen des hinteren Poles, die, wie ich glaube, das Entoderm liefern, mächtiger entwickelt gewesen wäre, als an denen des vordern Poles. Je interessanter uns aber die Thatsache sein muss, dass in diesem frühesten Entwicklungsstadium sämmtliche Zellen eine Differenzirung aufweisen, welche später nur gewissen Partien des Entoderms zukommt, um so mehr verdienen die Angaben früherer Forscher Berücksichtigung, die sich auf das ebenerwähnte Factum beziehen. Der Zeichnung und Benennung Barrois' haben wir soeben Erwähnung gethan. Die erste Notiz über das Vorkommen von Kragenzellen bei Spongienlarven früher Stadien finden wir bei Haeckel, der aus Anlass der Beschreibung der von ihm für die Gastrula und Planogastrula der Calcispongien gehaltenen Stadien von den Geisselzellen (Exodermzellen nach Haeckel) dieser bewimperten Larven folgende Darstellung lieferte: „An dem distalen, äusseren Ende ist jede Geisselzelle mit einem trichterförmigen oder cylindrischen Kragen (einem röhrenförmigen Fortsatz des hyalinen Exoplasma) versehen, in dessen Axe die Basis des Geisselfadens sich befindet. Dieses Flagellum ist äusserst fein, bald ebenso lang, bald mehrmals länger als die Geisselzelle, aus deren körnigem Endoplasma seine Basis hervortritt. Die Structur der Geisselzelle des Exoderms ist demnach bei der Gastrula ganz ähnlich, wie diejenige der Geisselzellen des Entoderms bei dem ausgebildeten Kalkschwamme". (Haeckel: Die Kalkschwämme, I. Bd., pag. 335.) Der letztere Satz, für die Larven von Oscarella nach meinen Beobachtungen vollkommen zutreffend, ist für die Amphiblastula der Calcispongien unrichtig, da nach Metschnikoff und F. E. Schulze die Geisselzellen der Larven zum Entoderm werden.

Ich habe die oben angeführte Stelle wörtlich citirt, da sie von Werth für das Verständniss der Haeckel'schen Abbildungen ist. Es erhellt aus der Bemerkung über den endoplasmatischen Ursprung der Geisselzellen, dass das von Haeckel am distalen,

äusseren Ende der Geisselzelle dargestellte hyaline Stück (Die Kalkschwämme. III. Bd., Taf. XIII, Fig. 4, Taf. XXX, Fig. 10 und Taf. XXXXIV, Fig. 16) nicht den Kragen der Zellen allein repräsentirt, sondern den Kragen mit dem damit verschmolzenen Exoplasma, daher dieser Theil allerdings eine ansehnliche Höhe gewinnt, während der Kragen allein nur ein verhältnissmässig niederer Saum ist. So wird uns denn auch die Stelle in Oscar Schmidt's Abhandlung: „Zur Orientirung über die Entwicklung der Spongien" (Ztschr. f. w. Zoolog. Bd. XXV. Suppl.) verständlich, der mit Bezug auf die Amphiblastula von Sycon raphanus pag. 129 sagt: „Auch an den frischesten Embryonen finde ich den Kragen oder Randtrichter der Zellen, aus dessen Grunde die Geissel entspringt, nicht so tief, wie Haeckel. Oft ist er gar nicht vorhanden, oft nur als eine ganz schwache Einsenkung; dasselbe gilt vom Canalepithel." Wenn man die Zellen der Oscarella-Blastula frisch untersucht, so erscheint der Randtrichter allerdings nur als eine „ganz schwache Einsenkung"; vorhanden ist er aber immer und durch Anwendung von Osmiumsäure stets ganz deutlich darzustellen. Starke Vergrösserungen und scharfe Linsen sind zwar auch dann noch nöthig.

Die Thatsache, dass sich an den freischwärmenden Larven von Calcispongien kragentragende Geisselzellen vorfinden, musste natürlich von Saville Kent als eine neue Bestätigung der von ihm vertretenen Ansicht Clark's in Anspruch genommen werden, wonach die Spongien nichts seien, als „colony-building collar-bearing flagellate monads.[1]) Wenn ich die in Rede stehende Abhandlung hier citire, so geschieht das nur aus dem Grunde weil in derselben die Beobachtungen Haeckel's und O. Schmidt's über das Vorkommen von Kragenzellen bei Calcispongienlarven durch eigene Beobachtungen an Grantia compressa bestätigt werden. Die Abbildungen auf Taf. VI der erwähnten Abhandlung, aus denen man deutlich ersehen kann, dass dem Autor abnorme Entwicklungsstadien vorlagen, weisen einen so mächtigen Kragen an den Geisselzellen der Larven auf, dass es schwer verständlich erscheint, wie derselbe zahlreichen geübten Untersuchern der Calcispongien-Entwicklung entgangen sein konnte. Wenn man dagegen den äusserst schwach entwickelten und schwierig zu beobachtenden Kragen an den Zellen der Oscarella-Blastula vergleicht, so erscheint eine nochmalige, genaue Untersuchung dieser Verhältnisse bei Calcispongienlarven als ein dringendes Desiderat.

[1]) Notes on The Embryology of Sponges by W. Saville Kent. Ann. and Mag. of Nat. Hist. II. 1878 (tab. VI u. VII, pag. 140).

Der in Rede stehende kurze Kragen bei Oscarella steht — wie schon erwähnt — in directem Zusammenhange mit dem hyalinen Grenzsaume, welcher nichts ist, als eine stärker lichtbrechende differente Partie des Exoplasmas. Dieser Grenzsaum erscheint im Leben vollkommen homogen; an mit Osmium behandelten Zellen dagegen finde ich in demselben häufig einige kleine Vacuolen. Gegen das darunterliegende Exoplasma ist der Grenzsaum durch eine scharfe, gerade Linie abgegrenzt. An der Stelle, wo die Geissel aus dem Grenzsaume hervortritt, erhebt sich das Plasma des Grenzsaumes ein wenig und ist der Geissel angelegt, so dass zwischen Kragen und Geisselursprung eine circuläre Rinne bleibt, auf welche schon Haeckel (Die Kalkschwämme I. Bd., pag. 142) aufmerksam macht.

Wir haben nun das Exoplasma — insoweit sich eines unter dem hyalinen Grenzsaume findet — zu besprechen. Bei den Zellen des rothgefärbten, hinteren Drittels findet sich kein Exoplasma, sondern die rothen Pigmentgranula reichen bis an den hyalinen Grenzsaum heran. An der Scheide zwischen dem roth pigmentirten, hinteren Theil und dem gelblichen vorderen ist das Exoplasma — wie schon erwähnt — am mächtigsten und von glasheller, hyaliner Beschaffenheit, während es im vorderen Theile der Larve fein granulirt und daher mehr trüb erscheint. Zellen, welche mit Reagentien behandelt wurden, lassen im Exoplasma nicht selten vacuolenähnliche Räume und wohl auch vereinzelte grössere Granula erkennen.

Der bei weitem grösste Theil der prismatischen Zellen ($^4/_5$) besteht aus Endoplasma. Dasselbe zeigt sich stets stark granulirt und enthält ausser anderen Granulis auch das in Körnerform eingelagerte Pigment. Da das Pigment an mit Reagentien behandelten Exemplaren extrahirt ist, so erscheint auch das Endoplasma häufig vacuolenreich und fast von schaumiger Beschaffenheit. Ich stelle mir vor, dass diese Vacuolen im Leben von Pigmentkörnchen erfüllt waren. Mit Osmium behandelte Zellen liessen stets im Endoplasma stark gebräunte, grössere Granula erkennen, welche ihrem Lichtbrechungsvermögen nach den Eindruck von Eiweisskörpern machten. Die Grundsubstanz des Endoplasmas schien mir im Allgemeinen von geringerer Dichte, als die des Exoplasmas.

Nahe dem Uebergang vom Endoplasma in's Exoplasma lag stets in einer Hülle von dichterem, homogenem Plasma eingebettet der deutlich erkennbare Zellkern. Derselbe war von rundlicher oder ovaler Gestalt. Ueber seine Structur, sowie über das Vor-

handensein von Nucleolen habe ich keine genaueren Beobachtungen gemacht. Doch wird ein deutlicher, kleiner Nucleolus von F. E. Schulze erwähnt (pag. 31) und abgebildet (Taf. IV, Fig. 22).

Wir haben an diesen prismatischen Geisselzellen der Blastulae (Taf. I, Fig. 7 a—m) von Oscarella noch ein äusserst interessantes Verhalten zu besprechen. Dasselbe betrifft den Ursprung der Geissel. Die Geisseln sitzen nämlich dem Exoplasma nicht auf, sondern man kann mit starken Vergrösserungen eine Fortsetzung der Geissel in das Innere der Zellen auf das Deutlichste verfolgen. Es gelingt nicht schwer, zu beobachten, wie die Geissel in derselben Mächtigkeit den hyalinen Grenzsaum durchbricht und sich unter wellenförmigen Krümmungen durch das Exoplasma dem Zellkerne nähert, wo sie continuirlich in die den Zellkern umgebende Schicht dichteren Plasmas übergeht. Von dieser Fortsetzung der Geissel in das Innere der Zelle konnte man schon am lebenden Object einige Andeutungen bemerken (Taf. I, Fig. 3, 4 und 5). Am besten sah man diese Geisselwurzel (wie ich sie mit einem dem Engelmann'schen Ausdruck Wimperwurzel nachgebildeten Worte bezeichne) natürlich in der Region des glashellen, hyalinen Exoplasmas. Nach Anwendung von Osmiumsäure konnte man jedoch den Verlauf der Geisselwurzel viel deutlicher verfolgen. Dieselbe erschien als ein zarter Strang meist von geringerem Lichtbrechungsvermögen, als die Geissel in ihrem freien Basaltheile zeigte, in der Regel schwach wellenförmig gekrümmt oder in gerader Richtung gegen den Zellkern verlaufend.

Während die beschriebenen Verhältnisse für die überwiegende Mehrzahl der Geisselzellen gelten, fand ich an meinen Isolirungspräparaten regelmässig noch eine zweite Art von Zellen (Taf. I, Fig. 8 a—c), welche, im Uebrigen von völlig übereinstimmendem Bau, sich nur in der Gestaltung der Geisselwurzel unterschieden. Bei diesen Zellen fand sich im Verlauf der Geisselwurzel ein gerades, stark lichtbrechendes und ziemlich dickes Stück, das wie ein Stäbchen schräg gegen die Längsaxe der Zelle gerichtet, der Geisselwurzel eingelagert war. Dieses Stäbchen articulirte durch eine Art Knie mit dem freien Basalende der Geissel und dieses Knie von schwach lichtbrechender Beschaffenheit schien mir öfters eine Art Varicosität zu enthalten. Das andere Ende des Stäbchens ging in das den Kern umgebende dichtere Plasma über. Ich will die Frage nicht entscheiden, ob diese Zellen von denen der erst beschriebenen Art specifisch verschieden sind, oder nur Zustände derselben darstellen, doch neige ich mich mehr der ersten Auf-

fassung zu. Ich glaube, dass die Zellen der zuletzt beschriebenen Art dem hinteren Pole der Larve angehören.

In der Spongienliteratur sind die Angaben über eine intracelluläre Fortsetzung der Geissel nur spärlich. Bedeutungsvoll in dieser Hinsicht ist wieder das obenerwähnte Citat von Haeckel, auf die Geisselzellen von verschiedenen Kalkschwammlarven bezüglich. Auch sehen wir auf Taf. XXV (III. Bd., Fig. 3 und Fig. 5) eine Abbildung von Kragenzellen des Entoderms aus einer Geisselkammer von Leucyssa instructans, welche eine deutliche Fortsetzung der Geissel in's Innere der Zelle bis in die Nähe des Kerns erkennen lassen. Nichtsdestoweniger scheint Haeckel diese Thatsache doch nicht ganz klar erkannt zu haben; denn in der Beschreibung der Geisselzellen des Entoderms (I. Bd. pag. 141) sagt er: „Wenn man die Basis des Kragens möglichst genau mit Hilfe der stärksten Vergrösserungen (1200—1600) betrachtet, so gewinnt man den Eindruck, dass der Kragen ebenso wie die Geissel eine unmittelbare Fortsetzung des verdickten Exoplasma-Stückes ist, welches den „Hals" bildet". Dieser Satz steht sowohl mit den obenangeführten Abbildungen, als auch mit dem früher von pag. 335 angeführten Ausspruch im Gegensatz.

Ich konnte mich leicht überzeugen, dass die Abbildungen Haeckel's in Bezug auf eine intracelluläre Fortsetzung der Geissel bei Kragenzellen des ausgewachsenen Schwammes richtig seien, indem die Kragenzellen der von Triest zugesendeten Oscarellakrusten die erwähnten Verhältnisse sowohl im frischen Zustande, als auch nach Behandlung mit Reagentien deutlich erkennen liessen.

Diese Thatsachen lassen sich unschwer in Uebereinstimmung bringen mit den Beobachtungen, welche von einer Reihe von Forschern über eine intracelluläre Fortsetzung von Flimmern bei Flimmerepithelzellen der Lamellibranchiaten und Vertebraten gemacht wurden.

Die ersten diesbezüglichen Angaben rühren von Gerber[1]), Valentin[2]), Buhlmann[3]) und Friedreich[4]) her.[5]) Die gleich-

[1]) Gerber: Handbuch der allgemeinen Anatomie. 1840, pag. 91.

[2]) Valentin: Art. „Flimmerbewegung" in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. I, pag. 500, 1842.

[3]) Buhlmann: Zur Kenntniss der kranken Schleimhaut der Respirationsorgane und ihrer Producte durch das Mikroskop. Bern. 1843, pag. 42.

[4]) Friedreich, N.: Einiges über die Structur der Cylinder- und Flimmerepithelien. Virchow's Archiv. XV. Bd., 1858, pag. 535.

[5]) Ich will es dahin gestellt sein lassen, ob zu den Ersten, welche die Wimperwurzel gesehen haben, auch Ehrenberg, J. E. Purkinje und G. Va-

lautenden Beobachtungen Eberth's [1]) und Marchi's [2]) wurden von Rabl-Rückhard [3]) bestritten, der die von ihm selbst gesehenen Streifen auf Faltungen der Zellmembran zurückführt, eine Ansicht, der auch Leydig [4]) beitrat, während Engelmann [5]) die in Rede stehenden Bilder für optische Täuschungen erklärte und auch Ranvier [6]) sich mehr weniger ablehnend äusserte. Bald aber wurden die Angaben Eberth's und Marchi's von A. Stuart [7]) für das Flimmerepithel der Eolidien, ferner von Nussbaum [8]) und Eimer [9]) bestätigt, bei welchem Anlasse Eimer auch das Vorhandensein einer intracellulären Fortsetzung der Geisseln bei gewissen Ectodermzellen von Cyanea und Aurelia constatirte. Nun trat auch Engelmann [10]) der in Rede stehenden Auffassung bei und lieferte eine eingehende Darstellung des Verhaltens bei Flimmerzellen in der Trachea des Kaninchens, der Gaumenschleimhaut beim Frosch und dem Kiemenepithel der Lamellibranchiaten. Eine neuerliche Bestätigung seiner Beobachtungen liefert Rabl [11]). In den beiden letzterwähnten Arbeiten findet sich auch die einschlägige Literatur zusammengestellt. Weitere hierher zu beziehende Mittheilungen finde ich bei E. Klein. [12])

---

lentin zu zählen seien, wie ich nach einer Angabe in Todd's Encyclopädie fast vermuthen möchte. Vgl. Todd's Encyclopädie of Anat. and Physology. Art. „Cilia", pag. 635.

[1]) Eberth: Zur Kenntniss des feineren Baues der Flimmerepithelien Virchow's Archiv etc., 35. Bd., pag. 477, 1866.

[2]) Marchi, P.: Beobachtungen über Wimperepithel. Arch. für mikrosk. Anat. II. Bd., pag. 467, Taf. XXIII, 1866.

[3]) Rabl-Rückhard: Einiges über Flimmerepithel und Becherzellen. Arch. f. Anat. und Phys. 1868. Taf. I A, pag. 72.

[4]) Leydig: Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883, pag. 57 und 58.

[5]) Siehe L. Hermann: Handbuch der Physiologie. 1. Bd., 1. Th. Flimmer- und Protoplasmabewegung v. Prof. Th. W. Engelmann 1879, ferner Engelmann in Jen. Ztschr. f. Med. und Naturw. IV, 1868, pag. 470.

[6]) Ranvier: Traité technique d'Histologie. 1875, pag. 242.

[7]) Alex. Stuart: Die Flimmerbewegung. Inaugural-Diss. Dorpat 1867.

[8]) Nussbaum, Moritz: Ein Beitrag zur Lehre v. d. Flimmerbewegung. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIV, Taf. XXVII, pag. 390, 1877.

[9]) Eimer, Th.: Weitere Nachrichten üb. d. Bau d. Zellkerns u. s. w. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV, Taf. VII, pag. 114, 1877.

[10]) Engelmann, Th. W.: Zur Anatomie und Physiologie d. Flimmerzellen. Pflüger's Arch. XXIII, 1880.

[11]) Dr. Carl Rabl: Ueber Zelltheilung. Morphologisches Jahrbuch. X. Bd., pag. 301, 1885.

[12]) E. Klein: Observations on the Structure of Cells and Nuclei. pag. 137. Taf. VII, Fig. 9 und 10. Quart Journ. of Microsc. Science XIX, New. Ser. 1879.

Auch Leydig ist in neuerer Zeit zur Ueberzeugung gekommen, dass die Flimmerhaare eine intracelluläre, aus Spongioplasma bestehende Fortsetzung besitzen.[1])

Die erwähnten Forscher stimmen darin überein, dass die Flimmern im Innern der Flimmerzellen eine deutliche Fortsetzung erkennen lassen, welche in der Nähe des Zellkerns auf bisher unbeobachtete Weise endigt. In letzterer Hinsicht ist nur ein Factum sichergestellt, nämlich dass die Wimperwurzel gewiss nicht an den Kern selbst herantritt.

Es darf nicht unterlassen werden, darauf hinzuweisen, dass auch an den Wimperorganen freischwärmender Anneliden- und Molluskenlarven Wimperwurzeln beobachtet sind. Vor Allem sind hier anzuführen die Beobachtungen Kowalevsky's[2]) an der Larve von Dentalium, welcher Beobachter in einzelnen Fällen die Wimperwurzel bis in die Nähe des Zellkerns herantreten sah. Aehnliche Verhältnisse bei Annelidenlarven finde ich an Abbildungen Salensky's angedeutet.[3]) Von besonderem Interesse ist die Beobachtung Hatschek's[4]), wonach die Wimperwurzeln des präoralen Wimperkranzes der Eupomatuslarve mit dem Kleinenberg'schen Ringnerv in Zusammenhang stehen. Die schon von Engelmann in Erwägung gezogene Auffassung der Wimperwurzel als einer zur Wimper aufsteigenden nervösen Leitungsbahn gewinnt durch die in Rede stehende Beobachtung Hatschek's an Wahrscheinlichkeit.

Die einschneidende Bedeutung der Flimmerbewegung im Lebenshaushalte der Flagellaten und der ciliaten Infusorien veranlasste Engelmann auch bei diesen Organismen nach intracellulären Fortsetzungen der Flimmern resp. der Geissel zu suchen; doch waren seine Bemühungen nur bei Stylonychia mytilus von Erfolg gekrönt, bei welcher Form jederseits nahe dem Rande an der Unterfläche des Leibes eine Reihe von kräftigen Wimpern sich findet. Von jeder

---

[1]) F. Leydig: Zelle und Gewebe. Bonn 1885, pag. 7, 34 und 105.

[2]) A. Kowalevsky: Étude sur l'embryogénie du Dentale. Annales du Musée d'histoire naturelle de Marseille. Tom I, Mém. 7, 1883, pag. 14 und 26, Pl. II, Fig. 27 Pl. VI, Fig. 67; Pl. VII, Fig. 76.

[3]) W. Salensky: Études sur le développement des Annélides. Arch. de Biologie. 1882, Pl. XIV und XV. Es war mir nicht möglich, die ganze neuere entwicklungsgeschichtliche Literatur auf derlei Angaben zu durchsuchen. Ich greife nur einige mir geläufige heraus.

[4]) B. Hatschek: Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. VI, Heft I, 1885, pag. 19, Taf. IV, Fig. 43—45, Taf. V. Fig. 50 a.

dieser Wimpern fand Engelmann eine feine Faser ausgehend, welche der Mittellinie des Leibes zustrebt.

Bei der grossen Aehnlichkeit, welche die Kragenzellen der Spongien gewissen Mastigophoren gegenüber aufweisen, war es naheliegend, in der auf diese Classe bezüglichen Literatur nach Andeutungen eines ähnlichen Verhaltens in Hinsicht des Geisselursprunges zu suchen. Doch sind dieselben äusserst spärlich. Bütschli, eine Autorität auf diesem Gebiete, äussert sich über die Geissel der Flagellaten[1]) folgendermassen: „Mit einem gewissen Rechte könnte man die Bewegungsorgane der Flagellaten als ektoplasmatische Bildungen bezeichnen, da sie einerseits stets aus einem ganz homogenen und durchsichtigen Plasma gebildet sind und anderseits jedenfalls direct von der äussersten Plasmaschicht des Körpers entspringen. Es ist wenigstens bis jetzt in keinem Falle wahrgenommen worden, dass ein Flagellum sich tiefer in den Körper fortgesetzt hätte. Da jedoch nur bei wenigen Flagellaten und selbst da meist nur mit einer gewissen Reserve von einem deutlichen Ektoplasma die Rede sein kann, so hat diese Betrachtung, wie mir scheint, keinen besonderen Werth."

Ich finde die einzige auf eine intracelluläre Fortsetzung des Flagellums bei Flagellaten zu beziehende Angabe bei F. E. Schulze[2]), welcher bei seiner Mastigamoeba aspera von einer eigenthümlichen Beziehung der Geisselinsertion zum Kern spricht. Der stark lichtbrechende Kern liegt immer dem vorderen oder Geisselpole genähert an der Grenze zwischen Ektoplasma und Endoplasma und ist von einer hyalinen Substanz umhüllt, welche sich gegen das Exoplasma durch einen scharfen Contour absetzt. Dieser Contour ist nach vorne in eine Spitze ausgezogen, welche direct in die Geisselinsertion übergeht. Bei Mastigamoeba lobata, einer kleineren Form, sind ganz ähnliche Verhältnisse. Bütschli[3]), der uns eine schöne Abbildung dieser interessanten Form geliefert hat, hat auch eine Fortsetzung des Flagellums in's Innere des Zellleibes beobachtet (Fig. 23 a), welche freilich mit dem Kerne in keiner Verbindung steht. Ich selbst habe beide Arten M. aspera und lobata vor

[1]) Classen und Ordnungen des Thierreichs. 1. Bd. Protozoa. Neu bearbeitet von Bütschli, 1883, pag. 672.

[2]) F. F. Schulze: Rhizopodenstudien. V. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI, 1875, pag. 583, Taf. XXXV—XXXVI.

[3]) O. Bütschli: Beiträge zur Kenntniss d. Flagellaten und einiger verwandten Organismen. Ztschr. f. wiss. Zool. XXX. Bd., 1878, pag. 269, Taf. XIV, Fig. 23 a, b. Vgl. auch Bronn: Classen und Ordnungen. I. Bd. Protozoa, neu bearbeitet von Bütschli. Taf. XXXIX, Fig. 10 a und 10 b.

mehreren Jahren in F. E. Schulze's Laboratorium in Graz studirt, und meine Abbildungen von M. lobata zeigen einen ähnlichen Zusammenhang der Geisselinsertion mit dem Kern, wie ihn F. E. Schulze für seine M. aspera beschrieben hat.

Eine gewisse Beziehung des Kerns zum Flagellum-Insertionspunkt ist bei zahlreichen Flagellatenformen durch die genäherte Lage ausgedrückt, und Bütschli macht mit Recht bei Besprechung des obenerwähnten rhizopodenartigen Flagellaten auf die auffallende Thatsache aufmerksam, dass, sobald die amöboide Bewegung mit der flagellatenähnlichen vertauscht wird, der Kern stets seiner Lage nach dem Geisselursprunge folgt, als stünde er zu demselben in einer noch nicht genau erkannten Beziehung.

Nachdem wir so die prismatischen, geisseltragenden Zellen beschrieben haben, aus denen das Blastoderm der Oscarellalarve besteht, erübrigt uns noch einer zweiten Zellform (Taf. I, Fig. 9) Erwähnung zu thun, welche wir in beschränkter Zahl, aber ganz constant zwischen den prismatischen Zellen eingestreut vorgefunden haben. Dieselben unterscheiden sich schon durch ihre Form, welche eine birn- oder flaschenförmige genannt werden muss. Der Hals bezeichnet das schmalere, distale oder äussere Ende, welches mit einem sehr hohen Kragen versehen ist, während das proximale Ende der Zelle bauchig und abgerundet erscheint. Diese Zellen sind von viel geringerer Höhe als die prismatischen Geisselzellen; dieselbe beträgt nicht viel mehr, als die Hälfte, dagegen übertreffen sie die Geisselzellen bedeutend an Dicke. Auch hier finden wir die Scheidung in ein grobgranulirtes Endoplasma und ein Exoplasma, welches übereinstimmend mit der andern Zellform nach aussen zu einer homogenen, stark lichtbrechenden Grenzschicht differenzirt ist. Diesem Grenzsaume sitzt ein sehr hoher Kragen auf, welcher manchmal ein deutlich gefälteltes Aussehen darbietet. Dieser hohe Kragen ragt über die äussere Epithelgrenze hervor und ist schon an lebenden Exemplaren auf's Deutlichste zu erkennen (Taf. I, Fig. 5). Es war an dieser Zellform, wo ich mich zuerst vom Vorhandensein eines Kragens an so frühen Larvenstadien überzeugte. Der endoplasmatische, bauchige, innere Theil der Zelle enthält eine grosse Zahl ziemlich grober Granula, darunter auch stets mehrere der früher erwähnten, mit Osmium sich stark bräunenden Eiweisskörnchen, und in der Mitte dieses kugelig abgerundeten Theiles bemerken wir stets den rundlichen Zellkern, welcher ein deutliches kleines Kernkörperchen erkennen lässt. Der Kern erscheint von einem hellen Hof umgeben; da sich aber von ihm zum Zellleibe

zahlreiche plasmatische Fäden spannen, so gewinnt es den Anschein, als sei der helle Hof nur aus Flüssigkeitsvacuolen gebildet, welche sich um den Kern ansammeln. Ein weiteres, besonders auffälliges Merkmal dieser Zellen ist der Mangel der Geissel. So sehr ich auch nach dem Vorhandensein eines Flagellums suchte, so gelang es mir dennoch niemals ein solches zu Gesicht zu bekommen, obgleich an den Isolirungspräparaten, die ich zur Untersuchung verwendete, die Flagellen der übrigen Zellen auf das Deutlichste erhalten waren. Dagegen sah ich öfters innerhalb des Kragens einen vorgequollenen, lappigen, pseudopodienähnlichen Fortsatz, welcher den Anschein erregte, als sei ein Theil des Zellinhaltes im Austreten begriffen.

Wir müssen vor Allem die Frage entscheiden, ob wir es hier mit einer Zellform zu thun haben, welche von den prismatischen Geisselzellen specifisch verschieden ist. Auf den ersten Eindruck hin würden wir sehr geneigt sein, diese Frage ohne Weiteres zu bejahen. Es wäre aber immerhin noch möglich, dass wir es mit Theilungszuständen der prismatischen Geisselzellen zu thun hätten. Die abgerundete Form würde dafür sprechen, und das Flagellum könnte für die Dauer des Theilungsvorganges eingezogen sein. Dann wäre uns aber immer noch das Vorhandensein eines so deutlich entwickelten, hohen Kragens unerklärlich. So müssen wir uns denn doch der Annahme zuneigen, dass wir es mit einer von den prismatischen Geisselzellen verschiedenen Zellform zu thun haben, welche vielleicht einer specifischen Function des Larvenlebens entspricht. Der grobgranulirte Inhalt, welcher sehr an den Inhalt einzelliger Schleimdrüsen, wie sie sich bei zahlreichen Coelenteraten finden, erinnert, sowie die beobachteten, lappigen Fortsetzungen des Zellleibes nach Aussen, werden die Annahme vielleicht nicht als zu gewagt erscheinen lassen, dass die Function der in Rede stehenden Zellen secretorischer Art sei.

Wir haben noch die Intercellularsubstanz zu erwähnen. Die einzelnen, das Blastoderm zusammensetzenden Zellen stehen nicht ganz dicht aneinander, sondern sind durch ziemlich beträchtliche Zwischenräume von einander getrennt, so dass man die Trennung der Zellen schon bei geringerer Vergrösserung deutlich erkennen kann. Die zwischen den Zellen befindliche Intercellularsubstanz ist vielleicht von gleicher gallertiger Beschaffenheit, wie die homogene Substanz im Inneren der primären Leibeshöhle. Da die zahlreichen Formveränderungen, denen die freischwärmende Blastula unterliegt, ein veränderliches Volum der primären Leibeshöhle voraussetzen,

so sind vielleicht die Zwischenzellräume die Wege, durch welche Wasser für die primäre Leibeshöhle aufgenommen und abgegeben wird. Die Intercellularsubstanz wird durch Reagentien leicht zerstört, daher es ohne Schwierigkeiten gelingt, von den Blastodermzellen der Larven Isolationspräparate zu machen. Es genügt hierzu eine schwache Behandlung mit Ueberosmiumsäure und nachheriges Einlegen in verdünntes Glycerin. Nach einigen Tagen gelingt es leicht, durch einfaches Klopfen auf das Deckgläschen die zelligen Elemente schonend zu isoliren.

Es ist von Interesse zu sehen, wie eine Larvenform, welche nur aus einer einzigen Schicht von Geisselzellen besteht, einen verhältnissmässig hohen Grad von histologischer Differenzirung aufweist. Wenn wir aber bedenken, dass bei dem niederen Organisationszustand der Spongien der Weg, welchen die morphologische Differenzirung zurückzulegen hat, ein verhältnissmässig kurzer ist, so wird es uns wenig wundern, die histologische Differenzirung schon in die frühesten Stadien verlegt zu finden. Es ist klar, dass, je länger die Reihe von der Phylogenie angehörigen Formumwandlungen ist, welche ontogenetisch recapitulirt werden soll, die Wahrscheinlichkeit um so grösser ist, dass diese Reihe in modificirter und abgekürzter Form reproducirt werde. Diese Abkürzung wird sich vor Allem auf die ersten und ältesten Formzustände erstrecken, während die jüngstvergangene Zeit mit grösserer Treue zur Darstellung gebracht wird. Dazu kommt noch, dass ein complicirt gebauter Organismus erst in verhältnissmässig späten Entwicklungsstadien als Larve der Selbstständigkeit übergeben wird, während die früheren Entwicklungsstadien dem Embryonalleben anheimfallen, was für das Auftreten histologischer Differenzirungen jedenfalls verzögernden Einfluss ausüben muss.

Bei den Spongien nun reicht die Entwicklung während des Embryonallebens nur bis zum Auftreten der ersten primären Sonderung [1]), bis zur Anlage des ersten Organs, der einschichtigen Keimblase, während sämmtliche späteren Verwandlungen dem Larvenleben anheimfallen. Da dieses die selbstständige Ausübung mehrerer wichtiger Functionen voraussetzt, so muss nothwendigerweise die histiologische Differenzirung entsprechend frühzeitig auftreten. Zu diesen Functionen gehört vor Allem die der Bewegung, ferner die gesteigerte Ausübung respiratorischer, excretorischer

[1]) Ueber die Formulirung der Begriffe: primäre, morphologische und histologische Sonderung. Vergl. C. E. v. Baer: Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Theil. Scholion III. Innere Ausbildung d. Individuums. pag. 154.

und assimilirender Processe. Die Function selbstständiger Nahrungsaufnahme scheint bei den in Rede stehenden Stadien noch nicht in Frage zu kommen, denn ich glaube, dass die mehrfach erwähnten, in grosser Menge im Endoplasma der Blastodermzellen gelagerten Eiweissgranula nichts sind, als Nahrungsdotterelemente, auf deren Kosten die schwärmende Larve die weiteren Bildungsprocesse durchmacht, bis sie zur selbstständigen Nahrungsaufnahme befähigt ist.

Schwieriger ist es zu verstehen, dass sämmtliche Geisselzellen des Blastoderms einen deutlichen Kragen aufweisen, also eine Differenzirung, welche im ausgebildeten Zustande nur gewissen Partien des Entoderms zukommt. Wir stehen hier vor der Alternative, dem Vorhandensein von Kragenzellen an der ganzen Oberfläche der Blastosphaera phyletische Bedeutung beilegen zu müssen, oder anzunehmen, dass das Auftreten dieser Differenzirung vom ausgebildeten Zustand in die früheren Larvenstadien zurückverlegt wurde. In diesem Falle ist die Schwierigkeit, einzusehen, wie ein histologischer Charakter, welcher dem Entoderm des ausgebildeten Thieres zukommt, auf die Zellen, aus denen sämmtliche spätere Keimblätter hervorgehen, übertragen werden konnte. Dennoch neige ich mich zu dieser Ansicht. Da wir über die Function des Kragens noch nichts zu sagen wissen, so können wir auch nicht einsehen, ob und inwiefern seine Ausbildung in frühen Larvenstadien hätte von Vortheil sein können. Hingegen ist es bekannt, dass der Kragen eine Bildung ist, die in ihrem Auftreten ziemlichen Veränderungen unterliegt. Die interessante Codosiga Botrytis Ehbg. zeigt einen sich rasch vollziehenden Wechsel in der Höhe des Kragens, und Bütschli[1]) sah losgerissene, frei umherschwimmende Exemplare, bei welchen gar nichts mehr vom Kragen zu bemerken war, während Robin[2]) eine Varietät beobachtete, bei welcher der Kragen nur durch vier kurze, steife, unbewegliche Cirren vertreten war, welche in einzelnen Fällen durch eine sehr zarte Membran verbunden wurden. Eine ähnliche Variabilität des Kragens scheint dem von Bütschli auf Stielgerüsten der Anthophysa vegetans beobachteten, kleinen flagellatenartigen Organismus zuzukommen.[3])

---

[1]) Bütschli: Beiträge zur Kenntniss d. Flagellaten etc. Ztschr. f. w. Zoolog. XXX. Bd., 1878, pag. 223.

[2]) Robin Ch.: Mém. sur la structure et la reproduction de quelques infusoires tentaculés: suceurs et flagellés. Journ. de l'anat. et de physiol. 15. Ann, 529—83, T. XXXIX—XLIII. Ref. im Zoolog. Jahresber. f. 1880, I., pag. 167.

[3]) Bütschli: Loc. cit. pag. 229.

Es liegt nun in der That kein Hinderniss vor, die coloniebildenden Flagellaten, welche wir als Stammformen der Spongien ansehen, als mit der Fähigkeit begabt vorzustellen, gegebenen Falles einen Kragen zur Entwicklung zu bringen. [1]) Kragenähnliche Bildungen kommen bei verschiedenen Flagellaten vor, so dass uns eine solche Annahme noch nicht nöthigt, die Stammform der Spongien direct unter den Choanoflagellaten zu suchen. [2])

Eine solche von Alters ererbte Fähigkeit, einen Kragen auszubilden, könnte längere Zeit latent vererbt worden sein und erst bei Differenzirung des Gastralraumes zum wirklichen Auftreten der in Frage stehenden Bildung geführt haben. Ebenso könnte später die dem Entoderm eigenthümliche Differenzirung in's Larvenstadium zurückverlegt worden sein und bei vorhandenem Bedürfniss, da ja die Anlage dazu gegeben war, eine Ausbreitung über die Elemente sämmtlicher späteren Keimblätter gefunden haben.

Allerdings würde in diesem Falle dem Vorhandensein von Kragenzellen im Blastulastadium eine gewisse phyletische Bedeutung nicht abzusprechen sein. Eine solche Betrachtung würde uns dahin führen, in den Spongien Metazoen zu sehen, welche — vielleicht in Folge der festsitzenden Lebensweise — der histologischen Differenzirung ihrer Entodermzellen nach eine Rückfallsform in den flagellatenähnlichen Zustand aufweisen.

---

[1]) Dieser Ueberlegung hat in ganz übereinstimmender Weise F. E. Schulze Raum gegeben. In seinem Aufsatze „Ueber das Verhältniss der Spongien zu den Choanoflagellaten" (Sitzungsber. der kgl. preussischen Akademie der Wissenschaften vom 19. Februar 1885) drückt sich dieser Forscher auf pag. 12 folgendermassen aus: „Der Umstand, dass wir bei ganz verschiedenen Protozoengruppen, wenn auch nicht die gleichen, so doch ähnliche, zarte, membranöse Erhebungen des Plasmakörpers antreffen, wie das Collare, dürfte vielmehr darauf hinweisen, dass dem Protoplasma überhaupt die Fähigkeit zur Bildung derartiger Fortsätze innewohnt, und solche daher auch bei verschiedenen Thierabtheilungen und zu verschiedenen Zeiten unabhängig von einander entstehen konnten. Ich selbst habe bei Placopus ruber, einem Süsswasserrhizopoden, pseudopodienartige Erhebungen beobachtet (Arch. für mikr. Anat., Bd. XI., pag. 348), welche an der freien, oberen Fläche des Thieres entstehen und sich durch Verschmelzen ihrer aneinanderstossenden Seitenränder zur Bildung zarter, membranöser Trichter vereinigen können. Auch die sogenannten undulirenden Membranen zahlreicher ciliater Infusorien gleichen in mancher Hinsicht dem Collare, ohne dass man deshalb eine nähere Verwandtschaft zwischen jenen Infusorien und den Choanoflagellaten annimmt."

[2]) Vergl. z. B. das nach Stein rüsselförmige, „einem Halskragen ähnliche Peristom" von Poteriodendron petiolatum. Stein. in Stein: Der Organismus d. Infusionsthiere III. Abthl. Flagellaten. I. Hälfte, Taf. XI, Fig. 8—11.

Das freischwimmende Gastrula-Stadium.

Unter den Stadien, welche ich als Gastrulastadien deutete, befanden sich mehrere, die auf's Unzweifelhafteste erkennen liessen, dass der hintere, rothgefärbte Pol der Blastosphaera sich gegen den vorderen einstülpe. Aber die Treue meiner Schilderung nöthigt mich, einzugestehen, dass ich in einigen Fällen auch Bilder gesehen habe, welche auf eine Einstülpung des vorderen, gelblich gefärbten Poles schliessen liessen. Da aber die letzteren Beobachtungen an Zahl geringer waren, und die Larven der ersteren Art einen frischeren und lebenskräftigeren Eindruck machten, so neige ich mich der Ansicht zu, dieselben für das normale Stadium anzusehen. Zur Zeit, als mir die erwähnten Zweifel am fühlbarsten wurden, war ich nicht mehr in der Lage, die betreffende Lücke durch Anstellung neuer Beobachtungen an frischem Material auszufüllen. Eine erneute Untersuchung dieses Punktes wäre ein dringendes Bedürfniss, und ich hoffe selbst Gelegenheit zu finden, diesen mir höchst fühlbaren Abgang an Beobachtungen zu ersetzen.

Wenn ich daher im Folgenden den Entwicklungsgang schildere, so geschieht dies immer nur unter der hinzugefügten Reserve, dass meine Beobachtungen wirklich an normalen und typischen Stadien angestellt wurden.

Ich habe oben erwähnt, dass die ausschwärmenden Blastulae sich an der Lichtseite des Glases ansammeln; dies gilt für die erste Zeit nach dem Ausschwärmen. Die Larven suchen dabei stets die Wasseroberfläche auf, so dass man sie in grosser Zahl an der oberflächlichen Randschicht des Wassers lebhaft umherschwärmen sehen kann. Bevor sie aber zum Festsetzen schreiten und den Invaginationsprocess durchmachen, auf welchen das Festsetzen unmittelbar nachfolgt, zeigen sie ein verändertes Verhalten. Sie suchen die von der Lichtquelle abgewendete Seite des Glases auf, sich noch immer an der Wasseroberfläche haltend, und werden in ihren Bewegungen träger. Das oben erwähnte Festheften scheinen sie nun häufiger auszuführen. Während des Invaginationsprocesses, den wir nun gleich beschreiben wollen, beobachtete ich die wenigen Male, da ich Gelegenheit hatte, die in Rede stehenden Stadien zu sehen, dass die Larve sich an der Wasseroberfläche festgeheftet hatte und in völliger Ruhe oder in langsamen Rotationen um ihre Axe verharrte; wenn sie dabei gestört wurde, so wurden lebhaftere locomotorische Bewegungen ausgeführt.

Die nächste Veränderung, welche ich beobachtete, ist eine

Zunahme im Breitendurchmesser und eine Verkürzung der Längsaxe, welche es mit sich bringt, dass die Pole und vor Allem der spitzere, hintere Pol nun eine etwas stumpfere Form annehmen. Während nun langsame Rotationen um diese verkürzte Längsaxe ausgeführt werden, scheint der hintere, roth pigmentirte Pol der Larve sich sehr rasch gegen die vordere Körperhälfte einzustülpen, so dass die dadurch gebildete Gastrula die Form einer aus zwei Zellschichten gebildeten Halbkugel aufweist. Beide Zellschichten weisen im Uebrigen noch völlig den Bau auf, welchen wir für die Blastosphaera beschrieben haben, es sei denn, dass vielleicht die prismatischen Geisselzellen im Allgemeinen sich etwas verkürzt hätten. Der zwischen beiden Zellenschichten noch übrige Rest der primären Leibeshöhle verschwindet während dieses Invaginationsprocesses nicht völlig, sondern es bleibt noch ein deutlich erkennbares Spatium zwischen den beiden Zellschichten erhalten, welches mit der der primären Leibeshöhle zukommenden, homogenen Gallerte erfüllt ist. Sowohl die noch immer die prismatische Gestalt aufweisenden Zellen des Ektoderms, als auch die Zellen der eingestülpten Zellschicht haben ihre Geisseln beibehalten. Da das Entoderm in Form einer Halbkugel sich gegen das Ektoderm eingestülpt hat, so stellt der Gastrula-Mund eine weite, kreisförmige Oeffnung dar. Die Zellen, welche den Umkreis dieser Oeffnung umschliessen, sind von keiner andern Gestalt, als die übrigen und weisen noch immer die Form prismatischer Geisselzellen auf.

Ich habe diesen Invaginationsprocess in beschriebener Weise mehrmals ablaufen sehen, und stets beobachtete ich sein Eintreten gegen Abend, so dass die Annahme nahe liegt, dass er überhaupt um diese Tageszeit sich vollziehe. Oefters fand ich auch am Morgen in kleinen Aquarien, welche des Abends vorher nur schwärmende Blastulae enthielten, zahlreiche, festsitzende Larven, welche indess schon höhere Entwicklungsstadien aufwiesen.

Der Umstand, dass dieser Invaginationsprocess sehr schnell abläuft, trägt dazu bei, die Schwierigkeit der Beobachtung zu vermehren. Es ist dies ein Punkt, auf welchen zahlreiche Forscher bei Besprechung der Spongienentwicklung aufmerksam gemacht haben. Denn die Art und Weise der Festsetzung ist ein Moment, in Bezug auf welchen die meisten der bisher publicirten Entwicklungsgeschichten von Spongien uns im Stiche lassen.

Festsitzendes Gastrula-Stadium. (Taf. I, Fig. 10, Taf. III, Fig. 25, 32 und 33.)

Die definitive Festsetzung des gastrulaförmigen Larvenstadiums geht fast gleichzeitig mit dem im vorigen Abschnitte geschilderten Invaginationsprocesse vor sich oder folgt demselben in kürzester Zeit nach. Die zweischichtige Larve, welche bisher die Form einer Halbkugel aufwies, deren vorderer Pol der Kuppe der Halbkugel entspricht, während die Basis der Halbkugel von der Mundöffnung eingenommen wird, zeigt in ihren Bewegungen ein immer trägeres Verhalten, bis sie an einer Stelle der Wand des Aquariums nahe der Wasseroberfläche oder an der Wasseroberfläche selbst völlig zur Ruhe kommt. Solche an der Wasseroberfläche festgesetzte Larven entwickeln sich normal bis zur Ausbildung des jungen Schwammes und bieten ein um so bequemeres Untersuchungsmaterial, da sie, an der Oberfläche flottirend, aus dem Aquarium geschöpft werden können, während die Loslösung an festen Flächen fixirter Larven meist mit Verletzung verbunden ist.

Die Festsetzung der Gastrulalarve geht in der Weise vor sich, dass die Larven sich mit dem Umkreis des Gastrulamundes an der Unterlage festheften, während der die Kuppe bildende aborale Pol die von der Unterlage entfernteste Partie der Larve darstellt — also ganz in der nämlichen Weise, wie dies von F. E. Schulze für die Invaginationsgastrula von Sycon raphanus bekannt geworden ist.[1]) In welcher Weise das Festheften selbst geschieht, habe ich in diesen frühesten Stadien nicht beobachtet. Jedenfalls sind aber dabei pseudopodienähnliche Ausläufer der den Mundrand umgrenzenden Zellen betheiligt, wie ich solche Pseudopodien für die Festheftungspunkte späterer Stadien beobachten konnte.

Während des Festsetzens hat die Larve ihre Form noch etwas geändert. Sie hat sich in der Richtung der früheren Längsaxe, welche wir nun mit Bezug zur Unterlage als Höhendimension zu bezeichnen berechtigt sind, noch verkürzt, während sie sich der Fläche nach verbreitert hat. Diese Verbreiterung betrifft vor Allem den Mundrand selbst, welcher an die grösste Peripherie der flächenhaft ausgebreiteten zweischichtigen Larve rückt. Dadurch gewinnt die festgeheftete Larve in ihren ersten Stadien die Form

---

[1]) F. E. Schulze: Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Ztschr. f. wiss. Zool., XXXI, 1878, pag. 268, Taf. XIX, Fig. 8.

eines flachen Mützchens, welches die Kuppe nach oben gerichtet hat und mit seinem Rande der Unterlage anhaftet.

Während diese Umwandlungen vor sich gehen, haben auch histologische Veränderungen Platz gegriffen. Auf den ersten Blick und schon bei schwachen Vergrösserungen ist eine Aufhellung des Gewebes bemerkbar. Die Larven sind im Allgemeinen durchsichtiger geworden. Ferner hat sich das Pigment anscheinend über die ganze Larve gleichmässig vertheilt. Wenigstens zeigt dies Stadium und die von nun an folgenden eine überall gleichmässige, schwach röthliche Färbung, welche übrigens ihrer Intensität nach mannigfach variirt. Da das Ectoderm eine dünne Schicht von Zellen bildet, welche der mächtigen Geisselzellschicht des Entoderms ganz flach anliegt und da man die in Frage stehenden Stadien meist von der Fläche sieht, so wäre es wohl möglich, dass das Ektoderm nach wie vor unpigmentirt geblieben ist. Ja mir ist dies sogar wahrscheinlicher, nachdem spätere Stadien nie eine Pigmentansammlung im Ectoderm erkennen lassen. Die grössere Gleichmässigkeit in der Färbung beruht daher offenbar nur auf dem Verblassen der Entodermzellschicht.

Betrachten wir den histologischen Aufbau der beiden Zellschichten, aus denen unser Stadium zusammengesetzt ist, genauer, so ist vor Allem auffällig, dass Ektoderm und Entoderm von nun an histologisch sich vollständig verschieden verhalten. Das Entoderm hat im Allgemeinen die Charaktere des Geisselepithels bewahrt, wie wir dieselben für die Blastosphaera geschildert haben. Dasselbe besteht aus schmalen, prismatischen Kragenzellen, deren Kragen mir etwas höher geworden schien. Ein hyalineres Exoplasma ist von einem grobgranulirten Endoplasma gar wohl zu unterscheiden. Die groben Granula des Endoplasmas, welche sich mit Osmium bräunen und mit Carmin schwach färben, sind dieselben, welche ich in der Beschreibung des Blastulastadiums als Nahrungsdotterelemente in Anspruch nahm. Dieser basale Theil der Zelle zeigt gegenüber der Blastosphaera ein etwas abweichendes Verhalten. Während an dieser letzteren Entwicklungsform die Fusstheile der Zellen scharf begrenzt waren und die Zellgrenzen deutlich wahrnehmbar, sind an den Entodermzellen der vorliegenden Larve die Zellgrenzen im Basaltheil nur höchst undeutlich zu erkennen und die früher scharfe Grenze gegen die hyaline Substanz, welche die primäre Leibeshöhle ausfüllt, ist ganz verschwommen, so dass es den Anschein hat, als seien die Granula im Begriffe, aus der Entodermzellschicht in die primäre Leibeshöhle ausgestossen zu werden. Ein solcher Austritt

von Körnchen, welcher durch die Beobachtungen von Marshall[1]) für die Larven der Reniera filigrana O. Schm. nicht ganz unwahrscheinlich ist, ist mir indess für die Oscarellalarven nicht recht glaublich, da in späteren Stadien das der primären Leibeshöhle angehörige Spatium wieder vollkommen hyalin und scharf begrenzt hervortritt. Ich halte vielmehr die undeutlich begrenzte Granulaschicht, welche an den Basaltheil der Entodermzellen sich anschliesst, für zu demselben gehörig. Vielleicht steht die aufgetretene Veränderung in irgend welcher Beziehung zum Mechanismus der Einstülpung.

Die dem Ektoderm zugehörige Zellschicht ist dagegen bedeutende und auffällige Veränderungen eingegangen. Die Zellen dieser Schicht zeigen ein mehr hyalines, von wenig Granulis durchsetztes Plasma, welches an der Aussenfläche des Zellleibes noch immer eine cuticulaartige Verdichtung wahrnehmen lässt (Taf. III, Fig. 32 und 33). Der Kragen war verschwunden, dagegen konnte ich an manchen der von mir angefertigten Schnitte ein Flagellum noch deutlich wahrnehmen. Die auffälligste Veränderung betrifft jedoch die Form der Zellen, welche aus der langgestreckt prismatischen in die eines kurzen, verbreiterten Prismas und schliesslich in die kubische Form übergeht. Der Unterschied zwischen Exoplasma und Endoplasma ist nicht mehr wahrnehmbar und der Kern erscheint gegen den basalen Theil der Zelle gerückt. Wenn die Ektodermzellen durch fortschreitende Verkürzung der kubischen Form sich genähert haben, so erscheinen sie von auffälliger, abgerundeter Gestalt, so dass die benachbarten Zellen sich nur mit einem Theile ihrer Seitenfläche berühren.

Beginnende Verengerung des Gastrula-Mundes. (Taf. I, Fig. 11 und 12.)

Die nächste auffällige Veränderung, der wir an der festgehefteten Larve begegnen, ist eine Verengerung des Mundes, welche dadurch bewerkstelligt wird, dass der Mundrand sich von allen Seiten gleichförmig contrahirt. Auf diese Weise erhält die Gastralhöhle nun auch eine Begrenzung nach unten zu. Der Gastrula-Mund bleibt noch einige Zeit ziemlich weit geöffnet, während im Bereiche des Entoderms Faltungen auftreten, welche zur Bildung der Geisselkammern führen.

Gleichzeitig mit der Verengerung des Gastrula-Mundes kommen aber auch andere Veränderungen zum Vorschein, die sich vornehmlich auf die Form der Larve beziehen. Während die Larve durch

[1]) William Marshall: Die Ontogenie von Reniera filigrana O. Schm. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXVII, 1882, pag. 222.

die zunehmende Contraction des Mundrandes eine basale Fläche gewinnt, nimmt sie eine flache Kuchenform an, indem ihre Seitenflächen sich abrunden und der kuppenförmige Theil ihrer oberen Seite sich abflacht. Diese flach-kuchenförmige Gestalt erhält sich während der folgenden Stadien. Ferner findet man an Larven dieses Stadiums, wie auch schon früher, häufig Unregelmässigkeiten in Bezug auf die Ausbildung nach der lateralen Dimension, welche von keiner weiteren Bedeutung für die allgemeine Entwicklung zu sein scheinen, da die verschiedenartigsten Variationen in dieser Richtung vorkommen. Die Larven sind nicht immer kreisrund, wie unsere Abbildungen sie zeigen, sondern zeigen auch häufig eine mehr weniger elliptische oder nach einer Richtung langgestreckte Form. Nach dieser Dimension zeigt sich dann natürlich auch der Gastrula-Mund entsprechend verzogen.

Eine weitere Unregelmässigkeit des Aussencontours wird durch die Vorrichtungen zur Befestigung unseres Thierchens an der Unterlage bedingt. Diese Anheftung geschieht nämlich nur an mehr weniger zahlreichen Punkten der Peripherie, welche dadurch kenntlich werden, dass an diesen Stellen die Oberfläche zu einem stumpfen Conus oder lappenförmigen Fortsatz ausgezogen erscheint. Oefters sah ich von den Zellen an der Spitze dieser prominenten Stellen kleine pseudopodienartige Plasmafortsätze ausgehen, welche zweifelsohne zur Anheftung der Larven dienten.

Auch im Bereiche des Entoderms, das noch aus hohen prismatischen Zellen zusammengesetzt ist, finden wir Andeutungen eines regen, fortschreitenden Wachsthumsprocesses. Die Wand der Gastralhöhle ist nicht gleichmässig glatt entwickelt, sondern zeigt Faltungen und Knickungen, welche einer beginnenden, nach Aussen gerichteten Divertikelbildung zu entsprechen scheinen. Wir werden sehen, dass die ersten auftretenden Divertikel sich nicht direct von diesen unregelmässigen Faltungen ableiten lassen, sondern dass die letzteren nur den Ausdruck der durch fortschreitendes Wachsthum bedingten Oberflächenvergrösserung darstellen.

Morphologische Differenzirung im Bereich des Entoderms. (Taf. I, Fig. 13 und 14; Taf. II, Fig. 15 und 16; Taf. III, Fig. 21, 22, 23 und 24.)

Die fortschreitende Flächenzunahme der Gastralwand führt nämlich bald zur Bildung flacher Divertikel, welche ihrer hauptsächlichsten Ausdehnung nach die obere oder aborale Fläche des plattgedrückten Entodermsackes einehmen, obgleich auch die seit-

liche Partie desselben an diesen Bildungen betheiligt ist. Die ersten Andeutungen davon findet man an Larven, welche noch einen beträchtlich weiten Gastrula-Mund erkennen lassen. Im Wesentlichen sind es Faltungen, welche mit dem Randcontour des flachen Entodermsackes parallel laufen und sich demselben dicht anschliessen (Taf. I, Fig. 13 und 14; Taf. III, Fig. 21). Man würde ihr Wesen am treffendsten bezeichnen, wenn man sagen würde: das Entoderm bildet einen die ganze Peripherie seiner aboralen Fläche umgreifenden, nach oben prominenten Wulst, welcher aber nicht continuirlich rings um die ganze Peripherie entwickelt ist, sondern an einzelnen Stellen in seinem Verlaufe unterbrochen erscheint. Daher zerfällt diese Aussackung in eine Reihe flacher, sich aneinanderschliessender Divertikel, welche im Uebrigen hinsichtlich ihrer Ausbildung kein bestimmtes Gesetz erkennen lassen. Es wechseln lange Wülste ohne Unterbrechung häufig mit kleinen Divertikeln ab, welche der Grösse nach höchstens einer einzigen Geisselkammer der späteren fertigen Larve entsprechen. Verschiedene in der Entwicklung dieser Falten auftretende Unregelmässigkeiten scheinen im Verlaufe sich immer wieder auszugleichen. Die Anzahl der einzelnen Abtheilungen dieses peripherischen Wulstes ist bei verschiedenen Exemplaren grossen Variationen ausgesetzt. Man darf diese Divertikel nicht als etwas fix Gegebenes auffassen; sie sind vielmehr in ihrem speciellen Verhalten von grosser Veränderlichkeit. Sie verschmelzen sehr leicht mit einander und trennen sich ebenso leicht durch eine auftretende flache Querfurche. Häufig stösst man auf Bilder, an denen man kaum unterscheiden kann, ob man es mit einem einzigen langgestreckten Divertikel oder mit zwei undeutlich getrennten zu thun hat. Diese radiären Quertheilungen des peripherischen Wulstes scheinen schliesslich ganz zu verschwinden, denn im nächsten Stadium, welches Radiärfalten anderer Natur aufweist, kann man nichts von diesen ersteren mehr erkennen.

Es entstehen nämlich bald radiäre Faltungen, welche von der Seite aus in das Innere des Entodermsackes vordringen und sich gleichzeitig auf die obere Fläche derselben erstrecken (Taf. II, Fig. 15; Taf. III, Fig. 22). Durch das Auftreten desselben erhält die Gastralhöhle eine wechselnde Zahl von radiären, schwach gegen das Innere vorspringenden Septen. Indem die „Radiärfalten", wie ich sie von nun an nennen will, an der oberen Gastralwand immer weiter gegen den Mittelpunkt vordringen, schieben sie den peripherischen Wulst vor sich her, so dass derselbe einen geknickten

Verlauf erhält, indem Stellen, an denen der Wulst seine ursprüngliche Lage am Rande des Entoderms beibehält, mit solchen abwechseln, an denen er durch eine Radiärfalte an der Dorsalseite nach innen gedrängt ist. Larven dieses Stadiums zeigen sich auch dadurch als weiter vorgeschritten, dass der Gastrula-Mund sich schon um ein Beträchtliches verengt hat.

Bald wird nun der periphere Wulst in eine Anzahl gesonderter Segmente zerlegt, indem Falten auftreten, welche zu seiner Verlaufsrichtung quer gestellt sind (Taf. II, Fig. 15 a; Taf. III, Fig. 23). Solche Falten finden sich an jenen Stellen, an denen der Wulst durch die Radiärfalten geknickt wurde, ferner auch je eine interradiär gelegene, welche der zwischen je zwei Radien befindlichen Ausbiegung des Wulstes entspricht. Bald folgen auch Falten dieser Art, welche jedes zwischen den ebenerwähnten zwei Untertheilungen gelegene Stück halbiren und in ein inneres und äusseres Segment zerlegen (z. B. Taf. II, Fig. 15 a). Die letzteren Falten sind von besonderer Bedeutung, da durch dieselben das ganze System von Ausbuchtungen in zwei Kreise kleiner Divertikel gesondert wird, welche Kreise dem Umriss der noch immer abgeflachten Gastralhöhle parallel verlaufen. Es erhellt aus einer Betrachtung der für diese Entwicklungsvorgänge entworfenen Schemata (Taf. III, Fig. 21, 22, 23 und 24), sowie aus den darauf bezüglichen naturgetreuen Abbildungen (Taf. I, Fig. 13 und 14; Taf. II, Fig. 15 und 16), dass die Anzahl dieser kleinen Divertikel, welche nichts sind, als die primäre Anlage der Geisselkammern, im inneren Kreise die gleiche sein muss, wie im äusseren. Da aber der äussere der beiden Kreise von grösserem Umfange ist und die Divertikel dicht aneinandergedrängt gelagert sind, so wird ein kleiner Unterschied in der Form derselben je nach ihrer Zugehörigkeit zu einem der beiden Kreise verständlich. Die Geisselkammeranlagen des inneren Kreises sind in radiärer Richtung verlängert, und da sie sich nach Innen verschmälern, häufig von fast dreieckiger Gestalt, während die äusseren Divertikel in radiärer Richtung verkürzt und in der Richtung des Kreises verlängert erscheinen. Diese Verlängerung schreitet aber nur bis zu einem gewissen Maasse vor, denn bald theilen sich einzelne der Geisselkammeranlagen des äusseren Kreises durch eine secundäre radiäre Falte, so dass wir dann im äusseren Kreise eine grössere Anzahl von Geisselkammeranlagen vorfinden, als im inneren.

Die so gelieferte Darstellung der Divertikelbildung, welche den Geisselkammern den Ursprung gibt, ist das Resultat der

genauen Untersuchung der auf diese Entwicklungsperiode bezüglichen Stadien und musste der Klarheit halber ein wenig schematisch gehalten werden, wie ich denn auch einige abstrahirte Schemata, welche ich anfangs zum eigenen Verständniss anfertigte, meinen Zeichnungen beigebe. Die naturgetreuen Bilder dagegen zeigen, unter wie mannigfachen Variationen dieser Faltungsprocess in Wirklichkeit abläuft. Besonders lehrreich in dieser Hinsicht ist ein eingehendes Studium des in Fig. 16 dargestellten Bildes, welches vermittelst der Camera lucida nach einem Osmiumpräparat auf's Genaueste angefertigt wurde.

Wenn die im vorliegenden Capitel geschilderten Processe zum Abschluss gekommen sind, ist der Gastrula-Mund schon geschlossen oder doch dem vollkommenen Verschwinden nahe (Fig. 16a).

Es wird uns aus der gelieferten Darstellung erklärlich, wie es kommt, dass zahlreiche Spongienlarven in frühen Stadien eine Anordnung der Geisselkammern in zwei oder mehreren concentrischen Kreisen zeigen, ein Verhältniss, welches von mehreren Autoren angeführt wird.[1])

Die Anzahl der primären Radiärfalten ist für die einzelnen Individuen und für die verschiedenen Altersstufen eine wechselnde. Denn während die betreffenden Processe im Ablaufen begriffen sind, kann sich im Interradius eine neue Radiärfalte einschieben, welche gerade so wie die früher angelegten einem System von vier Geisselkammeranlagen zum Ursprung dient.

Weitere Vorgänge in der Entwicklungsperiode bis zum Verschluss des Gastrula-Mundes.

Während der oben beschriebenen Veränderungen, welche für die Anlage der Oscarella von grundlegender Bedeutung sind, spielen sich noch mehrere Processe ab, welche besonderer Erwähnung bedürfen.

Die histologische Differenzirung der Zellen des Entoderms macht in der Richtung der definitiven Ausbildung bedeutende Fortschritte. Während zu Anfang des beschriebenen Faltungsprocesses die Entodermzellen noch sämmtlich die Form hoher prismatischer, mit niederem Kragen versehener Geisselzellen hatten, müssen wir zu Ende dieser Stadienreihe schon deutlich zwischen den Geisselkammerzellen und jenen Elementen unterscheiden, welche die übrigen

[1]) F. E. Schulze: Untersuch. über den Bau etc. IX. Mittheilung: Die Plakiniden. Ztschr. f. w. Zool., XXXIV. Bd., pag. 418, Taf. XXII, Fig. 28.

Räume der Gastralhöhle auskleiden (Taf. III, Fig. 29). Alle Zellen haben die prismatische langgestreckte Form aufgegeben und ebenso sind die Granula des Nahrungsdotters völlig verschwunden. Die Zellen nun, welche die Geisselkammeranlagen auskleiden, zeigen eine noch immer ziemlich hohe, gestreckte Gestalt, welche man im Allgemeinen flaschen- oder birnförmig nennen kann. Der Kragen erscheint noch immer nicht deutlicher entwickelt als bisher. Man kann ein hyalines Exoplasma und ein den basalen Theil der Zelle einnehmendes, körniges Endoplasma unterscheiden; der Basis der Zelle genähert liegt der kleine, ovale oder rundliche Zellkern.

Die übrigen Entodermzellen, welchen die Auskleidung der grossen, primären Gastralhöhle zukommt, sind von kubischer Gestalt, mit rundlichem, central gelegenen Kern. Sie haben den Kragen völlig verloren, sind aber noch mit der Geissel versehen, wie ich denn überhaupt glaube, dass die Geisseln der Ektodermzellen sowohl, als der Entodermzellen während der ganzen Metamorphose von Oscarella nicht eingezogen werden, wenn es im gegebenen Falle auch manchmal schwer sein mag, dieselben nachzuweisen.

Eine weitere und wichtige Veränderung betrifft die zwischen Ektoderm und Entoderm sich erstreckende Gallerte, den Rest der primären Leibeshöhle. Dieselbe hat im Verlaufe der Entwicklung an Masse zugenommen und erfüllt besonders am Rand der flach kuchenförmigen Larve ein oft beträchtliches Spatium. Während der in Rede stehenden Umwandlungen nun kann man das erste Auftreten von Mesodermzellen[1]) in der Gallerte beobachten. Meine Untersuchungen haben mich zur Ansicht geführt, dass die Elemente des Mesoderms durch Einwanderung vom Entoderm aus zur Sonderung kommen. Diese Ansicht stütze ich auf folgende Beobachtungen:

1. Ich fand die ersten auftretenden Mesodermzellen in der Nähe des Entoderms gelagert.

2. Die jüngsten Mesodermzellen zeigen ihrer histologischen Beschaffenheit nach mehr Aehnlichkeit mit den Elementen des

[1]) Ich verwende die für die in Rede stehende Gewebsschicht bei Spongien bisher gebräuchliche Bezeichnung „Mesoderm", ohne hierdurch hinsichtlich der Homologisirung derselben und gleichnamiger Gewebsschichten bei anderen Metazoen irgend etwas präjudiciren zu wollen. Wenn ich den in neuerer Zeit in Aufnahme gekommenen Ausdruck „Mesenchym" vermeide, so geschieht das aus dem Grunde, weil ich diesem Begriffe eine Bedeutung von lediglich histologischer Natur beimesse, dessen Einführung in die vergleichende Embryologie daher über die Gleichwerthigkeit der damit bezeichneten Schichten ebensowenig besagt, wie der oben angeführte Ausdruck.

Entoderms, als denen des Ektoderms. Sie gleichen den Entodermzellen in Bezug auf ihr Lichtbrechungsvermögen, auf die eigenthümlich trübe, körnige Beschaffenheit ihres Protoplasmas — kurz, ihrem ganzen Aussehen nach sind sie den Entodermelementen näher stehend, als den hyalinen und pelluciden Ektodermzellen.

3. Ich sah häufig Bilder, welche sich auf eine Einwanderung von Entodermzellen in die Gallerte beziehen liessen, sei es, dass einzelne Entodermzellen gegen die Gallerte prominent waren und weit über den Grenzcontour des Entodermepithels vorragten, sei es, dass deutlich in der Gallerte gelegene Mesodermzellen mit einem Stück des Zellleibes noch zwischen die Entodermzellen hineinragten. Dagegen konnte ich trotz eifrigen Nachsuchens keine Bilder finden, welche sich auf eine Einwanderung von Ektodermzellen in die Gallerte hätten beziehen lassen.

Ich weiss, dass die angeführten Beobachtungen nicht genügend sind, um den vollständigen Beweis der Abstammung des Mesoderms vom Entoderm herzustellen. Doch wird man mir zugeben, dass sie einen solchen Entwicklungsmodus auf's Höchste wahrscheinlich machen. Obgleich zahlreiche Angaben in der Literatur der Spongienentwicklung auf eine Abstammung des Mesoderms vom Entoderm hinweisen, so halte ich doch die Untersuchungen über diesen Punkt bisher noch nicht für völlig abgeschlossen.

Die Zellen des Ektoderms sind im Allgemeinen von kubischer Gestalt und nähern sich an manchen Stellen der abgeflachten Form des Plattenepithels. Im Verlaufe der angeführten Entwicklungsstadien bildet das Ektoderm besondere Organe, welche eine interessante, dem Larvenstadium von Oscarella lobularis zukommende Eigenthümlichkeit darstellen. Es sind dies förmliche Füsschen, welche zur Anheftung der Larve verwendet werden (Taf. II, Fig. 16, 17, 18 und 19; Taf. III, Fig. 29 und 30). Ich habe schon oben gezeigt, dass die Fixirung unserer Entwicklungsstadien nicht von der ganzen basalen Fläche des Ektoderms vollzogen wird, sondern nur von einzelnen Fortsätzen, welche sich mit ihrem Ende an die Unterlage festheften. Diese Fortsätze, anfangs von stumpf konischer Gestalt, strecken sich bald und gewinnen in einigen besonders entwickelten Fällen fast die Form von etwas unförmlichen, kleinen Tentakeln, welche nach diversen Richtungen entsendet werden, um Fixpunkte zur Anheftung zu suchen. Meist aber bleiben diese Fortsätze kurz und legen sich, indem sie sich gegen die Unterlage zuwenden, derselben dicht an. Während nun manche von ihnen stets ihre unregelmässig konische oder lappige Gestalt beibehalten,

verbreiten sich andere an der Unterlage zu einer Art kleinem Saugnapf von rundlicher Form. Die dieser Fläche angehörigen Ektodermzellen sind stets von hoher cylindrischer Form und ähneln durch ihr gleichmässig feinkörniges Protoplasma manchen Drüsenzellen, so dass es mir wahrscheinlich geworden ist, dass sie einen Kitt zur Anheftung absondern. In einer an der Basis dieser Füsschen vorfindlichen hyalinen Masse glaubte ich diesen Kitt erkennen zu können (Taf. II, Fig. 18 und 19 a). Spätere Entwicklungsstadien sind gewöhnlich nur mit drei bis vier Füsschen an der Unterlage festgeheftet.

Jene Ektodermzellen, welche den Rand des Gastrulamundes umgrenzen, erschienen mir an den Oberflächenbildern von besonders succulenter Beschaffenheit und auffälliger Grösse. Indess habe ich mich vergebens bemüht, dieselben an Querschnitten wieder aufzufinden. Dort sah ich den Uebergang von Ektoderm gegen das Entoderm zu mehr allmälig zu Stande kommen.

Stadium der definitiven Formirung der Geisselkammern. (Taf. II, Fig. 17, Taf. III, Fig. 30.)

Mit dem Eintritt in das nun zu beschreibende Stadium erreicht die Oscarella-Larve einen Grad der Ausbildung, welcher dieselbe dem ausgewachsenen Schwamme schon ziemlich nahe bringt. In der That sind ähnliche Stadien anderer Spongien von den Autoren meist schon als junge Schwämme bezeichnet worden. Da dem fraglichen Entwicklungsstadium aber noch einige wichtige Bildungen (ausführende Canäle der Geisselkammern, Osculum) zur Erreichung der Organisations-Stufe des ausgebildeten Individuums fehlen, so werde ich es noch weiterhin als Larve bezeichnen.

Vor Allem ist es die allgemeine Körperform, welche bedeutsame Aenderungen aufweist. Die bisher flach kuchenförmige Larve wächst nun vor Allem in der Höhendimension, so dass die Larve die Gestalt einer Halbkugel gewinnt, deren Basis der Unterlage zugewendet ist, während die Kuppe der Halbkugel nach oben gerichtet erscheint. Diese Ausdehnung nach der Höhe wird vor Allem dadurch bedingt, dass die Gastralhöhle, welche bisher ein wenig ausgedehntes Lumen aufwies, nun sich mit Flüssigkeit erfüllt, wodurch das Höhlensystem derselben erst recht zur Entfaltung gelangt. Ich hätte diese Flüssigkeit als diffundirtes Seewasser in Anspruch genommen, wenn nicht zahlreiche in derselben nach Behandlung mit Reagentien auftretende, fädige Gerinnungen mich darauf

aufmerksam machten, dass darin Eiweisskörper in gelöstem Zustand vorhanden seien (Taf. III, Fig. 30 und 31).

Die ektodermalen Seitenwände der Larve glätten sich bei dieser Höhenzunahme und kleinere Fortsätze, welche von derselben bisher ausgingen und an der Fixirung der Larve theilnahmen, verschwinden mehr und mehr, so dass in späteren Stadien meist nur mehr wenige der oben beschriebenen Füsschen übrig bleiben. Am häufigsten fand ich deren drei, ohne dass hinsichtlich der Zahl eine bestimmte Regel vorzuherrschen schien. Diese Füsschen gehören von nun an ganz entschieden der basalen Fläche der Larve an.

Die Zellen des Ektoderms haben sich noch mehr abgeplattet und man begegnet seltener kubischen Zellen. Meist zeigen sie schon jene Plattenepithelform, welche dem ausgebildeten Schwamme eigenthümlich ist. Eine Ausnahme hiervon machen die Zellen der Basalfläche, welche nicht nur am basalen Theil der Füsschen, sondern auch an anderen Stellen eine hohe, mehr weniger kubische oder cylindrische Form aufweisen (vgl. Fig. 30 und 31). Dies führt mich zu dem Gedanken, dass vielleicht auch Stellen, an denen die Basalfläche der Unterlage anliegt, zur Festheftung verwendet werden.

Die wesentlichsten Veränderungen weist das Entoderm auf. Wir haben gesehen, dass ein etwas complicirter Faltungsprocess, der sich wesentlich an der oberen Fläche des platten Entodermsackes abspielt, zur Bildung von zwei Reihen von Divertikeln führt, welche concentrisch um den Mittelpunkt der kuchenförmigen Larve angeordnet sind. Es bleibt daher innerhalb des inneren Kreises von Divertikeln eine ungefaltete Entodermfläche über, welche von Bedeutung ist, da durch dieselbe hindurch der Durchbruch des Osculums erfolgt (Taf. III, Fig. 30 a). Wir haben auch gesehen, wie der äussere Kreis von Divertikeln durch Theilung derselben bald eine grössere Zahl gewinnt, als der innere.

Durch die Höhenausdehnung, welche die Larve unseres Stadiums entwickelt, gelangen die Geisselkammeranlagen mehr an die Seitenfläche der Halbkugel, während die Kuppe von der flachen, unveränderten Entodermlamelle eingenommen wird. Dieser gegenüber und parallel liegt die basale Entodermlamelle, welche ganz flach und ohne jede Faltung erscheint. Es ist dies jene Lamelle, innerhalb welcher der Verschluss des Gastrula-Mundes stattgefunden hat. Ich werde sie künftig die „basale Entodermlamelle“ nennen, während ich die obere, bedeutend kleinere mit Bezug auf ihre späteren Schicksale als „osculare Entodermplatte“ bezeichnen will.

Betrachten wir die beiden Kreise von Geisselkammeranlagen,

welche sich in der seitlichen Region zwischen diesen beiden Lamellen erstrecken, so ist uns vor Allem auffällig, dass die Divertikel ihrer Lage nach regelmässiger angeordnet erscheinen. Im Wesentlichen zeigen die Divertikel des inneren und äusseren Kreises eine alternirende Lage. Da dieselben aber durch die reichlichere Ausbildung von mesodermaler Gallertsubstanz weiter von einander abstehen, so ist Raum genug vorhanden, dass in einzelnen Fällen zwei Geisselkammern des äusseren Kreises in den Zwischenraum zwischen je zwei des inneren Kreises eingeschoben sind.

Bisher zeigte die Larve in den meisten Fällen eine regelmässige Vertheilung der Organanlagen um eine einzige Hauptaxe, welche durch die Mittelpunkte der oberen und unteren Fläche hindurchging. Diese Regelmässigkeit wird von nun an dadurch gestört, dass in einen Quadranten zwischen beide Kreise von Geisselkammern sich ein dritter einschiebt, so dass die obere oder oscular e Fläche aus ihrer concentrischen Lage gerückt wird (Taf. II, Fig. 20, an der mit a bezeichneten Stelle). Man müsste daher streng genommen solchen Larven eine bilateral symmetrische Anordnung der Organanlagen zuschreiben. Doch scheint in Ausnahmsfällen die Entwicklung normal weiterzuschreiten, ohne dass eine solche Aenderung von der Anordnung um eine einzige Hauptaxe stattfände, denn ich fand öfters Larven, die schon ein Osculum entwickelt hatten und nur zwei Kreise von Geisselkammern im ganzen Umkreis erkennen liessen, während wieder andere Larven drei solche in der ganzen Peripherie gleichmässig entwickelte Kreise von Geisselkammern zeigten (Taf. II, Fig. 18). Doch entsprach die weitaus überwiegende Anzahl von Fällen dem erstgeschilderten Verhalten.

Die Geisselkammern formiren sich in dem vorliegenden Stadium zu selbstständigen Organen. Sie sind von nun an nicht mehr einfache Divertikel der Gastralhöhle. Nicht nur die histologische Differenz zwischen den nun der definitiven Form sich nähernden Kragenzellen des Geisselkammerepithels und dem stets flacher werdenden Plattenepithel, welches den grossen centralen Hohlraum auskleidet, weist ihnen eine Sonderstellung zu, sondern auch ihrer Form nach haben sie sich zu selbstständigen Gebilden umgewandelt. Sie haben Kugelgestalt angenommen und ihre Communicationsöffnung gegen die centrale Urdarmhöhle hat sich verengt. Dieselbe erweist sich in diesem und dem darauf folgenden Stadium als eine noch immer ziemlich weite, rundliche oder elliptische Oeffnung, welche schon an Oberflächenbildern und bei geringer Vergrösserung zu erkennen ist.

Aber auch die zuführenden Poren gelangen während dieser Entwicklungsperiode zur Ausbildung. Dieselben sind ihrer ersten Anlage nach, soweit meine Beobachtungen reichen, kurze Einstülpungen des Ektoderms.

In zahlreichen Fällen allerdings liegt die distale Kuppe der Geisselkammer und die Fläche des Ektoderms so sehr genähert, dass es keiner Einstülpung von Seiten des letzteren bedarf. Die einander fast anliegenden Flächen verlöthen sich, und in dieser verlötheten Stelle entsteht eine Durchbrechung; dies ist ein häufiger Act der Bildung des Porus, welchen man in jenen Fällen beobachten kann, wenn der Porus an der Stelle der höchsten Erhebung der Geisselkammer zur Ausbildung gelangt. Meist finden sich aber Porencanäle, welche zwei Geisselkammern zugleich versorgen und daher im Zwischenraume zwischen denselben nach aussen münden, wie dies F. E. Schulze[1]) für die Larven von Placina als Norm beschrieben hat. Die Bildung dieser Porencanäle schien mir durch Ektodermeinstülpungen bewerkstelligt. Wenigstens habe ich Einziehungen des Ektoderms zwischen zwei Geisselkammern, welche in einzelnen Fällen bis an die Geisselkammerwand heranreichten, auf diesen Vorgang bezogen.

Noch haben wir bei Besprechung dieses Stadiums eine hie und da zur Beobachtung kommende Eigenthümlichkeit zu erwähnen. Es ist dies das Auftreten vereinzelter und kleiner Geisselkammeranlagen an der basalen Entodermlamelle (Taf. II, Fig. 19 *β*). So deute ich nämlich kleine Divertikel, die sich an dieser Stelle manchmal beobachten lassen und welche mit hohen Zellen ausgekleidet sind. Solche Anlagen scheinen in einzelnen Fällen entwicklungsfähig zu sein. Wenigstens erwähnt F. E. Schulze ein solches isolirtes Auftreten von Geisselkammern für O. lobularis „an gewissen dünnen, membranartig ausgebreiteten Partien des Schwammkörpers".[2])

Wir haben schon erwähnt, dass die zwischen Ektoderm und Entoderm gelegene Gallerte an Masse zugenommen hat. Auch die Anzahl der in derselben gelagerten Mesodermzellen hat sich bedeutend vermehrt. Diese Zellen nähern sich schon der für das Bindegewebe der Gallertsubstanz erwachsener Oscarellen charakteri-

---

[1]) F. E. Schulze: Die Plakiniden. Ztschr. f. wiss. Zool., XXXIV. Bd., pag. 419, Taf. XXII, Fig. 28 und 29.

[2]) F. E. Schulze: Die Gattung Halisarca. Ztschr. f. wiss. Zool., XXVIII. 1877, pag. 23.

stischen Sternform, indem sie kurze pseudopodienähnliche Ausläufer entsenden.

Stadium der Bildung des Osculums. (Taf. II, Fig. 18 und 20; Taf. III, Fig. 31.)

Da schon im vorhergehenden Stadium die wichtigsten, zur definitiven Gestaltung hinführenden Veränderungen eingeleitet wurden, so weist das nun zu beschreibende Stadium — das letzte unserer Beobachtungsreihe — nur mehr wenige Neugestaltungen auf. Im Wesentlichen gleicht es dem ebenbeschriebenen Larvenstadium.

Die Entwicklung des Osculums ist aber ein Schritt von solcher Bedeutung für die Ausbildung des Spongien-Organismus, dass ich glaubte, diese Entwicklungsperiode gesondert betrachten zu müssen. Das Erste, was man an Larven dieses Stadiums beobachtet, ist, dass das Ektoderm an der Kuppe der Halbkugel sich von der darunterliegenden oscularen Entodermlamelle mehr und mehr abhebt, indem eine immer grössere Menge von Gallerte dazwischen angesammelt wird. Diese Abhebung führt zur Bildung eines vorerst soliden Fortsatzes, welcher senkrecht in die Höhe strebt und im Uebrigen ganz jenen tentakelähnlichen Randfortsätzen gleicht, die sich zu Füsschen ausbilden. In diesen Fortsatz wächst bald ein Divertikel der oscularen Entodermlamelle hinein, welches denselben unter Verdrängung der Gallerte immer mehr und mehr ausfüllt, so dass schliesslich nur eine schmale Gallertsubstanzlamelle zwischen beiden Plattenepithelien überbleibt. Endlich bildet sich entsprechend der höchsten Kuppe dieses Fortsatzes eine Durchbrechung, das Osculum, indem die Ektoderm- und Entodermlamelle sich dicht aneinanderlegen und verschmelzen und durch Auseinanderweichen der Zellen eine ganz kleine Oeffnung zu Stande kommt.

Erst an Larven dieses Stadiums konnte ich die Aufnahme von Carminkörnchen beobachten. In einem kleinen Aquarium, in welchem ich Fütterungsversuche an ausgewachsenen Oscarellen anstellte, entwickelten sich zahlreiche Larven. Aber nur Larven mit entwickeltem Osculum zeigten Carminkörnchen in den Geisselkammerzellen. Bei diesen fanden sich dann sämmtliche Geisselkammerzellen mit Farbstoffgranulis erfüllt.

Unter den Mesodermzellen dieses Entwicklungsstadiums traf ich regelmässig einige grössere, stärker granulirte Zellen mit deutlichen Kernkörperchen. Solche fanden sich besonders häufig in der basalen Lamelle. Möglicherweise liegen hier die ersten er-

kennbaren Stufen einer beginnenden Ausbildung von Geschlechtsproducten vor.

Das vorliegende Stadium bezeichnet offenbar den Abschluss des Larvenlebens. Denn im Wesentlichen ist die Organisations-Stufe des ausgewachsenen Individuums erreicht. Nur durch ein einziges wesentliches Merkmal unterscheidet sich diese Entwicklungsstufe vom ausgebildeten Organismus der O. lobularis. Wir meinen den völligen Mangel eigener abführender Canäle der Geisselkammern. Dieselben sitzen noch immer mit breiter Basis dem gemeinschaftlichen Entodermsack auf und münden in denselben mit weiter Mündung, repräsentiren also eine Stufe der Ausbildung, wie sie bei Halisarca Dujardini zeitlebens erhalten bleibt.

Spätere Entwicklungsstadien kamen mir nicht zur Beobachtung. Die Entwicklung der Larven schien in meinen kleinen Aquarien mit Erreichung dieser Stufe stille zu stehen, und nachdem sich die Larven etwa durch eine Woche auf dieser Stufe der Ausbildung erhalten hatten, gingen sie, offenbar durch Nahrungsmangel, zu Grunde. Ich konnte nicht beobachten, dass die jungen Schwämme zu Boden sinken und am Grunde des Gefässes sich weiter entwickelten, wie dies aus den Angaben mehrerer Autoren hervorzugehen scheint.

Theoretischer Theil.

Die beschreibende Naturforschung ist stets bemüht, für den jeweiligen Stand der Erkenntniss die einfachste Formel zu finden, welche die Summe dessen, was von dem vorliegenden Gegenstande mit annähernder Gewissheit ausgesagt werden kann, mit Entschiedenheit zum Ausdruck bringt. Daher entschloss man sich, als erstlich durch Huxley's [1]) Auffindung von Geschlechtsproducten bei Tethya und in späterer Zeit durch eine Reihe glänzender Entdeckungen auf anatomischem Gebiete, die Thatsache festzustehen schien, dass die Spongien sich durch das Vorhandensein höherer Differenzirungen über die Organisationsstufe der Protozoen erheben dieselben dem Typus der Coelenteraten anzureihen. Ein solches Vorgehen war bei der damaligen Auffassung des Baues dieser Thiergruppe nicht ohne Berechtigung. In der That schienen die Spongien durch ihre festsitzende Lebensweise, durch die manchen Formen zukommende regelmässige Anordnung der Theile um

[1]) Huxley: On the Anatomy of the genus Tethya. Ann. and Mag. of Nat. Hist. vol. VII. Sec. Ser. 1851, pag. 370.

eine Hauptaxe, durch das Vorhandensein eines Gastrovascularsystems mit grosser, terminaler Oeffnung des centralen Hohlraumes, durch die Ausbildung fleischiger, verästelter, alcyoniumähnlicher Stöcke mit eingelagerten mineralischen Skelettbestandtheilen, durch die grosse Uebereinstimmung ihrer ausschwärmenden Larven mit den Planula-Stadien zahlreicher Cnidarier[1]) ebensoviele beweisende Punkte für die nahe Verwandtschaft beider Gruppen darzubieten.

Dieser Auffassung hat zuerst Leuckart[2]) in der mit Recht vielgerühmten Besprechung einiger Spongienarbeiten aus den Jahren 1848—1853 Ausdruck gegeben.[3]) Bei der Unklarheit, die damals noch über den Bau dieser Gruppe herrschte, muss uns dies als die bewunderungswürdige Anticipation einer Anschauungsweise erscheinen, die erst in späteren Jahren, durch viele, eingehende Untersuchungen begründet, zur herrschenden werden sollte.

Zunächst war sie freilich noch entfernt, allgemeine Anerkennung zu finden. Gestützt auf eine einseitige Betrachtung der histologischen Charaktere der Gallertsubstanz und geleitet durch die damals immer mehr sich Eingang verschaffende sogenannte Sarcodetheorie war man nur zu geneigt, den Spongienkörper als einen Complex innigst verschmolzener Zellen zu betrachten und in nähere Beziehung zu den Polythalamien und Radiolarien zu bringen. Schon Dujardin[4]) beobachtete die amöboide Beweglichkeit durch Zerzupfen gewonnener Spongienbruchstücke und fasste die Spongien als eine Colonie proteusartiger Wesen auf, und Huxley[5]) sowohl als Carter[6]) äusserten sich mehr minder bestimmt in der ange-

[1]) Schon Grant in seiner Beschreibung der Spongienblastulae verweist auf ihre Aehnlichkeit mit den von Cavolini entdeckten schwärmenden Larven von Gorgonia und Madrepora. Vgl. T. Rymer Jones' Artikel Porifera in Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology.

[2]) Leuckart: Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während der Jahre 1848—1853. Arch. f. Naturgesch. XX. Jahrg., II. Bd., 1854, pag. 471—472.

[3]) Vosmaer in seiner fleissigen, als Repertorium sehr verwendbaren, historischen Uebersicht der Poriferen-Forschung hebt als den wichtigsten Punkt dieser Besprechung hervor: die Ausschliessung der Spongien aus der Formenreihe der Protozoen auf Grund des Vorhandenseins differencirter Sexualproducte; und ich kann ihm nur beistimmen, da dadurch eine Gegenüberstellung der Protozoen einerseits und sämmtlicher Metazoen andererseits angebahnt war. Siehe Bronn, Cl. u. Ordn. des Thierreiches. II. Bd.: Porifera. bearb. v. Vosmaer, 1882, pag. 61.

[4]) Dujardin: Observations sur les Éponges et en particulier sur la Spongille ou Éponge d'eau douce. Ann. d. Sc. Nat. II. Sér., Tome X., 1838, pag. 5.

[5]) Huxley: Ann. and Mag. of Nat. Hist. Vol. VIII, Sec. Ser. 1851, pag. 438.

[6]) H. J. Carter: On the freshwater Sponges of Bombay. Ann. and Mag. of Nat. Hist. II. Ser., IV. Bd., 1849, pag. 86.

geführten Richtung. Von Bedeutung erscheint es, dass Carter die zwischen den Zellen von Spongilla gelegene Intercellularsubstanz der Gallerte erwähnt. Auch in der ersten Auflage von Bronn's[1]) Classen und Ordnungen des Thierreichs bilden die Spongien die oberste Classe der Amorphozoen, unter welchem Namen die Protozoen vereinigt wurden.

Als nächster Fortschritt müssen die Ansichten Lieberkühns[2]) erscheinen. Er äussert sich nicht nur in bestimmter Weise für die Zusammensetzung der Spongien aus nicht verschmolzenen Zellen[3]) (wie schon früher Huxley und Carter), sondern lenkt auch zuerst die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung der schwärmenden Larven und des aus ihnen hervorgehenden jungen Schwammes hinsichtlich der Frage nach der Individualität beim Spongienorganismus.

In dieser Richtung ist auch die Auffassung Oscar Schmidt's[4]) bedeutsam, welcher auf den „radiären" Typus im Bau mancher Calcispongien hinwies und dieselben für Individuen erklärte, „weil nicht nur ihre reguläre Form, sondern namentlich die Anordnung ihrer Theile einer organischen Einheit entspricht. Ihre Theile und Organe umgeben ganz regelmässig die einfache, grosse Körperhöhle, welche mit dem einen centralen, bei mehreren Gattungen von einem wahren Strahlenkranz umstellten Ausströmungsloche endigt" (pag. 16). Und ferner: „Mit demselben Rechte, womit man eine Actinie, eine Qualle, einen Seestern für einen einheitlichen Organismus hält, sind diejenigen Schwämme, welche regelmässig eine Ausströmungsöffnung besitzen, als Einzelindividuen aufzufassen" (pag. 17). Mit dieser aus der makroskopischen Betrachtung geschöpften Auffassung der Spongien als höher organisirter Wesen steht bei O. Schmidt im Widerspruch der niedrige Grad von Differenzirung, den er ihren Geweben zutheilt. Der Spongienkörper ist nichts als homogene Sarcode mit eingelagerten Kernen; daher die Spongien auch zu den Protozoen gerechnet werden.

In den bald darauf erschienenen Icones histologicae von Kölli-

---

[1]) Bronn: Classen und Ordnungen des Thierreichs. I. Bd., 1859.

[2]) Lieberkühn: Ueber Bewegungserscheinungen bei den Schwämmen. Müll. Arch. 1863, pag. 717, Tab. XIX.

[3]) Aus diesem Grunde war Haeckel im Anschlusse an Gegenbaur's Programm: De animalium plantarumque regni terminis et differentiis Jenae 1860, anfangs geneigt, die Spongien für Pflanzen zu erklären. Später reihte er sie bekanntlich dem von ihm gegründeten Reich der Protisten ein.

[4]) Oscar Schmidt: Erstes Supplement der Spongien des adriatischen Meeres. Leipzig 1864.

ker[1]) werden die Spongien auf Grund einer eingehenden mikroskopischen Analyse den niedersten Coelenteraten angereiht. „Die Gewebe und der Bau der Spongien," sagt Kölliker pag. 74, „tragen in solchem Grade den thierischen Charakter an sich, dass keine Zweifel in dieser Beziehung aufkommen können. Ich erwähne daher nur kurz die Eier, Samenfäden, Flimmerepithelien[2]), Faserzellen aller Art, die ganz thierisches Gepräge besitzen und bei keiner Pflanze in der Art zu finden sind..... Dagegen ziehe ich das verbreitete Vorkommen von Zellen mit fehlender Membran nicht herbei, weil die Spongien dasselbe mit den Mycetozoen theilen, die wohl unzweifelhaft Pflanzen sind, wohl aber erwähne ich noch, dass auch die Organe der Spongien, die Samenkapseln, Eikapseln, Wimpercanäle und die Wassercanäle überhaupt und die Gesammtorganisation, sowie die physiologischen Verhältnisse derselben gewiss ganz von denen der Pflanze abweichen und am meisten an die der einfachsten Coelenteraten sich anschliessen."

So war denn durch den mälig Schritt für Schritt vorwärts sich bewegenden Gang der Erkenntniss für die ursprüngliche Leuckart'sche Auffassung der Boden gewonnen und durch Miklucho-Maclay[3]) und Haeckel[4]) sollte das einmal betretene Gebiet für dieselbe völlig erobert werden. Haeckel war es besonders, welcher die schon eingangs angedeuteten Ideen klar formulirte und zu einer Theorie erhob, die sich durch eine Reihe von Jahren und bis in die jüngste Zeit allseitiger und fast unbestrittener Anerkennung erfreuen sollte. Dieselbe lässt sich etwa in Folgendem wiedergeben: Die Spongien stehen in nächster Verwandtschaft zu den Cnidariern, besonders zu den Korallen. Beide Gruppen stammen von der gemeinschaftlichen Grundform, dem Protascus, ab, einem aus zwei Zellschichten bestehenden Schlauch, welcher gegenüber seinem Anheftungspunkt eine Mundöffnung besitzt. Demnach ist der Mund der Anthozoen wahrhaft homolog dem Osculum der Spongien, das Gastrovascularsystem der Coelenteraten

---

[1]) Kölliker: Icones histologicae. Leipzig 1864, 1. Abtheilg., pag. 46—74.

[2]) Vosmaer (l. c. pag. 74) ist im Unrechte, wenn er Grave als den „Entdecker der Epithelien der Schwämme" bezeichnet. Aus der angeführten Stelle, noch mehr aber aus dem Capitel über Kalkspongien (Icones hist. I, pag. 63) geht hervor, dass schon Kölliker vom Vorhandensein echten Flimmerepithels bei Spongien überzeugt war.

[3]) Miklucho-Macley N.: Beiträge zur Kenntniss der Spongien. I. Jen. Ztschr. IV, 1868, pag. 221, Tab. IV, V.

[4]) Haeckel E.: Ueber den Organismus der Schwämme. Jen. Ztschr. V, 1869, pag. 207. — Haekel E.: Die Kalkschwämme. I. Bd., pag. 453.

dem Canalsystem der Poriferen und der einzige Unterschied, der die Spongien von den übrigen Coelenteraten trennt, besteht in der geringeren histologischen Differenzirung, speciell in dem Mangel der Nesselkapseln.

Diese Auffassung des Spongien-Organismus ist bis in die neuere Zeit die herrschende gewesen. Ich erwähne in dieser Hinsicht den Schlusssatz von Keller's[1]) interessanter Untersuchung über die Chalinula-Entwicklung: „Die Spongien sind echte Coelenteraten, histologisch erheben sie sich sogar über die meisten Hydromedusen, indem ein mittleres Keimblatt vollständig ausscheidet. In ihrem histologischen Verhalten stehen sie wohl den Korallen am nächsten." Noch in neuester Zeit hat sich Marshall[2]) mit Leidenschaft für diese Ansicht erklärt, indem er die Spongien nicht nur zu echten Korallen zustutzt, sondern auch ein Entwicklungsstadium von Reniera filigrana O. Schm. ohne Grund als Protactinia bezeichnet.

Allerdings riefen Haeckel's Auseinandersetzungen gleich anfangs eine bisher wenig beachtete Kritik von Seite Saville Kent's[3]) hervor, auf dessen Einwände gegen die Zutheilung der Spongien zum Typus der Coelenteraten ich genauer eingehen will, weil ich viele derselben für bedeutend erachte und mich ihnen anschliesse.

Saville Kent sagt im Eingang seines Aufsatzes: „Zugegeben, dass die Spongien und Korallen irgend eine niederstehende gemeinsame Stammform besitzen, so hindert doch nichts, dass beide Gruppen in ihrer weiteren Entwicklung sich sehr weit von einander entfernt hätten und manche auffallende Uebereinstimmung des Baues auf blosse Analogie zurückzuführen sei." Diese Behauptung und die unpräcise Anwendung des Ausdrucks homolog für physiologisch gleichwerthige Organe hat ihm von Seiten R. Lankester's[4]) und Haeckel's[5]) den Vorwurf eingetragen, dass er „nicht einmal den Unterschied zwischen Homologie und Analogie kenne und die Unterscheidung solcher Begriffe für ganz überflüssig halte". Und

---

[1]) C. Keller: Studien über Organisation und Entwicklung der Chalineen Ztschr. f. wiss. Zool., XXXIII. Bd., 1879, pag. 348.

[2]) W. Marshall: Die Ontogenie von Reniera filigrana O. Schm. Ztschr. f. wiss. Zool., XXXVII. Bd., 1882, pag. 221, Taf. XIII u. XIV.

[3]) Wm. S. Kent: Haeckel on the Relationship of the Sponges to the Corals. Ann. and Mag. of Nat. Hist. 4. Ser., Vol. V, 1870, pag. 204. Es wundert mich, dass ein so gründlicher Kenner der Spongien und der einschlägigen Literatur, wie Vosmaer, diesen Aufsatz kaum der Erwähnung werth gehalten hat.

[4]) Ray-Lankester: Prof. Haeckel and Mr. Kent on the Zoological Affinities of the Sponges. Ann. and Mag. of Nat. Hist. 4. Ser., Vol. VI, 1870, pag. 86.

[5]) E. Haeckel: Die Kalkschwämme. I, pag. 457.

doch erklärte Haeckel selbst die Porenbildungen bei Spongien und Korallen als homomorphe (analoge) Bildungen.

Vor Allem weist Saville Kent darauf hin, dass der von Leuckart scharf präcisirte Begriff des Coelenteraten-Organismus durch Zutheilung der Spongien zu diesem Typus eine Modification erfahre, welche nur auf Kosten der Klarheit und Bestimmtheit desselben erfolgen könne.[1])

Ein genauerer Vergleich beider Thiergruppen, sowohl in anatomischer, als auch physiologischer Hinsicht, führt S. Kent zur Ansicht, dass sie durch eine weite Kluft von einander geschieden seien. Er verweist darauf, dass bei den Spongien die höchst entwickelte Form der Bewegung die Flimmerbewegung ist, während den Coelenteraten das Muskelgewebe und Organe zum Ergreifen und Festhalten der Nahrung zukommen (pag. 208). Er vergleicht die inneren Höhlensysteme beider Gruppen nach Bau und Function und kommt zum Schluss, dass zwischen beiden ein schwer zu überbrückender, bedeutender Unterschied bestehe. Schliesslich legt er auch auf die histologischen Merkmale (Mangel von Nesselkapseln und Muskelfasern) entscheidenden Werth. Es ist wahr, dass S. Kent seine Argumente nur der vergleichenden Anatomie und Physiologie entnahm; aber wir sehen, dass auch die letztere ihn bezüglich der von ihm geleugneten Homologie der Mundöffnungen nicht irre führte. Bei den wenigen, noch durchaus lückenhaften entwicklungsgeschichtlichen Angaben, welche damals vorlagen, war S. Kent im Recht, in der Verwerthung derselben mit Vorsicht vorzugehen.[2]) Jedenfalls wird man aber aus einer Lectüre seiner Artikel die Ueberzeugung schöpfen, „dass er genügend mit dem

---

[1]) S. Kent drückt sich sehr resolut aus: „There is scarcely any other subkingdom which is more clearly defined, under its present limitations, than the Coelenterata, or one that is further subdivided into two more clear and distinct sections than that of the Actinozoa and Hydrozoa. Ignoring this system, substantiated as it is by well-marked structural characteristics, H. proposes to substitute in its place one primarily dependent on mere external resemblances, thus leading us back to the same stage we had arrivet at exactly one century ago."

[2]) Er sagt in seiner Erwiderung gegen Lankester: „The open sac-like contour of all existing Coelenterates and a few exceptional Spongiadae has probably been arrived at by two very different processes of evolution; and every grain of evidence, analogical, histological, and „psychical", we can bring to bear upon the subject, most directly favours this interpretation." Der spätere Verlauf der Thatsachen hat ihm Recht gegeben. W. Saville Kent: Professor Haeckel and Mr. E. Ray Lankester on the Affinities of the Sponges. Ann. and Mag. of Nat. Hist., 4. Ser., VI, pag. 251.

Bau und der Entwicklung der Spongien und Zoophyten bekannt gewesen sei", um in diesen Dingen mitzureden.

Hingegen war es ein bedeutender Missgriff S. Kent's, dass er die Kluft aus den Augen liess, welche die Spongien von den Protozoen trennte. War es doch die hervorragendste Errungenschaft der neueren Arbeiten, die Metazoen-Natur der Spongien immer mehr zur Evidenz gebracht zu haben. Daher sehen wir, dass Kent, nachdem er in der Frage der Stellung der Spongien zu den Coelenteraten s. str. ein gutes Urtheil bewiesen hatte, das Kind mit dem Bade ausschüttete und keinen anderen Rath wusste, als sich der alten Dujardin'schen Auffassung in die Arme zu werfen, um sich später an James Clark anzuschliessen. So musste er sich denn die freundschaftlichen Belehrungen Lankester's und die unfreundlichen Bemerkungen Haeckel's gefallen lassen.

Die von James Clark[1]) auf die Uebereinstimmung der Kragenzellen mit den von ihm beschriebenen Choanoflagellaten begründete und von S. Kent[2]) bis in die neueste Zeit festgehaltene Ansicht, dass die Spongien eine Monaden-Colonie darstellen — welcher Meinung auch Carter eine Zeit lang sich zuneigte — sei hier nur kurz erwähnt. Sie gründet sich, wie einst die von Dujardin inaugurirte Synamoeben-Theorie, auf die einseitige Betonung eines Moments histologischer Natur unter Ausseracht-lassung sämmtlicher übrigen morphologischen Thatsachen. Wer mehrschichtige Thiere von monaxonem, heteropolem Bau — wie die Spongien — für eine Monadencolonie erklärt, kann mit demselben Rechte sämmliche Metazoen für Protozoencolonien ansehen.

Die consequente Weiterentwicklung einer Auffassung, welche auf die Aehnlichkeit der kragentragenden Entodermzellen mit gleichgebildeten Flagellaten den grössten Werth legt, musste zu der Ansicht führen, dass die Spongien selbstständig von der flagellatenartigen Stammform der übrigen Metazoen sich abgezweigt hätten und dass die Metazoencharaktere der Spongien (Entwicklung

---

[1]) James Clark on the Spongiae ciliatae as Infusoria flagellata or observations on Leukosolenia botryoides. Mem. Boston Soc. I (1867), pag. 305, Tab. IX—X. Auch in Ann. and Mag., 4. Ser., I (1868), pag. 133, 188, 250, Tab. V—VII. — J. Clark: The American Spongilla a Craspedote Flagellate Infusorian. Amer. Journ. Sc., II, pag. 427. Auch in Ann. and Mag., 4. Ser., IX, pag. 71.

[2]) Saville Kent: Observations upon Prof. E. Haeckels Group of the Physemaria and on the affinity of the Sponges. In Ann. and Mag. I, 1878, pag. 1. — Saville Kent: Notes on the Embryology of Sponges. Ann. and. Mag., II (1878), pag. 139, Tab. VI, VII. — W. Saville Kent: A Manual of the Infusoria. London 1880—1882. Ref. in Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. 21, 1881, pag. 377—378.

durch ein Blastula- und Gastrulastadium, Differenzirung von Epithel- und Bindegewebsformen, Bildung von Sexualproducten) in Hinsicht auf die übrigen Metazoen nicht als homophyle Bildungen aufzufassen seien, sondern auf blosser Analogie beruhen. Eine solche Auffassung, welche, wie ich zugeben muss, durch das Vorhandensein eines Kragenrudiments an den Geisselzellen der Blastophaera eine Stütze gewinnt, hat Sollas[1]) formulirt und auch Bütschli[2]) hat dieselbe — unabhängig von Sollas — entwickelt, indem er sich äussert: „Ich bin der Ansicht, dass die Gruppe der Schwämme eine gegen die übrigen Metazoen ganz abgeschlossene ist, die durchaus selbstständig aus der Abtheilung der Choanoflagellaten (Sav. Kent) hervorging."

Grösseren Anklang hat, wie mir scheint, in neuerer Zeit eine Hypothese gefunden, welche durch Gründe ontogenetischer und physiologischer Natur gestützt wird und auf die Autorität von F. M. Balfour[3]) zurückgeht. Balfour bezieht sich fast ausschliesslich auf die Sycon-Entwicklung, welche uns durch Metschnikoff[4]), besonders aber durch die eingehenden Untersuchungen von F. E. Schulze[5]) in wünschenswerthester Weise bekannt geworden ist. Bei dem unklaren Eindruck, den uns die übrigen Arbeiten über Spongienentwicklung als Gesammtbild hinterlassen, legt sich Balfour die Frage vor, ob es nicht möglich sei, von dieser einzigen, genau beobachteten und durch das Zeugniss zweier hervorragender Gelehrter beglaubigten Entwicklungsgeschichte zu Schlüssen allgemeiner Natur zu gelangen. So erscheint ihm denn das Amphiblastula-Stadium von Sycon als die ontogenetische Recapitulation einer Stammform, welche den Uebergang von Protozoen zu Metazoen vermittelte, einer Protozoencolonie, bei welcher die Individuen der einen Hälfte sich zu nutritiven Formen und die der anderen

[1]) Sollas W. J.: Development of Halisarca lobularis. Quart. Journ Microsc. Sc., Vol. 24, Oct., pag. 603—621, pag. 612.

[2]) O. Bütschli: Bemerkungen zur Gastraeatheorie. Morph. Jahrb., IX. Bd., 1884, Taf. XX, pag. 424.

[3]) F. M. Balfour: On the Morphology and Systematic Position of the Spongida. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. XIX, New Ser., 1879, pag. 103. — F. M. Balfour: A treatise on comparative Embryology. London 1880, Vol. I, pag. 122.

[4]) E. Metschnikoff: Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, 1874. — E. Metschnikoff: Spongiologische Studien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXII, 1879.

[5]) F. E. Schulze: Ueber den Bau und die Entwicklung von Sycandra raphanus. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. XXV Suppl., 1875. — F. E. Schulze: Untersuchungen über den Bau etc. Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Ztschr. f wiss. Zool., Bd. XXXI, 1878.

Hälfte entsprechend der respiratorischen und locomotorischen Function differenzirt haben. Wenn diese freischwimmende Stammform schliesslich zur Festsetzung gelangte, so mussten die Geisselzellen, welche der locomotorischen Thätigkeit vorstanden, zum grössten Theile functionslos werden. Gleichzeitig hätten aber die amöboiden, nutritiven Zellen zu grossem Vortheile der Gesammtcolonie sich über eine möglichst grosse Oberfläche ausgedehnt. Daher kommt es, dass wir eine Larvenform finden, die einer echten Invaginationsgastrula ähnlich ist, bei der aber die Aussenschicht von nutritiven Zellen und die Innenschicht von Zellen gebildet ist, die vornehmlich der Respiration dienen. Für eine solche Auffassung lagen einige beweisende Momente physiologischer Natur vor. So hatte Metschnikoff[1]) durch seine Fütterungsversuche wahrscheinlich gemacht, dass die Function intracellulärer Verdauung vorwiegend in die Elemente des Mesoderms verlegt sei, welche Balfour von den grossen amöboiden Zellen der Amphiblastula ableiten zu können glaubte; ferner hatte Metschnikoff behauptet, dass bei einigen Silicospongien die Nahrungsaufnahme nicht durch die Wandbekleidung der Wimperkörbe, sondern durch das Plattenepithel des Canalsystems erfolge, welches Balfour vom Ektoderm, also von derselben Zellschicht aus entstehen liess.

Auch in späterer Zeit wurden Angaben beigebracht, welche sich im Sinne der Balfour'schen Hypothese verwerthen liessen. So die von Krukenberg[2]) beobachtete Contact-Einwirkung der Oberfläche von Spongien auf die Auflösung roher Fibrinfäden, ferner die von v. Lendenfeld[3]) beschriebene Aufnahme von Carminpartikelchen durch das ektodermale Plattenepithel von Aplysilla violacea, welche dem Mesoderm übergeben und von den Kragenzellen wieder ausgeschieden werden sollen. Daher denn auch Polejaeff[4]) in seiner schönen Monographie der Challenger Calcispongien es für erwiesen hält, dass die Nahrungsaufnahme auf keinen Fall den Kragenzellen

---

[1]) E. Metschnikoff: Spongiologische Studien. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXII, 1879, Taf. XX—XXIII, pag. 373.

[2]) C. Fr. W. Krukenberg: Vergleichend-physiologische Vorträge. II. Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung. Heidelberg 1882, pag. 51. — C. Fr. W. Krukenberg: Vergleichend-physiol. Studien, II. Reihe, 1. Abth., Heidelberg 1882, pag. 139.

[3]) R. v. Lendenfeld: Ueber Coelenteraten der Südsee. II. Neue Aplysinidae. Ztschr. f. wiss. Zool., XXXVIII. Bd., 1883, pag. 252.

[4]) M. Polejaeff: Report on the Calcanea dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873—76, pag. 17. In Report on the Scientific Results of the Voyage of H. M. S. Challenger. Zoology. Vol. VIII, 1883.

zukomme, sondern es wahrscheinlich zu machen sucht, dass diese Function sämmtlichen Plattenepithelien eigen sei.

Nach meiner Ansicht war Balfour im Unrecht, als er kurzweg die Frage von der Hand wies, ob wir in der Amphiblastulalarve nicht vielleicht eine caenogenetisch veränderte Form vor uns haben. Ich halte sie in der That für eine solche und werde in dieser Ansicht bestärkt durch den Umstand, dass diese Larvenform sich nur bei den Calcispongien vorfindet. Auch hier kommt sie keineswegs allen Calcispongien zu, da Ascetta sich nach einem anderen Typus entwickelt. Uebrigens sind die Calcispongien vielleicht durchaus nicht so ursprüngliche Formen, als man gewöhnlich anzunehmen geneigt ist.

Eine weitere falsche Prämisse zu Balfour's Speculationen finde ich in der Annahme, dass die amöboiden, Pseudopodien aussendenden Zellen für die Function der Nahrungsaufnahme besser geeignet erscheinen, als die Geisselzellen der anderen Hälfte. Wir ersehen an dem Beispiele der Salpingocoeken und Codosigen, dass kragentragende Geisselzellen den Functionen der Nahrungsaufnahme und Verdauung ebensogut nachkommen, als jede beliebige Amöbe. Auch Polejaeff meint, die Geisselzellen der Wimperkörbe seien wohl nicht geeignet, Nahrungspartikelchen aufzunehmen, da sie die meisten durch ihre Geissel von sich wegpeitschen würden. Unsere Kenntniss vom Mechanismus der Geisselbewegung ist jedoch eine zu geringe, um über die Fähigkeiten der Kragenzellen irgend ein Urtheil abzugeben.

Ueberhaupt muss uns die festsitzende, gastrulaähnliche Stammform mit ihrer aus amöboiden Zellen bestehenden Aussenfläche als ein wenig lebensfähiger Organismus erscheinen. Unfähig sich Nahrungspartikelchen herbeizustrudeln, die fressende Oberfläche dem freien Wasser zukehrend, war sie auf jene Nahrung angewiesen, welche ihr durch einen Zufall zugeführt wurde.

Ausserdem findet sich in Balfour's Auseinandersetzung noch die Lücke, dass es schwer verständlich erscheint, auf welche Weise die amphiblastula-ähnliche Stammform dazugeführt wurde, die freischwimmende Lebensweise mit der sessilen zu vertauschen.

Betrachten wir die Oscarella-Entwicklung, welche ja im Wesentlichen mit den für Sycon raphanus gemachten Angaben übereinstimmt, so lässt sich daraus leicht eine ganz ungezwungene, hypothetische Anschauungsweise über die Stammformen, von denen die Spongien sich ableiten, gewinnen, wenn wir die Annahme machen, dass die durch die Einstülpung ge-

bildete Höhle der Gastralraum sei und dass die Zellen der eingestülpten Schicht, also bei Sycon die Geisselzellen, ursprünglich die nahrungsaufnehmenden Elemente waren. — Dann ergibt sich uns aus dem übereinstimmenden Bilde der Sycon- und Oscarella-Entwicklung die Vorstellung von einer gastrula-ähnlichen Stammform, welche die herumschwärmende Lebensweise aufgab, indem sie ihren Mund der Oberfläche eines festen Körpers anlegte, um auf diese Weise an der mit kleinen Organismen aller Art belebten Fläche von Steinen nach Nahrung zu suchen. Dabei mag anfangs die Locomotion nicht ganz aufgegeben worden sein, sondern die Bewegung in eine langsam kriechende sich umgewandelt haben. Die abgeflachte, mützenähnliche Form der Oscarella-Gastrula ist dieser Annahme nur günstig.[1]) — Wir müssen, um uns den weiteren Gang der Entwicklung klar zu machen, zwei Punkte in's Auge fassen: 1. dass bei Oscarella die Geisseln sowohl des Ektoderms als des Entoderms stets erhalten bleiben und 2. dass die Larve sich beim Festsetzen nicht mit dem ganzen Umkreis des Gastrula-Mundes festheftet, sondern nur mit einzelnen Punkten am Rande desselben, welche bald zu förmlichen Füsschen auswachsen. Dadurch werden wir zu einer sessilen Stammform geführt, welche mit einzelnen Punkten des Mundes festgeheftet war und sich dennoch nähren konnte, da durch die Wimperbewegung des Ektoderms stets Nahrungspartikelchen zugeführt wurden, welche durch die zwischen Unterlage und Mundrand gebliebene Spalte in den Mund gelangten. Am schwierigsten fällt es zu verstehen, auf welche Weise die so charakterisirte hypothetische Stammform der Spongien durch Entwicklung der Poren zu einer secundären Polystomie gelangte. Ich stelle mir vor, dass vielleicht ein Bedürfniss vorhanden war, dem in vom Munde entlegeneren Divertikeln des Magendarms angehäuften Inhalt von aussen frisches Seewasser beizumengen und dass sich so zuerst an Stellen, wo die Darmwand und die äussere Körperwand sich berührten, Diffusionsströme durch die Zellen beider Wände hindurch ausgebildet hätten, die dann bei der grossen Beweglichkeit des Gewebes bald zur Bildung von

[1]) Leider ist uns die Entwicklungsgeschichte des hochinteressanten Trichoplax, dessen Kenntniss wir F. E. Schulze (im Zool Anz., 6. Jahrg., Nr. 132, 1883, pag. 92) verdanken, noch völlig unbekannt, daher es kaum angeht, sich Hypothesen über seine Stellung zu machen. Vielleicht würde aus der Ontogenie dieses Thierchens hervorgehen, dass es zu der oben geschilderten Stammform der Spongien in näherer Beziehung steht. Obgleich Trichoplax nicht selten in den See-Aquarien des Wiener zoologischen Instituts auftritt, und ich ihn seit zwei Jahren verfolgte, konnte es mir doch nie gelingen, über seine Fortpflanzung irgend eine Beobachtung zu machen.

Poren führten. Nach dieser Ansicht hätten die Poren ursprünglich die Bedeutung von Respirationsöffnungen. Dass sie ihrer Lage nach geeigneter waren als der Gastrula-Mund, der Function als Mundöffnungen zu dienen und dass, nachdem sie diese Function übernommen hatten, die ursprüngliche Mundöffnung sich schloss, erklärt die ontogenetischen Vorgänge der betreffenden Stadien auf ungezwungene Weise. Unerklärt bleibt dabei freilich noch das erste Auftreten des Osculums, welches, wie die Entwicklungsgeschichte lehrt, durchaus den übrigen Poren nicht gleichwerthig, sondern eine Bildung sui generis ist, deren erstes Auftreten erst in eine spätere Periode fällt.

Die Besprechung der von Balfour aufgestellten Hypothese und die daran geknüpfte Darlegung unserer Muthmassungen über die Stammform der Spongien führt uns zur wichtigsten Frage, welche in Hinsicht auf die Stammverwandtschaft der Spongien noch zu entscheiden ist. Es ist dies die Frage nach der Homologie zwischen den beiden primären Keimblättern der Spongien und denen der übrigen Metazoen. Haben wir uns vorzustellen, dass sämmtliche Metazoen einschliesslich der Spongien einen einzigen auf wahre Blutverwandtschaft basirten Stamm darstellen oder müssen wir uns denken, dass jene höhere Stufe der Organisation, welche wir bei den Metazoen vorfinden, auf zwei verschiedenen Wegen und von zwei verschiedenen Ausgangspunkten aus erreicht wurde, wie Balfour, Bütschli und Sollas meinen? Leider lassen sich bis jetzt noch keinerlei beweisende Momente von überzeugender Kraft für die eine oder andere dieser Ansichten beibringen und fällt Alles, was wir hinsichtlich dieser Frage aussagen können, in's dunkle Gebiet hypothetischer Annahmen.

Von vorneherein werden wir uns natürlich der Ansicht zuneigen, dass sämmtliche Metazoen monophyletischen Ursprungs sind und nur durch wichtige, beweisende Momente uns vom Gegentheile überzeugen lassen. Denn da wir sehen, dass bei den Spongien die höhere Gestaltung ganz auf gleiche Weise erfolgt, wie bei den übrigen Typen, indem (wenigstens in zwei genauer beobachteten Fällen und vielleicht noch bei vielen anderen) durch Einstülpung eines Theils der Keimblase[1]) eine zweischichtige Larvenform ent-

[1]) Und zwar, wie ich muthmasse, des hinteren Poles. Ich darf jedoch nicht unerwähnt lassen, dass es mir nach einem auf Placina dilopha bezüglichen Präparat von Prof. F. E. Schulze sehr wahrscheinlich geworden ist, dass bei dieser Form die Auskleidung der Gastralhöhle vom vorderen, unpigmentirten Pole der schwärmenden Larve abstamme.

steht, welche durch ihre ganze Gestaltung als echte Gastrula bezeichnet werden muss, so werden wir geneigt sein, die durch Einstülpung gebildete Höhle als Urdarmhöhle in Anspruch zu nehmen, und dem gleichwerthigen Organ bei den anderen Metazoen als homolog zu erachten. Nichts würde uns in dieser Auffassung stören, wenn nicht Momente physiologischer Natur uns vorsichtig machen würden. Es ist dies die vielfach auftauchende Behauptung, dass die Derivate dieses inneren Keimblattes nicht der Nahrungsaufnahme dienen oder ihr wenigstens nicht allein vorstehen. Lendenfeld lässt die Nahrungsaufnahme vom Ektoderm allein geschehen, nämlich vom Plattenepithel der Subdermalräume und des zuführenden Canalsystems, während die Geisselkammern-Epithelien der Ausscheidung von Fäcalmassen dienen würden. Metschnikoff constatirt für Silicospongien, dass die Geisselkammern an der Nahrungsaufnahme gar nicht betheiligt sind, sondern dass dieselbe von den Plattenepithelien des Canalsystems besorgt werde. Dazu gestellt sich der einzige bisher mit assimilirbaren Stoffen angestellte Versuch von Krukenberg.

Uebersehen wir die in jüngster Zeit sehr angewachsene Literatur über Nahrungsaufnahme und intracelluläre Verdauung bei den Spongien, so müssen wir uns gestehen, dass die Frage, welche Gewebeschicht die nahrungsaufnehmende und welche die assimilirende ist, noch durchaus nicht spruchreif ist. Es scheinen für die verschiedenen Gruppen in der That verschiedene Verhältnisse vorzuherrschen. Meine eigene Erfahrung auf diesem Gebiete ist eine sehr fragmentarische. Wenn ich aber die Resultate einiger Fütterungsversuche mit Tusche- und Carminkörnchen anführen kann, so schienen mir bei Oscarella die Kragenzellen der Geisselkammern und bei Sycon raphanus die Kragenzellen der Radiärtuben vorwiegend mit der Function der Nahrungsaufnahme betraut, während ich bei Reniera in der That, wie Metschnikoff es angibt, das Mesoderm von Gewebsbalken, die gar keine Geisselkammern enthielten, dicht mit Carminpartikelchen erfüllt fand, welche offenbar durch das sie bedeckende Plattenepithel eingedrungen waren. Von einigem beweisenden Werthe in dieser Frage scheinen mir nur meine Fütterungsversuche an ganz jungen Oscarellen, bei denen sich eben das Osculum gebildet hatte, zu sein. Bei diesen fand ich im Ektoderm kein einziges Carminkörnchen, während jede Geisselkammerzelle mit Carminpartikelchen erfüllt war. In einzelnen Fällen fanden sich solche auch in den Elementen des Mesoderms, welche jedoch wegen der relativ geringen Anzahl von Zellen gewiss

zur Ernährung des Gesammtorganismus nur einen verschwindenden Beitrag leisten konnten. Durch diese Versuche wird also auf's Klarste bewiesen, dass wenigstens bei jugendlichen Oscarellen die durch Einstülpung gebildete innere Schichte der Function der Nahrungsaufnahme vorsteht, somit die von demselben umkleidete Höhle auch functionell als Darmhöhle zu betrachten ist.

Nachdem über die Aufnahme kleinster Nahrungspartikelchen bei Spongien bisher die widersprechendsten Angaben vorliegen, so sind wir nicht im Stande, aus denselben ein Argument von einiger Wahrscheinlichkeit für die Homologisirung der Keimblätter zu abstrahiren. Vielleicht haben — etwa in Folge der sessilen Lebensweise — sämmtliche Schichten der Spongien die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme wiedergewonnen.

Ein weiterer Grund mag Balfour bei seinen Ideen vorgeschwebt haben, wenn er ihn gleich nicht ausspricht. Es ist ein in der ganzen Metazoenreihe verbreitetes Verhältniss, dass der Nahrungsdotter bei der Furchung wesentlich in jenen Furchungskugeln angehäuft wird, welche die Elemente des Entoderms und Mesoderms liefern. Bei Sycon scheint nun das umgekehrte Verhalten stattzufinden. Denn die grossen, grobkörnigen Zellen bilden die Aussenschicht des Gastrula-Stadiums. Es ist aber sehr fraglich, ob die Umwandlung jener Zellen, welche später zum Ektoderm werden, bei Sycon auf Anhäufung von Nahrungsdotterkörnchen zurückzuführen ist. Diese Veränderung tritt erst in verhältnissmässig späten Furchungsstadien auf, während die Furchung bis dahin Furchungskugeln von annähernd gleicher Grösse und Beschaffenheit geliefert hat, so dass wir diesen Process als einen modificirten Furchungsvorgang des äqualen Typus in Anspruch nehmen könnten.[1])

Bei der von Keller beobachteten inäqualen Furchung von Chalinula fertilis[2]) scheint dagegen der mit Nahrungsdotter erfüllte Theil der Furchungskugeln durch einen epibolischen Gastrulationsprocess zum Entoderm (und ein Theil davon indirect zum Mesoderm) sich umzuwandeln.

Wenn so die von der Physiologie und Embryologie der Spongien gelieferten Thatsachen durchaus keine beweisenden Gründe

---

[1]) Balfour selbst sagt in seinem Handbuche der vergl. Embryol. von Sycon: „Die Furchung ist etwas eigenthümlich, obgleich nur eine Modification der regulären Furchung."

[2]) C. Keller: Studien über Organisation und Entwicklung der Chalineen. Zeitschr. f. w. Zool., XXXIII. Bd., 1879, pag. 317, Taf. XVIII—XX.

gegen die homophyle Herkunft der Spongien und der übrigen Metazoen liefern, so kann ich auf ein Moment histologischer Natur, wie es das Vorhandensein eines Kragens an den Geisselzellen der Wimperkörbe ist, unmöglich so viel Gewicht legen, dass es mich bestimmte, die Spongien von allen übrigen Metazoen ihrem Ursprunge nach schon abzutrennen, um so weniger, als die Spongien in ihrem ganzen übrigen histologischen Verhalten grosse Uebereinstimmung mit den Metazoen höherer Typen aufweisen. Vor allem lege ich hier Gewicht auf die histologische Uebereinstimmung der der Bindesubstanzgruppe angehörigen Gewebe, welche sogar in einem Falle (bei Corticium[1]) zur Entwicklung einer dem echten Knorpel sehr nahestehenden Gewebsform führen kann. Was aber die Ausbildung eines Kragens bei den Epithelzellen in den Geisselkammern anbelangt, so haben wir unsern Standpunkt schon oben kurz gekennzeichnet. Alles deutet darauf hin, dass wir die Stammform sämmtlicher Metazoen uns als Flagellatencolonie vorzustellen haben. Nun ist die Fähigkeit, eine kragenähnliche Peristombildung zur Entwicklung zu bringen, vielleicht von der gemeinsamen Stammform der Spongien und der übrigen Metazoen vererbt worden und nur mehr bei den Spongien zur Entwicklung gekommen. Wir sind so durchaus nicht genöthigt, die Stammform sämmtlicher Metazoen unter den Choanoflagellaten zu suchen, da ja kragenähnliche Peristombildungen auch manchen anderen Flagellatenformen zukommen, was darauf hindeutet, dass die Möglichkeit der Entwicklung einer solchen Bildung in der Gruppe der Flagellaten eine verbreitete ist.

Auch auf das Vorkommen von Kragenzellen bei den Blastulae der Spongien, wie es von Haeckel, O. Schmidt, Barrois, Sav. Kent und mir beobachtet ist, möchte ich in dieser Hinsicht nicht zu viel Gewicht legen. Ich betrachte diese Erscheinung als das frühzeitige Auftreten eines der ausgebildeten Form zukommenden histologischen Charakters, dem aber keine directe phyletische Bedeutung beizumessen ist. Wir sehen, dass die Larvenformen in überraschend frühen Entwicklungsperioden das histologische Gepräge des Typus, dem sie zugehörigen, an sich tragen. So entwickeln die schwärmenden Planulae der Coelenteraten in diesem frühen Stadium schon Nesselkapseln. Ein noch eclatanteres Beispiel bietet uns der Nauplius der Crustaceen, welcher seiner histo-

[1]) F. E. Schulze: Untersuchung über den Bau etc. X. Mittheilg. Corticium candelabrum O. Schm. Ztschr. f. w. Zool., XXXV. Bd., 1881, pag. 410, Taf. XXII.

logischen Differenzirung nach schon durchaus die arthropodenmässige Ausbildung zeigt. Solche Beispiele müssen uns vorsichtig machen hinsichtlich der Verwerthung einzelner histologischer Charaktere nach der phyletischen Richtung.

So können wir unsern Standpunkt denn dahin präcisiren, dass wir an dem monophyletischen Ursprung sämmtlicher Metazoen (die Spongien eingerechnet) vor der Hand noch festhalten. Wir betrachten daher die Spongien als echte Metazoen und die beiden primären Keimblätter dieser Gruppe als wahrhaft homolog denen der höheren Typen. Wenn wir diese Ansicht als eine vorläufige hinstellen, so ist damit angedeutet, dass wir die Möglichkeit nicht ganz abweisen, dass beweisende Gründe gegen unsere Ansicht noch beigebracht werden könnten und dass wir bei der Aufstellung desselben mehr der Wahrscheinlichkeit folgten und nicht auf Beweise von unumstösslicher Kraft uns stützen konnten. Jedenfalls scheinen uns aber die für eine Gegenüberstellung der Spongien und der anderen Metazoen bis jetzt beigebrachten Gründe nicht genügenden Werth zu haben.

Mit viel grösserer Sicherheit können wir an die Behandlung der zunächst sich anschliessenden Frage gehen, ob die Spongien dem Typus der Coelenteraten unterzuordnen seien. Wir haben schon oben manches auf diese Frage Bezügliche beigebracht und zum Theil auch Sav. Kent für uns sprechen lassen. An diesem Orte seien nur die hauptsächlichsten Gründe angeführt, welche uns gegen eine solche Zutheilung zu sprechen scheinen:

1. Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass die Art und Weise der Festsetzung einen diametralen Gegensatz zwischen beiden Gruppen begründet. Während die Gastrula, wo sie bei Coelenteraten beobachtet wurde, sich mit dem aboralen Pole festheftet und die bleibende Mundöffnung an jenem Pole entwickelt wird, welcher durch den Gastrula-Mund bezeichnet wurde, setzen sich die Spongien mit dem Gastrula-Mundrand an die Unterlage fest und die Stelle, an welcher später das Osculum zum Durchbruche kommt, entspricht somit dem aboralen Pole der Gastrulalarve. Daraus geht hervor, dass das Osculum dem Mund der Coelenteraten nicht homolog ist; daher auch der letzte Grund hinfällig geworden ist, demselben noch künftighin diese ganz unpassende Bezeichnung zu belassen. Dass die radiären Septen, welche bei Einleitung der Geisselkammerbildung auftreten,

denen der Anthozoen nicht zu homologisiren[1]) sind, bedarf kaum ausführlich erörtert zu werden.

2. Zahlreiche histologische Momente zeigen einen typischen Unterschied beider Gruppen. Derselbe ist zum Theil — wie Sav. Kent ganz richtig bemerkte — begründet auf dem geringen Grad der Entwicklung, welche den Functionen der animalen Sphäre bei den Spongien zukommt. So sehen wir denn im Anschluss an die Abwesenheit von Greiforganen (Tentakeln) auch keine wahren Muskelfasern zur Ausbildung kommen; denn die contractilen faserförmigen Zellen, welche in der Umgebung der Poren, in der Wand von Wassercanälen, in sphincterartigen Oscularmembranen gefunden wurden, können wir nicht als echte Muskelfasern in Anspruch nehmen, da in denselben die contractile Substanz noch nicht zur gesonderten Ablagerung gekommen ist. Ebenso unwahrscheinlich ist uns das Vorhandensein eines wirklichen Nervensystems. Lendenfeld hat nach unserer Ansicht den vollen Beweis für die nervöse Natur der von ihm gefundenen Zellformen noch nicht erbracht.

So finden wir denn bei Spongien die Function der Bewegung, abgesehen von der Contractionsfähigkeit des Zellleibes — wahrscheinlich — sämmtlicher Gewebsformen, in ihrer höchsten Ausbildung als Flimmerbewegung zur Erscheinung kommen.

Ein weiteres Moment histologischer Natur, welches immerhin nicht ohne Bedeutung ist, ist der Mangel der Nesselkapsel bei den Spongien. Die Entwicklung von Nesselkapseln gehört zu den typischesten Charakteren der Coelenteraten s. str.[2]) Dass Nesselkapseln sich auch sporadisch bei Formen anderer Typen vorfinden, kann an dieser Thatsache nichts ändern, denn ein in weiterer Verbreitung sporadisch vorkommendes Merkmal kann ganz wohl in einer einzigen Gruppe zum typischen werden. Alle Versuche, diesem Unterscheidungsmerkmale seine Wichtigkeit zu benehmen, scheinen mir daher vergeblich.

3. Einen weiteren Unterschied, der freilich von nicht so be-

---

[1]) Wie Marshall zu meinen scheint.

[2]) Die Stellung der Ctenophoren ist noch immer nicht völlig präcisirt. Wir lassen sie daher bei unseren Betrachtungen völlig ausser Augen und verwenden die Bezeichnung Coelenteraten s. str. für gleichbedeutend mit Cnidarier. Diese bilden in der That einen abgeschlossenen Typus, zu welchem die Ctenophoren wahrscheinlich nur in entfernteren verwandtschaftlichen Beziehungen stehen. Die Ansicht, dass die Ctenophoren sowohl, als die Spongien vom Typus der Coelenteraten auszuscheiden seien, habe ich zuerst von Hatschek aussprechen hören, wie ich denn überhaupt dem Umgange mit diesem Forscher vielfache Anregung und Förderung verdanke.

deutendem Gewichte erscheint, wie die beiden obenangeführten, finden wir in der Ausbildung der Nebenaxen. Es ist dies ein Punkt, der in den meisten Darstellungen der verwandtschaftlichen Verhältnisse der Spongien völlig übersehen wurde. Während bei den Coelenteraten stets Nebenaxen in bestimmter Zahl zur Anlage gelangen, zeigen die Spongien in der Regel den reinen monaxonen, heteropolen Bau mit unbestimmter Anzahl, resp. unendlich vielen Nebenaxen; denn auch in jenen Fällen, in welchen die Zahl der Nebenaxen eine beschränkte ist — wie zum Beispiel bei den Larven im Stadium der Geisselkammeranlage — unterliegt meist die Zahl der Nebenaxen individuellen Variationen. Allerdings finden sich bei Spongien einzelne Fälle von radiärem Bau (radiärer Symmetrie, Selenka, F. E. Schulze), wie uns denn Selenka[1]) und F. E. Schulze[2]) solche kennen gelehrt haben. Es ist aber klar, dass dieselbe in einzelnen Gruppen selbstständig erworben wurde. Ich schliesse mich ganz an Selenka an, welcher von seiner Tetilla sagt: „Die Radiärsymmetrie ist wohl nur durch die Entwicklung eines Wurzelschopfes hervorgerufen und bedingt und noch wenig consolidirt. Es stellt demnach diese Form wahrscheinlich eines der Endglieder in der Reihe der Kieselschwämme dar, bei welchem die Radiärsymmetrie sich neu herausgebildet hat und zu einer gewissen Constanz gelangt ist" (l. c. pag. 469). Wenn wir also die Abwesenheit von Nebenaxen in bestimmter Anzahl bei Spongien auch nicht als durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal hinstellen können, so werden wir ihm doch einen gewissen Werth nicht absprechen können, insoferne durch diesen bei der überwiegenden Zahl der Fälle sich vorfindenden Mangel ein geringerer Grad morphologischer Entwicklung zum Ausdruck gelangt.

Diese Thatsachen haben in mir die Ueberzeugung befestigt, dass die Reihen von Ahnenformen der Spongien einerseits und der Coelenteraten andererseits nur nahe an ihrer Wurzel zusammenhängen und dass daher beide Stämme nur in einem entfernteren verwandtschaftlichen Verhältniss zu einander stehen. Thatsächlich lehrt

---

[1]) Selenka E.: Ueber einen Kieselschwamm von achtstrahligem Baue und über Entwicklung der Schwammknospen. Ztschr. f. w. Zool., XXXIII. Bd., 1880, pag. 466, Taf. XXVII und XXVIII.

[2]) F. E. Schulze: Ueber radiäre Symmetrie bei Spongien. Tagblatt der 55. Versammlung deutscher Naturf. und Aerzte in Eisenach vom 20. Sept. 1882, pag. 199. (Auszug im Zool. Anz., 1882, Nr. 122, pag. 532.)

uns die Entwicklungsgeschichte, dass beiden Gruppen nur die Stadien der Blastula und der Gastrula gemeinsam sind, dass aber von dieser Stufe an die Ausbildung beider Typen gesonderte Wege geht.

Darauf gründet sich meine Ansicht, es seien die Spongien aus dem Typus der Coelenteraten auszuscheiden, und man müsse diese Thiergruppe als die Repräsentanten eines eigenen Typus ansehen, der unter allen Metazoen auf der niedersten Stufe der Ausbildung stehen geblieben ist. Ich schlage vor, für diesen Typus den von Grant[1]) und Rymer Jones[2]) zuerst angewendeten Namen der Poriferen, welcher in neuerer Zeit wieder mehrfach in Aufnahme gekommen ist, beizubehalten, da derselbe die Hindeutung auf ein wichtiges, charakteristisches Merkmal der Spongien enthält, nämlich auf die in Folge der Festsetzung noch erfolgtem Verschluss des Gastrulamundes secundär zur Entwicklung gekommene Polystomie.

Es gereicht mir zur grossen Freude, zu sehen, dass die oben von mir geäusserten Ansichten hinsichtlich der Stellung der Spongien sich fast decken mit denen, welche F. E. Schulze in seiner Schrift „Ueber das Verhältniss der Spongien zu den Choanoflagellaten"[3]) ausgesprochen. Meine oben gegebene Erörterung war bereits in der vorliegenden Form abgefasst, als ich zur Kenntniss dieses sehr interessanten Aufsatzes gelangte, dessen Schlusssätze (pag. 12) ich wörtlich anführe:

„Für die Beurtheilung des Verwandtschaftsverhältnisses der Spongien zu den Cnidariern wird die Berücksichtigung der Larven ebenfalls von grosser Bedeutung und jedenfalls nicht minder wichtig sein, als die bisher vorwiegend geübte Vergleichung der ausgebildeten Thiere. Trotz der Geringfügigkeit unserer Kenntnisse von den beiderseitigen Larven und der Art ihrer Metamorphose können wir doch schon so viel behaupten, dass der Unterschied zwischen den freischwimmenden Flimmerlarven der Spongien einerseits und der Cnidarier andererseits im Allgemeinen nicht bedeutender ist, als zwischen den verschiedenen Spongienlarven untereinander. Niemand wird von einer ihm nicht schon speciell be-

---

[1]) R. E. Grant: Outlines of comparative Anatomy, London 1835—1841.

[2]) T. Rymer Jones' Artikel „Porifera" in Todd's Cyclopaedia, IV., 1847, pag. 64.

[3]) Franz Eilhard Schulze: Ueber das Verhältniss der Spongien zu den Choanoflagellaten. Sitzungsbericht der kgl. preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin vom 19. Februar 1885.

kannten Flimmerlarve, welche er zufällig im Meerwasser antrifft, mit Sicherheit aussagen können, ob es eine Spongien- oder eine Cnidarier-Larve ist.

„Erst nach der Metamorphose zeigen sich jene principiellen Differenzen der Organisation, durch welche wir beide Gruppen leicht und scharf von einander trennen können.

Dadurch sind wir meines Erachtens zu der Annahme berechtigt, dass die Divergenz beider Linien dicht vor jenem phylogenetischen Entwicklungsstadium begann, welches der zur Metamorphose reifen Flimmerlarve entspricht.

Welche Höhe der Organisation aber erreicht wurde, bevor die Trennung wirklich stattfand, wird schwerer zu entscheiden sein.

Für Marshall's oben erwähnte Hypothese, dass den gemeinsamen Ahnen der Spongien und Cnidarier radiär geordnete Mesenterialtaschen, Tentakel mit Nesselkapseln und indifferente Wasserporen zukommen, finde ich in der Entwicklungsgeschichte keinen ausreichenden Grund."

Aus dem Gesagten geht hervor, dass ich mit der Auffassung A. Goette's[1]) im Allgemeinen nicht übereinstimme. Allerdings scheint nach den gleichlautenden Beobachtungen Metschnikoff's[2]) für Esperia, Marshall's[3]) für Reniera filigrana und Goette's für Spongilla fluviatilis für die Gruppe der Kieselschwämme ein Platzen des Ektoderms und ein partienweises Blossliegen des darunter befindlichen Parenchyms sichergestellt zu sein. Dennoch kann ich einem auf diese Gruppe beschränkten Vorkommen keine Bedeutung hinsichtlich unserer Auffassung der Spongien im Allgemeinen zuschreiben. Die Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme — in welcher Gruppe bis jetzt die genaueste und zusammenhängendste Kenntniss der Ontogenese erreicht wurde — stimmen darin überein, dass das oberflächliche Plattenepithel aus dem Ektoderm der Larve sich direct herausbildet, und das Wenige, was ich bisher von Calcispongienentwicklung gesehen habe, hat in mir die Ansicht von der Richtigkeit dieser Angaben nur bestärkt. Ebenso kann ich für Oscarella auf das Bestimmteste versichern, dass das Ektoderm

---

[1]) A. Goette: Ueber die Entwicklung der Spongillen. Zool. Anzeiger, VII. Jahrgang, 1884, Nr. 183, pag. 676; Nr. 184, pag. 703.

[2]) E. Metschnikoff: Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Ztschr. f. wiss. Zool., XXIV. Bd., 1884, pag. 10, Anm.

[3]) William Marshall: Ontogenie von Reniera filigrana O. Schm. Ztschr. f. wiss. Zool., XXXVII. Bd., 1882, pag. 221.

vom Gastrula-Stadium angefangen bis zur vollendeten Entwicklung in seiner ganzen Continuität erhalten bleibt. Jede Theorie über den Bau der Spongien wird daher mit dieser primären, einen wesentlichen Bestandtheil des Spongienkörpers ausmachenden Schichte rechnen müssen.

Wenn ich zum Schlusse noch die Frage nach der Individualität bei den Spongien berühre, so geschieht dies nur, weil bis in die neueste Zeit hie und da die Ansicht ausgesprochen wurde, es sei in der Geisselkammer das Individuum des Spongienkörpers zur Entwicklung gekommen. In diesem Sinne haben sich Hyatt[1]) und Merejkowsky[2]) ausgesprochen. Nach Allem, was über die Entwicklungsgeschichte der Geisselkammern durch Keller, Marshall und mich bekannt geworden ist, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass dieselben nur aus Darmdivertikeln entstandene Organe repräsentiren, welche ihre Unterordnung gegenüber dem Spongienkörper als Ganzen niemals aufgeben. Es ist auch klar, dass wir eine Spongie von monaxon heteropolem Baue mit endständigem Osculum und centralem Hohlraume, um welchen sich die Geisselkammern peripherisch gruppiren (wie uns eine solche in dem letzten der von uns betrachteten Entwicklungsstadien oder auch in einem einfachen Sycon gegeben ist) als Individuum ansprechen müssen, da dasselbe sich von der Flimmerlarve herleitet, ohne dass ein Knospungsprocess oder sonst ein Fortpflanzungsprocess eingeschoben wäre, der uns zur Ansicht führen könnte, dass wir ein aus mehreren Individuen zusammengesetztes Wesen vor uns haben. Schwieriger ist die Frage nach der Begrenzung des Einzelindividuums in Fällen, wo durch solche Processe der Schwammkörper zu einem vielgestaltigen geworden ist. Die Anzahl der Oscula kann uns hier nicht mehr leiten, da wir sehr wohl einen Spross mit centraler Höhle als Individuum ansehen können, wenn auch noch kein terminales Osculum zur Entwicklung gekommen ist. Immerhin werden wir aber auch solche Formen als Colonien von mangelhaft gesonderten Einzelindividuen ansehen können und der Nothwendigkeit nicht Raum geben, mit Oscar Schmidt[3]) in den Spongien Animalia impersonalia zu erblicken.

---

[1]) Hyatt: Proc. Boston Soc. Nat. hist., Vol. 19, 1876, pag. 12—17.

[2]) Merejkowky: Études sur les éponges de la mer blanche. Mém. Acad. St.-Pétersbourg, T. XVI, pag. 13. Vgl. Leuckert: Bericht etc. Archiv für Naturgeschichte, 46. Jahrg., 1880, pag. 619.

[3]) O. Schmidt: Die Spongien des Meerbusens von Mexico. I. Heft, pag. 14—17.

Tafelerklärung.

Die Vergrösserung der Figuren 10, 12, 13 und 17 beträgt $^{160}/_{1}$, die der Figuren 14, 15, 16 und 18 beträgt $^{240}/_{1}$. Die Figuren 11 und 20 sind bei geringeren Vergrösserungen gezeichnet.

Taf. I.

Fig. 1. Larve des Blastosphaerastadiums. Oberflächenansicht: a hyaliner Gürtel.

Fig. 2. Dieselbe, in optischem Durchschnitte: a hyaliner Gürtel.

Fig 3. Zellen vom gelben Pole des Blastosphaerastadiums; nach dem lebenden Objecte gezeichnet.

Fig. 4. Dieselben vergrössert.

Fig. 5. Zellen aus der Zone des hyalinen Exoplasmas, mit einer zwischen gelagerten, geissellosen Zelle mit hohem Kragen; nach dem lebenden Object gezeichnet.

Fig. 6. Zellen vom rothen Pole des Blastosphaera-Stadiums.

Fig. 7. a—m. Einzelne Zellen der Blastosphaera; nach Osmiumbehandlung, isolirt.

Fig. 8. a—c. Zellen mit starklichtbrechender Geisselwurzel. Osmiumbehandlung.

Fig. 9. Geissellose Zellen mit hohem Kragen.

Fig. 10. Mützenförmiges, festsitzendes Gastrulastadium, von der aboralen Seite gesehen.

Fig. 11 und 12. Stadien mit beginnender Verengerung des Gastrula-Mundes, von der oralen Seite gesehen. gm. Rand des Gastrula-Mundes. en. Aussencontour des Entodermsackes.

Fig. 13 und 14. Stadien mit vorgeschrittener Verengerung des Gastrula-Mundes und mit peripherischen Faltungen des Entoderms (f). Von der oralen Seite gesehen. Entsprechend dem Schema auf Taf. III, Fig. 21.

Taf. II.

Fig. 15. Stadium mit auftretender Radialfaltung des Entoderms. Entsprechend dem Schema auf Taf. III, Fig. 22 und zum Theil schon Fig. 23; a. Stelle, an welcher die beginnende Quertheilung des geknickten Entoderm-Wulstes zu erkennen ist.

Fig. 16. Stadium mit dem Verschlusse nahem Gastrula-Munde und ziemlich vorgeschrittener Geisselkammerbildung. Von der basalen Seite gesehen. Entsprechend dem Schema auf Taf. III, Fig. 24. a. Spaltförmiger Umriss des dem Verschlusse nahen Gastrula-Mundes.

Fig. 17. Stadium der definitiven Formirung der Geisselkammern. Von der aboralen Seite gesehen.

Fig. 18. Stadium mit Oscular-Fortsatz und Osculum. α Kittsubstanz an der Basis der Füsschen. Os Osculum.

Fig. 19. Optischer Durchschnitt durch ein Füsschen und die basale Lamelle desselben Stadiums. An der basalen Entodermlamelle eine abnorme Geisselkammeranlage (β). α Kittsubstanz an der Basis der Füsschen.

Fig. 20. Stadium mit Oscularfortsatz und durchgebrochenem Osculum, von oben gesehen; bei schwächerer Vergrösserung. Os Osculum.

Taf. III.

Fig. 21, 22, 23 und 24. Schemata der Geisselkammerbildung. α Gastrulamund. rand. β Aussencontour der Larve. γ Aussencontour des Entodermsackes.

Fig. 25. Schnitt durch ein festgesetztes, mützenförmiges Gastrulastadium (Taf. I, Fig. 10).

Fig. 26. Schnitt durch ein der Fig. 13 auf Taf. I entsprechendes Stadium.

Fig. 27. Schnitt durch ein der Fig. 15 auf Taf. II entsprechendes Stadium.

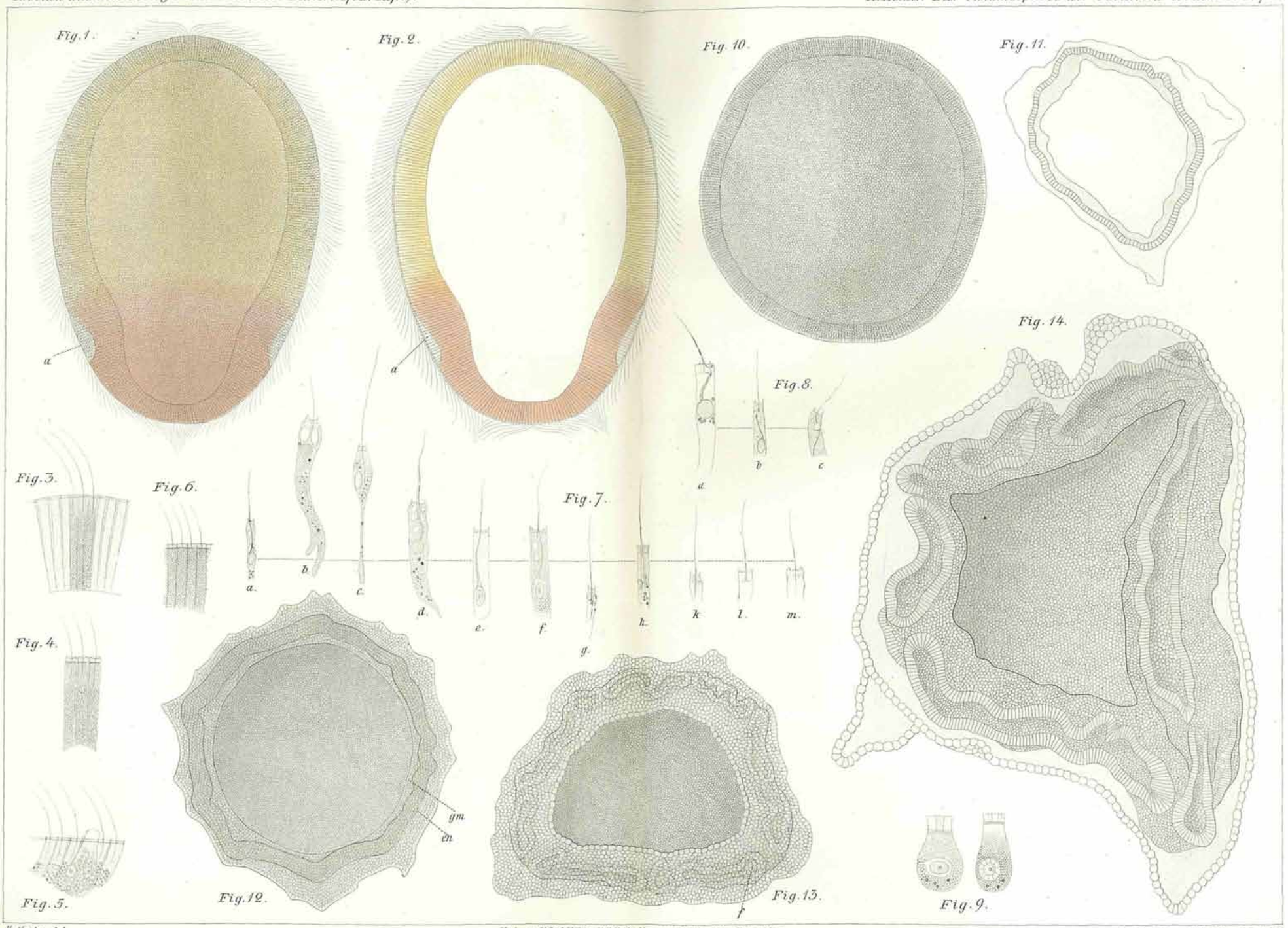
Fig. 28. Schnitt durch ein ähnliches nur weiter vorgeschrittenes Stadium.

Fig. 29. Schnitt durch das in Fig. 16 auf Taf. II abgebildete Individuum.

Fig. 30. Schnitt durch ein Stadium der definitiven Formirung der Geisselkammern. a. osculare Entodermplatte. b. basale Entodermlamelle.

Fig. 31. Schnitt durch ein Stadium mit vollendetem Osculum (os).

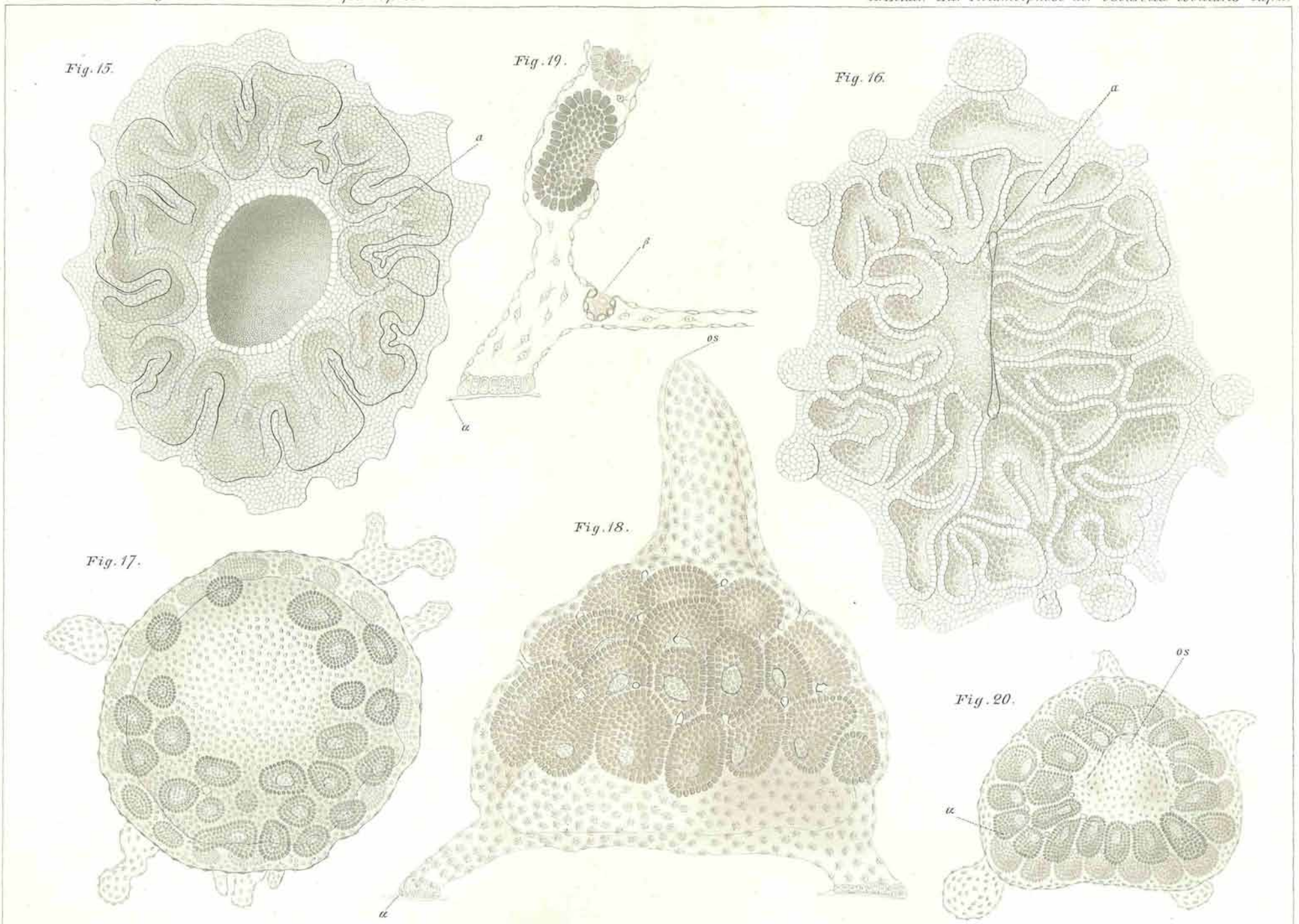
Fig. 32 und 33. Stellen aus Schnitten, die der Fig. 25 derselben Tafel entsprechen, den Uebergang des Ektoderms in die Form des cubischen Epithels zeigend.



K. Heider del.

Verlag v. Alfred Hölder K. K. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

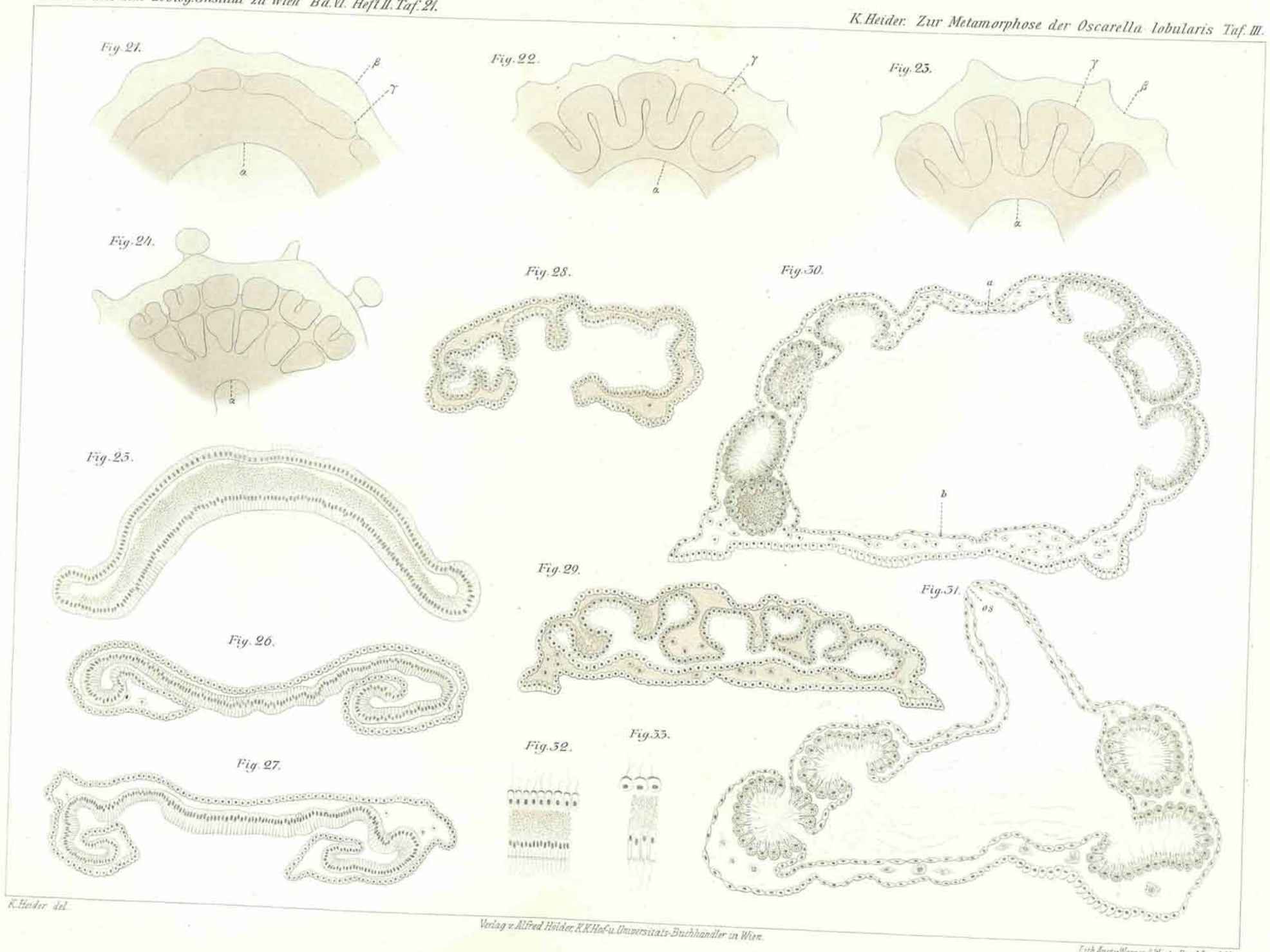


K. Heider del.

Verlag v. Alfred Hölder, K.K. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

Lith. Inst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

K. Heider. Zur Metamorphose der Oscarella lobularis Taf. III.



K. Heider del.

Verlag v. Alfred Hölder, K. K. Hof- u. Universitäts-Buchhändler in Wien.

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest

Jahr/Year: 1886

Band/Volume: 6_2

Autor(en)/Author(s): Heider Karl

Artikel/Article: Zur Metamorphose der Oscarella lobularis O. Schm. (Mit 3 Tafeln) 175-236