

Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme.

Von

Elias Metschnikoff.

Mit Tafel I.

Während meines Aufenthaltes in Messina im Frühjahre 1868, habe ich einige Beobachtungen über die Entwicklung von *Sycon ciliatum* (*Sycandra raphanus* Haeck.) angestellt, die ich bis jetzt noch nicht publicirt habe, weil ich sie für nicht vollständig genug hielt¹⁾. Jetzt aber nach dem Erscheinen der Monographie der Kalkschwämme von HAECKEL²⁾, fühle ich mich gezwungen meine Untersuchungen zu veröffentlichen. Die Gründe, die mich bewogen haben damit nicht weiter zu zögern, werden wohl aus dem Folgenden klar genug sein.

Ich kann hoffen, dass mein Aufsatz, so klein er auch ist, doch von den Lesern der dreibändigen Monographie HAECKEL's nicht unbemerkt gelassen wird, indem er ausschliesslich der Entwicklungsgeschichte gewidmet ist, d. h. demjenigen Theile der Zoologie, dessen grosse Bedeutung in morphologischen Fragen allgemein anerkannt zu sein scheint. In Bezug auf unseren speciellen Fall — die Kalkschwämme — ist die wichtige Rolle der Entwicklungsgeschichte von HAECKEL stark betont worden; leider sind die darauf bezüglichen Untersuchungen dieses Forschers so mangelhaft, dass eine erneuerte Behandlung des Gegenstandes zur dringlichen Nothwendigkeit geworden ist.

Ich gehe nun zur Beschreibung meiner Untersuchungen über. — Wenn man die Querschnitte geschlechtsreifer Syconen untersucht, so

1) Eine kurze Mittheilung darüber habe ich in meinem, in russischer Sprache gedruckten Jahresberichte über die Leistungen in der Entwicklungsgeschichte gegeben.

2) Die Kalkschwämme. Eine Monographie. 3 Bände. Berlin 1872. Im Folgenden werde ich nur den ersten Band dieses Werkes citiren.

bemerkt man unterhalb der Entodermbekleidung eine grosse Anzahl Eier und Embryonen in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien. Die totale und regelmässige Zerklüftung erfolgt in ähnlicher Weise, wie sie von HAECKEL für *Sycyssa Huxleyi* und *Leuculmis echinus* beschrieben worden ist. Hervorzuheben ist nur, dass sich eine kleine sog. Furchungshöhle (Fig. 2 c) bildet, welche übrigens bald wieder verschwindet (Fig. 3). Als Resultat des Zerklüftungsprocesses kommt ein rundlicher Embryo (Fig. 4) zu Stande, an dem man eine grosse Anzahl kleiner Zellen wahrnimmt. Es wollte mir nicht gelingen irgend einen Differenzirungsprocess im Embryo aufzufinden, weshalb auch die Frage über den Ursprung der Keimblätter unentschieden bleiben muss. Offenbar verlaufen die betreffenden Stadien zu schnell, um genau beobachtet zu werden. Ich muss deshalb sogleich zur Beschreibung der fertigen Larve übergehen, welche bei derselben Species bereits von LIEBERKÜHN und bei der nahe verwandten *Dunstervillia coreyrensis* (*Sycandra Humboldtii* Haeck.) von OSCAR SCHMIDT beobachtet worden ist. In Uebereinstimmung mit diesen Forschern, namentlich mit dem letztgenannten, habe ich alle normal entwickelten schwärmenden Syconlarven aus zwei beinahe gleich grossen Abschnitten getheilt gefunden, von denen der eine aus flimmernden Cylinderzellen, der andere aus flimmerlosen Kugelzellen (Fig. 5) zusammengesetzt erschien. Der erstere bildete eine Art Halbkugel, welche in ihrem Innern eine nicht umfangreiche centrale Höhle enthielt, in deren Umgebung eine grosse Anzahl sehr feiner brauner Pigmentkörner angesammelt war (Fig. 5 g).

Wenn man ein paar Exemplare geschlechtsreifer Syconen nur einige Tage in kleinen Glasschalen hält, so schwärmen die Larven in grossen Massen aus, um sich weiter zu entwickeln, resp. festzusetzen. Um die weiteren Vorgänge zu beobachten, braucht man nur einige Objectträger auf den Boden der Glasschale zu legen, damit sie als Anheftungspuncte für die Larven dienen; übrigens gelingt es auch ohne diese Massregel die festgesetzten jungen Schwämme aufzufinden, indem sie sich auf alle selbst die kleinsten im Gefässe befindlichen Gegenstände anheften.

Der erste Vorgang der nachembryonalen Entwicklung besteht darin, dass die centrale Höhle völlig verschwindet, wobei die obere (d. h. die wimpertragende) Hälfte des Larvenkörpers in ihrer Grösse merklich reducirt wird (Fig. 6) ¹⁾. Dann beginnt das Verschmelzen der kugligen Zellen des Hintertheiles in eine compacte Masse; nur eine

1) Die oben erwähnte braune Körnchenmasse sammelt sich in einen centralen Haufen wie das auf den Fig. 6—8 wiedergegeben ist.

Reihe der dem Wimperepithel unmittelbar anliegender Kugelzellen macht davon eine Ausnahme, indem diese ihre Integrität noch längere Zeit bewahren (Fig. 6, 8, 9 d). Oft setzen sich die Larven schon auf diesem Stadium fest, nicht selten aber fahren sie noch eine Zeit lang in ihrer Schwärmerthätigkeit fort, ohne dadurch in ihrer Entwicklung aufgehalten zu werden. Als einer der wichtigsten dabei stattfindenden Vorgänge muss die Bildung der Kalknadeln hervorgehoben werden. Die etwas bräunliche wimperlose compacte Masse des Hintertheiles ist die Stelle, wo die Skeletgebilde ihren Ursprung nehmen; um sich davon zu überzeugen, braucht man nur einen Blick auf die Fig. 7 und 8 zu werfen. Als bemerkenswerth muss dabei hervorgehoben werden, dass sich Anfangs nur lange Stabnadeln bilden, so dass an diesen frühen Stadien unser Sycon einen Zustand durchläuft, welcher für die Gattung *Sycyssa* persistirend ist, eine Thatsache, welche in phylogenetischer Beziehung von Bedeutung sein kann.

Die Hauptsache in der Metamorphose besteht darin, dass sich die wimperlose — hintere — Hälfte in die skeletgebende Schicht verwandelt, während sich der vordere ¹⁾, mit Wimperhaaren bedeckte Abschnitt in's Innere des Larvenkörpers einzieht, um in das Entoderm überzugehen. Dass die aus den von HAECKEL sogenannten Geisselzellen bestehende Körperhälfte sich wirklich in's Innere zurückzieht, davon kann man sich überzeugen, wenn man die auf den Fig. 5—8 abgebildeten vier Larvenstadien miteinander vergleicht. Man sieht, dass dieselbe mit jedem Stadium weniger nach aussen hervorragt, während die skeletbildende Schicht im Gegentheil desto mächtiger wird. Um sich einen Begriff über die Art und Weise wie sich die wimpertragende Hälfte einzieht zu verschaffen, muss man solche Larven untersuchen, welche sich verhältnissmässig frühe, d. h. noch vor der Skeletbildung festgesetzt haben. Bei diesen kann man nun sehen, dass, während sich die hintere Hälfte sehr wenig verändert hat, der vordere wimpertragende Abschnitt sich in's Innere des Körpers einstülpt (Fig. 9), wobei natürlicherweise auf dem oberen Pole eine Oeffnung (Einstülpungsöffnung Fig. 9 o) zur Ausbildung kommt. Die wimpertragende Halbkugel bildet demnach einen sackförmigen Körper, welcher von der skeletbildenden Schicht umgeben erscheint. Es stellt sich auf den nächstfolgenden Stadien heraus, dass die eben erwähnte Einstülpungsöffnung sich nicht sogleich in das definitive Osculum verwandelt, sondern dass dieselbe gänzlich verwächst. So kommt es, dass bei weiterer Entwicklung der junge fest-

1) In Bezug auf die Bezeichnungen »vorne« und »hinten« stimme ich aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen mit LIEBERKÜHN und SCHMIDT, nicht aber mit HAECKEL überein.

sitzende Schwamm als ein vollkommen geschlossener Körper erscheint, in dem man deutlich zwei Hauptbestandtheile unterscheidet (Fig. 10). Aeusserlich befindet sich die skeletbildende Schicht, in welcher mehrere Stahnnadeln eingeschlossen liegen; im Innern befindet sich dagegen ein geschlossener Körper, welcher das Entoderm repräsentirt. Die Wandungen des letzteren erscheinen so dick, dass man eine Zeit lang gar keine Höhle wahrzunehmen im Stande ist; diese kommt erst später zum Vorschein, als sich die doppelschichtige Wandung zu einer Blase gestaltet. Bei dem, auf der Fig. 11 abgebildeten, drei Tage alten Schwamm konnte ich bereits einen inneren Hohlraum (Fig. 12 c) bemerken, nur war dieser noch zu schmal und zu klein. Erst an einem grösseren, sechs Tage alten Sycon war eine beträchtliche Höhle zu sehen, welche auch beim lebenden Thiere durch die Körperwandungen durchschimmerte (Fig. 13). Bei Behandlung desselben Thieres mit Essigsäure konnte man auf das Deutlichste die beiden blasenförmig aufgetriebenen Schichten¹⁾ (Fig. 14 a, b), sowie die innere Gastrovascularhöhle (Fig. 14 c) unterscheiden. An diesem Stadium, dem letzten, das ich gesehen habe, hat sich noch keine Mundöffnung gebildet, dagegen waren bereits dreispitzige Kalknadeln vorhanden.

Aus dem Mitgetheilten geht der Schluss hervor, dass die beiden Hauptschichten des Schwammkörpers bereits im Larvenkörper angelegt sind, ferner, dass sich die obere flimmertragende Körperhälfte in das Entoderm, die untere flimmerlose dagegen in die sie umgebende Schicht verwandelt.

Jetzt, nachdem ich den thatsächlichen Inhalt meiner Untersuchungen mitgetheilt habe, kann nun die Frage aufgestellt werden: inwiefern die von mir erlangten Resultate mit den Angaben von HAECKEL in Uebereinstimmung gebracht werden können? Dieser Forscher giebt auf p. 34 und 246 folgenden kurzen Ueberblick über die Entwicklungserscheinungen bei den Kalkschwämmen: »Aus dem Ei entsteht in Folge totaler regulärer Furchung ein einfacher kugliger oder länglich runder Körper, der Anfangs aus gleichartigen kugligen Zellen zusammengesetzt ist. Dann entsteht im Innern des Zellenhaufens eine kleine centrale Höhle (der Magen), welche nach aussen durchbrechend sich eine Oeffnung (das Osculum oder die Mundöffnung) bildet. Die Oberfläche bedeckt sich mit Flimmerhaaren und nun schwärmt der Embryo als freie Larve (Planula) eine Zeit lang umher«. »Die Körperwand (der Larven)

1) Zu bemerken ist, dass ich an den Entodermzellen dieses Stadiums keine Flimmerhaare auffinden konnte.

besteht aus zwei Schichten von Zellen, Entoderm und Exoderm. Die innere Schicht oder das Entoderm besteht aus einer Lage nicht flimmernder Zellen. Die äussere Schicht oder das Exoderm besteht aus einer Lage von flimmernden Zellen (Geisselzellen)«. Dann »fällt die Larve zu Boden und setzt sich fest. Die Anheftung erfolgt an dem, der Mundöffnung entgegengesetzten (aboralen) Pole der Längsachse, mit einer flachen oder stielartigen Ansatzstelle, welche von nun an die Basis des Schwammkörpers bildet. Die Geisselzellen des Exoderms ziehen nunmehr ihre Geisselfäden ein, verschmelzen miteinander zum Syncytium und beginnen ihre inneren Protoplasmaproducte, die Kalknadeln, auszuscheiden. Die Zellen des Entoderms umgekehrt, welche bisher nicht flimmerten, strecken je einen langen schwingenden Fortsatz hervor und überziehen fortan die Magenfläche als Geisselepithel. — Diese Darstellung lautet demnach völlig verschieden von der oben von mir gegebenen Beschreibung, denn nach HAECKEL soll die skeletbildende Schicht (Exoderm HAECK.) nicht aus den flimmerlosen, sondern aus den mit langen Flimmern versehenen sog. Geisselzellen entstehen; umgekehrt ist es mit dem Entoderm, welches HAECKEL aus kugeligen Zellen ableitet, während nach meinen Beobachtungen dasselbe aus den Flimmer- (oder Geissel-) zellen seinen Ursprung nimmt. Das ist der Hauptunterschied in unseren beiderseitigen Angaben, dessen Erklärung hier nun versucht werden soll. HAECKEL beschreibt die Larven von vier Arten Kalkschwämmen, von denen diejenigen von *Sycyssa Huxleyi* die grösste Analogie mit den Syconlarven aufweisen, indem sie aus zwei verschiedenen Hälften (von denen nur eine mit Flimmerhaaren bekleidet ist) zusammengesetzt erscheinen. Da aber nach HAECKEL der Entwicklungsgang bei »verschiedenen« Kalkschwämmen im Wesentlichen »übereinstimmt«, so müssen wir seine Darstellung überhaupt in Angriff nehmen.

In Bezug auf die ersten Stadien (embryonale Entwicklung) sind meine Beobachtungen mit denen HAECKEL's übereinstimmend, desto auffallender ist aber der Unterschied in Betreff der späteren Zustände. Abgesehen davon, dass nach HAECKEL die innere Höhle bei den Larven stets von einer besonderen Schicht kugeliger Zellen ausgekleidet sein soll, während Osc. SCHMIDT und ich nichts Derartiges wahrnahmen, ist die Darstellung HAECKEL's am weitesten von der meinigen abweichend, wenn es auf die postembryonale Entwicklung ankommt. Weder von dem Einstülpfen der wimpertragenden Schicht, noch von dem Ueberwachsen der wimperlosen ist bei ihm die Rede, die ganze Metamorphose soll sich darauf reduciren, dass das flimmertragende »Exoderm« seine Geisselfäden einzieht und sich in das sog. »Syncytium« verwandelt, während das Entoderm der Larve Flimmerhaare erhält, um das sog. Geissel-Epithel

zu liefern. Der Grund, warum diese Ansichten so schroff meinen Beobachtungen gegenüber stehen, ist leicht zu finden, wenn man das Kapitel über die Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme (p. 328 bis 338) aufmerksam durchliest. Es ergibt sich daraus, dass HAECKEL die postembryonale Entwicklung bei den Schwämmen niemals beobachtet, sondern dieselbe a priori erdacht hat. Folgende Stelle bei ihm ist sehr bezeichnend: »Die Verwandlung der schwimmenden Gastrula in den jüngsten und einfachsten festsitzenden Zustand, welchen wir Ascula nennen wollen, scheint sehr rasch zu geschehen und ist noch nicht beobachtet worden. Die dabei eintretenden Veränderungen lassen sich aber unmittelbar aus der Vergleichung der Ascula und der Gastrula erschliessen (!). Die Anheftung der letzteren erfolgt an dem aboralen Pole der Längsachse, an dem der Mundöffnung entgegengesetzten Ende. Die Geisselzellen des Dermal-Blattes stellen ihre schwingenden Bewegungen ein, ziehen den Geisselfortsatz zurück und verlieren ihre schlanke cylindrische Gestalt, indem sie sich abplatteln und in der sich ausdehnenden Darmfläche ausbreiten. Die nicht flimmernden Entodermzellen hingegen theilen sich wiederholt und gehen dann in Geisselzellen über, indem jede derselben an ihrem proximalen, der Magenhöhle zugekehrten Ende einen langen, schwingenden Protoplasma-Fortsatz, eine fadenförmige Geissel ausstreckt« (p. 337). Aber das ist noch nicht Alles! HAECKEL sagt, dass er die Verwandlung der Kalkschwämme aus der Vergleichung der Gastrula mit der Ascula (d. h. dem »jüngsten und einfachsten festsitzenden Zustand«) »erschlossen« habe, aber er giebt nirgends weder die Beschreibung noch die Abbildung auch nicht einer einzigen wirklich beobachteten Ascula! Daraus ist zu schliessen, dass er auch keine Ascula in der Wirklichkeit gesehen hat; denn sonst würde er etwas davon gesagt haben, zumal er überhaupt (wie man es schon aus dem eben angeführten Citat sehen kann) den Gegenstand weitläufig und ausführlich beschreibt. Offenbar hat er die freischwimmende Larve mit einem jungen, aber im Ganzen schon fertigen Schwamm verglichen, ohne daran zu denken, dass er auf diesem Wege sehr leicht irre geleitet werden kann, wie es auch geschehen ist. Das Merkwürdigste dabei ist der Umstand, dass an mehreren Stellen seiner Monographie HAECKEL die von ihm »unmittelbar erschlossene Verwandlung« als eine wirklich existirende Thatsache, nicht aber als eine mehr oder weniger wahrscheinliche Vermuthung ausgiebt. So z. B. sagt er auf p. 460: »Syncytium nenne ich bei den Kalkschwämmen die ganze Gewebsmasse, welche durch die Verschmelzung der Zellen des Exoderms der Flimmerlarve entstanden ist«, oder p. 216: »Die Zellen des Entoderms

strecken je einen langen schwingenden Fortsatz hervor« u. s. f. Er vergisst dabei vollkommen, dass er weder die Verschmelzung, noch das Ausstrecken der Flimmerhaare jemals gesehen hat¹⁾. Ist das die von HAECKEL so gerühmte philosophische »wissenschaftliche Untersuchungs-Methode«, für deren Nichtgebrauch {die Embryologen (Ontogenisten) von ihm so hart getadelt werden? (p. 472)²⁾.

Jetzt gehe ich zur Frage über, inwiefern die Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme für die Vergleichung der Hauptschichten dieser Organismen mit denen anderer Thiere verwerthet werden kann? In dieser Beziehung ist HAECKEL zu einem festen Schluss gekommen. Als eins der wichtigsten Resultate seiner Arbeit hält er die Angabe, dass die beiden Schichten des Spongienkörpers dem Ectoderm und Entoderm der Coelenteraten homolog sind. Unter dem Ectoderm (oder Exoderm) versteht er das sog. Syncytium, d. h. die skeletbildende äussere Schwammschicht, während er als Entoderm das Geisselepithel bezeichnet. Diesen Schluss giebt er als das Ergebniss seiner entwickelungsgeschichtlichen Forschungen aus. So sagt er z. B. »Die Verwandtschaft der Spongien mit den Coelenteraten und die Vergleichung des »Wasser-Gefäss-Systemes« der ersteren mit dem »Gastrovascularapparat« der letzteren, welche LEUCKART zuerst angedeutet, MIKLUCHO bestimmter behauptet hatte, ist dann ausführlicher nachgewiesen (?) und durch die Entwicklungsgeschichte fest begründet worden in meinem Aufsätze »über den Organismus der Schwämme etc.«. Ich führte daselbst den Nachweis, dass zwischen jenen beiden Kanal-Systemen in der That eine wirkliche Homologie besteht, und dass die Wand dieser Kanäle bei den Spongien ebenso wie bei den Hydromedusen, Ctenophoren und Corallen aus zwei ursprünglich verschiedenen Zellschichten oder Blättern

1) Als höchst naiv muss ich folgende Stelle bezeichnen: »Die Structur der Geisselzellen des Exoderms ist bei der Gastrula ganz ähnlich, wie diejenige der Geisselzellen des Entoderms bei dem ausgebildeten Kalkschwamme« (p. 335). Und doch reichte diese auffallende Uebereinstimmung nicht hin, um bei HAECKEL einen Zweifel zu erregen, ob denn seine aprioristische Auffassung der Keimblätter der Wirklichkeit entspricht.

2) Es ist wahrhaft überraschend zu lesen, wie diese Methode bei der Darstellung der Ascula, Protascus, Protospongia und anderer von HAECKEL erdachten Formzustände angewendet wird. So z. B. heisst es auf p. 339: »Früher hatte ich angenommen, dass alle Calcispongien in ihrer ersten Jugend die charakteristische Form des Protolynthus durchlaufen. Allein ich muss jetzt einschränkend hinzufügen, dass in vielen Fällen der Uebergang von dem Ascula in den Olynthus nicht durch den Protolynthus, sondern durch die Protospongia geschieht«. Alle diese und ähnliche Schlussfolgerungen werden angenommen, ohne dass dafür auch eine einzige durch Beobachtung ermittelte Thatsache angeführt wird.

gebildet wird, aus dem Exoderm, welches dem äusseren Keimblatte und aus dem Entoderm, welches dem inneren Keimblatte der höheren Thiere entspricht. Ich führte ferner den Nachweis, dass diese beiden ursprünglichen Bildungshäute schon bei der aus dem Ei entwickelten Flimmerlarve in den beiden Gruppen der Coelenteraten und Spongien dieselben Verhältnisse zeigen« (p. 214. Man vergl. auch p. 33). Da wir gesehen haben, dass eins der Hauptmomente in der Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme — die Metamorphose — von HAECKEL nicht beobachtet, sondern a priori construiert worden ist, ferner, dass diese Construction durch Thatsachen widerlegt wird, so muss natürlich auch die eben angeführte Ansicht über die Keimblätter der Schwämme einer gründlichen Revision unterworfen werden.

Zunächst will ich die Angaben HAECKEL's betrachten, um dann zur Darstellung meiner eigenen Ansicht überzugehen. — Am ausführlichsten hat HAECKEL seine Theorie im letzten Abschnitte des ersten Bandes (»Philosophie der Kalkschwämme«) dargestellt. Dort finden wir folgende Stellen: »Wenn man die gröberen und feineren Structur-Verhältnisse der Hydra und Cordylophora« mit den entsprechenden Structur-Verhältnissen des Olynthus¹⁾ vergleicht, so muss man erstaunen über die auffallende Uebereinstimmung, welche sich selbst bis in feinere Einzelheiten hinein vorfindet« (p. 460). Worin besteht nun diese erstaunliche Uebereinstimmung? »1) Die einfache Magenöhle mit Mundöffnung, 2) Die Zusammensetzung der dünnen Magenwand aus zwei Blättern, dem flimmernden Entoderm und dem flimmerlosen Exoderm, 3) Die Zusammensetzung des Entoderms aus Geisselzellen« (p. 460). Die von HAECKEL angeführten Unterschiede sind folgende: »1) Die Beschaffenheit des Exoderms, dessen Zellen bei Hydra und Cordylophora Nesselkapseln und Neuromuskelfortsätze entwickeln, bei Olynthus hingegen zum Syncytium verschmelzen. 2) Der Tentakelkranz der ersteren, welcher den letzteren fehlt. 3) Die verschiedene Entstehung der Geschlechtsorgane«. Man sieht sogleich, dass in den drei ersten Puncten die Rede nur von der Homologie des Entoderms sein kann, indem für die Uebereinstimmung der äusseren Schicht lediglich die Wimperlosigkeit — ein negatives und unbedeutendes Merkmal — angeführt worden ist. Wenn es aber auf die Unterschiede ankommt, so muss auf den ersten Rang die verschiedene Structur der äusseren Schicht gestellt werden. HAECKEL versucht diese Schwierigkeit zu lösen, indem er sagt: ». . . doch ist diese (Differenz in der Bildung des Ectoderms) als eine secundäre histologische

1) Unter dem Namen Olynthus versteht HAECKEL einen einfachen solitären Kalkschwamm mit doppelten Wandungen (Ectoderm und Entoderm) und mit einer geräumigen schlauchförmigen »Magenöhle«.

Differenzirung der beiden divergenten Gruppen zu betrachten« (p. 460). Obwohl er dafür keinen Beweis anführt, so hat er doch kein Bedenken die »Differenzen im anatomischen Bau zwischen den einfachsten Hydroiden und den einfachsten Spongien« als »von ganz untergeordneter Bedeutung« zu erklären (p. 460). Ist es also wirklich so bedeutungslos, dass die äussere Schwammschicht ausschliesslich alle Skeletbildungen producirt, während solche bei den echten Coelenteraten niemals von dem Ectoderm, sondern stets von der Cutis (also vom Mesoderm) entwickelt werden? Wo kennt man denn Beispiele eines epithelialen Gewebes — denn zu solchen gehört das Ectoderm der Coelenteraten — welches als Sitz der Kalkskeletbildung dienen sollte? Das sind Fragen, auf die wir bei HAECKEL vergebens eine Antwort suchen werden.

Kehren wir nun zur Argumentation HAECKEL's zurück. Auf p. 461 lesen wir Folgendes: »Von der grössten Bedeutung ist die Ontogenie von Cordylophora, welche völlig mit derjenigen des Olynthus übereinstimmt«. Leider weiss HAECKEL so wenig von der Ontogenie des Olynthus, dass er kein Recht hat über die »völlige Uebereinstimmung« etwas zu sprechen. Wie wir gesehen haben, hat HAECKEL die Metamorphose der Kalkschwämme erdacht (ohne dabei das Richtige getroffen zu haben), wobei er offenbar die Uebereinstimmung mit Hydroiden als Ausgangspunct nahm, anstatt dieselbe als Resultat zu erhalten. Nach meiner Meinung ist die von HAECKEL »unmittelbar erschlossene« Metamorphose weiter nichts als ein Abklatsch der bekannten Verwandlungsgeschichte der Hydroiden. HAECKEL sagt mit besonderem Nachdruck, dass »die Planula und die Planogastrula bei beiden Thieren völlig gleich ist«, aber das beweist noch nichts, so lange weder die Entstehung noch die Verwandlung der Flimmerlarve beobachtet worden ist¹⁾.

HAECKEL mag noch so oft wiederholen, dass er der erste war, der die Homologie der beiden Blätter der Spongien und Coelenteraten nachwies²⁾, so wird doch jeder kritisch denkende Naturforscher sogleich ersehen, dass dem nicht so ist, dass in der Wirklichkeit HAECKEL gar keinen Beweis für die Homologie des Ectoderms und der skeletgebenden Schicht geliefert hat. Es wird aber auch nicht schwer sein selbst mit Hilfe der bereits hinreichend bekannten Thatsachen sich davon zu über-

1) Die Verwandlung seiner »Morula« in die schwimmende Lärve hat HAECKEL ebensowenig wie ich beobachtet; er hat ein Uebergangsstadium weder beschrieben noch abgebildet; trotzdem hält er sich berechtigt die vorhandene Lücke a priori auszufüllen, ohne übrigens dies ausdrücklich hervorzuheben.

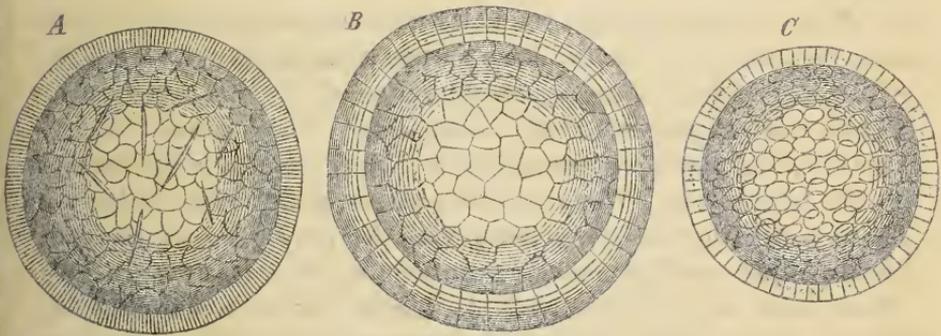
2) Man vergl. die oben angeführten Citate auf p. 214, ferner auch p. 33, 456 und 470.

zeugen, dass eine solche Homologie in der Natur auch gar nicht existirt. Man braucht nur die aus der Entwicklungsgeschichte der marinen Kiesel-spongien bekannten Punkte zu Rathe zu ziehen¹⁾. Man weiss, dass im Embryo dieser Thiere die gesammte Zellenmasse sich in zwei Abtheilungen sondert, von denen die äussere zum Flimmerepithel wird, die innere dagegen als skeletbildender Zellenhaufen auftritt. Die topographische Lage dieser inneren Zellenmasse (unterhalb der flimmernden Schicht), der Umstand, dass dieselbe als ein Haufen compact nadelbildender Elemente erscheint, ferner auch die Thatsache, dass diese Zellen niemals als flimmernde Epithelzellen auftreten, geben Stützpunkte genug, um ihre vermeintliche Homologie mit dem Ectoderm der Coelenteraten zu verwerfen. Dazu kommt natürlich auch der oben angeführte Grund, dass das Ectoderm der Coelenteraten niemals Skeletgebilde producirt, welche stets als Derivate der Cutisschicht erscheinen. Ich habe absichtlich die von mir beobachteten Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte des Sycon unberücksichtigt gelassen, um zu zeigen, dass bei aufmerksamer Erwägung des bekannten Materials man unmöglich zu der irrigen Vorstellung von der Uebereinstimmung der skeletgebenden Schicht mit dem Entoderm gelangen kann. Wenn wir aber noch die oben beschriebenen Thatsachen zu Rathe ziehen wollen, so werden wir gleich sehen, dass auch die Entwicklung der Kalkschwämme gegen die HAECKEL'sche Deutung spricht. Es wurde ja festgestellt, dass es die hintere flimmerlose Hälfte ist, welche das Kalkskelet liefert, dass folglich die skeletbildenden Elemente niemals in Form geissel- oder flimmertragender Epithelzellen auftreten, welche das Ectoderm der Coelenteraten characterisiren.

Aus den angegebenen Gründen erlaube ich mir den Schluss zu ziehen, dass die skeletgebende Schicht der Spongien, oder das von HAECKEL sog. Syncytium nicht dem Ectoderm, sondern der skeletgebenden Schicht vieler anderen Thiere, namentlich Coelenteraten und Echino-

1) Man vergl. z. B. die Untersuchungen von LIEBERKÜHN. Ich habe selbst einige Beobachtungen über die Entwicklung der Kieselchwämme angestellt, die ich auf einem anderen Ort publiciren will. Hier beschränke ich mich mit der Bemerkung, dass die Larven von vier Genera (Reniera, Esperia, Raspailia und einer unbestimmten) im Wesentlichen gleich gebaut sind. Als Beispiel habe ich auf der Fig. 45 die Renieralarve abgebildet, die sich von anderen hauptsächlich durch das Vorhandensein eines hinteren Wimperkranzes unterscheidet. Die Metamorphose habe ich bei einer Esperia beobachtet. Die äussere Epithelschicht geht allmählig verloren, so dass eine Zeit lang der junge Schwamm aus einem unregelmässigen Haufen Parenchymzellen zusammengesetzt erscheint. Erst später treten die sog. Wimperkörbe auf in Form geschlossener Kugeln, welche untereinander noch in keinem Zusammenhange stehen.

dermen entspricht, folglich in das Bereich des mittleren Blattes (Mesoderm HAECK.) gehört. Ausser den angeführten Punkten kann noch zu Gunsten dieser Ansicht die Thatsache angeführt werden, dass die Zellen des mittleren Blattes sowohl bei Coelenteraten wie bei Echinodermen (wenigstens im Jugendzustande) äusserst wandelbar sind. So sehen wir z. B. dass die nackten amöboiden Zellen der skeletgebenden Schicht bei den Echinodermenlarven in der Leibeshöhle herumwandeln und in Folge activer Bewegungen sich an gewissen Stellen, z. B. auf dem Steinkanale ansammeln. Um meine Ansicht noch deutlicher zu erörtern, will ich hier drei auf den ersten Blick sehr ähnliche Objecte¹⁾ miteinander vergleichen. Wenn man die hier unten angebrachten drei Figuren (A, B, C) betrachtet, so wird man bemerken, dass alle drei je aus einer einschichtigen Kugel bestehen, welche mit einer compacten Zellenmasse dicht angefüllt ist. Wenn es möglich wäre, bei der Vergleichung nur solche Stützpunkte in Betrachtung zu ziehen, so würde man entschieden sagen (wie es HAECKEL in Bezug auf die Planulae der Schwämme und Hydroiden wirklich gethan hat), dass alle drei Embryone vollkommen homolog sind, zumal alle drei auf eine ähnliche Weise entstanden sind.



Erst die nähere Betrachtung weiterer Zustände zeigt uns, dass die Homologie nur für zwei Embryone angenommen werden darf. Die einschichtige äussere Umhüllung ist in allen drei Fällen die Hautschicht, welche sich später mit Flimmerhaaren bedeckt und ein epitheliales Gewebe repräsentirt, das wohl überall als Ectoderm bezeichnet werden kann. Bei den Kieselschwämmen ist diese Schicht von nur kurzer Dauer, indem sie während der Verwandlung in die festsitzende Form verschwindet. Auch bei den Seeigeln ist das Ectoderm, wenigstens auf vielen Körpertheilen nur provisorisch. Bei den Hydroiden bleibt das-

Fig. A stellt einen Embryo von *Reniera*, B einen solchen von *Sertularia*, C einen *Echinus*-embryo dar.

selbe dagegen das ganze Leben bestehen, wie es zur Genüge bekannt ist. Die innere Zellenmasse erfährt in unseren drei Fällen folgende Veränderungen: bei den Kiesel Schwämmen liefert dieselbe (wenigstens der grösste Theil) die skeletgebende Schicht, wobei sie sich in das von HAECKEL sog. Syncytium verwandelt; bei den Seeigeln spielt sie eine ganz gleiche Rolle, obwohl die zelligen Elemente hier ihre selbständige Natur behalten. Ganz anders ist es bei Sertularia (den Hydroiden überhaupt), wo die ähnlich aussehende Zellenmasse zum Entoderm wird.

Die Schlussfolgerung zu der ich gekommen bin, besteht darin, dass das Syncytium der skeletbildenden Schicht der Echinodermen (und der Coelenteraten) entspricht, während das Ectoderm (bei den Kiesel Schwämmen) als ein provisorisches auf das Larvenstadium beschränktes Gebilde auftritt. (Ueber die innere Schicht (b) unserer drei Embryonen liesse sich noch eine tiefere Analyse anstellen; man kann nämlich die Frage über die Homologie dieser Schicht durch die Betrachtung der Entstehungsweise des Mesoderms beleuchten. Wir wollen dies aber übergehen, um uns nicht von unserem Hauptthema zu entfernen, zumal für den Augenblick noch mehrere wichtige Thatsachen ungenügend bekannt sind.)

Wie verhalten sich nun die Kalkschwämme in Bezug auf die Frage über die Keimblätter? Ueber diese Ordnung überhaupt lässt sich einstweilen noch nichts bestimmtes sagen, indem die Larven verschiedener Repräsentanten derselben auf mannigfaltige Weise gebaut zu sein scheinen, die Metamorphosengeschichte aber nur von einer einzigen Species bekannt ist. Wenn wir aber diese Species allein in Betracht ziehen wollen, so können wir durch Vergleich mit den besser bekannten Kiesel spongien ein Verständniss mancher Verhältnisse gewinnen. Vor Allem muss man beachten, dass die Larven vier von mir beobachteter Genera mariner Kiesel spongien am Hinterende des Körpers stets eine Lücke im Ectoderm haben, durch welche die skeletbildende Schicht nach aussen hervorragt. Dieses Entblössen, welches überhaupt höchst eigenthümlich ist, findet nun bei den Syconlarven in viel grösserem Maasse statt, was mit der schwachen Entwicklung der wimpertragenden Schicht im Zusammenhange steht. Die letztere, anstatt eine Kugel zu bilden, wie bei so vielen anderen Thieren, bleibt nur in Form eines Kugelsegmentes, das sich nachher einstülpt um das Entoderm darzustellen. Unter den vier von HAECKEL beschriebenen und abgebildeten Larven ist diejenige von *Sycyssa Huxleyi* noch am meisten mit den Syconlarven verwandt, obwohl jene sich auffallend durch das Vorhandensein einer Schicht die innere Höhle auskleidender Kugelzellen unterscheidet. Wie die Metamorphose in diesem, sowohl wie in den übrigen

drei Fällen (*Ascetta mirabilis*, *Asculmis armata* und *Leuculmis echinus*) stattfindet, kann ich bei dem gegenwärtigen Zustande unserer Kenntnisse nicht sagen.

Nach dem Gesagten brauche ich kaum noch besonders hervorzuheben, dass alle auf der »Homologie« der Schwammlarven (*Gastrula*) mit den Larven anderer Thiere von HAECKEL gebauten Schlussfolgerungen von selbst einstürzen, weil ihnen jeder feste Boden fehlt.

Schliesslich will ich noch ein paar Bemerkungen über die Frage von dem Coelenterismus machen, ohne mich dabei in ausführliche Discussionen einzulassen, da ich (im Schlusskapitel der gleichzeitig erscheinenden Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren) diese Frage ohnehin detaillirt behandelt habe. Hier will ich nur versuchen zu zeigen, dass die von HAECKEL ausgesprochenen Ansichten durchaus nicht im Stande sind meine Theorie¹⁾ über Homologien des coelenterischen Apparates zu erschüttern, indem sie (die Ansichten) zum grössten Theile auf Missverständnissen beruhen. Die Gedankenreihe HAECKEL'S ist nun folgende: 1) »die wahre Leibeshöhle«, die sich nur bei den Würmern²⁾, Echinodermen, Arthropoden, Mollusken und Vertebraten befindet, »entsteht stets durch eine Spaltung des mittleren Keimblattes«, 2) »da nun den Spongien das mittlere Keimblatt ganz fehlt, kann es auch bei ihnen keine Leibeshöhle geben. Ebenso wenig kommt dieselbe bei den Acalephen vor«, 3) »die wahre Leibeshöhle kann niemals wie die Darm- oder Magenöhle von dem Entoderm umschlossen werden«, 4) »mithin sind auch die Hohlräume des Gastrokanalsystems bei den Spongien und Acalephen keine Leibeshöhle, sondern eine Darmhöhle« (p. 469). Dagegen muss ich einwenden: 1) Die Leibeshöhle entsteht bei vielen Thieren nicht durch Spaltung des mittleren Blattes und kann auch ohne dasselbe bestehen; so existirt auch eine Leibeshöhle bei mehreren Coelenteratenlarven im Zwischenraume zwischen Ectoderm und Entoderm; 2) die Spongien besitzen das mittlere Blatt in Form der skeletgebenden Schicht (s. oben); 3) die innere Höhle der

1) Diese Theorie besteht darin, dass der Gastrovascularapparat der Coelenteraten dem Organcomplex entspricht, welcher sich bei Echinodermen aus den seitlichen Ausstülpungen des primitiven Darmes bildet. Demnach ist die Peritonealhöhle sammt dem Wassergefässsystem als Homologon des Gastrovascularapparates zu betrachten. Diese Theorie stützt sich auf eine ganze Reihe Thatsachen, wie es in meiner eben citirten Arbeit näher erörtert ist.

2) Es sei hier beiläufig erwähnt, dass die von HAECKEL angenommenen Begriffe der *Vermes acoelomi* und *V. coelomati* keineswegs die Bedeutung haben, die dieser Forscher ihnen zuschreibt. Die Nemertinen und Microstomeen haben eine »wahre Leibeshöhle«, ebenso wie mehrere Trematoden, wenigstens im Zustande der Redien und Sporocysten.

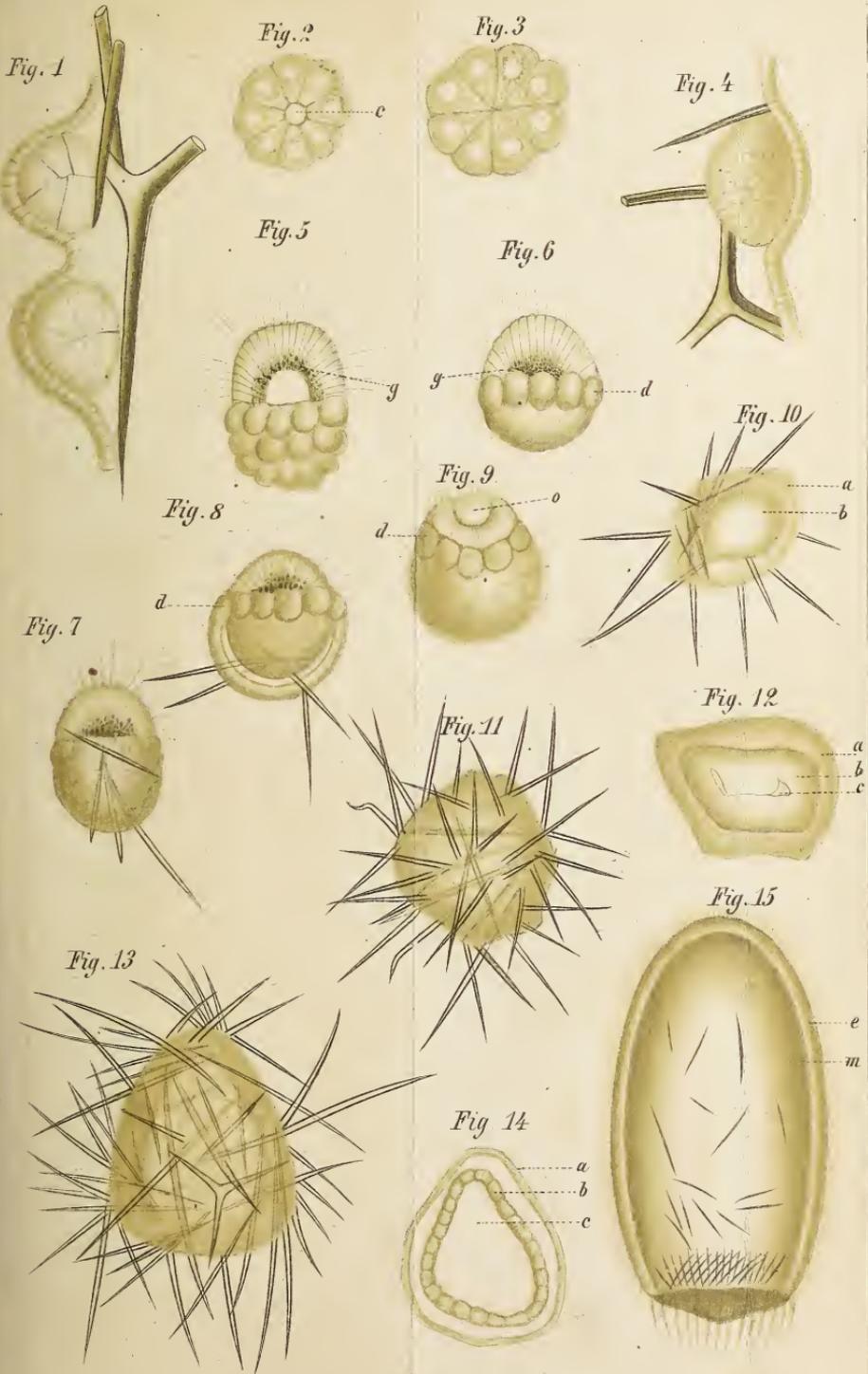
Echinodermen (welche HÆCKEL als »wahre Leibeshöhle« betrachtet), ist vom Entoderm umschlossen, da sie als Derivat² des Urdarmes zu Stande kommt. So sehen wir, dass die drei Grundansichten HÆCKEL's nicht stichhaltig sind, weshalb auch der vierte Punct unbegründet bleibt.

Die ganze Frage über den Coelenterismus dreht sich um den Begriff der Leibeshöhle. Sobald man als »wahre Leibeshöhle« ohne Weiteres den inneren Hohlraum der Würmer, Echinodermen u. s. w. begreift, so stellt man sich auf einen falschen Boden, denn dasjenige, was bei verschiedenen Thieren als Leibeshöhle fungirt, stellt morphologisch ganz differente Bildungen dar. So sehen wir, dass sich bei den Echinodermenlarven eine geräumige Leibeshöhle bildet, welche mit der definitiven Körperhöhle durchaus in keinem genetischen Zusammenhange steht; die letztere entsteht im Innern der sog. Lateralscheiben, welche in letzter Instanz aus dem primitiven Darne ihren Ursprung nehmen. Der coelenterische Apparat ist eben mit der Peritonealhöhle des definitiven Echinodermenkörpers, nicht mit der Leibeshöhle der Echinodermenlarven in Parallele zu stellen.

Erklärung der Abbildungen Taf. I.

- Fig. 1. Ein Stück eines Querschnittes durch die Syconröhre mit zwei gefurchten Keimen.
- Fig. 2. Ein gefurchter Keim mit Furchungshöhle (c).
- Fig. 3. Ein etwas weiteres Stadium.
- Fig. 4. Ein Stück eines Querschnittes mit einem Embryo.
- Fig. 5. Die freischwimmende Larve. g Körnchenhaufen.
- Fig. 6. Ein weiteres Larvenstadium, d selbständige Zellen, g Körnchenhaufen.
- Fig. 7. Eine freischwimmende Larve mit bereits begonnener Skelettbildung.
- Fig. 8. Eine noch etwas weiter entwickelte Larve, d selbständige Zellen.
- Fig. 9. Eine festgesetzte Larve ohne Kalkskelet. o Einstülpungsöffnung (halbschematisch), d selbständige Zellen.
- Fig. 10. Eine festgesetzte Larve mit Kalknadeln. a Aeussere, b innere Schicht.
- Fig. 11. Ein drei Tage alter junger Sycon.
- Fig. 12. Ein gleiches Stadium mit Essigsäure behandelt. (a, b wie Fig. 10), c Gastrovascularhöhle.
- Fig. 13. Ein sechs Tage alter junger Schwamm.
- Fig. 14. Derselbe mit Essigsäure behandelt. (a, b, c wie Fig. 10 und 12.)
- Fig. 15. Eine freischwimmende Renieralarve aus der Krimm. e Aeussere Flimmerschicht, m innere skeletbildende Zellenmasse.

Funchal, März 1873.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1874

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Mecznikow Elias

Artikel/Article: [Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. 1-14](#)