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

Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von Oscarella (Halisarca).

Von

Dr. **Otto Maas**
(München).

Mit Tafel XLI.

»La difficulté de l'embryogénie des Éponges n'est pas d'observer les différents stades, mais bien de reconnaître la succession normale dans le nombre considérable de formes anormales que l'on rencontre.«
Ch. Barrois. 1876.

Im Gegensatz zu den früheren Angaben über Spongienentwicklung, die für jede Art und bei jedem Autor abweichend lauteten, lässt sich in den neueren Arbeiten eine stets größer werdende Übereinstimmung feststellen, und ein gemeinsames Bild aus den in verschiedenen Gruppen gewonnenen Ergebnissen herausschälen.

Im typischen Fall besteht die Larve der Spongien aus zwei deutlich getrennten Lagern, aus Geißelzellen am vorderen Pol, die aus den Mikromeren der Furchung hervorgehen, und aus größeren Körnerzellen am hinteren Pol, resp. im Inneren der Larve, die den Makromeren entsprechen. Bei der Metamorphose liefern, umgekehrt, wie man erwarteu sollte, die letzteren die äußere Haut und das Spiculalager, die ersteren die Auskleidung der kammerartigen Hohlräume.

Dieses Verhalten, in seinen Grundzügen von F. E. Schulze (78) und Metschnikoff (74) bei Sycandra beschrieben, stand so lange isolirt da, bis durch Delage's (92) und meine Untersuchungen (92*a* und 93), zunächst für Esperella, dann für eine Reihe von Kiesel- und Hornschwämmen eine ganz entsprechende Metamorphose festgestellt, und auch das weitere Schicksal der Zellen verfolgt werden konnte. Allerdings besteht hier die den Körnerzellen entsprechende

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

Schicht schon aus einer Anzahl recht verschiedener Elemente, Nadelbildnern, Plattenzellen, kontraktilen und amöboïden Zellen etc. Es lässt sich jedoch nachweisen, dass sich alle diese aus einer einheitlichen Keimschicht, den Makromeren, heraus differenziren.

Den neueren Untersuchungen von E. A. Minchin (95) gebührt das Verdienst, dieser Anschauung von der Metamorphose auch bei den Kalkschwämmen eine breitere Basis zu geben, indem von ihm ein ähnliches Schicksal der Larvenschichten bei den Asconen nachgewiesen, und die Fortentwicklung noch lange nach der Metamorphose beobachtet wurde. Vor Allem aber konnte Minchin zeigen, dass auch scheinbar andersartige Larven, die sog. Parenchymellae, bei denen die Zweischichtigkeit nach dem Stadium einer hohlen Blase durch Einwanderung körnig werdender Zellen zu Stande kommt, sich in ihrer Weiterentwicklung ganz entsprechend verhalten. Auch hier werden die Körnerzellen, obschon sie im Inneren, völlig umschlossen von den Geißelzellen, liegen, zum Haut- und Spiculalager, und die Geißelzellen zur Auskleidung der gastralen Hohlräume.

Es liegen danach nur mehr zwei Formen, jedoch aus anderen Spongiengruppen, vor, deren Einreihung in dem oben besprochenen Entwicklungstypus einige Schwierigkeit bietet, Plakina und Oscarella (Halisarca). Von Plakina lassen sich die einzelnen, durch größere Intervalle getrennten Stadien vor und nach der Metamorphose, die F. E. Schulze zeichnet (80, Figg. 22 und 27), wie ich gezeigt zu haben glaube (93, p. 423), recht gut auch in unserem Sinne auslegen. Die zusammenhängende Darstellung der Metamorphose von Oscarella dagegen, die Heider gegeben hat (86), ist von ihm selbst und von nachfolgenden Autoren in recht verschiedener Weise verwerthet worden.

Hier sollen aus einer hohlen Blastosphäralarve durch Einstülpung der Zellen des hinteren (vegetativen) Pols (ausnahmsweise auch des vorderen!) zwei Schichten, Ektoderm und Entoderm, entstehen. Die innere, etwas körniger und großzelliger, soll die Kammern, resp. das ausführende Kanalsystem, die äußere Geißelzellenschicht die Oberhaut des Schwammes bilden.

Es wäre nun möglich, sich mit diesen abweichenden Befunden unter völliger Anerkennung der Beobachtungen, lediglich durch Theoretisiren, abzufinden, wie es z. B. Delage in einer sehr interessanten Erörterung gethan hat. Laut ihm (92, p. 404) stellt die Larve von Oscarella trotz der leichten Differenz der Pole nur ein noch indifferentes Zelllager dar, und erst durch die Einstülpung selbst werde

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

der betroffene Larventheil, sei es nun zufällig der vordere oder der hintere Pol, zum Gastral-, der außenbleibende zum Dermallager[1].

In meiner ausführlichen Revision der Spongienentwicklung habe ich im Gegensatz dazu die Ansicht ausgesprochen (93, p. 422), dass die Oscarella-Larve wohl keine Blastosphära sei, sondern ähnliche Unterschiede der Zellen, resp. Regionen, wenn auch in schwächerer Ausprägung, wie die anderen Schwammlarven aufweise, ferner, dass sich normalerweise der vordere Pol einstülpe. Auch Minchin hat sich, namentlich in Berücksichtigung der Angaben früherer Autoren, Barrois (76) und Sollas (82), dieser Ansicht angeschlossen (94, p. 229).

Bei einem kurzen Aufenthalt am adriatischen Meer in der zoologischen Station zu Rovigno bekam ich mehrfach Oscarella-Krusten, die auch im September Larven aussandten. Eine Anzahl der letzteren konnte ich lebend beobachten und konserviren, andere bis zum Festsetzen und darüber hinaus verfolgen. In quantitativer Hinsicht ist mein Material recht gering und erstreckt sich nur auf wenige Stadien, die aber gerade die Heider'sche Darstellung in einigen Lücken ergänzen, resp. modificiren. Ich glaube desshalb diese wenigen Beobachtungen bringen zu dürfen, weil sie einerseits meine Vermuthungen über die Larven bestätigen, andererseits die späteren Stadien bei Heider leichter, als ich gedacht, in den allgemeinen Rahmen zu bringen erlauben.

Den bisherigen Darstellungen der »Blastosphära«, die für die gerade ausgeschlüpfte Larve fast übereinstimmen und erst bezüglich des späteren Larvenlebens und der Metamorphose aus einander gehen, dürfte kaum etwas hinzuzufügen sein; namentlich sind durch Heider auch die minutiösesten Einzelheiten der Histologie genau beschrieben worden.

Hervorheben möchte ich, dass, wie Heider schon vermuthet, die Larven stets Nachts ausschwärmen und sich dann an der Lichtseite des Glases sammeln. Die Farbendifferenz der Pole fand ich bei meinen Larven sehr beträchtlich; das hintere Drittel schön

[1] Delage scheint geneigt, hierin ein Zeugnis von großer Tragweite gegen die Vererbungstendenz und für die Einwirkung der während der Ontogenie thätigen Faktoren zu erblicken, also die Schwamm-, spec. die Oscarella-Entwicklung für eine sehr aktuelle Frage im Sinne der Entwicklungsmechanik zu verwerthen. So sehr ich die Berechtigung dieser Fragen und ihre Anwendbarkeit auf dieses Gebiet anerkenne, so erscheint es mir doch zuerst nöthig, den normalen morphologischen Entwicklungsgang vorher mit aller Sicherheit festzustellen.

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

karminroth, die vorderen zwei Drittel dagegen nicht röthlich oder gelb, sondern rein weiß, wenigstens im auffallenden Licht. Eine Differenz in der Länge der Geißeln habe ich dagegen bei frisch ausgeschlüpften Larven nicht finden können und glaube mit Schulze (77), dass die von Carter (74) und Barrois (76) angegebenen Unterschiede durch die beim Schwimmen verschiedene Stellung der Geißeln bedingt sind.

Anders steht es jedoch mit dem Größenunterschied der Zellen selbst, den ich schon bei der jungen Larve im hinteren Drittel um ein Bedeutendes gegenüber dem vorderen ausgesprochen finde. Allerdings lässt er sich an Zupfpräparaten kaum konstatiren, weil die isolirten Zellen aus den natürlichen Lagerungs- und Druckverhältnissen der Blastosphära gebracht sich kontrahiren und ganz andere Formen annehmen können. Betrachtet man aber die Larve als Ganzes, so sieht man schon am lebenden Objekt bei Einstellung auf den optischen Schnitt, dass die Dicke der Blastosphärawandung (die ja der Höhe der einzelnen Zellen entspricht), im hinteren, roth gefärbten Theil um ein Drittel und noch mehr zunimmt, und zwar gilt dies nicht nur für den mit glashellem Exoplasma versehenen Theil, sondern für das ganze hintere Drittel, wenn auch gerade der Pol selbst etwas niedrigere Zellen aufweist (Fig. 1). Wie Heider angiebt, sollen bei der großen Formveränderlichkeit der Larve »diese Verhältnisse mannigfachen Variationen unterliegen«; indessen halten sich diese Unterschiede doch stets innerhalb gewisser Grenzen, so zwar, dass im Allgemeinen am hinteren Drittel die Zellhöhe stets beträchtlicher ist wie vorn. Auch am Totalpräparat der konservirten und gefärbten Larve ist das ersichtlich, nicht nur dass die Wanddicke hinten stets größer erscheint, auch die einzelnen Kerne liegen hier deutlicher und weiter aus einander, was ja für größere Ausdehnung der einzelnen Zellen spricht, und die Kerne selbst sind, wie auch Schnitte lehren, merklich größer.

Die Larve ist im Inneren noch durchaus frei an zelligen Elementen, und in dieser Hinsicht eine typische Blastosphära; ihre Höhlung ist im Vergleich zur Wandungsdicke sehr beträchtlich (im Gegensatz z. B. zu der Larve von Sycandra und anderer Kalkschwämme), und desswegen ergeben sich leicht Dellen und Einstülpungen, größerer und kleinerer, vergänglicher oder länger dauernder Art, die jedoch keinerlei morphologische Bedeutung besitzen. Schon bei den kompakteren Kieselschwammlarven kommen solche Eintreibungen öfters vor; um wie viel eher sind sie also bei diesen

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

hohlen Larven möglich, ja durch das Anstoßen im engen Raum des Züchtungswassers beinahe unvermeidlich!

Ich habe solche Einstülpungen meistens am vorderen Ende, wie es durch die Richtung des Schwimmens bedingt ist, mitunter auch am hinteren Pol, selten seitlich an beliebigen Stellen beobachtet, ohne ihnen irgend welchen morphologischen Werth beizumessen. Als freischwimmende Gastrulä möchte ich sie um so weniger bezeichnen, als sich in vielen Fällen die Einstülpung wieder ausgleicht, und die Larve ihren Entwicklungsgang weiter fortsetzt. In anderen Fällen ist die Delle zu tief, und die Larve geht nach und nach zu Grunde. Eine wirklich bedeutsame und bleibende Lageverschiebung der Zellen der Larve geht erst dann vor sich, wenn dieselbe keine einheitliche Blastosphära mehr vorstellt, sondern eine Reihe weiterer Veränderungen im histologischen Charakter ihres Zellmaterials durchgemacht hat.

Es sind dies dieselben Veränderungen, die Barrois schon gesehen und in optischen Schnitten abgebildet hat (76, Figg. 31 und 32), und die wohl auch F. E. Schulze meint, wenn er sagt (77, p. 23), dass er »gewisse nicht unerhebliche Veränderungen mit einiger Regelmäßigkeit eintreten sah«, die jedoch von Heider (86, p. 177) »als höchst wahrscheinlich abnorme« bezeichnet werden, weil alle die Forscher vor ihm kein Festsetzen beobachtet haben, sondern höchstens noch ein oder das andere, lange danach folgende Stadium eines jungen Schwämmchens abbilden. Auch diese Stadien, wie z. B. Schulze's Fig. 23, wo Geißelkammern, Kanalsystem und mesodermales Gewebe abgebildet ist, werden von Heider nicht anerkannt.

Meinen Beobachtungen nach sind aber gerade diese Veränderungen, die Differenzirung der Zellen des hinteren Pols und dessen Volumsvergrößerung die normalen; denn ich habe solche Larven sich anheften und zu jungen Schwämmchen gleich der Schulze'schen Abbildung auswachsen sehen. Da mir nicht nur die Betrachtung der lebenden Larve, sondern auch Schnitte durch mit Chromosmiumsäure gehärtetes Material dieselben Resultate von den Zellveränderungen geliefert haben, möchte ich darauf kurz eingehen.

Die erste Veränderung, die an den Zellen des hinteren Drittels sich bemerkbar macht, ist die, dass der Unterschied zwischen dem peripheren, hellen Exoplasma und dem nach innen gelegenen, mehr granulirten Endoplasma verwischt wird, und die ganze Zelle gleichmäßig, aber schwach granulirt erscheint. Von einem besonderen

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

»Kragen« kann dann an der Zelle keine Rede mehr sein; auch die Geißel wird kürzer und in ihren Bewegungen matter. Manche Zellen sind auch ganz ohne Geißel und zeigen, isolirt, amöboïde Fortsätze. Die Granulirung spricht sich nach und nach stärker aus und die einzelnen Zellen nehmen an Volumen zu; insbesondere sieht man auch am Oberflächenbild, dass ihre Außenflächen sich sehr verbreitert haben. Man könnte zuerst daran denken, dass sich einige der schlanken Geißelzellen mit einander verschmolzen hätten; doch ist dies nicht der Fall, sondern es hat gleichzeitig sowohl eine Verkürzung der Zellen in ihrer Hauptachse stattgefunden (Fig. 2), so dass sie bedeutend weniger schlank sind, auch hat jede einzelne, wie man sich durch Übergangsstadien überzeugen kann, in Folge der Aufnahme von Granula an Volumen zugenommen.

Dieser Vorgang spricht sich immer deutlicher aus; manche Zellen sind fast kubisch oder irregulär geworden und zeigen sich mit größeren und kleineren Körnchen, die sich durch Osmium schwärzen, dicht erfüllt. Allerdings haben auch die Geißelzellen der vorderen Hälfte an Höhe verloren (Fig. 2); aber ihr Plasma ist ziemlich unverändert und hell geblieben, und ihre Geißeln erscheinen noch in voller Länge. Dadurch wird der schon vorher äußerlich durch die Farbe angedeutete Gegensatz zwischen der vorderen und hinteren Larvenpartie auch dem inneren Wesen nach sehr ausgesprochen, und man könnte auch hier geradezu von einer »Amphiblastula« reden, wenn nicht auf diesem Stadium bereits einige der vorhin erwähnten granulirten Zellen in die innere Höhlung eingewandert wären.

Auf jeden Fall sehen wir nunmehr eine aus zwei Zellsorten, oder Schichten bestehende Larve vor uns, durchaus vergleichbar der von Sycandra und den Kieselschwämmen; am vorderen Ende schlankere und helle Geißelzellen, am hinteren Ende größere granulirte Zellen mit und ohne Geißel, die letzteren theilweise schon im Inneren parenchymartig.

In einigen extremen Fällen — allerdings betraf dies Larven, die nicht zum Ansetzen gekommen waren — waren die Unterschiede noch weiter ausgebildet, und die beiden Larvenhälften durch eine leichte Einschnürung, wie sie auch bei den Kieselschwämmen an der Grenze beider Schichten vorkommt (Maas 93, Figg. 41, 68 u. a.) von einander getrennt. Diese Einkerbung wurde immer stärker und schien geradezu die Larve in zwei differente Theile zerschnüren zu wollen (Fig. 3). Dies letztere Verhalten ist offenbar pathologisch, aber selbst im normalen Fall heben sich die beiden Theile nicht nur

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

im Charakter ihrer einzelnen Zellen sondern auch als Ganzes scharf von einander ab.

Auch das weitere Schicksal der Zellschichten der Larve sowohl beim Ansetzen, wie später, entspricht ganz den an Sycandra und den Kieselschwämmen gewonnenen Resultaten. Die Larve heftet sich, wie ich bestimmt versichern kann, stets mit dem vorderen, unpigmentirten, geißeltragenden Pol an. Ein Festheften mit dem hinteren, röthlichen Körnerzellenpol habe ich niemals beobachtet, höchstens ein gelegentliches Liegenbleiben von immer schwächlicher schwimmenden Larven, das ohne die Folgen blieb, die mit dem normalen Ansetzen verbunden sind.

Es steht dies im anscheinend direkten Gegensatz zu den Beobachtungen Heider's über diese Phase; jedoch sind dieselben gerade an dieser Stelle, seinen eigenen Angaben nach, nicht so bestimmt; sie lassen sich sogar theilweise in unserem entgegengesetzten Sinne deuten. Heider selbst sagt (86, p. 199): »Die Treue meiner Schilderung nöthigt mich einzugestehen, dass ich in einigen Fällen auch Bilder gesehen habe, welche auf eine Einstülpung des vorderen, gelblich gefärbten Pols schließen ließen;« jedoch hält er diese Individuen nicht für lebenskräftig. An anderen Stellen, wo noch von der frischen, munter schwärmenden Larve die Rede ist, (p. 182) spricht er von deren »Neigung, sich an feste Körper oder die Oberfläche des Wassers zeitweilig festzuankern. Dieses Sichfestheften geschieht immer mit dem vorderen Körperpole« .... »das hintere Drittel legt sich jedoch nie an die Unterlage an.« Je mehr das Larvenleben sich seinem Ende nähert, desto häufiger wird, auch nach Heider, dies Anheften; es ist nun durchaus nicht einzusehen, warum diese für das Larvenleben von Heider klar erkannte Tendenz der beiden Pole sich beim definitiven Festhaften auf einmal umkehren soll. Im Gegentheil, gerade die spät eintretenden Erscheinungen neigen leicht zum Anormalen, »le meilleur critérium est la rapidité du dévélopment« (Barrois 76, p. 47); die Anfangs auftretenden Ansatzversuche mit dem vorderen Pol zeigen das Typische, während die anderen nur ein gelegentliches Liegenbleiben altersschwacher Larven bedeuten.

Ich kann also auch nicht mit Delage eine dritte Möglichkeit annehmen, nämlich die, dass erst durch das Ansetzen selbst der eine oder der andere Pol je nachdem seinen gastralen oder dermalen Charakter gewänne; vielmehr finde ich hier eine bemerkenswerthe Unabhängigkeit der morphologisch-typischen Veränderungen von den

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

biologischen Faktoren, wie dies auch früher schon Goette für die Spongienentwicklung betont hat, und wie es auch z. B. von Metschnikoff bei der Sycandra-Larve beschrieben worden ist (74), bei der die Differenzirung des Körnerzellenlagers in Spiculabildner und Epithelzellen gelegentlich schon in der freischwimmenden Larve vor sich gehen kann.

Eben so nehmen hier die Zellen des hinteren Drittels schon in der Larve ohne Rücksicht auf den Zeitpunkt des Festsetzens ihre körnige Beschaffenheit an und zeigen auch mitunter schon eine Einwanderung nach der Höhlung, also Differenzirung der Parenchymschicht vom Epithellager. Das Festsetzen erfolgt nach äußerlichen biologischen Bedingungen je nach Gesundheit der Larve, passendem Platz etc., und findet dann die Larve in mehr oder minder vorgeschrittener Differenzirung der beiden Lager. Charakteristisch mit dem Festheften verbunden ist nicht eine Änderung im Charakter, sondern in der Lagebeziehung der Zellen. Die schlanken Geißelzellen am Vorderende gerathen durch die Einstülpung des Festsetzens ins Innere, und die körnigen Zellen des hinteren Pols kommen außen um sie herum zu liegen. Je nach Beschaffenheit und Ausdehnung der Ansatzbasis bilden dann die Geißelzellen im Inneren entweder die Auskleidung eines halboffenen Sacks, oder eine kompakte Schicht, oder im extremsten Fall eine breite Platte (wenn z. B. die Wasseroberfläche die Ansatzfläche abgegeben hat). Damit wird aber für das Wesentliche des Vorgangs nichts geändert; zwei schon differente Schichten werden nun auch in verschiedene Lagebeziehung zur Außenwelt gebracht. Das nach dem Ansetzen resultirende Bild ist also nach meinen Beobachtungen ein umgekehrtes wie das von Heider (86, Fig. 25), das auch in verschiedenen Lehrbüchern zu finden ist, und zeigt gerade die schlankeren Zellen im Inneren, die körnigen, größeren außen (Fig. 4), wie es übrigens ganz dem Verhalten von Sycandra, Esperella etc. entspricht.

Für die weiteren Stadien kann ich den bisherigen Beobachtungen kaum Neues hinzufügen; nur hervorheben möchte ich, dass mir dieselben von Anfang an nicht so einfach lamellenartig, aus gefalteten Epithelien zusammengesetzt erschienen sind, wie es den Heider'schen Abbildungen (27—31) entspräche, sondern mehr parenchymartig, ähnlich der Abbildung bei F. E. Schulze (77, Fig. 23), mit wohl entwickeltem Grundgewebe und darin befindlichen Bindesubstanzzellen, die ja bereits in der Larve sich theilweise gesondert hatten. Sowohl Schulze wie Heider haben ferner

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

beobachtet, wie lange die Einstülpung der Geißelzellen nach außen geöffnet bleiben kann, noch auf einem Stadium, wo sich schon die Divertikel der Geißelkammern angelegt haben, was ich nur zu bestätigen habe. Bemerkenswerth ist ferner besonders, dass die Divertikelbildung um den primären Hohlraum herum zuerst in einem, dann in mehreren einander genäherten Kränzen erfolgt (Fig. 5 *g*), ganz wie bei Sycandra die Tubenbildung. Die einzelnen Buckel, die einen Kranz zusammensetzen, stoßen dabei direkt an einander, ohne durch andersartige Auskleidungszellen des centralen Hohlraums von einander geschieden zu sein; eben so nahe liegen sie den Buckeln des nächstfolgenden Kranzes. Es muss dahingestellt bleiben, ob die nachher zwischen den Divertikeln sich hinziehende Auskleidung platter Epithelzellen ebenfalls von diesen Geißelzellen stammt, durch Abflachung, wie es Heider annimmt, oder ob wir es hier nicht vielmehr mit eingewanderten Dermalzellen zu thun haben, wie es für die ausführenden Lakunen bei den Kieselschwämmen von Delage und mir beschrieben worden ist; die Geißelzellen würden sonach nur die Kammern selbst bilden. Mehrere Umstände, wie die oben erwähnte Lage der Kammerdivertikel, die sich stets mit ihrem Geißelepithel berühren, weisen darauf hin, das letztere anzunehmen, so dass mit dem Verschluss der Ansatzöffnung die Dermalzellen stets weiter nach innen wachsen und dann zwischen die Kammerdivertikel gerathen. Auch geschieht die Neuanlage eines Divertikels niemals von einer Stelle mit plattem Epithel aus, sondern stets von da, wo richtige Geißelzellen vorhanden sind, also von der Basis d. i. Mündung eines früheren Divertikels. Doch können diese Fragen erst an neuem Material, oder durch den Vergleich mit den späteren, ja ebenfalls noch nicht bekannten Stadien von Sycandra nach der Metamorphose gelöst werden. Auch sind sie von minder wichtiger Natur und lassen die Hauptfrage, die Verwendung der Larvenschicht bei der Metamorphose unberührt.

In dieser Hinsicht ist für Oscarella als Resultat festzuhalten, dass ihr Entwicklungsgang keinen besonderen Typus darstellt, sondern ebenfalls ein (nur später eintretendes) zweischichtiges Larvenstadium aufweist, aus körnigen Zellen am hinteren, aus schlanken Geißelzellen am Vorderende bestehend, und dass diese Schichten für den Aufbau des erwachsenen Schwammes ganz dieselbe Verwendung finden, wie bei Sycandra, den Asconen, den Kieselhorn- und Hornschwämmen.

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

Für die Homologisirung der Schichten innerhalb des Spongienstammes bestehen also keinerlei Schwierigkeiten; im Gegentheil, die Übereinstimmung ist größer als in mancher anderen Gruppe; die Zerlegung des ursprünglich einheitlichen äußeren Lagers in eine bloß epitheliale bedeckende Schicht und in die Parenchymschicht mit den Skelettbildnern ist ein bei Kalkschwämmen wie bei Kieselschwämmen paralleler Vorgang, wie ich schon früher erörtert habe (92 β). Die geringen Verschiedenheiten, die im Entwicklungsgang auf der einen oder anderen Seite bestehen, lassen sich als zeitliche Verschiebungen und mit den Verschiedenheiten der erwachsenen Schwämme ohne Zwang begründen.

Schwieriger jedoch steht es mit der Frage, wie diese Schichten mit den Keimschichten der übrigen Thiere, die typischen Cölenteraten inbegriffen, zu vergleichen sind, und wie und ob dem zufolge den Spongien Stellung innerhalb der Metazoen zugewiesen werden soll. Man kann zweierlei Standpunkte mit je zwei Unterabtheilungen unterscheiden:

A. Will man überhaupt vergleichen, so giebt es zwei Möglichkeiten: 1) Man geht vom erwachsenen Schwamm aus und betrachtet die Verwendung der Keimschichten als für den Vergleich maßgebend. Dann müssen die Geißelzellen dem Entoderm, die Körnerzellen trotz ihrer inneren Lage dem Ektoderm plus event. Mesoderm der übrigen Thiere verglichen werden. 2) Man geht vom Verlauf der Entwicklungsgeschichte aus und hält die zuerst und länger dauernde Lagebeziehung für maßgebend. Dann sind die Geißelzellen Ektoderm, die Körnerzellen Entoderm, trotz ihres späteren Schicksals, zu nennen.

B. Man verzichtet auf jeden Vergleich der Spongien mit den übrigen Thieren, sei es: 1) weil man sie der erwähnten Schwierigkeiten und anderer anatomischer Gründe wegen für einen von den übrigen Metazoen getrennt entstandenen Thierstamm hält, wobei die Homologie der Keimblätter bei den anderen Metazoen gar nicht tangirt wird, oder 2) weil man den Standpunkt hat, auf den Vergleich der Keimblätter im Thierreich überhaupt zu verzichten, und in ihnen nur eine von den jeweiligen Umständen beeinflusste, passende Anordnung des Zellmaterials zu sehen.

Bei letzterer Annahme fallen natürlich alle Erörterungen für oder gegen eine Homologie von selbst fort, in den ersten Fällen hat man die Wahl, das Keimblatt, wie es Braem in seinem interessanten Aufsatz (Biol. Centralbl. 1895) ausdrückt, entweder als morphologischen oder als physiologischen Begriff zu fassen. Es wäre ferner

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

noch auf eine mehr phyletische Betrachtungsweise hinzudeuten, bei der die Keimblätter als Primitivorgane eines Urthieres gedeutet werden. Dabei werden sich im Allgemeinen für die beiden primären Keimblätter die Begriffe morphologisch und physiologisch decken, d. h. die zum Entoderm zu rechnenden Zellen des zweiblätterigen Keims werden das Material zum Mitteldarm des fertigen Thieres, die zum Ektoderm gehörigen Zellen werden das Material zur äußeren Haut und der damit in Zusammenhang stehenden Organe liefern. Gewisse Einschränkungen kommen wohl da und dort vor, die sich jedoch — es ist hier nur von den beiden primären Blättern die Rede — schließlich wieder in den allgemeinen Rahmen einfügen. Bei den Spongien handelt es sich jedoch nicht um bloße Einschränkungen, sondern um einen direkten Gegensatz zwischen morphologischem und physiologischem Keimblattbegriff.

So lange nur die Entwicklungsgeschichte von Sycandra bekannt war, trat dieser Gegensatz nicht so scharf hervor, man konnte, allerdings mit einigem Zwang, das spätere Schicksal der Keimschichten mit dem Verlauf der Entwicklungsgeschichte in Einklang bringen und die großen Körnerzellen trotz ihrer Lage am vegetativen Pol und ihrer zeitweiligen Einstülpung als Ektoderm, die Geißelzellen am animalen Pol als Entoderm bezeichnen. Nachdem wir aber bei den Kieselschwämmen durchaus vergleichbare Larven kennen gelernt haben, bei denen die beiden Zellschichten nicht an verschiedenen Hälften einer hohlen Blase liegen, sondern bei denen die Geißelzellen die Körnerzellen mehr oder minder vollständig umwachsen, ganz wie es sonst bei einer epibolischen Gastrulation geschieht, da war für die Spongien der Gegensatz zwischen früheren Entwicklungsstadien und späterem Schicksal gegeben.

Schon früher hat sich Goette in einer zu wenig beachteten Mittheilung dagegen ausgesprochen (86, p. 294), dass laut Heider »an den Blastulae verschiedener Schwämme sich die entgegengesetzten Hemisphären zum Entoderm einstülpten, d. h., dass nicht der Ursprung sondern die späteren Leistungen eines Keimtheils für seine Homologie maßgebeud wären . . . . . eine solche Auffassung würde die Bedeutung der vergleichenden Entwicklungsgeschichte in Frage stellen.« Auch Delage sagt (92, p. 411) »si l'on admet dans toute sa rigueur la théorie des feuillets, il faut qu'il y ait quelque chose de renversé par rapport aux métazoaires;« und ich selber habe sehr ausführlich (93, p. 428 ff.) die Gründe erörtert, bei den Spongien zunächst eine Entodermbildung durch Gastrulation und darauf einen

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

sekundären, mit dem Ansetzen verbundenen Umwachsungsprocess anzunehmen.

Inzwischen sind noch weitere Thatsachen aus der Entwicklung der Spongien bekannt geworden, die diese Auffassung stützen können. Zunächst die von Minchin untersuchte Metamorphose von Asconen, bei denen eine Art Planulalarve, außen aus Geißelzellen, innen aus einer Masse körniger Zellen gebildet, vorhanden ist. In Bezug auf das spätere Schicksal werden auch hier nach »Umkehr der Schichten«, die Körnerzellen zur Haut und den Nadelbildnern, die Geißelzellen zur Auskleidung des Gastralraumes. In Bezug auf Herkunft kommen aber die Körnerzellen nach dem Stadium einer Blastula durch einen Process zu Stande, den man sonst nur als »multipolare Entodermbildung« bezeichnen würde. Hierzu gesellt sich jetzt noch die Metamorphose von Oscarella, bei der die Bildung der Körnerzellen mehr polar geordnet ist, und bei der dann ebenfalls die Geißelzellen des animalen Pols zur Gastralauskleidung werden.

Alle diese früheren Vorgänge haben trotz der Verschiedenheiten im Einzelnen bei Sycandra, Kieselhornschwämmen, Asconen und Oscarella das Wesentliche gemeinsam, zwei nach Lagebeziehung und Charakter verschiedene Zellschichten herzustellen, die man sonst im Thierreich als Ektoderm und Entoderm bezeichnen würde; und dieses allen gemeinsame Stadium der Zweischichtigkeit dauert — ein Umstand, dem bisher stets in der vergleichenden Entwicklungsgeschichte Bedeutung beigelegt wurde — längere Zeit hindurch an. Alle diese Bildungen kommen auch bei den typischen Cölenteraten als »multipolare, unipolare Entodermbildung durch Einwanderung, als epibolische oder invaginirte Gastrulation vor; bei den Cölenteraten bleiben jedoch die Schichten der dadurch zu Stande kommenden Planulalarve auch für den erwachsenen Zustand in gleicher Lage, während bei den Spongien sich Lage und Verwendung umkehren.

Diejenigen Autoren nun, die trotz der typischen bei Spongien vorkommenden »Entoderm«-Bildungsweisen, trotz des lange andauernden Planula ähnlichen Zustandes, dies Alles für nebensächlich halten und nur den definitiven Zustand nach Umkehr der Schichten zum Vergleich nehmen (Standpunkt *A* 1), die scheinen mir in Wirklichkeit auf dem Boden der negirenden Anschauungsweise (*B* 2), den Keimblättern gegenüber zu stehen. Damit soll nicht gesagt sein, dass diese Anschauung nicht vertreten werden könne; ich glaube nur, dass diese meisten dieser Autoren eine so radikale Meinung

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

selbst nicht theilen, sondern auf dem Boden der Keimblätterlehre zu stehen glauben, wie ja aus ihrer Nomenclatur, die Umkehr der Schichten Gastrulation, die Geißelzellen Entoderm zu nennen, hervorgeht; dass aber in Wirklichkeit ihr Standpunkt (*A* 1) mit einer völligen Negirung der Blätterlehre (*B* 2) zusammenfällt.

Ein anderer, noch vertretbarer Standpunkt wäre der (*B* 1), die Spongien als unabhängig von den übrigen Metazoen entstandene Gruppe anzusehen, so dass deren Keimblättervergleich hier überhaupt nicht in Frage käme. In diesem Sinne hat sich zuletzt Delage ungefähr so ausgesprochen: die Spongien zeigen ebenfalls eine fortschreitende Differenzirung ihrer Elemente, aber dieselbe vollzieht sich nicht im Sinne von Blättern, sondern zellenweise, indem sich einzelne Zellen zu dieser, andere zu jener Leistung umbilden. Ich habe dagegen schon früher geltend gemacht, dass alle diese Zellsorten der mittleren Schicht und äußeren Bedeckung ursprünglich ein einheitliches Keimlager bilden und sich, die skeletbildenden Elemente meist zuerst, in verschiedenen Phasen der Ontogenie von einander sondern (92 β, 93), eine Anschauung, die jetzt namentlich durch die Beobachtungen Minchin's an jungen Kalkschwämmen (95), wo noch die Epithelzellen selbst Spicula ausscheiden, ihre weitere Bestätigung erhalten hat. Ferner muss hervorgehoben werden, dass gerade die Oscarella-Metamorphose, die von Delage zur Stütze der direkten Abstammung von Protozoen benutzt werden konnte (92, p. 415), jetzt ein anderes Ansehen gewinnt und ebenfalls darauf hinweisen kann, auch in den Spongien zweiblättrige Thiere, jedoch mit Umkehr der Schichten, zu sehen [1].

Es liegen also außer dem negirenden Standpunkt der sich durch das Zusammenfallen von Ansicht *A* 1 mit *B* 2 ergiebt, noch zwei Auffassungen vor, die beide vertreten werden können, für deren eine jedoch außer früher angeführten theoretischen Gründen (Minchin 97, p. 33) jetzt auch solche der Beobachtung in die Wagschale fallen.

---

[1] In einem mittlerweile erschienenen Referat v. Lendenfeld's über Minchin (97), Zoolog. Centralbl. (IV. Jahrg. p. 910—913), ist die Ansicht ausgesprochen, dass der Begriff Cölenteraten nicht phyletisch, sondern »morphologisch« gefasst werden soll, und die Spongien also hier einzureihen seien. »Ob sie für sich aus Protozoen (Choanoflagellaten) hervorgegangen sind, oder ob sie sich aus den Gastraeadenvorfahren der Cnidaria entwickelt haben, kommt dabei gar nicht in Betracht.« Damit scheint mir über das Wesen der Streitfrage nichts gesagt, und nur äußerlich durch Andersfassung eines Wortes, so zu sagen ein Modus vivendi resp. distribuendi für den Systematiker hergestellt zu sein.

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

Wie die definitive Entscheidung fällt, ist damit doch noch nicht gesagt; es soll aber hier hervorgehoben werden, dass diese früher im Beobachtungsmaterial aus der Spongiengruppe selbst lag, dass heute aber letzteres so weit vorliegt, dass die Entscheidung außerhalb der Untersuchungen selbst gerückt ist, und nur noch vom allgemeinen Standpunkt, von theoretischen Gründen, abhängt.

München, Zoolog. Institut, December 1897.

Citirte Litteratur.

1874. H. J. Carter, On the development of marine Sponges etc. Ann. S. Mag. (ser. 4.) Vol. XIV.

'74. E. Metschnikoff, Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Diese Zeitschr. Bd. XXIV.

'76. Ch. Barrois, Mémoire sur l'embryologie de quelques Éponges de la Manche. Ann. Sc. Nat. (sér. 6. Zoolog.) T. III.

'77. F. E. Schulze, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. II. Die Gattung Halisarca. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.

'78. —— V. Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Ibid. Bd. XXXI.

'80. —— IX. Die Plakiniden. Ibid. Bd. XXXIV.

'82. W. J. Sollas, On the development of Halisarca lobularis. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV.

'86. K. Heider, Zur Metamorphose der Oscarella lobularis O. Schm. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. VI.

'86. A. Goette, Nachträgliche Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Spongien. Zool. Anz. Bd. IX.

'92 α. O. Maas, Die Metamorphose von Esperia lorenzi etc. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. X.

'92 β. —— Die Auffassung des Spongienkörpers etc. Biolog. Centralbl. Bd. XII.

'92. Y. Delage, Embryogénie des Éponges etc. Arch. Zool. Exp. ser. 2. T. X.

'93. O. Maas, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jahrb. Abth. für Anat. Bd. VII.

'94. E. A. Minchin, The Embryology of the Porifera. Science Progr.

'95. —— Note on the larva and postlarval development of Leucosolenia etc. Proc. Roy. Soc. Vol. LX.

'96. O. Maas, Erledigte und strittige Fragen der Schwammentwicklung. Biolog. Centralbl. Bd. XVI.

'97. E. A. Minchin, The position of Sponges in the animal kingdom. Science Progress. New Ser. Vol. I.

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

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XLI.

Die Figuren sind bei etwa 150facher Vergrößerung gezeichnet, theils nach optischen Durchschnitten der lebenden, theils nach wirklichen Durchschnitten der konservirten Larven und sind, umgekehrt wie bei HEIDER, so orientirt, dass der beim Schwimmen vordere, pigmentarme Pol auf der Tafel nach unten gerichtet ist. Geißeln und Pigment sind weggelassen. Es bedeutet:

g, Geißelzellen des vorderen Pols (spätere Gastralzellen);
k, Körnerzellen des hinteren Pols (spätere Dermalzellen);
m, eingewanderte Parenchymzellen;
A, Ansatzbasis.

Fig. 1. Frisch ausgeschlüpfte Larve, mit bereits beträchtlichen Unterschieden in der Zellhöhe etc.

Fig. 2. Ältere Larve. Zellen am Vorder- und Hinterende in Größe und Charakter noch verschiedener.

Fig. 3. Etwas pathologische Larve, beide Zellschichten durch Einschnürung getrennt.

Fig. 4. Jung angesetztes Stadium, die Ansatzstelle noch weit offen.

Fig. 5. Etwas älteres Stadium, noch vom ersten Tag, Ansatzstelle enger. Geißel-(Gastral-)zellen bereits die Divertikel der Kammern bildend.

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

Fig. 1.

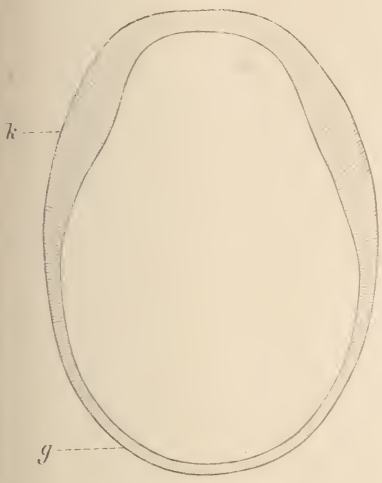

Fig. 2.

Fig. 3.

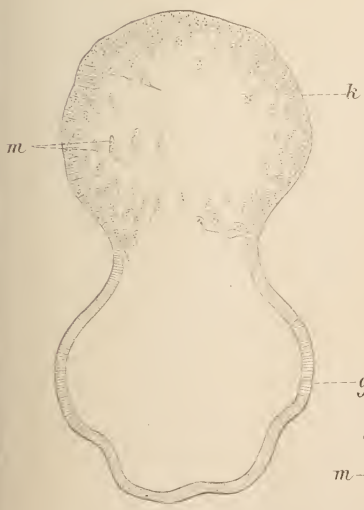

Fig. 4.

Fig. 5.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1897-1898

Band/Volume: 63

Autor(en)/Author(s): Maas Otto

Artikel/Article: Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von Oscarella (Halisarca). 665-679