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

Die Knospenentwicklung der Tethya und ihr Vergleich mit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme.

Von

Dr. **Otto Maas**

in München.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität.)

Mit Tafel XIII und XIV.

Vorbemerkungen.

Bei einer kleinen Schwammgruppe, den Tethyaden, die nach ihrem Bau (vgl. Vosmaer, 87) und, wie ich gezeigt habe, auch nach ihrer Nadelentstehung (1901) eine Mittelstellung zwischen Monactinelliden und Tetractinelliden einnehmen, kennt man keine Larven; dagegen kommt regelmäßig eine eigenthümliche ungeschlechtliche Fortpflanzungsweise vor. Zu gewissen Jahreszeiten bilden sich an der Peripherie buckelförmige Erhebungen in großer Zahl, die sich immer mehr vorwölben, so dass sie schließlich nur noch als kleine Kugeln auf den radiär ausstrahlenden Nadelbündeln der Mutter stehen, sich dann ablösen, um, frei geworden, junge Schwämmchen zu bilden. Dieser Vorgang ist äußerlich schon lange bekannt, seinem inneren Wesen aber durchaus unerforscht.

Es fragt sich: ist a) die Knospe nur eine einfache Ausstülpung, die gleich alle Zellsorten und Gewebe der Mutter fertig mitnimmt, Rinde, Nadeln und auch die Kammerzellen des Markes, oder b) entsteht sie aus indifferentem Material nach Theilung aus einer Zelle, die einer unbefruchteten Eizelle zu vergleichen wäre. Zwischen diesen extremen Anschauungen wären vermittelnde Ansichten möglich, eine die mehr zu a neigt, dass die Knospe das bereits in der Rinde vorhandene differenzirte Material mitnimmt, dass dazu aber noch indifferente Elemente, sog. Archäocyten, kämen, die sich am Aufbau, speciell der Kammern betheiligen, und endlich eine sich

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

an b anschließende Ansicht, dass die Knospe zwar nicht aus einer eiartigen Zelle, aber doch aus unter sich gleichartigen Zellen in Vielheit, einer Ansammlung von Archäocyten, sich herausbilde. Besonders wäre noch zu untersuchen, wie dann die spätere Differenzirung, namentlich der Geißelkammern vor sich geht.

Die Angaben des ersten Beobachters, Deszö (79, 80) lauten für die Herkunft des Knospenmaterials sehr bestimmt; er leitet die Knospe von einer einzigen eiartigen Zelle ab, die sich durch Theilung vermehren, und deren so gefurchtes Material sich nachher zu verschiedenen Blättern anordnen soll. Doch wird man sich weder durch seine Textangaben, noch weniger durch seine Abbildungen davon überzeugt halten können, in denen diese »Blätter« ohne jede Begründung gleich mit bunten Farben gegeben werden. Deszö hat wohl für die späteren Stadien richtige Allgemeinangaben gemacht, dass die vorgewölbten Knospen aus bereits histologisch sehr differentem Material bestehen, dass sie zuerst kompakt sind und das Wassergefäßsystem erst später auftrete; sonst aber ist es schwer, auf diese Arbeit heute noch ernstlich zurückzukommen, in der z. B. berichtet wird, dass sich bei der Bildung der Nadeln der Zellkern zum Spiculum umforme. Es genügt, auf die kritischen Bemerkungen Späterer, z. B. Lendenfeld's (97), Topsent's (1900) und meine eigenen (1901) zu verweisen.

Sollas macht über die zur Ablösung fertigen Knospen einige sehr bemerkenswerthe Angaben (88). In keiner derselben findet sich eine Spur einer Geißelkammer, sie sind solid und zeigen die Struktur der äußeren Rindenpartie, ein bekleidendes Epithel, darunter eine Zellenlage mit Chiastern, dann ein Gewebe, das in verschiedener Mischung ovale Körnerzellen und spindelförmige Fibrillenzellen enthält; mehr peripher überwiegen die letzteren, nach innen die ersteren. Die großen Sterraster sind noch nicht vorhanden.

Lendenfeld (97) bringt gelegentlich der Beschreibung des Baues der Erwachsenen einige Beobachtungen, die für die Knospen in Betracht kommen können. Er beschreibt in den Distalkegeln Zellhaufen aus gleichartigen körnchenerfüllten Elementen ohne besondere Umhüllung; außerdem noch kugelige Chitinkapseln mit ähnlichem Inhalt. »Diese Körper sind wohl Brutknospen und gehen vielleicht aus obigen Zellhaufen hervor.« »Die Annahme liegt nahe, dass sie die Jugendstadien der von Deszö u. A. beschriebenen Brutknospen sind; es ist aber bemerkenswerth, dass diese Zellhaufen vollkommen frei von Nadeln waren, während nach jenen die Brutknospen sehr früh

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

mit Nadeln ausgestattet werden. Möglicherweise sind sie fremde, symbiotische Organismen.«

Topsent (1900) hat beide Bildungen ebenfalls gesehen, sieht aber in ihnen zweierlei ganz verschiedene Arten der ungeschlechtlichen Vermehrung. Die chitinigen Kapseln entsprächen den von ihm mehrfach bei marinen Schwämmen beobachteten Gemmulae. Dagegen kommt die wirkliche Knospung, mit der wir es hier zu thun haben, »wahrscheinlich von gewissen Zellanhäufungen (cellules granuleuses), die in den Erhebungen lokalisirt sind und entlang den Spiculazügen nach außen wandern. Ektodermzellen und Skleroblasten für die verschiedenen Sorten der Spicula folgen dieser Straße und vervollständigen, sich vervielfältigend, die Knospe«.

Es erhellt aus dieser Litteraturübersicht, der nur noch einige ganz allgemein gehaltene gelegentliche Bemerkungen anderer Autoren angefügt werden können, dass über die Entwicklung zur Knospe aus dem mütterlichen Gewebe wenige und recht verschieden lautende Angaben vorliegen, über die Weiterentwicklung des Schwammes aus der Knospe jedoch absolut nichts bekannt ist, trotzdem die Bildung des Kanalsystems, besonders die Herkunft der Geißelkammern, mit Rücksicht auf die neueren Angaben von deren Entstehung bei der geschlechtlichen Fortpflanzung von hohem Interesse wäre.

Der Grund dieses Mangels liegt einmal darin, dass die *Tethyen* mit ihrer Massenausbildung von Nadeln für die Untersuchung an Schnitten sehr ungünstige Objekte sind, besonders aber auch darin, dass Material von späteren Stadien als das der massiven Knospe schwer zu erhalten ist. Die Knospen lösen sich wohl ab, gelangen im Aquarium aber nicht zur Weiterentwicklung, sondern liegen auf dem Boden umher, ohne sich festzuheften, und ohne Kanalsystem nebst Kammern zu bilden und gehen allmählich ein. Ich habe sowohl in Neapel wie in Rovigno vielfache Versuche zur Weiterzüchtung durch Unterlage von Steinen etc. gemacht, jedoch ohne Erfolg. An der Küste von Cypern gelang es mir, auf der Unterseite von Felsblöcken, die erwachsene *Tethyen* mit Knospen trugen [eine Varietät der gewöhnlichen *Tethya lyncurium*], auch junge abgelöste, und wieder fest ansitzende Schwämmchen in großer Zahl zu finden, so dass alle Stadien der histologischen Ausbildung wie der Kammerentwicklung bis zum funktionirenden Schwamm an diesem in natürlichen Zustande gewonnenen Material studirt werden konnten.

Die Konservirung geschah mit Pikrinessigsäure, Alkohol absolutus, Sublimatalkohol und Sublimatalkoholeisessig; die Sublimat-

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

gemische erwiesen sich günstiger für die unter Umständen darauf folgende Behandlung mit Fluorwasserstoffsäure zur Entkieselung, wie ich sie bereits in einer früheren Mittheilung (1901) geschildert habe. Andere Stücke wurden, so gut es ging, mitsammt den Nadeln in Serien zerlegt, was nach sorgfältiger Durchtränkung mit hartem Paraffin bei den jungen Schwämmchen immerhin noch leichter gelingt, als bei den nadelstarrenden alten Stücken. Die Färbung geschah meist als Stückfärbung mit verschiedenen Karminen und die Nachfärbung mit Anilinblau oder Gentianaviolett, oder noch besser durch Hämatoxylin und die Nachfärbung mit Congoroth, was insbesondere vortheilhaft ist zur Differenzirung der Zelleinschlüsse von den Kernen. Die verschiedenen Einlagerungen reagiren nach den verschiedenen Konservirungsflüssigkeiten und Farbstoffen nicht in ganz gleicher Weise, worüber besondere Mittheilungen (jedoch nicht an dieser Stelle) angebracht sind. Die schärfsten Bilder ergab eine noch nach der Doppelfärbung angewandte Pikrinbehandlung der Schnitte im vorletzten Xylolbad.

Beschreibender Theil.

Da die frühesten Vorgänge, die zur Bildung des Knospenmaterials führen, an diffus gelegenen Stellen und zum Theil tief im Inneren des mütterlichen Körpers stattfinden, so sind sie ohne Kenntnis der Zusammensetzung der späteren wirklich vortretenden Knospen schwer mit diesen in Beziehung zu bringen. Es ist desshalb rathsamer, die Darstellung mit der sich bereits deutlich vorwölbenden Knospe zu beginnen, deren Zellmaterial genau zu sichten und seinem Zusammenkommen nach rückwärts nachzugehen; dann nach vorwärts die Weiterentwicklung zum Schwamm zu verfolgen.

Hierzu sind noch einige Vorbemerkungen über den Bau der erwachsenen *Tethya* nöthig, um so mehr als auch hierin in einigen nicht unwesentlichen Punkten Abweichungen zwischen den verschiedenen Autoren bestehen.

Der erwachsene Schwamm von annähernd kugeliger Gestalt besteht bekanntlich aus zwei deutlich geschiedenen koncentrischen Theilen, dem Mark und der Rinde. Radiär strahlen nach allen Seiten Bündel von Stabnadeln aus, die an der Oberfläche, von Bindegewebe bekleidet, die sog. Distalkegel bilden. Ferner finden sich an der Oberfläche sowie an der Begrenzung der oberflächlich liegenden Lakunen kleine Sternchennadeln (Chiaster), von denen auch eine Anzahl im Parenchym zerstreut sind, und ferner kommen in der tieferen Rinde die großen Spheraster vor, die ausgebildetsten mehr peripher, die

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

jüngeren Stadien mehr an und in dem Mark gelegen. Das Kanalsystem, besonders das einführende, ist sehr komplicirt. Von den äußeren Einströmungsporen führen Kanäle in große Hohlräume, von diesen wieder andere Kanälchen, die sich zu größeren radiären Strömen sammeln, tiefer in die Rinde und in das Mark, und von diesen erst gehen die Kammergänge ab. Die Geißelkammern selbst sind sehr klein, kugelig und liegen, dicht gedrängt, nur im Mark. Sie münden, wie ich gegen die Angaben Lendenfeld's versichern muss, nicht durch besondere Gänge, sondern mit weiter Öffnung, die bis über $^1/_3$ des Kammerdurchmessers betragen kann, in die ausführenden Gänge, die sich in Lakunen sammeln und in Form engerer radiärer Gänge im Mark zur Rinde und nach außen zum Osculum streben. Viele der Gänge, namentlich die Anfangstheile am Boden der einführenden Lakunen, sind von sphinkterartigen Bildungen (epithelial liegenden Kontraktionszellen!) umgeben und dadurch in ihrem Lumen sehr variabel, überhaupt die ganze Rindenpartie durch zahlreiche kontraktile Faserzellen sehr formveränderlich. Die Rinde enthält neben diesen epithelialen und kontraktilen Elementen in der dichten faserigen Grundsubstanz zahlreiche körnchenerfüllte Zellen von wechselnder Form in diffuser Vertheilung. Im Mark sind ähnliche Zellen besonders in der Umgebung der Kammern häufig. Das ganze Mark besteht aus Kammersubstanz mit den zugehörigen Kammergängen und ein- und ausführenden Kanälen; eine Scheidung in zwei Partien, wie es Delage angiebt (99), ein äußeres, das Kammern und ein inneres Mark, das Parenchym mit Genitalprodukten enthält, habe ich nicht gefunden. Ein innerster Theil wird nur durch das Zusammenstoßen der radiären Nadelbündel gebildet; in deren Nachbarschaft befinden sich außer den Umhüllungszellen wie gewöhnlich die indifferenten körnchenerfüllten Elemente etwas zahlreicher, und aus ihnen gehen ja die Geschlechtsprodukte hervor. Eine besondere innerste Markpartie braucht aber desshalb nicht unterschieden zu werden.

Die vorgewölbten Knospen sind in Bezug auf ihren Aufbau und ihr Material scheinbar wenig oder nicht von der übrigen Rinde verschieden. Man sieht (vgl. Fig. 2) im Parenchym eingebettet zahlreiche granuläre Zellen angefüllt mit körnigen Einlagerungen, mit bläschenförmigem Kern und Nucleolus, die sog. indifferenten Elemente, außerdem gestreckte, spindelförmige Elemente, mit kleinem dichtem Kern, und ferner die Zellprodukte, zunächst die Stabnadeln, die der ganzen Knospe ein fächerförmiges Gerüst geben, sodann die faserigen

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

Differenzirungen, in dichten, bald wirren, bald dichten parallelen Geflechten, die auch sonst für die Rinde so charakteristisch sind. Da nun sowohl die spindelförmigen Zellen, als auch die körnerbeladenen amöboiden auch sonst, obschon weniger zahlreich in der Rinde vorkommen, so könnte man daran denken, weiter nichts als eine einfache Hervorwölbung oder Sprossung aus der Rinde selbst vor sich zu haben.

Dagegen spricht jedoch schon die auffallend große Anzahl der indifferenten Elemente, der sog. Archäocyten, und ferner lassen noch andere Anzeichen darauf schließen, dass man hier einen Herd einer Neubildung vor sich hat; denn man erkennt außer den oben erwähnten zwei Zellsorten auch Übergänge zwischen beiden, also Zellen, die zum Theil zwar noch die Granulationen der Archäocyten und deren dichte Lagerung, dagegen den Kern mit Chromatinnetz ohne Nucleolus (Fig. 2 u. ff.) und einen Plasmaleib von bestimmter, gestreckter Form aufweisen. Sie wären als Übergangs- oder Bildungszellen zu bezeichnen. Außerdem sind die Nadelbildner und in verschiedener Ausprägung die Spicula selbst unter diesem Knospenmaterial zu sehen, wie ich das in einer früheren Mittheilung ausführlich geschildert habe (1901).

Was die Archäocyten betrifft, so sind sie nicht einfache Ansammlungen dieser in der Rinde auch sonst diffus vorkommenden Elemente, sondern sie stammen, wie andere Bilder zeigen, aus tieferen Theilen des Schwammes und wandern dann den Nadelzügen entlang nach oben resp. außen. Man kann, so weit dies an Schnittbildern von fixirtem Material überhaupt möglich ist, das Hinwandern der Zellen durch Gestalt und Lage ihres Plasmakörpers förmlich konstatiren (Fig. 1), gerade als ob eine gewisse Attraktion der Nadeln für diese wandernden Elemente bestünde. Mit dem Kieselsubstanz bildenden Zellüberzug der Nadeln sind sie natürlich durch die Größe, durch Einzellage, amöboide Gestalt etc. nicht zu verwechseln; doch kommen bei der Neubildung der Nadeln Übergänge vor, indem ja die Nadelbildner auch aus solchen amöboiden Zellen durch Umbildung des körnigen Inhaltes des Plasmas und nach wiederholter Zelltheilung hervorgehen.

Schon diese Übergänge, noch mehr aber die oben erwähnten »Übergangs«- oder »Bildungszellen« weisen darauf hin, dass auch die Ansicht Topsent's (1900) für die Knospenbildung nicht zutrifft, dass nicht, wie er meint, Zellanhäufungen indifferenten Materials nur einen Theil der Knospe bilden, und dass dann fertiges Material der

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

Mutter, Deck- und Spiculazellen zur Vervollständigung hinzukämen. Vielmehr geht alles Material für die Knospe aus solchen indifferenten Archäocyten hervor; nur dass der Differenzirungsprocess weder zeitlich noch lokal genau abgegrenzt ist, und schon in der Tiefe des mütterlichen Gewebes, noch ehe sich die Knospenwölbung zeigt, eingeleitet werden kann. Man findet allerdings darum auch nie, dass die vorgewölbten Knospen noch kompakt aus indifferenten Archäocyten bestünden, die sich dann an Ort und Stelle differenziren würden, sondern solche Knospen enthalten neben Archäocyten und halb differenzirtem auch zahlreiches bereits ganz fertiges Material; aber dies ist nicht einfach aus der Mutter herübergenommen, sondern für die Knospe frisch gebildet worden. Dies zeigen die erwähnten Übergänge, die nur an solchen Exemplaren zu konstatiren sind, die überhaupt Knospen bilden.

Der typische Fall scheint mir, nach sehr vielen Bildern zu schließen, der zu sein, dass die amöboiden Archäocyten aus dem Mark nach oben wandernd, bereits an der Grenze von Mark und Rinde, noch ehe sie in letztere gelangt sind, mit der Differenzirung der Skleroblasten und Ausscheidung der Spicula beginnen, so dass auch hier, wie bei der Embryonalentwicklung, die Nadelbildung der erste Schritt der geweblichen Ausprägung ist. Es kann aber auch vorkommen, dass diese Differenzirung, wie alle übrigen, für eine Zeit lang unterbleibt. Dann sammeln sich diese Zellen unter der Rinde in dichten Konglomeraten an; und so erkläre ich mir die von Lendenfeld (97) u. A. erwähnten Gebilde, für die die Umhüllung mit einer sponginartigen Kapsel und die Skelettlosigkeit charakteristisch ist. Sie sind nach meinen Bildern immer wesentlich kleiner wie die eigentlichen Sprossen, liegen in Gruppen zusammen; die zahlreichen Zellen in ihrem Inneren können sich zu weniger größeren Klumpen (Zellen?) vereinigen. Es würden also diese Gebilde keine Gemmulae besonderer Art darstellen, sondern nur ein einstweilen separirtes Material für spätere Knospenbildung, und ihre Weiterentwicklung nicht in einem eigenen Modus geschehen, indem sie als Ganzes frei würden; vielmehr würden ihre Zellen noch in der Rinde die gleichen Differenzirungen bilden, wie bei der normalen Sprossbildung, so dass gegen diese nur eine zeitliche Verschiebung, kein principieller Unterschied zu konstatiren wäre.

In welcher Weise im Einzelnen die Bildung der verschiedenen Nadeln geschieht, habe ich in einer besonderen Mittheilung geschil-

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

dert, aus der hier nur, des Zusammenhangs wegen, das Folgende kurz rekapitulirt werden soll.

Alle Nadeln entstehen innerhalb einer Zelle; diese Kiesel ausscheidenden Zellen sind mit Granulationen dicht erfüllt, die mit entsprechender Ausscheidung der Kieselsubstanz aufgebraucht werden. Der ersten Abscheidung gehen stets Zelltheilungen voraus. Für die Stabnadeln und die großen Sterne (Spheraster) sind sogenannte indifferente Zellen des Parenchyms, also Elemente mit bläschenförmigem Kern und Nucleolus die direkten Ausgangszellen. Die erste Bildung des Stäbchens erfolgt durch Verschmelzung kleinster, unregelmäßiger Konkremente noch innerhalb einer Zelle; das Weiterwachsthum wird durch Apposition von epithelartig anliegenden Zellen besorgt, die sich theils durch Theilung der Mutterzelle, theils aus neu aus dem Parenchym hinwandernden Zellen rekrutiren. Eben so können Zellen nach geschehener Kieselausscheidung wieder ins Parenchym zurückwandern. Die Bildung der Spheraster geschieht zuerst in Form kleiner Tetraster, ganz wie bei typischen Tetractinelliden. Mehrere (mindestens zwei) solcher Tetraster verschmelzen und an diesem massigeren Produkt geschieht dann das Weiterwachsthum ebenfalls durch Apposition. Man sieht, wie ich nachträglich noch hinzufügen kann, in den großen Spherastern bei geeigneter Behandlung und Einstellung ein reich verzweigtes Achsenkreuz derart, dass in jeden Strahl hinein ein Centralkanal zu erkennen ist, und ferner in jedem Strahl, was besonders bei genauem optischen Querschnitt gut hervortritt, eine koncentrische Schichtung aus zahlreichen Kiesellamellen. Die Bildung der kleinen Chiaster, die im Parenchym zerstreut sind und in Schichtung später die Oberfläche bedecken, geschieht in Zellen, die ihren indifferenten Charakter aufgegeben haben (von Übergangszellen abstammen) und sich mehr oder minder schon als typische Bindegewebszellen mit dichtem Kern ohne Nucleolus erweisen; ihr Plasmaleib ist nicht amöboid, sondern im Gegentheil stets rund und membranumhüllt. Es sind also diese Nadeln auch hierin typische Mikroskleren, Fleischnadeln (vgl. Evans über Spongilla, 99), während die Spheraster als Skeletnadeln (Makroskleren), wie die Stabnadeln, aufzufassen sind. Auch wird zur Bildung der Chiaster nur je eine Zelle verbraucht.

Bezüglich des zeitlichen Entstehens haben wir hiermit der gesammten übrigen Knospenentwicklung etwas vorgegriffen; denn wenn auch die Bildung aller Nadelsorten bereits im mütterlichen Körper beginnt, so geht sie doch daselbst nur langsam und ruckweise in Abständen und gleichzeitig mit anderen Differenzirungsvorgängen vor

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

sich und dauert noch in der abgelösten Knospe fort, ja für eine Kategorie, die kleinen Chiaster, ist dort erst ihr Höhepunkt; denn die junge Knospe ist noch fast nackt an der Oberfläche und durchbricht die mütterliche Chiasterrindenschicht, ohne davon welche mitzunehmen. Die Stabnadeln allerdings sind sehr früh schon im Knospenmaterial zu erkennen, sowohl als junge dünne Nadeln, wie in noch früheren Stadien (vgl. 1901, Fig. 22 u. 23); ihre Bildung scheint am konstantesten vor sich zu gehen, während die der Spheraster mehr schubweise geschieht, zuerst im Knospenmaterial und dann wieder in größerer Menge nach der erfolgten Ablösung der reifen Knospe und noch im jungen Schwämmchen. Was die Differenzirung der Archäocyten in andere Elemente, namentlich Spindelzellen und Plattenzellen des dermalen Lagers betrifft, so geschieht diese nicht ganz direkt, sondern wird bei deren sehr verschiedenem histologischen Charakter durch Übergangsstufen vermittelt. Solche schon oben erwähnten »Übergangszellen« erkennt man in Knospenherden zahlreich (und manchmal auch schon beim Heraufwandern zwischen den amöboiden Urzellen und Spiculabildnern), während sonst in der Rinde nur die einen oder die anderen, nur Archäocyten oder ganz differenzirte Elemente zu sehen sind. Auch zeigen zahlreiche Zelltheilungen zwischen Archäocyten und Übergangszellen diesen Vorgang an. Diese letzteren sind dann noch körnchenbeladen wie die Archäocyten, an Umfang aber bedeutend kleiner, auch nicht mehr so amöboid; namentlich aber im Kern zeigen sich Veränderungen; er behält jetzt das dichte Gefüge wie in den Parenchymzellen (Figg. 2 und 3 *b*).

Es sind dies wohl dieselben Zellen, die nach der Auffassung von Evans bei der Gemmulabildung von Spongilla, durch Trophoblasten gestärkt (1900), die Hauptmasse des Bildungsmaterials liefern. Ich fasse sie nicht als ganz ursprünglich, sondern als bereits veränderte Archäocyten auf, möchte aber trotzdem eben so gut den Ausdruck Bildungs- wie Übergangszellen für sie gelten lassen.

Hier liegen sie oft sehr reichlich, ja manchmal so dicht gepackt (Fig. 3), dass sie sich gegenseitig abplatten, zusammen, was wohl mit ihrer durch Zelltheilungen reichlich erfolgenden Neubildung zusammenhängt. Von solchen Stadien bis zu spindelförmigen und ganz gestreckten (*f*) ist dann nur noch ein Schritt, der aber auch mit weiterer Zelltheilung verbunden ist, wie sich schon an der Kleinheit der spindelförmigen Elemente und ihrer Kerne gegenüber den genannten Bildungszellen erkennen lässt. Eben so ist nur ein Schritt, aber in anderer Richtung, zu den mehr epithelialen, abgeflachten Elementen (Fig. 4 *e*).

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

Das Plasma verliert seine Körnelung, die Zelle flacht sich stark ab, ihre Fortsätze bleiben aber amöboid. Mehrere Zellen können sich mit diesen Fortsätzen an einander legen. Solche Zellreihen sind jetzt nur vereinzelt vorhanden, werden aber später bei der Ausbildung des Kanalsystems zahlreicher und wichtig.

Für das Zustandekommen der faserigen Zwischensubstanz, die bei geeigneter Färbung (bes. Hämatoxylinbeize) Bilder wirrer und geflochtener Haare hervorruft (Fig. 10), lässt sich dieselbe Frage aufstellen, die auch bei der faserigen Bindesubstanz der Vertebraten noch immer diskutirt wird. Ist sie aus umgewandelten, immer mehr gestreckten und zerfaserten Zellen zu erklären, deren eigentlicher Plasmaleib sammt dem Kern dann zu Grunde geht, oder entsteht sie als Zellprodukt, indem die von Zellen abgeschiedene Zwischensubstanz sich faserig und strangartig differenzirt? Nach meinen Bildern hier neige ich mich mehr zu der letzteren Ansicht. Die Bildungszellen zuerst, dichter gepackt, scheiden durch Veränderung ihrer peripheren Theile die Zwischensubstanz aus (ähnlich wie es für die Genese der Zwischensubstanz der Hornschwämme aus den Larvenzellen von F. E. Schulze vermuthet worden ist, 79, p. 646) und gerathen dadurch immer weiter aus einander. Schon während der Abscheidung, mehr noch nachher, zeigt sich eine faserige Struktur, die mit der Hervorwölbung der Knospe immer deutlicher wird. Zellen sind stets äußerst spärlich in diesen ungemein entwickelten Fasermassen aufzufinden (s. z. B. Fig. 9 und 10), und haben mit deren Genese nichts zu thun, sondern sind spätere Auflagerungen, die nur an ihnen liegen, so wie die Wanderzellen etc. im Parenchym sonst. Übergangsstadien von faserigen gestreckten Zellen zu solchen Fasern habe ich trotz allen Suchens nie finden können.

Das Material der jungen Knospe, das sich in der peripheren Rinde zu einer Hervorwölbung ansammelt und besonders an die Distalkegel herankommt, um deren Nadelbündel als Austrittsbahnen zu benutzen, besteht somit aus Folgendem:

1) Aus indifferenten Zellen (Archäocyten) von amöboider Gestalt mit körnigen Einlagerungen etc.;

2) aus dichter gepackten Lagern von sog. »Bildungzellen«, die durch wiederholte Theilungen aus 1 entstanden sind, mit engem Chromatingerüst im Kern und mehr oder minder zahlreichen Einlagerungen im Plasma. Diese Zellen bilden die Ausgangspunkte für die Kategorien 3, 4 und 5;

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

3) die spindelförmig gestreckten, ebenfalls sehr zahlreichen Elemente;

4) die epithelialen, jetzt noch viel spärlicheren Zellen;

5) die Bildungszellen der kleinen Chiaster resp. diese selbst.

Aus 1 direkt hervor gehen Kategorie 6 und 7:

6) die Bildungszellen der Stabnadeln und

7) die der Spheraster resp. diese Nadeln selbst,

und als weiteres Zellprodukt wären noch die Fasern der Zwischensubstanz als Ausscheidung von 2 zu erwähnen. Von Kammerzellen ist noch keine Spur vorhanden; auch entbehrt die ganze Hervorwölbung der sonst in der Rinde zahlreichen Hohlräume.

Die Anordnung aller Elemente ist durchaus diffus, nur dass sich eine gewisse Beziehung zu den Nadelbündeln in so fern zu erkennen giebt, als die indifferenten Elemente, je mehr die Knospe sich vorwölbt, zahlreicher an den Grund der stützenden Nadelbündel zu liegen kommen, und alles Übrige, sowie die Nadeln selbst, fächerförmig von hier ausstrahlt.

Diese fächerförmige Anordnung ist auch noch an der abgelösten Knospe zu ersehen, so dass man mitunter noch später an einer frei aufgefundenen Knospe resp. am Schwämmchen im pupalen Stadium erkennen kann, mit welcher Seite dies zuletzt der Mutter ansaß. Die Größe einer Knospe ist durchaus kein Anzeichen für die Reife, da ein und dasselbe Mutterexemplar Knospen von sehr verschiedenem Durchmesser (1—$2^1/_2$ mm) gleichzeitig zur Ablösung bringt.

Die Ausstoßung geschieht in bekannter Weise, indem die Knospe sich immer mehr vorwölbt, so zu sagen am Nadelbündel selbst herausgleitet, dem sie eine Zeit lang wie an einem Stiel noch aufsitzt. Von diesen mütterlichen Stabnadeln wird aber dabei nichts mit in die Knospe herübergenommen; es zeigt sich dies schon daran, dass die junge freie Knospe nur sehr schlanke, dünne und verhältnismäßig kurze Stabnadeln enthält (s. Fig. 25, 1901), keine der massigen, wie sie im Erwachsenen die Bündel fast ausschließlich zusammensetzen. Eben so wenig werden die Chiaster der mütterlichen Rinde für die Knospenumhüllung benutzt, sondern die Knospe durchbricht diese starke Oberflächenschicht der Mutter vollkommen, ist selbst zu Anfang fast nackt und bildet ihre Chiaster zum größten Theil dann selbst neu aus den in großer Menge sich an der Oberfläche ansammelnden blasigen Zellen, wie früher beschrieben (1901). Es zeigt sich somit in dem Verhalten dieser beiden Nadelsorten wie in dem spärlichen Vorhandensein der dritten, der Spheraster, die von

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

manchen Autoren, z. B. Sollas, 88, in der jungen Knospe überhaupt in Abrede gestellt werden, dass die Knospe keine einfache Vorwölbung der mütterlichen Rindenpartie, sondern durchaus Neubildung ist.

Mit dem Freiwerden der Knospe verliert sich natürlich die fächerförmig polare Anordnung des Inhalts, bes. der Nadeln, und die Elemente ordnen sich allseitig diffus an, ohne dass einstweilen radiäre und cirkuläre Tendenz zu erkennen wäre. Die Nadeln liegen in allen Richtungen, einzeln und nicht zu Bündeln geordnet; die Faserstränge schlingen sich wirr durch das ganze Parenchym; Mark und Rinde haben sich noch nicht gesondert, wir haben nur eine einzige, dem Charakter nach mehr rindenähnliche Schicht vor uns. Wie Sollas hervorhebt, sind peripher allerdings mehr die spindelförmigen, central mehr die amöboiden granulären Elemente häufiger, aber das rührt zum Theil von der vorhergegangenen Anordnung der letzteren am Grunde der Nadelbündel der noch ansitzenden Knospe und ist nur ein quantitativer Unterschied.

Die wirkliche Sonderung wird erst dadurch, und zwar ganz allmählich, erreicht, dass innerhalb einer Anzahl von Archäocyten starke Theilungen (siehe Figg. 4, 5 *k!*) eintreten, dass besondere Zellinseln (Fig. 10) sich dadurch aus deren bisher mehr zerstreut liegendem Zellmaterial immer schärfer absondern und zusammenschließen. So wird nach und nach eine innere Schicht, das spätere Mark, in der das zellige Material überwiegt und die Zwischensubstanz zurücktritt, von einer äußeren Schicht, der späteren Rinde, in der Zwischensubstanz mit Fasern reichlich entwickelt ist, von einander geschieden.

Man darf also nicht sagen, dass bei der Weiterbildung der Knospe ein indifferentes Mark zurückbliebe und peripher ein Differenzirungsprocess zum Rindenmaterial eintrete, sondern umgekehrt wird dadurch, dass sich aus dem im Ganzen mehr rindenähnlichen Gewebe die vorerwähnten Zellherde mehr und mehr koncentriren und ihr Zellmaterial dabei durch Theilung sehr vermehren, die Marksubstanz gebildet. Deren allmähliches Zustandekommen zeigt sich auf totalen Querschnitten der jungen Knospen sehr deutlich (Fig. 10, 11); zuerst sind es nur unregelmäßige Inseln (Fig. 10), die dann nach der Mitte zusammenschließen und eine sternförmige Figur im Schnittbild darbieten (Fig. 11); diese rundet sich dann aber mit zunehmender Koncentration immer mehr ab, bis zuletzt eine wirkliche Markkugel hergestellt ist (Fig. 12). Im Verhältnis zur Rinde ist deren

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

Durchmesser auffallend gering; es ergiebt sich dies schon aus der großen Anzahl der Schnitte, auf denen nur Rinde ohne Mark getroffen ist.

Zu gleicher Zeit ordnen sich die bisher wirr liegenden Stabnadeln, so dass sie radiär nach allen Seiten stehen; der Zusammenschluss zu ganzen Bündeln ist auf diesem Stadium wegen der noch geringen Menge der vorhandenen Stabnadeln nicht so ausgeprägt, immerhin aber erkennbar. Auch die großen Spheraster nähern sich ihrer definitiven Lage im tieferen Rindengewebe und nehmen dadurch eine cirkuläre Anordnung ein.

Solche Knospen mit deutlicher Abgrenzung von zweierlei Schichten und wohlgeordneten Nadeln sind durchaus solid, weisen noch keine Spur von Hohlräumen, seien es bloße Lakunen oder wirkliche Geißelkammern, auf und zeigen auch noch keine histologische Andeutung der Kragengeißelzellen selbst. Die Entstehung der letzteren sowie die Ausbildung des übrigen Kanalsystems kann nur an frei aufgefundenen, schon geraume Zeit abgelösten Knospen studirt werden. Es zeigen sich dabei recht wechselnde und oft schwierig zu verstehende Bilder, weil die morphologische Ausprägung der Hohlräume und die histologische Ausprägung der Gewebselemente nicht immer Hand in Hand gehen, sondern manchmal die eine, manchmal die andere vorauseilt, so dass in einem Fall die Hohlräume, im andern die Kammern früher fertig sind. Die hierbei entstehenden Stadien bieten recht interessante Analogien mit der Kanal- und Kammerentstehung in der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den einfacheren Kalkschwämmen einerseits und bei den in der histologischen Differenzirung vorauseilenden Kieselschwämmen andererseits, und verdienen auch desshalb ausführliche Beschreibung.

Als normaler Fall wäre der anzusehen, dass jetzt mit Ausprägung des Marks die ersten größeren Hohlräume sowohl in Rinde und Mark auftreten, und eben so sich die Vorbereitung für die Geißelzellen durch fortschreitende Theilungen ihrer Urzellen zeigt, so dass schließlich die Kragengeißelzellen auch histologisch gleichzeitig mit der Bildung der kleinen Kammerräume selbst fertig gebildet sind.

Es erscheinen in diesem Fall in der Rinde größere unregelmäßige, schnell wachsende Lakunen, deren Auskleidung von ähnlichen Zellen besorgt wird, wie sie sonst an der Oberfläche liegen. Hier wie dort treten jetzt die runden Bildungszellen der kleinen Chiaster sehr zahlreich an die vom Wasser bespülte Fläche, und es bildet sich nach und nach eine kompakte Rindenschicht von solchen

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

Kieselgebilden nicht nur an der Oberfläche, sondern noch bis tief in die einführenden Lakunen der Rinde. Diese liegen theils radiär, theils, und das ist die Mehrzahl, cirkulär, und bereiten dadurch das spätere komplicirte Einströmungssystem der Tethya in seinen Hauptzügen vor.

Die Hohlräume im Mark sind kleiner und unregelmäßiger (Fig. 12); um sie herum liegt das Markgewebe aber nicht dicht und gleichmäßig, sondern die vorhererwähnten, zuletzt aus der Theilung der indifferenten Zellen hervorgegangenen Elemente zeigen eine Gruppirung um verschiedene kleinere Hohlräume (Figg. 6, 7, 8), die, wie ein Gesammtübersichtsbild zeigt (Fig. 12), wabenartig um die größeren Marklakunen angeordnet sind. Diese kleineren Lücken aber sind noch nicht die Kammern, sondern nur Vorbereitungsstadien dazu, eben so wie die Zellen, die in stets fortschreitender Theilung diese Lücken als Aggregate umstehen (Figg. 6, 7, 8 *K*), noch nicht die Kragenzellen selbst, sondern erst deren Mutter- resp. Großmutterzellen darstellen. Diese Zellen entstehen, wie sich durch Übergangsstadien und Karyokinesen nachweisen lässt, nach einer Reihe von Theilungen und unter allmählichem Aufbrauch des körnigen Reservematerials (Figg. 5 *k'*, 4 *k*, 6 *k'*), aus dem indifferenten Material, den Archäocyten, die nach Ausscheidung der Spicula und Rindenelemente in der abgelösten Knospe noch übrig geblieben sind. Es zerfällt aber nicht, wie dies manchmal für Silicospongien behauptet wurde, eine solche große Zelle simultan in eine Anzahl kleinere, deren Gesammtheit einer Kammer entspräche, so dass also je eine große amöboide Zelle immer je eine Kammer liefern würde, sondern die Theilungsprodukte vieler Archäocyten legen sich zu größeren Aggregaten zusammen und die zukünftigen Kammern gruppiren sich erst viel später aus dem einstweilen für sie gebildeten Material. Man sieht, wie innerhalb der größeren Aggregate durch neue Lücken sich immer kleinere Ansammlungen ausbilden (Fig. 8 *Ag*), wie damit auch eine rege Zelltheilung verbunden ist, so dass schließlich die Produkte immer kleiner werden, bis herab zum Umfang der wirklichen Kragengeißelzelle (Figg. 5 u. 7 *gk*), allerdings noch ohne deren histologische Eigenheiten, und wie sich dann allmählich auch epitheliale Zellen des Rindengewebes (Differenzirungsprodukte der Bildungszellen s. o.) dazwischen schieben (Figg. 6, 7, 8 *e*), um ebenfalls an der Auskleidung der Hohlräume theilzunehmen.

Ursprünglich sind die Hohlräume im Mark nur von Kammermutterzellen umstanden (Figg. 12 u. 6) und zwar von verschiedenen

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

Generationen und in unterschiedlich großen Ansammlungen (vgl. bes. Fig. 6); mit zunehmender Durchwachsung der Gewebe und ihrer histologischen Ausprägung, die nach dem vorhergehenden zweischichtigen soliden Stadium eintritt, rücken aber auch die epithelialen Elemente überall dazwischen (Figg. 6, 7, 8*e*). Dabei kommt ihr ursprünglich amöboider Charakter und der Zusammenhang mehrerer unter einander wieder zur Geltung. Allmählich kleiden sie die ganzen Lakunen aus, so dass die kleinen Kammermutterzellen, die mittlerweile ihre letzten Theilungen ausgeführt haben, nur noch in den daran stoßenden kleineren Hohlräumen, den eigentlichen Kammern, zu erkennen sind (Fig. 9). Diese größeren Hohlräume des Markes bilden also die ersten Theile der ausführenden Gänge, an denen die Geißelkammern mit verhältnismäßig weiter Öffnung (so p. 267) ansitzen.

Es sind also, wenn man die für die Embryonalentwicklung von mir empfohlenen Bezeichnungen anwendet, so wie in der Embryonalentwicklung der Kalk- und Kieselschwämme (vgl. Maas 93 und 99) die ausführenden Lakunen zuerst durchaus gastrale Räume mit gastraler Auskleidung, werden aber nachher nur von Dermalzellen ausgekleidet, während die Gastralzellen selbst nur in den Kammern zurückbleiben.

Diese Gastralzellen gewinnen jetzt auch ihre letzte histologische Ausprägung, den Kragen und die Geißel. Ihre Basaltheile schließen sich zu einer Art Randsaum zusammen, ohne dass man von einer Basal- oder Grenzmembran zu sprechen hätte; ihre nach dem Kammerlumen zu gerichteten Theile sind weit von einander entfernt. Der Kragen ist nicht immer im Präparat gut zu sehen, höchstens als heller Randsaum, die Geißel ist auf diesen späten Stadien aber stets deutlich und durch geeignete Plasmatinktionen gut hervorzuheben (Fig. 9). Die Anzahl der Zellen, die eine Kammer zusammensetzen, ist verhältnismäßig gering, auf das Querschnittbild kommen meist nur 6—9. Eines der vorerwähnten größeren Zellaggregate, die zuerst um die Lakunen herumliegen, entspricht etwa 20—30 definitiven Kammern. Karyokinesen sind noch bis zuletzt erkennbar, oft auch liegen die Kragenzellen paarweise genähert; schließlich ist der Kern sehr klein und erscheint, da das Chromatinnetz sehr dicht ist, mit den gewöhnlichen Mitteln fast homogen. Eine Verbindung des zuführenden Kanalsystems mit den Kammern und dem ausführenden System kommt in diesem typischen Entwicklungsmodus dadurch zu Stande, dass sich auch an der Grenze von Rinde und Mark

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

größere, aber mehr spaltförmige Lakunen anlegen, die so auf der einen Seite von dermalem Rindenmaterial, auf der anderen Seite von gastralen Kammermutterzellen in den obenerwähnten Aggregaten begrenzt sind. Mit zunehmender Entfaltung der Kammerlage bildet sich dann ein solcher Hohlraum zur reich verzweigten zuführenden Lakune aus, die an die Kammern enge, ebenfalls von epithelialen Dermalzellen bekleidete Gänge entsendet. Das Zusammenkommen solcher Lakunen mit den mehr oberflächlich gelegenen Theilen des Kanalsystems geschieht sekundär, eben so das Zusammenlaufen mehrerer ausführender Höhlen zu größeren Sammelräumen, die dann zum Osculum leiten.

Noch mehr ist dies sekundäre Zusammentreten der einzelnen Theile des Kanalsystems nothwendig, wenn die Räume desselben sich erst später ausprägen, die histologische Ausbildung aber der Elemente, insbesondere der Kragengeißelzellen, vorauseilt. Bei diesem Vorauseilen sind nun wieder verschiedene Abstufungen möglich.

Ein häufiger Fall ist der, dass in der Rinde sich wohl Lakunen des einführenden Systems, allerdings in geringerer Zahl und Ausdehnung als im typischen Fall, bilden, im Mark aber jede Andeutung der größeren Hohlräume zunächst völlig unterbleibt. Es bilden sich nur die Massenanhäufungen der Kammermutterzellen durch zunehmende Theilung der Urzellen im sonst ganz soliden Mark, und aus diesen Aggregaten sondern sich direkt die einzelnen Kammern ab. Dabei erst treten Hohlräume für das ausführende System auf, die aber dann sofort von dazwischen gerückten epithelialen Dermalelementen ausgekleidet erscheinen. Solche Hohlräume, die sich einzeln und in situ angelegt haben, treten natürlich erst nachträglich in Verbindung, höchstens dass die eines Aggregats schon von vorn herein mit einander kommunicirten, aber nie die mehrerer Aggregate um eine größere Höhle, wie im typischen Fall.

Noch ein weitergehender Schritt ist der, dass auch die Bildung der größeren Aggregate unterbleibt und sich die Kammern einzeln direkt aus dem vorhandenen Bildungsmaterial der Archäocyten sehr frühzeitig entwickeln (Fig. 5*gk*), manchmal noch ehe die letzteren sich völlig zum kugeligen Mark koncentrirt haben. Dann kommen allerdings Bilder zu Stande, wo man daran denken könnte, dass eine amöboide Zelle auch eine ganze Kammer liefere; und ähnliche Fälle mögen den Autoren vorgelegen haben, die bei der geschlechtlichen Entwicklung das direkte Hervorgehen der Kammer aus einer amöboiden Körnerzelle durch simultanen Zerfall behaupten, besonders

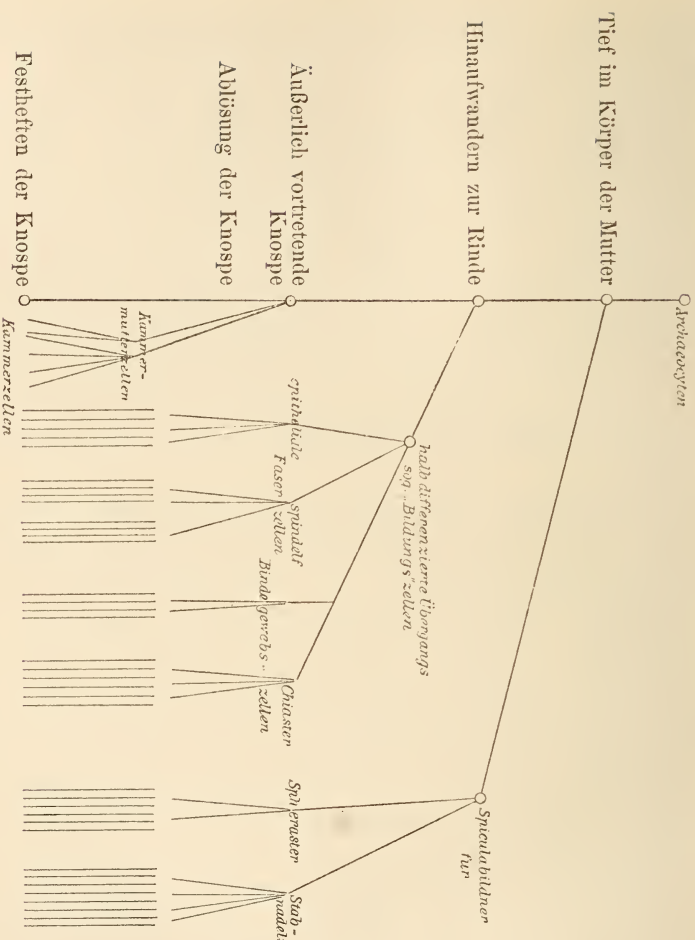
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wenn die Größe der amöboiden Zelle ungefähr dem Durchmesser der Kammer enspricht. Es ist aber nur ein Zufall, dass einmal eine Zelle nur eine Kammer bildet, es können eben so gut zwei amöboide Zellen das Material für drei bis fünf Kammern liefern, und dieser Process der direkten Kammerentstehung im Parenchym ist durch alle möglichen Übergänge mit dem der allmählichen Entstehung um Hohlräume herum verbunden. Bei letzteren wird — ein weiterer ins Auge fallender Unterschied — das körnige Einlagerungs- resp. Dottermaterial allmählich aufgebraucht; bei der direkten Kammerentstehung muss dies sehr plötzlich geschehen, und es erscheinen dabei Zellbilder, die ich mir noch nicht ganz deuten kann, die theilweise an die Nährvacuolen von Evans (99) erinnern, zum Theil an die Vacuolen, die ich bei den Vorstadien der Geißelzellen von *Sycandra* beschrieben habe (1900).

Wenn eine Anzahl von solchen Kammern auf diese Weise gebildet sind, treten sie mit dem dermalen Gewebe in Verbindung; dies wächst allseitig um sie herum — oder vielmehr die Kammern liegen bei dieser vorzeitigen Entstehung schon von vorn herein mehr im Rindengewebe —; es treten spaltförmig zuerst die kleineren und dann die größeren ausführenden Räume auf, die nach und nach alle mit einander in Verbindung treten. Auch in der Rinde ist die Differenzirung der Chiaster, der Epithelien etc., die sonst nach und nach in der eingeleiteten Weise (s. o. p. 271) fortgeht, viel schneller und weiter vor sich gegangen, ehe sich die einführenden Lakunen überhaupt zeigen. Man könnte den einen extremen Fall den der direkten, parenchymatösen Kammerentstehung nennen, den anderen den der normalen, lakunären. Bei beiden treten genau die gleichen Vorgänge auf, nur dass deren zeitliche Aufeinanderfolge eine andere ist. Es wird dies am besten ersichtlich, wenn man auf einem Schema die rein histologischen Vorgänge der Zelldifferenzirung (mit den Archäocyten des mütterlichen Körpers angefangen) vollständig abtrennt von den morphologischen, der Ausbildung des Kanalsystems, und beide getrennt neben die biologische Folge der Vorgänge anschreibt. Was zeitlich zusammentrifft, steht dann neben einander.

Das erste Schema (p. 280) soll ein Übersichtsbild der gesammten Knospenentwicklung geben.

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

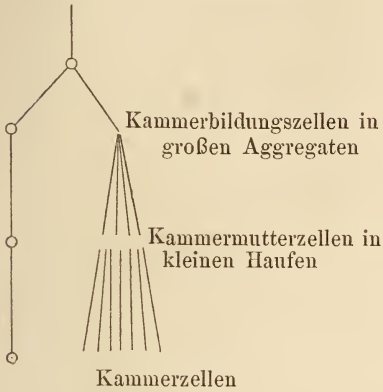


Greift man nur den letzten Theil der Entwicklung, die Bildung der Kammerzellen und der Hohlräume heraus und zerlegt diese noch weiter in ihre einzelnen Phasen, so ergiebt sich folgendes Bild:

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

Histologische Ausbildung der Kammerzellen.

indifferente Zellen (Archäocyten)



Morphologische Ausbildung der Hohlräume.

Größere Hohlräume im Mark.

ausführende Lakunen mit ansitzenden Hohlräumen.

ausführende Lakunenanhänge mit ansitzenden Kammerräumen.

Obiges Schema zeigt den normalen Gang; man braucht sich nun nur den links stehenden Theil nach früher (oben) zusammengezogen, den rechts stehenden nach später (unten) zusammengedrängt zu denken, um den anderen, den sog. parenchymatösen Modus der Entwicklung zu erhalten. Beide sind, so verschieden auch die daraus sich ergebenden Zellbilder sein mögen, doch durch Abstufungen verbundene Modifikationen eines und desselben Bildungsganges.

Die Knospe entsteht also nicht aus einer Zelle, sondern aus einer Vielheit von Zellen, die aber von gleichartigem Typus und den indifferenten Zellen, Archäocyten, zuzurechnen sind. Der Entwicklungsgang stellt sich als eine allmähliche Differenzirung von Zellsorten zu besonderen Leistungen dar. Erst in einem späten Stadium, nach der Ablösung, zeigen sich diese verschiedenen Zellsorten zu zwei Hauptschichten zusammengelagert. Am frühesten, zum Theil noch tief im Körper der Mutter, differenziren sich die Skelettbildner, dann vermittels Übergangszellen die dermalen Epithelzellen, Spindelzellen, Fasern und Chiaster. Alle diese Elemente machen zusammen mit dem verbliebenen Rest der Archäocyten das Material der eigentlichen, vorgewölbten Knospe aus. Erst nach dem Ablösen beginnt die Hohlraumbildung und die Ausprägung der Kragengeißelzellen aus dem Rest der Archäocyten, zwei Processe, die zeitlich sehr verschieden zu einander ablaufen können. Im angehefteten jungen Schwämmchen treten die Hohlräume in gegenseitige Beziehung, und das Osculum bildet sich aus. Der noch indifferent gebliebene Theil der Zellen kann zu den amöboiden Wanderzellen werden und später zu den

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

Bildungselementen für die nächste Generation. Eine wirkliche sexuelle Fortpflanzung wurde bisher, trotzdem diese Zellen mitunter verhältnismäßig groß werden und ein eiähnliches Ansehen gewinnen können, nicht beobachtet. Es scheint sonach, als ob hier die sexuelle Fortpflanzung vollständig durch die Sprossbildung ersetzt sei oder als ob sie nur hier und da zwischen zahlreichen Generationen ungeschlechtlicher Vermehrung eintrete.

Vergleich der Knospenentwicklung mit der Eientwicklung.

Beim Vergleich dieser Knospenentwicklung mit der Embryonalentwicklung der Spongien ergeben sich sowohl manche Übereinstimmungen wie Abweichungen, die zur Betrachtung herausfordern.

Die erste wichtige Ähnlichkeit liegt in der Genese der Knospe, die durchaus mit der Ovogenese zu vergleichen ist. Auch das Ei baut sich aus einer Vielheit von Zellen und zwar denselben Archäocyten, auf; nur verschmelzen da die Zellen zur Individualität einer einzigen Eizelle, die die anderen als Nährmaterial absorbirt, und sich erst nach Befruchtung weiter theilt, während hier bei der Sprossentwicklung die Einzelzellen als solche erhalten bleiben. Aber sogar hier kann es bei der einstweiligen Separirung von Knospenmaterial in den erwähnten chitinigen Kapseln (s. o. p. 269) zu einer Verschmelzung mehrerer Archäocyten zu wenigen größeren, blastomerenartigen Komplexen kommen. Es ist also auch dies nur ein gradueller Unterschied und der einzige durchgreifende liegt im Mangel der Befruchtung. Trotzdem darf man sich aber desshalb die Knospe nicht als aus einem parthenogenetisch sich entwickelnden Ei entstanden denken, sondern nur das gleiche Bildungsmaterial annehmen.

Eine weitere Übereinstimmung liegt darin, dass auch hier, ehe das Stadium des wirklich funktionirenden Schwämmchens erreicht wird, ein mehr oder minder deutlicher Aufbau aus zwei Schichten zu erkennen ist, die Schicht der zukünftigen Geißelzellen, die gastrale, wie sie jetzt am besten genannt wird, innen liegend, und um sie herum die dermale Schicht mit all ihren Differenzirungsprodukten, Nadeln, kontraktilen Zellen etc. Es entspricht ein solches Stadium (Fig. 11) durchaus dem, das bei Cornacuspongien nach dem Festsitzen und der Metamorphose erreicht wird (vgl. z. B. meine Figuren 1893 Fig. 20, 21, 22, 33, 34 etc.); eben so wie dort kann die Auseinanderhaltung der beiden Schichten mehr oder minder deutlich sein und ganz verwischt werden, dadurch dass gleichzeitig auch schon die »Durchwachsung« beider Schichten eingeleitet wird, weil

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

ja die dermalen Zellen auch bei der Auskleidung der gastralen Hohlräume betheiligt sind.

Noch bedeutsamer ist die Übereinstimmung, die sich in der Genese dieser Hohlräume und der Kammern bei der Knospenentwicklung und bei der sexuellen Fortpflanzung zeigt. Gerade die verschiedenen zeitlichen Möglichkeiten und Verschiebungen, die wir hier an einem Fall erörtert haben (s. o. p. 278), bieten Parallelfälle zu den verschiedenen Entstehungsweisen dieser Hohlräume in verschiedenen Schwammgruppen, bei den einfachen Kalkschwämmen einerseits und den komplicirteren Kiesel- und Kieselhornschwämmen andererseits. Der hier geschilderte sog. normale Fall, wo zuerst große Hohlräume gebildet werden, die durchaus vom Material für die Kragengeißelzellen umstanden sind, nähert sich ganz dem Verhalten der Kalkschwämme (F. E. Schulze 78, Fig. 9, Maas 1900); bei vielen Kieselschwämmen werden jedoch die Kammern in situ gebildet (vgl. z. B. Evans, 99), erst nachträglich treten sie durch die Ausbildung des Kanalsystems in Verbindung. Dieser Fall entspricht durchaus der hier sog. »parenchymatösen« Kammerentstehung, und dazwischen sind bei verschiedenen Cornacuspongien (vgl. Maas 1893), so wie hier im einzelnen Entwicklungsgang zahlreiche Abstufungen möglich.

Auch sind es ganz die gleichen Ursachen, die im einen Fall eine mehr parenchymatöse, im anderen eine mehr lakunäre Entstehungsweise der Kammern begünstigen, nämlich die mehr oder minder frühe histologische Differenzirung. Bei den Kalkschwämmen tritt diese erst mit oder nach dem Festsetzen ein, bei manchen Kieselschwämmen in der Larve und bei den meisten schon im Embryo innerhalb des mütterlichen Körpers. Das was in den verschiedenen Gruppen der Spongien bei der geschlechtlichen Entwicklung genau festgelegt ist, das kann hier bei der Vermehrung durch Knospung sehr variiren. Es tritt, je nachdem die Knospe sich ablöst, in einem Stadium, wo das Material (hier besonders das der Kammerzellen und Gangepithelien) noch sehr wenig oder schon sehr stark differenzirt ist, im ersten Fall ein mehr dem Entwicklungsgang der Kalkschwämme vergleichbarer Modus, im zweiten Fall ein mehr dem Entwicklungsgang der Kieselhornschwämme entsprechender, abgekürzter Modus der Kammerbildung ein.

In einem Punkt unterscheidet sich die Knospenentwicklung sehr wesentlich von der Larvenentwicklung, nämlich in der Reihenfolge, in der die verschiedenen Gewebselemente, spec. die Kragengeißel-

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

zellen, aus dem Archäocytenmaterial zur Sonderung kommen. Bei der Larvenentwicklung zeigen sie sich zuerst; sie sind ja eine Zeit lang die Bedeckung der noch indifferenten Elemente und auch die fortbewegenden Geißelzellen der Larve, ehe sie zu den Kammerzellen werden; dann erst folgen in der Differenzirung die Skelettelemente und weiterhin die bedeckenden und kontraktilen Zellen der dermalen Schicht. Bei der Knospenentwicklung erscheinen die Geißelzellen ganz zuletzt; die Elemente der dermalen Schicht, Spicula etc. erscheinen viel früher in entsprechender Reihenfolge unter einander. Es hängt dies wohl damit zusammen, dass die Geißelzellen bei der Larvenentwicklung, schon ehe sie als Kammerzellen funktioniren, eine Bestimmung haben, nämlich der aktiven Fortbewegung im Larvenleben dienen; bei der Knospe jedoch, wo ein passiver Transport stattfindet, sind sie so früh nicht nöthig, sondern erscheinen erst als Kammerzellen im jungen Schwämmchen.

Es wird also das vorerwähnte zweischichtige Stadium, das allgemein bei den Spongien vergleichbar ist und auch der Lagebeziehung beim Erwachsenen entspricht, nämlich die Gastralzellen innen, die Dermalzellen außen liegend, in der Knospenentwicklung auf andere Weise erreicht als bei der Larvenentwicklung; in letzterer erst nach einer Metamorphose und Umkrempelung der Schichten, in ersterer direkt. Diejenigen Autoren, die in der definitiven Lagebeziehung der Schichten das Kriterium für ihre Homologie sehen, also die gastralen Zellen dem Entoderm die dermalen dem Ektoderm der Cölenteraten und übrigen Thiere vergleichen, werden auch hierin, gerade weil dies Stadium das überall vorkommende ist, eine Stütze für ihre Anschauungen sehen. Dagegen lassen sich aber die allgemeinen theoretischen Ansichten über die Bedeutung der Embryonalvorgänge und ihrer Reihenfolge anführen, die schon so oft von Anderen und mir erörtert wurden (vgl. Delage, Goette, Minchin 97, Maas 93, 98 α, β) und die ich nicht noch einmal wiederholen möchte. Weiterhin dürfte gerade die Knospenentwicklung, da wo sie der Embryonalentwicklung widerspricht, als eigenartiger und abgeänderter Gang nicht gegen die letztere ins Feld geführt werden; das haben ja fast alle Untersuchungen der neueren Zeit an Thiergruppen mit ungeschlechtlicher Fortpflanzung ergeben. Endlich zeigt sich auch hier im speciellen Fall, dass die Verhältnisse der Knospenentwicklung abgeleitete sind und sich auf die der Embryonalentwicklung zurückführen lassen.

Es wird ja von manchen Seiten angegeben und bei Spongilla speciell von Evans genau beschrieben (99), dass nach dem Festsetzen

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

der Larve noch ein Zuschuss von Kammerzellen aus Archäocyten zu den bereits vorhandenen Flimmerzellen der Larve erfolgen kann. Dieser Zuschuss entspricht nach dem Wann und Wo seiner Herkunft genau dem hier aus Archäocyten hervorgehenden Kammermaterial. Er kann größer oder geringer sein; wenn er gänzlich unterbleibt, dann haben wir die reine Larvenentwicklung, wie ich sie dargestellt habe (92, 93); wenn er überwiegt, so haben wir einen Gang, der sich der Knospenentwicklung nähert[1]. Würden schließlich die Geißelzellen der Larve gar nicht mehr am Aufbau der Kammern Theil nehmen (ein hypothetischer Fall, der normaler Weise nicht vorkommt) so haben wir das Verhalten, das hier bei der Knospenentwicklung stattfindet.

So sind Larvenentwicklung und Knospenentwicklung, dadurch dass die Archäocyten noch spät resp. immer die Fähigkeit haben, alle Zellelemente des Schwammkörpers, insbesondere auch Kammerzellen aus sich hervorgehen zu lassen, nicht so grundverschieden, namentlich wenn wir etwas aus dem Rahmen der straffen Keimblätterauffassung heraustreten, und die Schwammentwicklung als Differenzirung verschiedener Zellsorten und Zellprodukte zu verschiedenen Leistungen auffassen.

München, 4. März. 1901.

Litteraturverzeichnis.

1878. F. E. Schulze, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Spongien. V. Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Diese Zeitschr. Bd. XXXI.

79. —— VII. Die Familie der Spongidae. Ibid. Bd. XXXII.

79. Bela Deszö, Die Histologie und Sprossentwicklung der Tethyen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XVI.

79/80. —— Fortsetzung der Untersuchungen über Tethya lyncurium autorum. Ibid. Bd. XVII.

79. E. Selenka, Über einen Kieselschwamm von achtstrahligem Bau und über Entwicklung der Schwammknospen. Diese Zeitschr. Bd. XXXIII.

86. A. Goette, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von Spongilla fluviatilis. Hamburg und Leipzig.

87. G. C. J. Vosmaer, Porifera in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Leipzig und Heidelberg.

---

[1] Vgl. Weltner (93), betreff. die künstliche Schädigung der Flimmerzellen.

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

88. W. J. Sollas, Report on the Tetractinellida. In: Challenger Reports. (No. 25.)
92. O. Maas, Die Metamorphose von Esperia lorenzi, nebst Beobachtungen an anderen Schwammlarven. Mitth. Zool. Station Neapel. Bd. X.
92. —— Die Auffassung des Spongienkörpers und einige neuere Arbeiten über Schwämme. Biol. Centralbl. Bd. XII.
92. Y. Delage, Embryogénie des Eponges. Développement postlarvaire des éponges siliceuses etc. Arch. Z. Expér. (2. sér.) Tome X.
93. O. Maas, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacuspongien. Zool Jahrb. Morph. Abth. Bd. VII.
93. W. Weltner, Spongillidenstudien. Nr. 2. Archiv für Naturgeschichte. 59. Jahrg.
97. R. v. Lendenfeld, Die Clavulina der Adria. Nova Acta Acad. Leop. Carol. Bd. LXIX.
97. E. A. Minchin, The Position of Sponges in the animal Kingdom. Science Progress. Vol. I.
98. O. Maas, Die Metamorphose von Oscarella und die Keimblätter der Spongien. Diese Zeitschr. Bd. LXIII.
98. —— Die Entwicklung der Spongien. Zool. Centralbl. V. Jahrg.
99. Rich. Evans, The Structure and Metamorphosis of the Larva of Spongilla lacustris. Quart. Journ. Micr. Science. (New ser.) Vol. XLI.
99. Y. Delage et E. Hérouard, Traité de Zoologie concrète. Tome II. 1. Spongiaires. Paris.
1900. O. Maas, Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Diese Zeitschr. Bd. LXVII.
1900. Rich. Evans, A Description of Ephydatia blembingia with an Account of the formation and structure of the Gemmule. Quart. Journ. Micr. Sc. New ser. Vol. XLIV.
1900. E. Topsent, Étude monographique des Spongiaires de Françe. III. Monaxonidae. Part I. Hadromerina. Arch. Zool. Expér. Ser. III. Tome VIII.
1900. E. A. Minchin, The Porifera in Lankester, Treatise on Zoology. London.
1901. O. Maas, Über Entstehung und Wachsthum der Kieselgebilde bei Spongien. Sitzungsber. Münch. Akad. Wiss. Bd. XXX. 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Die allgemeinen Umrisse der Figuren sind mit der Camera vorgezeichnet um einen Anhalt für die Größenverhältnisse zu gewinnen, und zwar die Gesammtschnittbilder 10, 11, 12, 13 bei 50facher, die histologischen Detailbilder 1 bis 9 incl. bei etwa 1000facher Vergrößerung.

Auf allen Figuren bedeutet:

a, Archäocyt;
b, Übergangs- sog. »Bildungs«-Zelle;
f, kontraktile Faserzelle;
e, epitheliale Zelle;
st, Stabnadel } resp. deren Bildungszellen;
sph, Spheraster } resp. deren Bildungszellen;
ch, Chiaster } resp. deren Bildungszellen;
gk, fertige Geißelkammerzelle.

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

γ, Kammerbildungszelle in verchiedenen Vorstufen;
R, Rinde;
M, Mark;
L.i, einführende Lakune;
L.en, ausführende Lakune.

Tafel XIII.

Fig. 1. Zellmaterial (Archäocyten) für die zu bildende Knospe, noch im Körper der Mutter, sich an den Bündeln der Stabnadeln (*st*) nach aufwärts begebend.

Fig. 2. Zellmaterial für die Knospe, in der Rinde liegend. Außer den Archäocyten sind Übergangs- (»Bildungs«-Zellen), ferner faserige Zellen (*f*) in großer Anzahl und auch Chiasterzellen (*ch*) zu erkennen, jedoch ohne Ordnung.

Fig. 3. Dieselben Zellelemente aus einer nur noch mit dem Nadelstiel ansitzenden Knospe. Die Archäocyten sitzen mehr am Grunde, entlang den Stabnadeln, weiter nach außen (rechts in der Figur) folgen Übergangszellen, sodann Faserzellen und Chiaster.

Fig. 4. Das Zellmaterial der abgelösten, aber noch ganz soliden Knospe in diffuser Anordnung. Die faserigen und epithelialen Differenzirungsprodukte sind reichlicher geworden. Außerdem beginnen einige Archäocyten ihre Vorbereitungen und Theilungen zu Kammerbildungszellen (*k*).

Fig. 5. Stück eines Schnittes bei der direkten sog. parenchymatösen Kammerentstehung. Ohne dass ein Hohlraum auftritt, ist im Gewebe die Differenzirung allerseits sehr fortgeschritten; im dermalen Gewebe sehr zahlreiche Ausbildung von Faserzellen, Epithelzellen etc. Von den Archäocyten haben sich einzelne zu Kammerbildungszellen (Vorstufen) *k!* getheilt, die noch den Übergang erkennen lassen. Andere liegen nach weiterer Theilung in Gruppen zusammen, die aber meist größer als die künftigen Kammern sind (*k*). In einzelnen Fällen formt eine solche Gruppe direkt die Kammer (*gk*). Ausführende Hohlräume sind trotzdem nirgends zu sehen; aber die epithelialdifferenzirten Zellen (*e*) legen sich in die Nähe der Kammeraggregate.

Figg. 6 u. 7. Schnittbilder bei der normalen sog. »lakunären« Kammerent stehung. Es haben sich größere Hohlräume gebildet (*L.ex*) (siehe auch Fig. 12); um diese herum liegen theils Kammerbildungszellen, noch in größeren Aggregaten (*k*), theils Epithelzellen, die sich zur Gangauskleidung dazwischen schieben. In

Fig. 6 theilt sich ein größeres Aggregat in mehrere kleinere, auch die Zellen in starker Vermehrung. Die gebildeten kleineren Aggregate mit Hohlräumen entsprechen aber noch nicht den definitiven Kammern, sondern haben sich noch weiter im Ganzen, wie im einzelnen Zellmaterial zu verkleinern.

Fig. 7 zeigt neben solchen weiter verkleinerten Aggregaten auch definitive Kammern am großen Hohlraum anliegend; die epithelialen Zellen drängen aber bereits die Kammer von der ausführenden Lakune selbst ab. (Hierauf folgt zeitlich Fig. 9!)

Tafel XIV.

Fig. 8. Ein Stadium, wo die Anhäufung der Kammermutterzellen zu größeren Aggregaten (*Ag*) besonders ausgesprochen ist; diese umstehen die Lakunen, werden aber durch Epithelialzellen abgedrängt. Theilung der großen Aggregate in kleinere.

Fig. 9. Definitive Kammern im jungen Schwämmchen (zeitlich an Fig. 7 anschließend); die ausführenden Räume sind jetzt ganz von Epithelzellen ausgekleidet,

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

die Kammerzellen als ihnen ansitzend hinausgedrängt; sie zeigen auch jetzt ihre histologischen Charaktere und Beziehungen zu den einführenden Gängen (*L.i*). Einige unaufgebrauchte Reste von Kammerbildungszellen (*k*) sind noch im Gewebe erkennbar.

Figg. 10, 11, 12, 13. Übersichtsschnittbilder durch die abgelöste Knospe in verschiedenen Stadien der Ausbildung bis zum funktionirenden Schwämmchen.

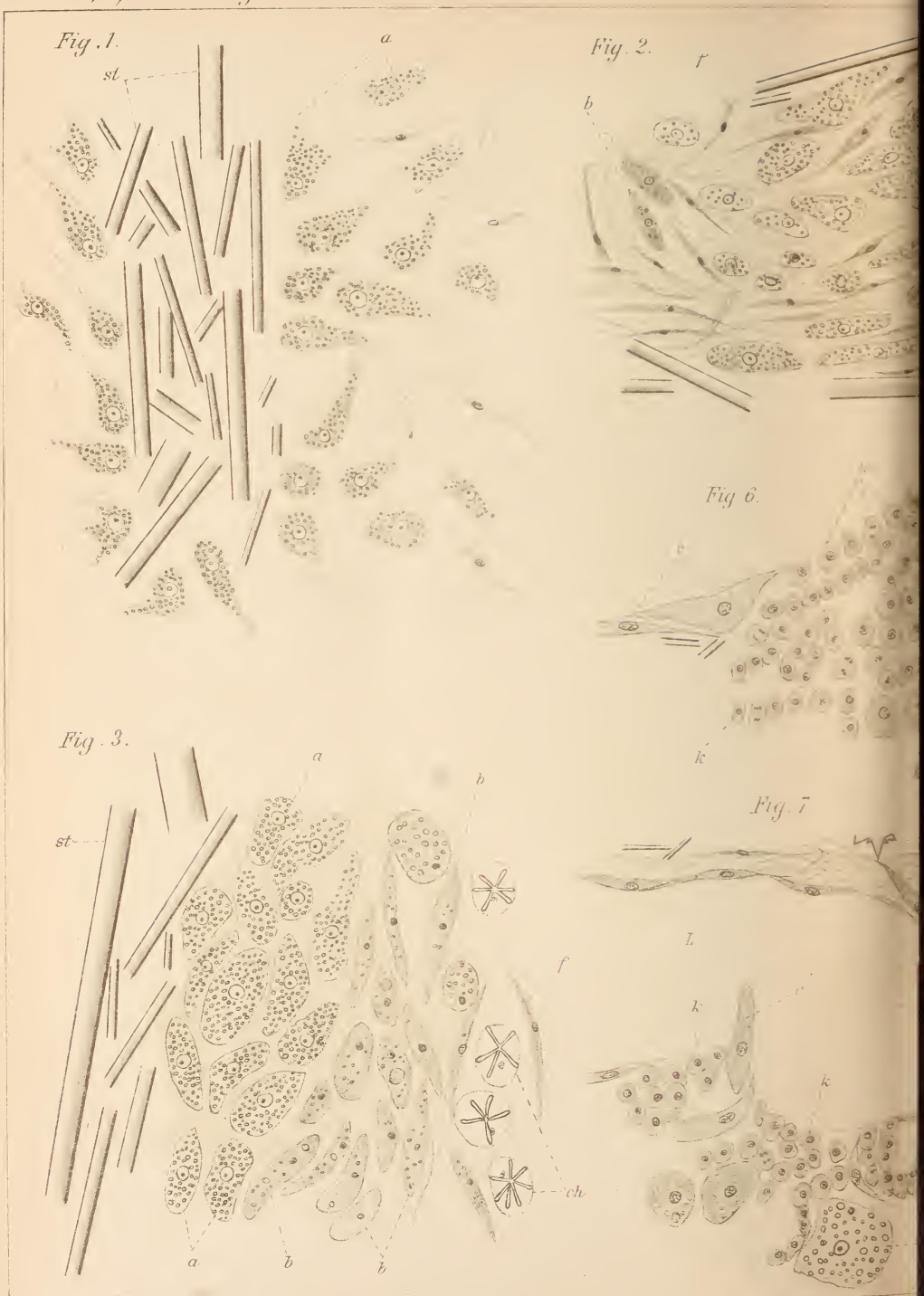
Fig. 10 etwas älter als das SOLLAS'sche letzte Stadium. Gewebsanordnung diffus. Die Archäocyten haben sich weiter getheilt und bilden zwischen den Fasernetzen zahlreiche einzelne Gewebsinseln. Die Rindenchiaster noch sehr spärlich.

Fig. 11. Die Gewebsinseln der getheilten Archäocyten koncentriren sich allmählich zu einer Art Mark, das eine ungefähr sternförmige Figur im Querschnitt darbietet; außen bleibt die Rinde zurück, deren Chiasterbedeckung ist jetzt geschlossen. Koncentrische Anordnung auch durch die Spherasteranlage. Die Knospe noch durchaus solid.

Fig. 12. Auftreten der Hohlräume, insbesondere in der Rinde; aber auch im Mark Lakunen, um die das zukünftige Kammergewebe (s. Figg. 6, 7 und bes. Fig. 8) nicht geschlossen, sondern wabenförmig herumliegt. Anordnung der Stabnadeln zu Bündeln; wirre und koncentrische Lage der Fasern in der Rinde.

Fig. 13. Ein junges funktionirendes Schwämmchen; Sonderung der Markhohlräume in Kammern und ausführende Lakunen. Weitere Differenzirung der einführenden Hohlräume in der Rinde; auch deren Chiasterbekleidung geschlossen. Vermehrung der Spheraster. *gk*, Geißelkammern, so weit sie bei dieser Vergrößerung erkennbar sind, theils im Parenchym, theils an ausführenden Lakunen (*L.ex*) ansitzend.

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

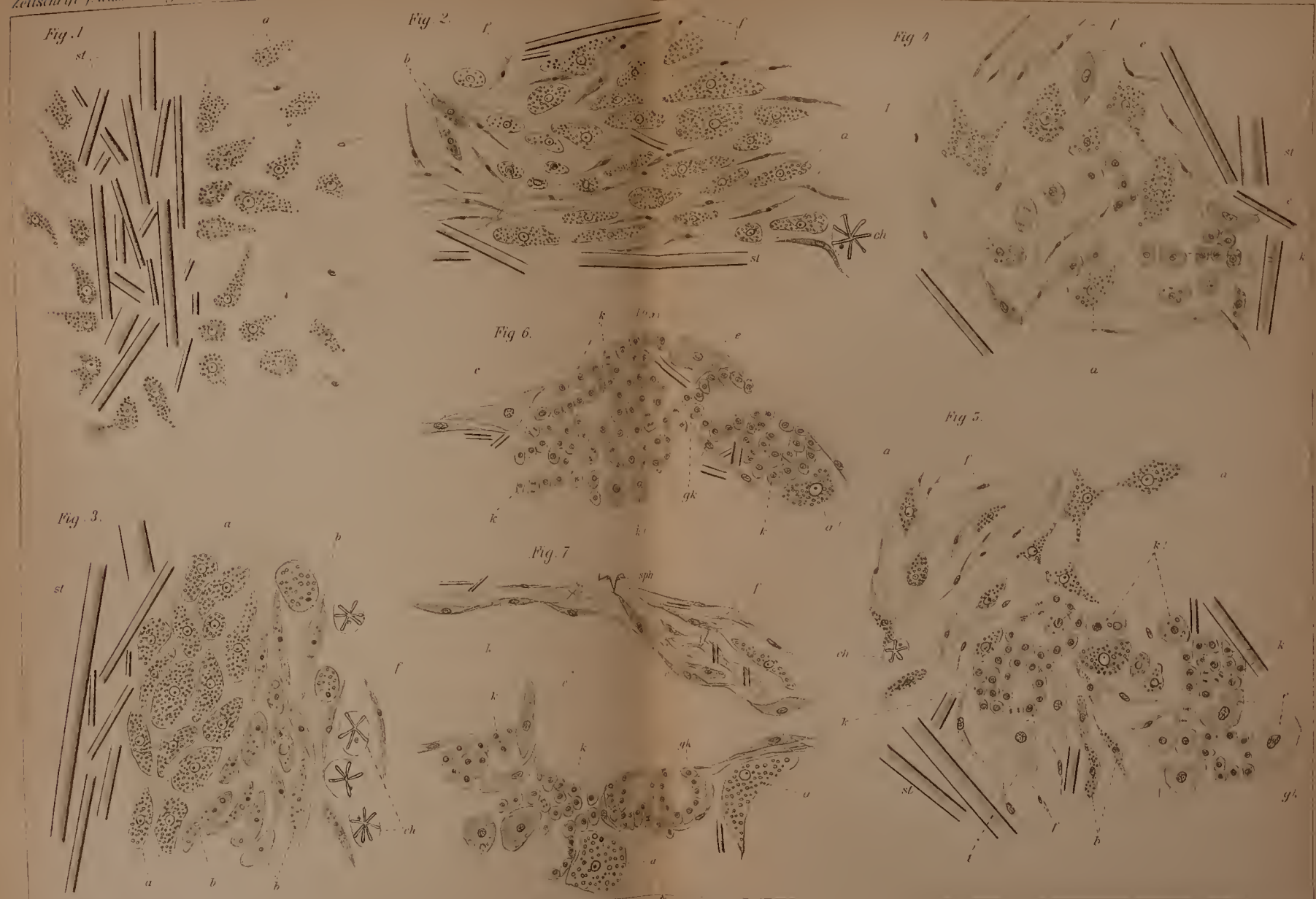


O. Maas gez.

Wilh

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

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



Wilhelm Engelmann

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

Fig. 8.

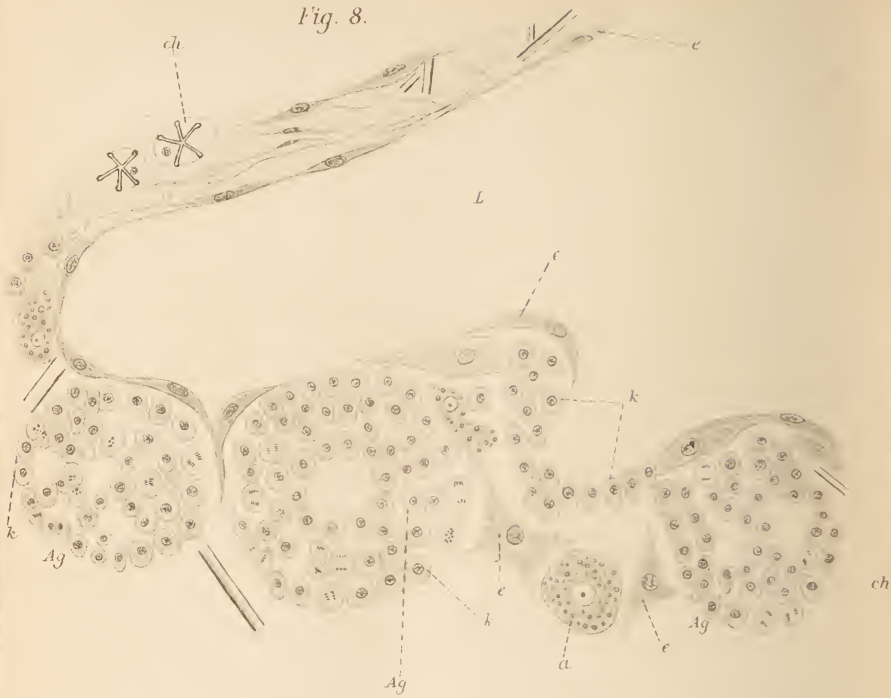


Fig. 9.

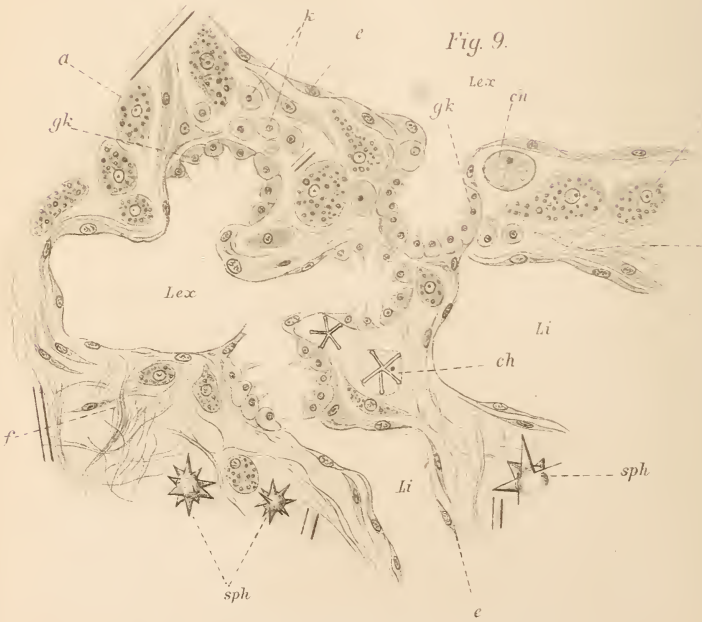


Fig. 11.

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

Fig. 12.

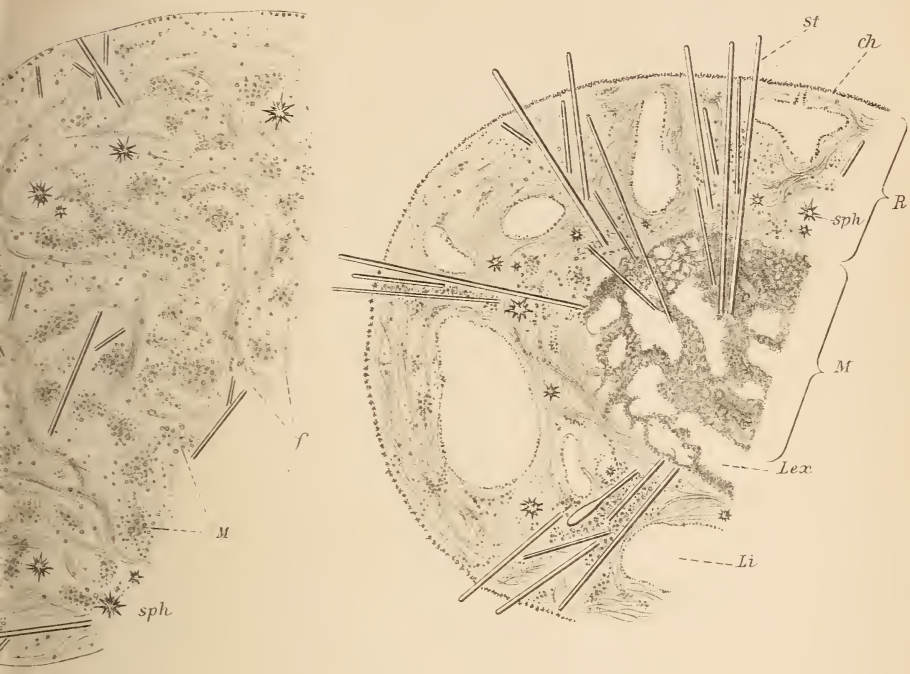
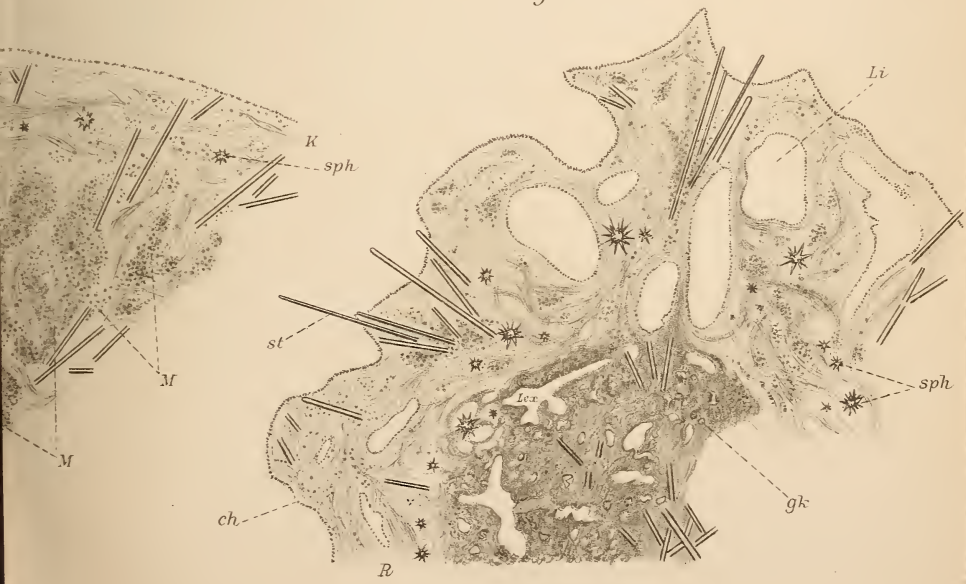


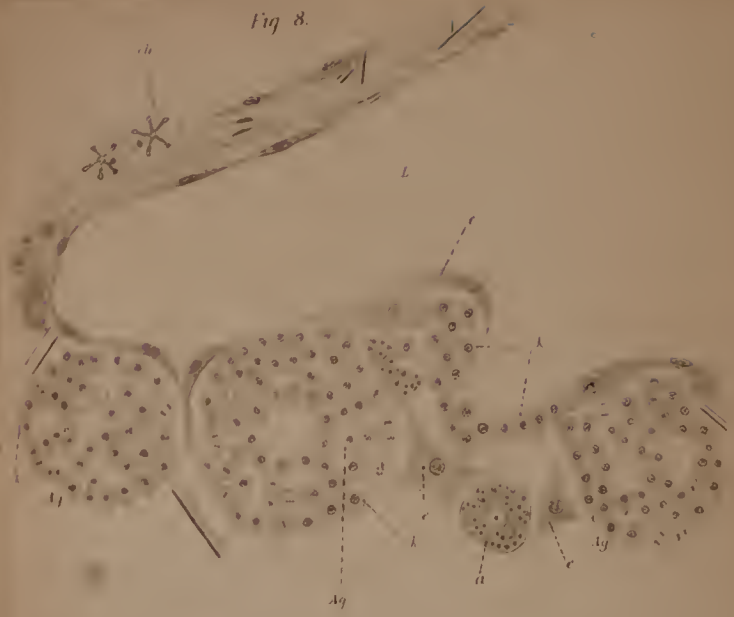
Fig. 13.



n in Leipzig.

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

Fig. 8.



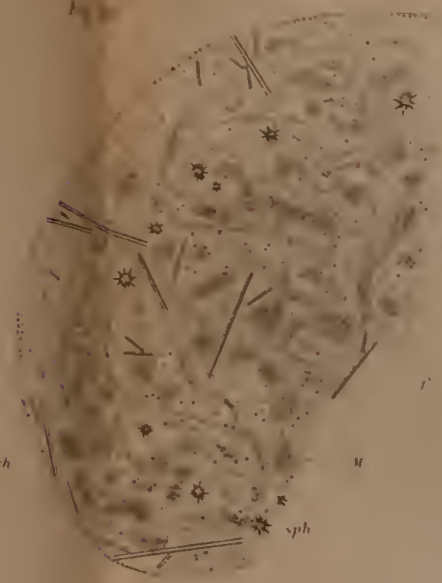


Fig. 12

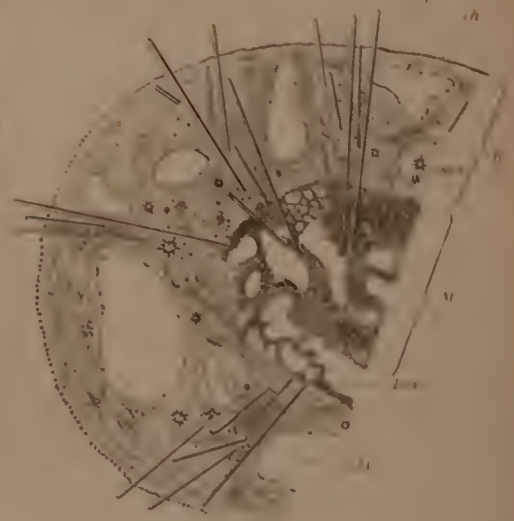


Fig. 9

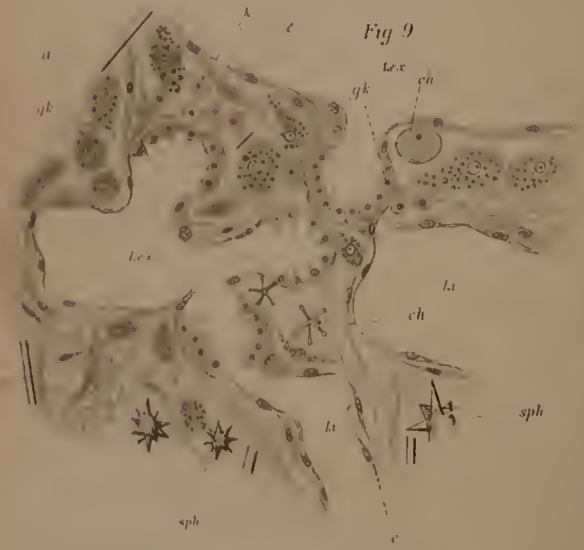


Fig. 11

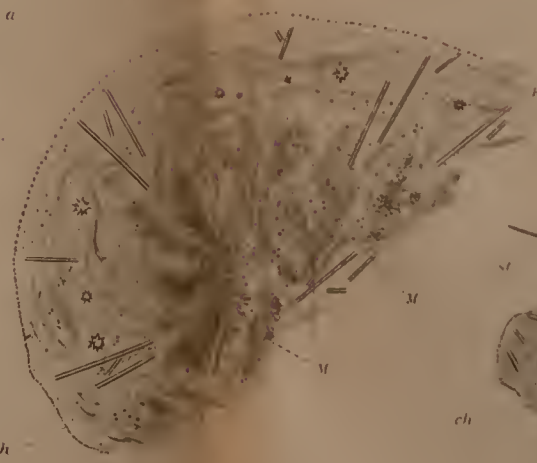
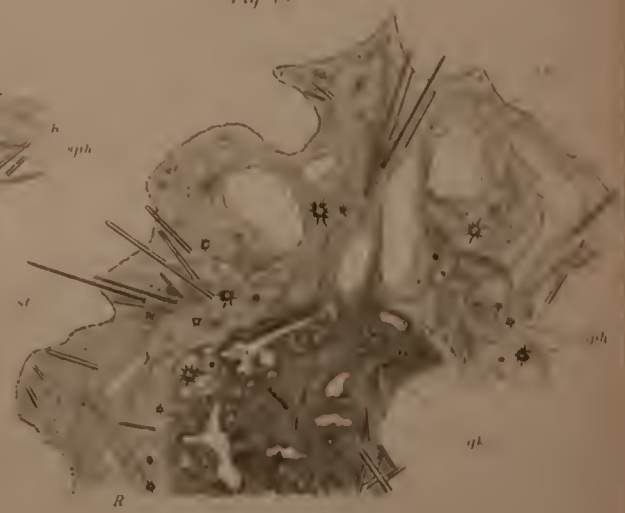


Fig. 13



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: 70

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

Artikel/Article: Die Knospenentwicklung derTethya und ihr Vergleich mit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme. 263-288