

Od autora

EXTRAIT DU BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES. SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES
MARS - AVRIL 1915

BEOBACHTUNGEN ÜBER DIE ENTWICKLUNG
DER GEMMULAE DER SPONGILLIDEN UND
DES SCHWAMMES AUS DEN GEMMULIS

VON

A. WIERZEJSKI



S. 1219



S. - 14.714

CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1915

rcin.org.pl

APL. 20
10227
5.49

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR
S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE:

Vacat.

VICE-PROTECTEUR:

Vacat.

PRÉSIDENT: S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL: M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE:

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes:

- a) Classe de Philologie,
- b) Classe d'Histoire et de Philosophie,
- c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

Depuis 1885, l'Académie publie le «Bulletin International» qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.

Publié par l'Académie
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński**,
Secrétaire de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

18 sierpnia 1915.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1915. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządkiem Józefa Filipowskiego.

EXTRAIT DU BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES. SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES
MARS—AVRIL 1915

BEOBACHTUNGEN ÜBER DIE ENTWICKLUNG
DER GEMMULAE DER SPONGILLIDEN UND
DES SCHWAMMES AUS DEN GEMMULIS

VON

A. WIERZEJSKI



S. - 14. 714.

CRACOVIE
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ
1915

P. M. Z.

rcin.org.pl



Studia nad rozwojem pąków gąbek słodkowodnych (Spongillidae) i gąbek z pąków. — Beobachtungen über die Entwicklung der Gemmulae der Spongilliden und des Schwammes aus den Gemmulis.

Mémoire

de M. **ANTOINE WIERZEJSKI**, m. t.,
présenté dans la séance du 19 Avril 1915.
(Planche 3).

Mit dem Bau und der Entwicklung der Gemmulae der Spongilliden hat sich seit der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts bis auf die neueste Zeit (1912) eine ganze Reihe von Autoren beschäftigt. Abgesehen von den älteren Angaben Meyen's, Laurent's, Carter's, machte Lieberkühn (1856) recht viele diesbezügliche scharfe Beobachtungen, und in den achtziger Jahren erschienen bereits einige ausführliche Untersuchungen, welche vorzüglich die Entwicklung der Gemmula-Hüllen zum Gegenstand hatten; hierauf folgte die Arbeit von Zykoff (1892) und die von Weltner (1893). Dieser hat sich hauptsächlich mit dem Aufbau des Keimes beschäftigt, über den, nach seiner Äußerung, seit den Untersuchungen Lieberkühn's unsere Kenntnisse nicht erweitert worden seien. Sieben Jahre später erschien eine umfassende Arbeit von Evans (1900) über den Bau und die Entwicklung der Gemmulae der exotischen Art *Ephydatia blenbingia*, Evans, in welcher der Verfasser besonders die erste Anlage der Gemmula berücksichtigt, da diese seiner Ansicht nach von keinem seiner Vorgänger wirklich gesehen und richtig in ihrer Genese beurteilt wurde. Schließlich erschien 1912 eine Arbeit Jaffé's, die zwar hauptsächlich die Entwicklung zweier Arten aus den Gemmulis behandelt, aber auch über den Bau der letzteren einige Aufschlüsse zu geben versucht. Es stellt sich jedoch aus seinen diesbezüglichen

Erörterungen heraus, daß die Frage nach dem Bau des Keimes einer vollständig entwickelten Gemmula noch immer nicht endgültig gelöst ist. Auch dieser Autor hat zu ihrer Lösung keine neuen Tatsachen beigebracht, so daß es noch immer unentschieden geblieben ist, ob die Zellen des Keimes einer vollständig entwickelten Gemmula ein- oder zweikernig sind und ob die von mehreren Autoren beobachteten 2–4-kernigen Zellen durch unvollständige Teilung oder aber durch Verschmelzung aus den einkernigen entstehen. In demselben Jahre (1912) konnte ich in einem Aufsätze über die Abnormitäten bei Spongilliden auf Grund eigener Beobachtungen feststellen, daß der Keim einer vollständig entwickelten Gemmula aus lauter gleichartigen, zweikernigen Archäocyten (Statocyten Minchin's) besteht, deren doppelte Kerne nicht durch Verschmelzung, sondern durch Teilung entstehen. Diese Angabe konnte aber im zit. Aufsätze nicht näher begründet werden.

Noch weniger als über den Bau des Keimes sind wir über die Vorgänge der Entwicklung des Schwammes aus den Gemmulis unterrichtet, zumal in histio- und organogenetischer Beziehung, denn die wenigen Beobachtungen, die darüber vorliegen (Lieberkühn, Zykoff, Jaffè), bedürfen noch in mehrfacher Beziehung einer Ergänzung, öfters auch einer Berichtigung und Bestätigung.

Da ich in diesen beiden Richtungen gelegentlich einzelne Beobachtungen und Untersuchungen angestellt habe, die bisher noch nicht veröffentlicht wurden, so mögen sie an dieser Stelle mitgeteilt werden, zumal einige zur Erweiterung und Bestätigung meiner eigenen Angaben dienen sollen. Die nachfolgende Darstellung zerfällt dementsprechend in zwei Teile: in dem ersten wird über die Fragen aus der Entwicklungsgeschichte der Gemmulae, in dem zweiten über jene aus der Entwicklungsgeschichte des Schwammes aus den Gemmulis gehandelt.

I.

Mit der Entwicklung der Gemmulae habe ich mich bereits in den Jahren 1884 und 1886 befaßt; ich lenkte aber damals mein Hauptaugenmerk auf die Erforschung der konstanten Vorgänge bei der Entwicklung der Gemmulahülle einzelner Arten, deren Struktur bekanntlich der Systematik zur Grundlage dient. Es wurde dabei eine vom Keim aus sich bildende Membran beschrieben, die ich in meiner französischen Arbeit vom J. 1886 als Primitivmem-

bran (*enveloppe primitive*) bezeichne und von der ich bei ihrer kurzen Beschreibung ausdrücklich betone, daß sie nur bei Beginn der Schalenbildung als besondere Membran zu unterscheiden ist, später aber mit der von den Zylinderzellen abgesetzten inneren Kutikula (Sponginnmembran) innig verschmilzt und somit nicht mehr nachweisbar wird. Daher mag es kommen, daß ihre Existenz von späteren Autoren entweder einfach geleugnet (Zykoff 1892) oder in Frage gestellt wurde (Götte 1886, Weltner 1893, Evans 1901, Jaffè 1912).

Weltner gibt (a. a. O., S. 248) nur an, sie bei fünf Arten in den ausgebildeten Gemmulis nicht gefunden zu haben, und Jaffè (S. 9) äußert sich dahin, „daß er auch davon nichts finden konnte“. Nach Angabe einiger Autoren: Laurent, Carter, Priest, Dybowski soll der Keim ebenfalls von einer besonderen Hülle umschlossen sein; inwieweit aber diese Hülle mit meiner Primitivmembran identisch ist, wage ich nicht zu entscheiden, da hier leicht Mißverständnisse obwalten könnten. Daß aber die von mir beschriebene Membran tatsächlich in jüngeren Stadien erzeugt wird, dafür haben mir sehr sorgfältige Nachuntersuchungen bei 7 europäischen Arten¹⁾ die untrüglichen Beweise geliefert. Um also jedem Mißverständnis in der Zukunft vorzubeugen, zu dem meine ganz kurz gefaßte Angabe vom J. 1886 bereits gegeben hat und noch geben könnte, will ich an dieser Stelle die Resultate meiner Nachprüfung ausführlicher darstellen und durch einige Figuren erläutern. Es mag zunächst bemerkt werden, daß die Keimanlage sich zu einer bestimmten Zeit in einen zentralen Teil, den künftigen Keim und eine denselben umgebende Rindenschichte sondert, welche letztere mit dem umgebenden Parenchym durch mehrere Brücken in Verbindung steht. Während der erstere an Umfang zunimmt und die ihn zusammensetzenden Dotterzellen sich immer reichlicher mit Dotter füllen und wachsen, gehen auch in der Rindenschicht Veränderungen vor sich. Sobald nämlich der Keim eine bestimmte Größe erreicht hat und fast aus lauter Dotterzellen besteht, erscheinen in der Hülle hohe Zylinderzellen, zunächst an beschränkten Stellen, umfassen aber nach und nach den ganzen

¹⁾ Die untersuchten Arten sind folgende: *Euspongilla lacustris*, *Ephydatia fluviatilis*, *Spongilla fragilis*, *Sp. carteri*, *Meyenia mülleri*, *Trochospongilla erinaceus*, *Carterius stepanovi*.

Keim. Diese aus Zylinderzellen aufgebaute Hülle liefert bekanntlich alle organischen Bestandteile der Gemmula-Hüllen und befestigt auch die außerhalb jener von besonderen Zellen (Skleroblasten) erzeugten Skeletteile (Amphidiskien, Belagnadeln). Während sich also diese Rindenschichte zu einem einschichtigen Epithel hoher Zylinderzellen umgestaltet, findet an der Oberfläche des Keimes eine Verdichtung statt, die daran äußerlich zu erkennen ist, daß die oberflächlichen Zellen an denjenigen Stellen, wo sie mit dem genannten Zylinderepithel in Berührung kommen, sich nach der Peripherie hin ganz abplatten, so daß sie fast eben werden, während sie nach innen zu einen Buckel bilden oder einen Fortsatz zwischen die Keimzellen entsenden. An Schnitten (vgl. Taf. 3, Fig. 1 *a—c*, *pr.*) sieht man dann eine zusammenhängende Kette derselben, die sich unmittelbar unter den Zylinderzellen hinzieht; sie ist mit ihnen anfänglich nur lose verbunden, so daß sie sich leicht von ihnen trennt¹⁾. Verfolgt man nun diese Zellen in den nächstfolgenden Stadien ganz genau, so bemerkt man, daß sie sich merklich ändern, nämlich bei sukzessiver Abnahme ihres Umfanges zugleich ärmer an Dotterelementen werden (Taf. 3, Fig. 1 *b*, 1 *c*), bis man sie schließlich nur noch an den Kernresten bei starker Vergrößerung unterscheiden kann (Taf. 3, Fig. 1 *c*). Gleichzeitig mit diesem Reduktionsprozeß in den Zellen der Primitivmembran bildet sich eine ganz feine Kutikula, die Anlage der inneren Spongimembran. Der ganze Vorgang besteht somit nach meiner Auffassung darin, daß an der Oberfläche des Keimes eine Verdichtung stattfindet, sobald er die genügende Reife erlangt. Infolgedessen schließen sich die oberflächlichen Zellen fest aneinander und verschmelzen mit ihren Rändern zu einer Zellmembran, und zwar ebenso partieweise, wie sich das Zylinderepithel ausbildet, welches unmittelbar dieser Membran aufruht. Auch die innere Spongimembran wird nicht auf einmal um den ganzen Keim herum ausgeschieden, sondern ebenfalls partieweise, wobei meiner Ansicht nach sowohl das Zylinderepithel als auch die primitive Zellmembran in gleicher Weise sich betätigen, die letztere aber dabei ganz aufgeht. Man würde sie demnach an der inneren Fläche einer etwas dickeren Spongimembran vergebens suchen, und so ist es

¹⁾ Eine solche Reihe ähnlich gestalteter Zellen sieht man an Schnitten durch Embryonen in den letzten Furchungsstadien.

erklärlich, daß sie von Autoren, die nach Verlauf dieser Phase nach ihr forschten, nicht beobachtet werden konnte. Daß sie aber allgemein in der soeben angegebenen Weise gebildet wird und zeitweise als echte Zellmembran existiert, davon haben mir nicht nur Schnitte, sondern auch Zupfpräparate aus entsprechenden Stadien der Entwicklung der Gemmulae untrügliche Beweise geliefert; ich erhielt nämlich stets ziemlich große Stücke zusammenhängender Zellen, also eine typische Zellmembran (Taf. 3, Fig. 2), an der hier und da Zylinderzellen festsitzen. Man bemerkt an der Flachseite der Zellen noch deutliche Kerne und sogar Reste der Dotterkörner. Ob an der Bildung dieser Membran ausschließlich Dotterzellen des Keimes teilnehmen oder auch Trophocyten, was ich noch im J. 1886 vermutete, konnte nicht mit wünschenswerter Sicherheit festgestellt werden. Schließlich will ich noch bemerken, daß diese Membran nicht an jedem Präparate mit gleicher Schärfe zu beobachten ist; im Gegenteil man findet öfters an der Basis der Zylinderzellen bloß einzelne Zellen des Keimes oder sogar keine. In den meisten Fällen ist die Herstellung des Präparates daran schuld, indem einzelne Zellen oder ganze Reihen aus ihrer Lage verschoben und weggespült werden. Übrigens kann auch die Ausbildung der Primitivmembran nur sehr dürftig sein, sie ist nämlich bei einigen Arten z. B. *Meyenia mülleri*, *Sp. carteri*, *Sp. fragilis* gewöhnlich viel deutlicher ausgeprägt als bei den übrigen und scheint auch sonst sich dann präziser und stärker auszubilden, wenn sich die innere Sponginhülle stärker entwickelt, was besonders bei *E. lacustris* der Fall ist, wenn auf ihr keine Belagnadeln befestigt werden.

Die zweite der uns hier beschäftigenden Fragen betrifft die Anzahl der Kerne in der vollständig entwickelten Gemmula; dieses Problem ist, wie bereits eingangs erwähnt wurde, bis jetzt offen geblieben. Denn noch in der allerjüngsten Zeit befaßte sich damit Jaffé (1912) und schließt einen langen Absatz, den er der Diskussion dieser Frage widmet, mit dem Satz (in der Zusammenfassung der Resultate seiner Arbeit) „daß ein Teil der Zellen im Frühjahr, wie auch schon Weltner beobachtet hat, zweikernig wird“ (Vgl. S. 35). Bezüglich der Herkunft der doppelten Kerne begnügt er sich mit der übrigens richtigen Annahme, daß sie allem Anschein nach ihren Ursprung einer unvollständigen Teilung der Zellen verdanken.

A. Wierzejski.

2



Meine in demselben Jahre (1912) kurz gefaßte Äußerung¹⁾ über den normalen Bau eines vollständig entwickelten Gemmula-Keimes ist bereits oben angemerkt worden. Sie widerspricht vollkommen beiden Teilen der Äußerung Jaffé's, denn die doppelten Kerne entstehen nicht im Frühling, sondern im Herbst und nicht in einzelnen Zellen, sondern in allen Zellen des Keimes.

Die nachstehenden diesbezüglichen Erörterungen stützen sich auf Untersuchungen an denselben 7 europäischen Schwamm-Spezies, an denen die Existenz der fraglichen Primitivmembran festgestellt wurde. Bei einigen wurde der ganze Verlauf der Entwicklung der Gemmulae verfolgt, bei anderen bloß diejenigen Stadien näher untersucht, in denen die Teilung der Kerne stattfindet.

Das wichtigste und allgemein gültige Resultat dieser Untersuchungen besteht in der Feststellung der Tatsache: daß die Teilung der Kerne in den Archäocyten des Keimes eine allgemeine und konstante Entwicklungserscheinung ist, die bei der normalen Entwicklung der Gemmulae im Herbst stets wiederkehrt²⁾.

Eine Ausnahme von dieser gesetzmäßigen Entwicklung der Keimzellen habe ich nicht einmal in denjenigen Fällen feststellen können, wo die Entwicklung der Gemmulae in mehrfacher Hinsicht einen anormalen Verlauf zeigte. Namentlich verdient ein Fall besonders hervorgehoben zu werden, wo die Hülle der Gemmulae derart anormal ausgebildet war, daß man die betreffende Form als eine besondere Art hätte ansehen können. Es war eine *Meyenia (Ephydatia) mülleri*, die mit der amerikanischen *Spong. novae terrae* identisch zu sein schien und die ich 1888 beschrieben habe³⁾. Aber auch in diesem Falle habe ich feststellen können, daß alle Keimzellen gegen den Abschluß der Entwicklung der Schale zweikernig wurden.

Als allgemein gültig mag ferner die Tatsache angeführt werden, daß die Teilung der Kerne nie vor dem Erscheinen der inneren Sponginmembran stattfindet, sondern erst während der Bildung der weiteren Hüllenschichten, und zwar bei *E. lacustris*

¹⁾ Im Zool. Anz. Bd. 39.

²⁾ Es wurden diesbezüglich auch im Winter und zeitig im Frühjahr gesammelte Gemmulae untersucht, und es wurde jedesmal festgestellt, daß die Kerne ihrer Archäocyten doppelt sind.

³⁾ Verh. k. k. Zool. Bot. Ges. Wien, Bd. 38.

bei Beginn der Befestigung der Belagnadeln, bei *M. mülleri* nach Befestigung der Amphidiskten an der inneren Sponginmembran und nach Erzeugung einer ziemlich hohen Schicht von Luftbläschen zwischen denselben, bei *Spong. fragilis* und *Trochospongilla erina-ceus* erst bei Beginn der Bildung der Luftkammerschichte, bei *Eph. fluviatilis* bei Abschluß der Schalenbildung, also verhältnismäßig am spätesten. Es scheint somit bei einzelnen Arten irgend ein Zusammenhang zwischen der Bildung der Hülle und derjenigen des Keimes zu bestehen. Die Feststellung der Zeitpunkte, in welchen die Teilung der Kerne im Keime bei einzelnen Arten vor sich geht, hat vor allem einen praktischen Wert, denn es ist ein bedeutendes Zeitersparnis, wenn man sie bereits kennen gelernt hat. Unbedeutende Verschiebungen dieser Phasen kommen manchmal vor, sind aber im allgemeinen ziemlich selten.

Der Vorgang der Kernteilung muß selbstverständlich an Schnitten beobachtet werden, deren Anfertigung¹⁾ um so schwieriger ist, je härter die Schale (Hülle) geworden ist; am leichtesten gelingt sie bei Gemmulae von *E. lacustris*, deren Schale zur Zeit der Kernteilung noch keine Skeletteile enthält.

Um volle Gewißheit zu gewinnen, daß die Kernteilung in den Archäocyten des Keimes nur in den oben angegebenen Phasen vor sich geht, habe ich seine Entwicklung von der ersten Anlage an verfolgen müssen. Nach neueren Angaben (Evans, Müller) besteht die letztere bloß aus einem Komplex von Archäocyten: Amöbocyten und Thesocyten, der sich in eine innere Gemmulakeimmasse und eine Rindenschicht sondert. Es sei aber bei dieser Gelegenheit bemerkt, daß nach meinen Beobachtungen noch andere Zellsorten in jenem Komplex enthalten sind, aus dem sich der Keim und die Rindenschicht sondert. Man kann nämlich zwischen den Amöbocyten und den Thesocyten auch einzelne Epithelzellen, Choanocyten und in der Randzone auch Cystencyten (bei *M. mülleri*) und Freßzellen unterscheiden. Nach vollzogener Sonderung sind freilich jene Zellen nicht mehr zu sehen; ob sie nun auswandern

¹⁾ Zur Färbung der Schnitte eignet sich nach meinen Erfahrungen am besten eine schwache Lösung des Delafield'schen Hämatoxylin, in welcher die Präparate auch länger gelassen werden; falls sie zu stark gefärbt worden sind, kann man durch schwach angesäuerten Alkohol den überflüssigen Farbstoff entfernen. Diese Tinktionsmethode hat vor anderen den Vorteil, daß der Dotter nur sehr schwach gefärbt wird und das Chromatin der Kerne sehr deutlich hervortritt.

oder eingeschmolzen werden, ist schwer durch unmittelbare Beobachtung festzustellen, allem Anscheine nach findet die zweite Alternative statt. Es werden ja auch die Lumina der Kanäle zum Verschwinden gebracht und öfters die in denselben enthaltenen Organismen in die Keimanlage mit hineingezogen, wofür unter anderen der Befund spricht, daß ich einige Male in den Gemmulis von *E. lacustris* und *Sp. fragilis* Acineten fand, sogar 2—3 Stück in einem Schnitt. Im Frühling werden sie mit der ausschlüpfenden Keimmasse wieder aus den Hüllen befreit und beginnen wahrscheinlich ein neues Leben, da einige von ihnen ganz wohl erhalten aussehen.

Bemerkenswert wäre noch die Beobachtung, daß in der Gemmulaanlage vor ihrer Sonderung in Keim und Hülle einige Male Mitosen, und zwar in mehreren Zellen beobachtet wurden. Die Teilprodukte mögen zur Vergrößerung der Keimmasse, namentlich der Dotterzellen beitragen. Nach der erwähnten Sonderung der Anlage besteht der Keim nur aus Dotterzellen und Nährzellen (Trophocyten, Evans), und von diesem Zeitpunkte an habe ich darin keine Teilungsvorgänge beobachten können.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung des Keimes bemerkt man überhaupt keine auffallenden Änderungen in der Struktur der Kerne der Dotterzellen, es nimmt aber die Anzahl der Trophocyten immer mehr ab, bis sie endlich mit der Ausbildung der inneren Sponginmembran ganz verschwinden. Nach Evans wandern sie vor dem Verschuß des künftigen Porus nach außen; diese Angabe konnte ich aber nicht bestätigen, denn man müßte sie an derjenigen Stelle, wo sich der Porus bildet, in größerer Anzahl angesammelt sehen, was nach meinen Beobachtungen nicht der Fall ist. Somit halte ich es für wahrscheinlicher, daß sie an mehreren Punkten der Keimoberfläche auswandern und daß möglicherweise einige von ihnen innerhalb der Keimmasse rückgebildet und resorbiert werden.

Nachdem die letzten Nährzellen verschwunden sind, besteht der Keim aus lauter gleichartigen, mit Dotter stark gefüllten Zellen von beinahe gleicher Größe, deren Grenzen sehr deutlich sind. Ihre Kerne sind groß und durchgehends einfach, bläschenförmig, mit deutlichem Nucleolus und mehr oder weniger deutlich ausgeprägtem Chromatinnetz. Von einer Andeutung zur etwaigen Verschmelzung ist nichts zu sehen, auf einmal treten aber in den oben

bereits angegebenen Zeitpunkten die doppelten Kerne auf. Sie sind bald voneinander mehr oder weniger entfernt, bald bis zur unmittelbaren Berührung genähert oder sogar gleichsam verschmolzen, hantelförmig. Man muß recht viele Präparate durchmustern, bis man untrügliche Beweise für amitotische oder mitotische Teilung findet, was als ein Beweis dafür gelten kann, daß die Teilung sehr schnell vor sich geht. Beim Durchmustern der Schnitte fallen die mitotischen Figuren leichter auf als die amitotischen Teilungsbilder, zumal dieser Teilungsmodus viel schneller vor sich zu gehen scheint als der mitotische.

Über die mitotische Teilung können keine Zweifel obwalten, nachdem ich die bekannten Teilungsbilder an sehr vielen Schnitten und öfters in größerer Anzahl beobachtet habe, so z. B. bei *Eph. fluviatilis* den Spindelapparat und die Äquatorialplatte 18-mal, das Dyasterstadium 6-mal, die Regeneration der Kerne 3 mal an etwa 4 Schnitten, bei *M. mülleri* konnte sogar der ganze Verlauf dieses Teilungsmodus Schritt für Schritt verfolgt werden (Taf. 3, Fig. 3), so daß die Herkunft der doppelten Kerne in beiden Fällen als tatsächlich erwiesen betrachtet werden muß. Doch muß ich dabei betonen, daß die Teilungsfiguren nur ganz ausnahmsweise ganz klar zu sehen sind, da die Archäocyten des Keimes (Statocyten) in dieser Phase sehr stark mit Dotter beladen sind und die Fixierung des Materials nur selten ganz gelingt. Trotzdem erscheinen in manchen Präparaten die Teilungsbilder oft in fast schematischer Ausbildung, in anderen sind sie weniger deutlich, so daß man die betreffenden Figuren eher als Pseudomitosen deuten müßte.

Beide Teilungsweisen können bei einer und derselben Spezies vorkommen, manchmal sogar bei Exemplaren, die gleichzeitig an demselben Fundorte gesammelt wurden und ungefähr dieselbe Größe hatten. So z. B. fand ich bei zwei solchen Exemplaren von *M. mülleri* in einem derselben durchgehends mitotische, in dem andern dagegen nur amitotische Teilung (T. 3, Fig. 4), wobei zu bemerken ist, daß manche Bilder (Fig. 4, letzte Reihe) auf einen Knospungsprozeß hindeuten, der wahrscheinlich zur Erzeugung von mehr als 2 Kernen, etwa 3—4 führen kann; drei habe ich tatsächlich beobachtet. Es scheint dies aber ein seltener Ausnahmefall zu sein. Ebenso selten kommen auch einfache Kerne vor (in einer reifen Gemmula); ich habe an Dutzenden von Präparaten nur einen solchen Fall beobachtet, nämlich bei *Eph. fluviatilis*, die in einer

anormalen Zeitperiode Gemmulae erzeugte. Sonst hat es manchmal nur den Anschein, daß einige Archäocyten einkernig sind, da der andere Kern weggeschnitten sein kann, zumal beide oft sehr weit voneinander entfernt sind (Taf. 3, Fig. 5).

II.

Wie bereits eingangs bemerkt wurde, hat sich in der neuesten Zeit nur ein Autor mit der Entwicklung des Schwammes aus den Gemmulis eingehender befaßt, namentlich Jaffè (1912), der sie bei zwei Arten: *E. lacustris* und *Eph. fluviatilis* verfolgt und zum ersten Mal ein vollständigeres Bild der histiogenetischen Vorgänge zu entwerfen versucht hat. Denn die ältere Arbeit Zykoff's (1892)¹⁾ befaßt sich nur mit der Entwicklung einer einzigen Art: *Eph. mülleri* ganz allgemein, ohne auf die histiologischen Details näher einzugehen. Demnach enthalten die neueren Beobachtungen Jaffè's (nach seiner eigenen Äußerung, S. 1) eine Bestätigung der allgemeinen Resultate Zykoff's, zugleich aber bilden sie eine wesentliche Ergänzung und Erweiterung seiner Beobachtungen. Trotzdem sind noch manche Lücken geblieben und wie weiter unten gezeigt werden soll, beruht die Darstellung dieses Autors in mehrfacher Hinsicht auf unvollständiger Beobachtung.

Es ist nicht meine Absicht, ein vollständiges Bild der Entwicklung aus den Gemmulis zu entwerfen, sondern ich will nur diejenigen Erscheinungen näher besprechen, die mir aus meinen eigenen Erfahrungen genauer bekannt sind, oder mit den neueren Beobachtungen Jaffè's u. a. nicht übereinstimmen.

Vor allem muß hervorgehoben werden, daß man nach den bisherigen Forschungen sogar über den Ausgangspunkt der Entwicklung noch nicht ganz im klaren ist, da die Angaben über die Beschaffenheit des Keimes vor Beginn der Entwicklung verschieden lauten. Jaffè z. B. geht von der Voraussetzung aus, daß der Keim im Laufe des Winters Veränderungen durchmacht, die wesentlich darin bestehen sollen, daß die einkernigen Archäocyten, aus denen er im Herbste zusammengesetzt sein soll, zwei- und mehrkernig werden.

¹⁾ Eine neuere in Aussicht gestellte Arbeit dieses Autors über die Entwicklung von *Eph. mülleri* kenne ich nicht, sie wird auch von Jaffè nicht angeführt.

Nachdem ich im ersten Teile dieser Arbeit den Beweis geliefert zu haben glaube, daß der Keim einer vollständig entwickelten Gemmula bereits im Herbst aus lauter gleichartigen, mit doppelten Kernen versehenen Archäocyten besteht, brauche ich wohl auf die diesbezüglichen, bloß auf Vermutungen beruhenden Erörterungen Jaffè's nicht mehr einzugehen. Nach meinen ausgedehnten Untersuchungen bildet den Ausgangspunkt der Entwicklung bei allen europäischen Arten die Gemmula mit lauter zweikernigen Archäocyten (Statocyten), folglich ist das Erscheinen anders beschaffener Zellen in derselben ohne weiteres als ein Zeichen bereits begonnener Entwicklung anzusehen.

Die nächste, von den genannten Autoren ebenfalls unbeantwortet gebliebene Frage ist: ob die Entwicklung schon innerhalb der Hülle (Gemmula-Schale) oder aber erst nach dem Ausschlüpfen des Keimes ihren Anfang nimmt. Nach Jaffè's nicht ganz klarer Äußerung soll das letztere der Fall sein, dagegen beginnt die Entwicklung nach meinen Untersuchungen (sowohl an Gemmulis, die im Aquarium gezüchtet, als auch an solchen, die im Freien gesammelt und entsprechend konserviert wurden) bereits innerhalb der Schalen, und zwar, was sehr interessant ist, kann die Differenzierung daselbst so weit fortschreiten, daß man Hohlräume, Geißelkammern, Nadeln und mehrere Zellsorten unterscheiden kann. Dieser hohe Grad der Differenzierung wird aber in der Regel erst dann erreicht, wenn ein Teil des Keimes die Hülle bereits verlassen hat; sonst findet man in ihr nur minder auffallende Veränderungen, welche hauptsächlich in einer Teilung der Archäocyten und Differenzierung der Kerne und des Plasmas in den Teilprodukten bestehen. Es mag hier gleich bemerkt werden, daß nach Jaffè wenige Stunden nach dem Ausschlüpfen keine zweikernigen Archäocyten zu finden sind (er hat sie nie gesehen, S. 14); demgegenüber muß ich betonen, daß ich sie nicht nur in der frisch ausgeschlüpften Keimmasse, sondern sogar in ziemlich großen jungen Schwämmchen sehr oft einzeln zerstreut gesehen habe, desgleichen auch im frischen, im Freien aus den Gemmulis entwickelten Gewebe, wo sie öfters eine ungewöhnliche Größe erreichen und stark mit Dotter gefüllt werden ¹⁾.

¹⁾ Solche mit Dotter stark beladene und mit großen, doppelten Kernen versehene Archäocyten habe ich auch in überwinternden Exemplaren von *E. lacustris*

Es wurde oben angegeben, daß bei einem hohen Grad der Differenzierung des Keimes bereits innerhalb der Hüllen Nadeln und Geißelkammern gebildet werden. Die Bildung der ersteren gehört zu ganz gewöhnlichen Erscheinungen, sie wurde deshalb von mehreren Autoren bemerkt, doch scheint Jaffé ihren Angaben keinen Glauben schenken zu wollen, indem er es „aus theoretischen Rücksichten unverständlich findet, wie die Gemmula-Zellen Nadeln produzieren sollten, sobald sie sich im alten Skelette entwickeln“ (S. 26). Indessen sind die Angaben der Autoren ganz richtig, denn man findet schon oft innerhalb der Hüllen recht viele und große Nadeln, und zwar nicht nur in einzelnen, im Aquarium gezüchteten Gemmulis, sondern auch in solchen, die sich im Freien im alten Skelett entwickeln; desgleichen werden sie im frisch entwickelten Gewebe gebildet, trotzdem jenes noch gut erhalten ist.

Betreffend die Erscheinungen der frühzeitigen Differenzierungen innerhalb der Gemmula-Hüllen mag hier des Vergleichs halber bemerkt werden, daß sie auch bei den Larven im mütterlichen Körper vorkommen und ebenfalls öfters einen hohen Grad erreichen.

Nach diesen Vorbemerkungen kehren wir wieder zu den Anfangsstadien der Entwicklung zurück, in denen manche Differenzierungen vor sich gehen, die für das Verständnis der späteren Vorgänge von großer Bedeutung sind. Es sind vor allem Teilungsvorgänge, die wir zunächst ins Auge fassen wollen. Man bemerkt vor allem Zerfallsteilungen der doppelkernigen Archäocyten in einkernige, reichlich¹⁾ mit Dotter gefüllte, die sich dann ihrerseits weiter teilen. Neben denselben verbleibt noch eine beträchtliche Anzahl doppelkerniger, die eine bedeutendere Größe und oft auch andere Gestalt zeigen als während des Ruhezustandes (Taf. 3, Fig. 6).

Unter diesen zwei Hauptarten kommen noch mehrere andere Zellarten vor, namentlich kleinere mit nur spärlichem (bereits verbrauchtem) Dotter, mit kleinen Nukleolen im Kern oder mit nur fein zerteiltem Chromatin, dann noch kleinere ohne Dotter mit hellem Plasma, mit reduzierten Nucleoli oder ohne solche, am meisten auffallend sind jedoch sehr große, mit Dotter stark beladene Zellen

gesehen, außerdem einige Male in negativen Formen anderer Arten. Über ihre Herkunft und Rolle konnte nichts Sicheres ermittelt werden.

¹⁾ Nach Jaffé sollen die Keimzellen dicht vor dem Ausschlüpfen einen Teil des in ihnen enthaltenen Dotters abstoßen, was ich jedoch nie sehen konnte

mit 3, 4, seltener mit 5 oder 6 Kernen. Einige Formen dieser Zellen sind in Taf. 3, Fig. 6 vorgeführt. Man bemerkt in vielen zweikernigen Archäocyten mitotische Figuren, bald nur eine Kernspindel, während der andere Kern erst im Vorbereitungsstadium sich befindet, bald zwei. Die Achsen der letzteren sind bald parallel, bald divergierend gestellt; es kommen bei diesen Teilungen so viele Modifikationen vor, daß man ganze Tafeln aus ihnen zusammenstellen könnte. Daß die Teilungen sehr lebhaft vor sich gehen, beweist der Befund, daß man 10 und mehr Kernteilungsfiguren an einem Schnitte beobachten kann¹⁾. In den dreikernigen, großen Zellen wurde nur einmal die gleichzeitige Teilung aller drei Kerne beobachtet, an den vierkernigen kein einziges Mal, desgleichen bei fünfkernigen, die nur äußerst selten zur Beobachtung kommen. Man kann oft Kerne mit Vakuolen verwechseln, die eine stark tingierbare Substanz enthalten. In den betreffenden Figuren ist der reichliche Dotter nicht eingezeichnet, um die Kerne deutlicher hervortreten zu lassen.

Diese mannigfaltigen Zellarten kommen schon am 3. oder 4. Tage nach Beginn der Entwicklung, und zwar vor dem Ausschlüpfen des Keimes vor.

Die wichtigste Frage, die sich bei Betrachtung der Zellen mit vielen Kernen aufdrängt, ist: Woher stammen diese Kerne? Man denkt zunächst an eine multiple Kernteilung, zumal je zwei und drei Kerne in gleichzeitiger, mitotischer Teilung beobachtet wurden, die zur Erzeugung von je 4 resp. 6 Kernen in einer Zelle führen könnte. Jedoch fand ich für diese Annahme keine genügende Stütze in meinen Präparaten, trotzdem ich Dutzende davon sehr sorgfältig daraufhin durchmustert hatte. Im Gegenteil sprechen gegen die multiple Kernteilung sowohl in diesem Entwicklungsstadium als auch in späteren mehrere Erwägungen und Befunde, in erster Linie dieser, daß die Kerne der mehrkernigen Zellen immer sehr groß sind, wenigstens so groß, wie in den noch ungeteilten zweikernigen Archäocyten, und dabei auch die betreffenden Zellen selbst die letzteren an Größe übertreffen und sehr stark mit Dotter beladen sind (Taf. 3, Fig. 6). Man müßte ferner, falls eine multiple Kernteilung wirklich vorkäme, in den vielen

¹⁾ Neben der mitotischen kann wohl auch die amitotische Zellteilung stattfinden.

Zellen, die ich beobachtete, doch einmal solche mit mehreren kleinen Kernen treffen; indessen fand ich höchstens 5 und einen undeutlichen¹⁾ sechsten Kern, nie mehr, und dazu alle von bedeutender Größe. Es läßt sich somit aus meinen Beobachtungen nur dieser Schluß ziehen, daß die großen drei- bis fünfkernigen, mit Dotter stark beladenen Zellen aus zeitweise verschmolzenen Archäocyten entstehen und wieder zerfallen können, oder aber durch Teilung ihrer Kerne mehrere kleine, gesonderte Zellen liefern, jedoch in keinem Falle Syncytien.

Jaffè hat nur dreikernige Zellen tatsächlich beobachtet und die Anwesenheit eines vierten Kernes bloß vermutet, trotzdem hat er aus diesem Befunde den Schluß gezogen, daß eine multiple, und zwar amitotische Kernteilung in den Archäocyten stattfindet. Für meine Auffassung spricht auch der Umstand, daß bereits in den ersten Tagen seit Beginn der Entwicklung aus den Gemmulis eine sehr rege Zerfallsteilung vor sich geht, wie dies zahlreiche Mitosen und einzelne kleine Zellen beweisen, die man noch vor dem Ausschlüpfen im Keime findet.

Betreffend den Vorgang des Ausschlüpfens selbst finden wir bei Jaffè bloß die Vermutung, daß es ziemlich schnell von staten geht und daß dabei vielleicht Mechanotropismen im Spiele sind. Nach Lieberkühn's Beobachtungen kriecht eine Zelle nach der anderen aus dem Porus aus; demnach wäre das Ausschlüpfen aktiv, was ich auch bestätigen kann. Das in Textfigur 1 vorgeführte Bild ist nach einem Schnitt durch den Porus einer Gemmula entworfen worden, welche nur 3 Tage im Aquarium gezüchtet wurde und deren Inhalt soeben auszuschlüpfen begonnen hat. Man sieht, daß zunächst die hellen, bereits differenzierten Zellen dem Porus zustreben; hinter ihnen liegen die mit Dotter beladenen ein- und zweikernigen Archäocyten. Der Porus erscheint dabei keineswegs gewaltsam zerrissen, sondern nur geöffnet durch Auflösung der ihn verschließenden, feinen Membran. Ähnliche Bilder wurden auch bei anders beschaffenen Pori gesehen, namentlich bei *S. fragilis*, wo sich über dem Porus eine Luftröhre befindet, die am Ende verschlossen ist. Auch in diesem Falle bemerkt man keine Zerstörung jener Röhre, sondern nur die Auflösung der an ihrem Boden und

¹⁾ Der sechste, in Fig. 6 eingezeichnete Kern konnte nicht mit aller Sicherheit unterschieden werden.

Ende befindlichen Membran. Durch diesen engen Weg kriecht der Keim nach und nach, sogar mitsamt den oft innerhalb der Hüllen gebildeten Nadeln aus, wie ich das öfters an meinen Präparaten festgestellt habe. Der Befund, daß beim Ausschlüpfen des Keimes in der Regel die kleineren Zellen vorangehen, dürfte nicht als eine zufällige, vielmehr als eine zweckmäßige Erscheinung aufgefaßt werden, da diese Zellen die wichtige Aufgabe zu erfüllen haben, den jungen Schwamm auf der Unterlage zu befestigen und den

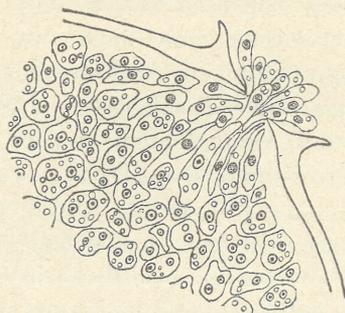


Fig. 1. Schnitt durch den Porus einer Gemmula, deren Keim oben auszuschlüpfen beginnt; die bereits differenzierten Zellen sammeln sich nahe dem Porus und schlüpfen zuerst aus.

nachrückenden Archäocyten zum Schutze zu dienen. Die letztere Aufgabe erfüllen sie auch dann, wenn sich die Gemmulae im alten Skelett entwickeln.

Um ein kleines Schwämmchen, sei es aus einer einzigen oder aus mehreren Gemmulen zu erzeugen, muß nicht die ganze Keimmasse auf einmal ausschlüpfen, denn ich habe öfters beobachtet, daß außerhalb der Gemmula-Schale bereits ein kleines Schwämmchen entwickelt war, während sich innerhalb derselben noch ein bedeutender Teil jener befand. Auch bei der Entwicklung im Freien schlüpft nicht die ganze Keimmasse auf einmal aus, wie man aus einer diesbezüglichen Notiz Jaffé's folgern könnte, nach der man schon $1\frac{1}{2}$ Stunden nach den ersten Anzeichen des Ausschlüpfens nur leere Schalen findet.

Das Wachstum und die Differenzierungsvorgänge gehen auffallend schnell vor sich, denn man erhält bei der Zucht in Aquarien bereits in 6—8 Tagen fast vollkommen entwickelte Schwämmchen mit Skelett, Subdermalhöhlen, Kanälen, Poren und Osculum, wel-

che Erscheinungen leicht erklärlich sind, wenn man festgestellt hat, daß die Differenzierung bereits innerhalb der Hüllen einen hohen Grad erreichen kann.

Über die einzelnen Vorgänge bei der Histo- und Organogenese finden wir bei Jaffè (1912) einen mehr oder weniger ausführlichen Bericht, er behandelt nämlich in besonderen Kapiteln: die Bildung des Plattenepithels, der Oberhaut und des Osculum, der Kanäle, Geißelkammern, des Skelettes u. s. w. Wir wollen uns bei einigen seiner Angaben länger aufhalten.

Das Plattenepithel bildet sich nach der Darstellung dieses Autors direkt aus gewöhnlichen Archäocyten, „sobald sie durch ihre Lage die Funktion eines Pinakocyten zu übernehmen haben“; ihre Metamorphose soll hauptsächlich in der Umwandlung des Kernes, in der Entleerung des Dotters nach außen und in der schließlichen Abplattung bestehen. Allerdings stammt das Plattenepithel von Archäocyten her, aus denen sich bekanntlich in letzter Instanz alle Zellarten herausdifferenzieren, jedoch erscheint die von Jaffè dargestellte Umformungsweise besonders in dieser Hinsicht nicht einwandfrei, daß er die Entleerung des Dotters annimmt, die meiner Erfahrung nach sich nie nachweisen läßt; ganz im Gegenteil findet man bei entsprechender Tinktion kleine Dotterkörnchen in echten Pinakocyten. Es dürfte ferner eine direkte Umwandlung der Archäocyten in letztere vielleicht nur auf die seltensten Fälle beschränkt sein, da, wie wir schon wissen, bereits in den Hüllen lebhaft differenzierungsvorgänge stattfinden, die zur Erzeugung von recht vielen, dotterarmen Zellen führen, deren Kerne bereits die Struktur derjenigen der späteren Plattenepithelzellen zeigen. Nach dem Ausschlüpfen des Keimes übernehmen sie tatsächlich die Rolle der Pinakocyten.

Es ist mir ferner eine ähnliche Angabe Jaffè's über die Entleerung des Dotters ganz unverständlich, die bei der Bildung der Kanäle stattfinden soll. Hier sollen namentlich 4 bis 5 Zellen zusammenkriechen und „ihre Dotterkörnchen in konzentrischer Richtung ausstoßen, so daß man bei der halbkreisförmigen Anordnung der Zellen im Mittelpunkte dieses Halbkreises einen großen Haufen von Dotterkörnchen sah“ (S. 30, 31). Was mit dem ausgestoßenen Dotter geschieht, darüber gibt uns der Verfasser keine Auskunft. Jedenfalls wäre es eine Verschwendung dieses kostbaren Materiales, wenn dieses bei den Umformungen der Zellen tatsächlich ausge-

stoßen würde; ich konnte für diese Verschwendung keine beweisenden Bilder finden. Merkwürdig ist noch eine andere Beobachtung dieses Autors, nach der die von den Plattenzellen bei ihrer Metamorphose aus Archäocyten ausgestoßenen Dotterkörner von den stark vergrößerten Mutterzellen der Geißelkammern aufgenommen werden sollen, aber auch für diesen Vorgang fand ich in meinen Präparaten keine Bestätigung.

Die Bildung der Kanäle findet man bei Jaffè ziemlich ausführlich dargestellt. Abgesehen aber davon, daß ihre Erklärung die bereits oben erwähnte sonderbare Angabe über die Entleerung von Dotterkörnchen enthält, schließt sie mit der ganz unrichtigen Äußerung: daß die Geißelkammerbildung erst nach der Kanalbildung zustande kommt (S. 31). Dagegen ist zu bemerken, daß die ersten Anlagen der Kammern bei der Entwicklung aus den Gemmulis bereits innerhalb der Hüllen erscheinen, wo noch keine Kanäle vorhanden sind, desgleichen bei der Larve im mütterlichen Körper ebenfalls unabhängig von der Ausbildung der Kanäle.

Betreffend die Bildung des Osculums hat Zykoſſ (1892) eine ganz unzulässige Auffassung geäußert, auf die wir nicht näher einzugehen brauchen, nachdem sie bereits Jaffè als solche mit Recht zurückgewiesen hat (S. 28). Er selbst bringt die Bildung des Osculums mit derjenigen der Oberhaut in Verbindung, und zwar gibt er an, daß sie mit den Zellzügen, welche jene stützen, im innigen Zusammenhang steht; wie dieser Zusammenhang beschaffen ist, kann man aus der Darstellung nur schwer erraten; wir entnehmen ihr nämlich nur so viel, daß einer der Kanäle Fortsätze plötzlich zu entsenden beginnt, „welche die Oberhaut erreichen, sich hier nach zwei Seiten spalten und so eine Verlängerung des Kanals bis an die Oberhaut bilden“, und daß die Bildung des Osculums auch in dieser Weise vor sich geht. Der Verfasser gesteht, die Bildung des Kloakenrohres (Schornsteines) nicht untersucht zu haben, weshalb er auch seine Angaben nur als wahrscheinlich betrachtet. Da ich gerade die Anlage des Oskularrohres bei mehreren Schwämmchen, die im Aquarium gezüchtet wurden, näher untersucht habe, so will ich das Wichtigste darüber nachstehend berichten.

Vor allem muß ich nach eigenen Beobachtungen an 20 gezüchteten Schwämmchen (der Arten *E. lacustris* und *Eph. fluviatilis*) mit Nachdruck hervorheben, daß die Bildung des Osculums erst dann beginnt, wenn bereits recht viele Geißelkammern, Kanäle, Po-

ren und ein Subdermalraum vorhanden sind, nicht aber vor der Bildung der Geißelkammern, wie dies Zykoff (1892, S. 714) angibt.

Die erste Andeutung eines Osculums findet man bereits bei Schwämmchen von zirka 0·8—1·5 mm Durchmesser. Man bemerkt nämlich an solchen Exemplaren bei schwacher Vergrößerung und in durchfallendem Lichte viele helle, rundliche Stellen im Parenchym, die besonders deutlich bei *E. lacustris* hervortreten. Es sind

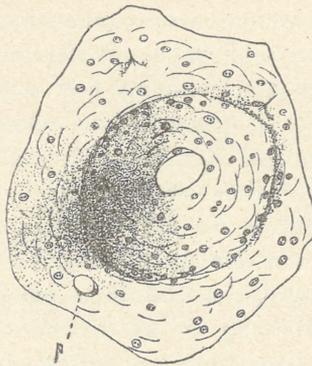


Fig. 2. Erste Anlage eines Osculums bei einem aus der Gemmula von *Eph. fluviatilis* gezüchteten Schwämmchen am achten Tage der Entwicklung, *p* Hautporus.

dies die durchscheinenden Lumina der fast senkrechten, bis an den Boden reichenden Kanäle resp. Lakunen, über deren Öffnungen ein einschichtiges Plattenepithel ausgespannt ist. Prüft man diese hellen Stellen genauer bei stärkerer Vergrößerung, so findet man über einem der größeren Kanäle das Epithel kuppelartig vorgewölbt und im Zentrum der Kuppel eine mit dem gewöhnlichen Hautporus identische, d. i. intrazelluläre Öffnung¹⁾. In Textfigur 2 ist dieses Anfangsstadium des Osculums vorgeführt; die Kuppel ist noch einschichtig, sehr zart, die Zellgrenzen verwischt, an der Basis verlaufen ringartig stark in die Länge gezogene Epithelzellen. Im nächstfolgenden Stadium erhebt sich an dem Porus ein ebenfalls einschichtiges Röhrchen, dessen Öffnung von je 3 oder mehreren Zellen umgeben ist und auch geschlossen sein kann. Bei der wei-

¹⁾ Nach Müller (1911) soll bei den Regeneraten die Oberhaut zerreißen und zu einem Oskularrohr auswachsen.

teren Entwicklung wächst dieses Röhrechen rasch in die Länge und gewinnt bei verschiedenen Exemplaren eine verschiedene Gestalt; es bleibt nämlich entweder zylindrisch, oder gestaltet sich keulenförmig, spitz- oder stumpfkegelförmig, sogar sackförmig u. dgl. An Schnitten überzeugt man sich, daß die Wände der längeren Oskularröhrechen aus zwei Epithelschichten bestehen, zwischen denen einzelne Wanderzellen liegen. Außerdem bemerkt man öfters an den Wänden junger Oskularröhrechen einzelne Skelettnadeln, die gleichsam angeklebt, über ihre Öffnung hinausreichen. Bei *E. lacustris* liegen in der äußeren Epithelschichte zahlreiche Parenchymnadeln, gelegentlich auch einzelne Skelettnadeln.

Die beiden Epithelschichten des Oskularröhrechens treten am deutlichsten nach Behandlung mit Silbernitrat hervor, wobei auch die Zellen der Zwischenschichte schärfer markiert werden.

Anknüpfend an die obigen Angaben, mag noch erwähnt werden, daß bei jungen, im Freien gesammelten Exemplaren von *E. lacustris* und *Eph. fluviatilis* zwischen den beiden Epithelschichten des Oskularrohres auch zahlreiche Freßzellen gefunden wurden, dieses hat somit eine mit der Haut ganz analoge Struktur.

Die Bildung des Osculums ist nicht an bestimmte Stellen der Schwammoberfläche gebunden, es entsteht vielmehr an beliebigen Stellen, manchmal an horizontal verlaufenden Kanälen, die oft zwei Nachbarindividuen miteinander verbinden. Die Anzahl der Oskularröhrechen entspricht nicht derjenigen der Gemmulae, aus denen sich der Schwamm entwickelt, denn man findet öfters 2—3 Oscula bei Schwämmchen, die sich aus einer einzigen Gemmula entwickelt haben, hingegen nur ein einziges bei solchen, die aus 4—5 Gemmulis entstanden sind.

Es drängt sich zunächst die Frage auf, ob die zahlreichen Oscula im ersten Falle eine normale oder eine pathologische Erscheinung sind? Eine positive Antwort kann nach meinen Präparaten nicht gegeben werden, da ebensoviele Gründe für als gegen die letztere sprechen. Die weitere Frage, ob einige von den gebildeten Osculis bei der fortschreitenden Entwicklung nicht rückgebildet werden, kann mit Rücksicht auf die analogen Erscheinungen bei erwachsenen, wo einmal gebildete Oscula verschwinden und an anderen Stellen zum Vorschein kommen können, bejahend beantwortet werden.

Frisch gebildete Oskularröhrechen zeigen das Vermögen, auf

äußere Reize zu reagieren, wovon ich mich einigemal an lebenden Exemplaren überzeugen konnte, deren Röhren bei Berührung mit einer Nadel eine leichte Schwenkung machten und sich langsam oder plötzlich kontrahierten.

Gelegentlich mag noch die Beobachtung hinzugefügt werden, daß bei Schwämmchen, die sich unter ungünstigen Lebensbedingungen entwickeln (in Aquarien), sowohl das Parenchym als insbesondere die Oskularröhren sich auffallend anormal entwickeln.

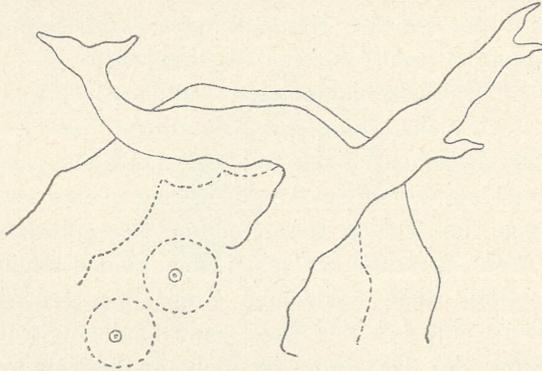


Fig. 3. Ein anormal ausgebildetes Oskularrohr bei einem aus der Gemmula von *E. lacustris* gezüchteten Schwämmchen.

Im ersteren tritt eine Reduktion des Parenchyms auf bei einer ungewöhnlich starken Zunahme der Geißelkammern, die letzteren bilden sich in größerer Anzahl und gewinnen neben einer ungewöhnlichen Länge oft bizarre Gestalten. Manche werden schon an der Basis sackförmig erweitert und deformiert, andere erscheinen wellig gebogen, wieder andere dichotomisch gespalten und mit sekundären, in ähnlicher Weise gebildeten, kleinen Osculis an der Spitze versehen (vgl. Textfigur 3), wieder andere besitzen solche Nebenröhren wo immer auf dem erweiterten Hauptrohr.

Bei derart anormal sich entwickelnden Schwämmchen sind auch andere interessante Erscheinungen zu verzeichnen, unter anderen ausgiebige Kriechbewegungen der ganzen Masse, so daß der ursprüngliche Anheftungsort verlassen werden kann, ferner eine Reduktion des Parenchyms, deren Folge das igelartige Hervortreten der Skelettbündel ist, an dem man diese pathologische Erscheinung sofort in Aquarien erkennt.

Wir kommen nun zu einer sehr wichtigen und vielumstrittenen Frage nach der Genese der Geißelkammern. Bei der Metamorphose der Larve scheint dieselbe bereits durch die sorgfältigen Untersuchungen von Maas, Delage und Evans endgültig gelöst zu sein. Nach ihren übereinstimmenden Darstellungen soll bekanntlich das Geißelepithel der Larve während der Metamorphose zur Bildung der Choanocyten verwendet werden. Es gehen zwar die Ansichten dieser Forscher über die Rolle, die dabei die Amöbocyten spielen, auseinander, dies ist aber nebensächlich; die wichtige Tatsache steht fest: daß das Ektoderm der Larve sich zum Entoderm des ausgebildeten Tieres umgestaltet, und zwar sowohl bei Süßwasser- als auch bei marinen Schwämmen. Bei den ersteren findet jedoch eine Ausnahme statt, indem viele Larven bereits während ihres Aufenthaltes im mütterlichen Körper Geißelkammern entwickeln und da dieselben auch ausschwärmen, so dürfte ihr Geißelepithel, welches als Bewegungsorgan dienen soll, nicht zur Bildung von Geißelkammern verwendet werden. Sie sollen also nach Evans (1899) aus einzelnen Archäocyten, seinen „*vesicular cells*“ gebildet werden. In diesen zerfällt nämlich der Nukleolus und das ganze Chromatin in lauter kleine Körnchen, welche sich nach Auflösung des Kernbläschens im Plasma zerstreuen und nach und nach zu Kernen der künftigen Choanocyten umbilden; sie rücken sodann an die Oberfläche der Zelle, es tritt zugleich eine Plasmatrengung ein, so daß jeder Kern eine kleine Partie desselben erhält, und auf diese Weise entstehen kleine, selbständige Zellen, welche nur Kragen und Geißeln auszubilden brauchen, um sich in echte Choanocyten zu verwandeln und vollkommene Kammern zu bilden.

Über die Bildung der Geißelkammern bei den aus den Gemulis sich entwickelnden Schwämmen liegen zurzeit nur einige neuere Angaben von Zykoff (1892), Müller (1911) und Jaffé (1912) vor. Der erstgenannte behauptet, mit besonderer Aufmerksamkeit die Bildung der Geißelkammern verfolgt zu haben, und hat folgende Beobachtungen gemacht: „Einige Parenchymzellen fangen an sich zu teilen, wobei aus jeder Zelle sich ein kompakter Haufen kleiner Zellen bildet; in diesem Haufen erscheint eine Höhlung, welche größer wird und die Zellen zwingt, sich in einer Schicht anzuordnen, und da solche Haufen gewöhnlich in der Nähe der Kanäle liegen, so ist es nicht im mindesten unwahrscheinlich, daß

die Höhlung des Kanals mit der wachsenden Höhlung des Zellenhaufens durch das Durchreißen des Kanals und den Durchbruch der Höhlung in Verbindung treten wird“ (S. 715). Wir haben die Darstellung des ganzen Vorganges wörtlich wiedergegeben, um zu zeigen, daß Zykoff denselben doch nicht sorgsam genug beobachtet hat, da er nicht einmal angibt, ob jede beliebige oder nur gewisse Zellen zur Bildung der Geißelkammer verwendet werden, ferner ob die Teilung auf mitotischem oder auf amitotischem Wege vor sich geht, seine Erklärung aber, daß die Höhlung die Zellen zwingt, sich in einer Schicht anzuordnen, ist wohl nur ein lapsus calami, da doch einer Höhlung als solcher unmöglich eine richtende Kraft zugeschrieben werden kann. Die Vermutung über die Art und Weise, wie die Verbindung der Höhlung der Geißelkammer mit dem Kanal zustande kommt, ist wohl auch nicht haltbar.

Nach Müller's Auffassung¹⁾ bilden sich die Geißelkammern bei der Regeneration aus vielkernigen Zellen, die ihrerseits aus je einem Archäocyten vermutlich durch multiple Teilung seines Kernes hervorgegangen sind. Jaffè beschreibt den Vorgang der Geißelkammerbildung ausführlicher, seine Darstellung stützt sich aber auch bloß auf die Annahme einer multiplen Kernteilung, deren Verlauf er nicht beobachten konnte. Er sah nämlich große Zellen mit zwei oder drei Kernen und folgerte aus diesem Befunde, daß eine multiple Kernteilung, wahrscheinlich in amitotischer Weise stattfindet. Der weitere Verlauf der Kammerbildung wird in einer mit Evans übereinstimmenden Art dargestellt, weshalb es überflüssig wäre, auf die Einzelheiten näher einzugehen.

Nachdem also mehrere Autoren zu der Überzeugung gelangt sind, daß die Geißelkammern bei der Larvenmetamorphose und bei der Entwicklung aus den Gemmulis sich aus einzelnen Archäocyten entwickeln, dürfte ihre Auffassung zum wenigsten als sehr wahrscheinlich gelten, zumal mehrere Befunde dafür sprechen. Vor allem die Teilung der Kerne ohne gleichzeitige Plasmateilung, die so oft in den Anfangsstadien der Entwicklung des Schwammes aus den Gemmulis vorkommt und, wie bereits oben näher erörtert wurde, sowohl in mitotischer als auch in amitotischer Weise vor sich geht (Taf. 3, Fig. 6). Wir haben aber zugleich die Gründe angeführt,

¹⁾ Vergl. Arch. f. Entwcklmehc. XXXII. Bd. 1911 u. Inaugural-Dissert.

die uns veranlassen, diese Teilungen nicht als multiple, zur Bildung von Syncytien führende, sondern als gewöhnliche Zerfallsteilungen ansehen zu müssen, wobei besonders der Umstand hervorgehoben wurde, daß man bei der Häufigkeit solcher gleichzeitigen Kernteilungen keine größeren Zellen mit mehreren kleinen Kernen (vielkernige Zellen der Autoren), sondern viele kleine, einzelne Zellen findet.

Eine weitere Stütze der obigen Auffassung der Autoren bildet die Beobachtung, daß man öfters in den Archäocyten des Keimes und des frisch gebildeten Parenchyms anstatt des für sie charakteristischen bläschenförmigen Kernes mit großem Nukleolus lauter feine, rundliche Chromatinkörnchen findet. Solche Bilder haben Evans wahrscheinlich zum Ausgangspunkt seiner Darstellung der Kammerbildung gedient, indessen habe ich mich sehr oft überzeugen können, daß der körnige Zerfall des Nukleolus nur ein Vorbereitungsstadium zur mitotischen Kernteilung bedeutet. In Taf. 3, Fig. 6 sieht man in einer zweikernigen Zelle (in der obersten Reihe) den einen Kern noch im Anfangsstadium, den anderen dagegen im Spindelstadium. Ähnliche Bilder kommen auch sonst im Parenchym der Schwämme zu jeder Zeit vor und haben stets dieselbe Bedeutung, d. i. stellen Vorbereitungsstadien zur Mitose vor. Bei der Ableitung der Geißelkammern von einem einzigen Archäocyten spielen die Hauptrolle gewisse tingierbare Einlagerungen im Plasma, die eine mehr oder weniger große Ähnlichkeit mit unausgebildeten Kernen zeigen. Manche erscheinen als stark tingierte Kügelchen, umgeben von einem kleinen, hellen Hof, andere als homogene Kugeln oder Brocken, die sich ebenfalls stark färben, wieder andere als kleine Aggregate von Chromatinbrocken, von denen einige den Choanocytenkernen sehr ähnlich sein können. Man erklärt nun diese Gebilde als Entwicklungsstufen der Choanocytenkerne (Jaffé). Über ihre Natur und Herkunft ist schwer eine begründete Ansicht auszusprechen, es können geformte deutolecithale Elemente oder auch wirkliche Chromatinbrocken sein, die sich tatsächlich zu Kernen entwickeln können. Ich halte es nämlich für wahrscheinlich, daß neben den mitotischen Teilungen, die man so oft und so sicher feststellen kann, auch amitotische vorkommen, vielleicht ein Knospungsprozeß, den man erst ganz speziell untersuchen müßte, um ihn als erwiesen betrachten zu können, da man sonst bloß auf Vermutungen angewiesen wäre.

Für jeden Fall aber ist für mich so viel sicher, daß die Umformung derartiger Einlagerungen zu Kernen nie zur Bildung von Syncytien führt und daß sie keine direkten Abkömmlinge der geteilten Archäocyten-Kerne sein können, weil ich stets in jenen Zellen, in denen sie zahlreich vorkommen, die Kerne intakt und in normaler Größe gefunden habe¹⁾. Es wollte mir überhaupt nie gelingen, solche Stadien zu finden, welche man nach der Darstellung der Autoren als unzweifelhafte Übergangsstadien zur definitiven Entwicklung der Kammern postulieren müßte (d. i. große, dotterarme Archäocyten mit vielen kleinen Kernen und ohne Mutterkern) und ich hätte sie doch ganz bestimmt beobachtet, da ich Dutzende von Präparaten, die nach verschiedenen Methoden hergestellt wurden, sehr genau darnach durchmusterte. Meine Beobachtungen wurden aber nicht nur bei der Erforschung der Entwicklung des Schwammes aus den Gemmulis, sondern auch bei derjenigen der Larven angestellt und führten, wie das weiter unten gezeigt werden soll, zur einheitlichen Auffassung der Kammerbildung.

Bei der Entwicklung aus den Gemmulis beginnt die Bildung der Geißelkammern bereits innerhalb der Hüllen, sobald die histologische Differenzierung der ganzen Keimmasse so weit vorgeschritten ist, daß man neben den einkernigen und doppelkernigen Archäocyten recht viele kleinere, dotterarme oder ganz dotterfreie Zellen findet, welche nach meinen Beobachtungen vorwiegend, wenn nicht ausschließlich, auf mitotischem Wege entstehen. Ihre Kerne entbehren entweder ganz des Nukleolus oder haben einen ganz kleinen, manchmal sogar zwei kleine Nukleolen, ihr Plasma ist gleichmäßig, enthält öfters tingierbare Einlagerungen. Unter diesen Zellelementen befinden sich viele kleinkernige, die in Bezug auf ihre Größe und die Struktur ihrer Kerne denjenigen Zellen sehr ähnlich sind, aus denen ausgebildete Kammern zusammengesetzt sind. Man findet solche Zellen an Schnitten durch Gemmulae, von deren Inhalt nur ein ganz unbedeutender Teil ausgeschlüpft ist, und man bemerkt sie bald einzeln zwischen den Archäocyten, bald an der Peripherie unter der Hülle, bald zu 2, 3, 4 und zu mehreren zu Gruppen vereinigt, die unmittelbar an den Lakunen liegen. Die

¹⁾ Ähnliche Einlagerungen kommen auch in den Archäocyten vegetierender Schwämme vor.

Lakunen sind nämlich schon an diesem Stadium in mehr oder weniger großer Anzahl ausgebildet. In den größeren Gruppen erkennt man sofort die Anlagen der Kammern, zumal einzelne Stufen ihrer Ausbildung manchmal nebeneinander und zugleich neben vollkommen ausgebildeten Kammern liegen. Die Bildung der letzteren geht jedoch innerhalb der Hüllen nur in sehr beschränktem Maße vor sich und ist auch der unmittelbaren Beobachtung weniger zugänglich, weil hier die mit Dotter stark beladenen Archäocyten dicht gedrängt nebeneinander liegen. Viel klarer liegen die Verhältnisse bei jungen Schwämmchen. Nach meinen Erfahrungen eignen sich zu diesbezüglichen Untersuchungen am besten flach ausgebreitete Formen, die man in toto präpariert. Um solche Präparate für Untersuchungen mit stärkeren Linsensystemen zugänglich zu machen, entfernt man vor dem Auflegen des Deckglases die Gemmula-Hülle und wählt das dünnste Gläschen. Gewöhnlich befinden sich bereits in ganz kleinen Schwämmchen vollkommen ausgebildete Kammern im zentralen Teile, aber der periphere enthält da, wo er in die helle Randzone übergeht, sehr viele Anlagen derselben, die man bei seiner vollkommenen Durchsichtigkeit ganz genau beobachten kann. Vor allem fallen hier zahlreiche Mitosen auf, deren man öfters 4—8 im Gesichtsfelde zählt. Die in Teilung begriffenen Zellen enthalten bald mehrere kleine Dotterkörnehen, bald sind sie ganz dotterfrei, oder aber sind es Archäocyten; öfters sind solche Zellen von anderen größeren umgeben. Die Teilung ist stets vollkommen und die Tochterzellen bleiben entweder dicht nebeneinander oder sie rücken weit auseinander. Im ersteren Falle bilden sie die Anlage einer Gruppe, im letzteren können sie zur Verstärkung einer bereits vorhandenen Gruppe dienen oder aber jede für sich die Anlage einer solchen bilden. Bei näherer Untersuchung der erwähnten Randpartie der jungen Schwämmchen findet man eine große Anzahl ganz kleiner, mittelgroßer und kolossaler Gruppen, von denen einige in Taf. 3, Fig. 9 wiedergegeben sind. Betrachtet man zunächst mit größerer Aufmerksamkeit die kleineren, aus 2 bis etwa 8 und 10 Zellen zusammengesetzten, so wird man gewahr, daß die aus gleicher Anzahl von Zellen bestehenden Gruppen untereinander sehr verschieden sind, so z. B. die vier- und fünfzelligen (Fig. 9: 1—8); sie zeigen nämlich nicht nur eine verschiedene Anordnung ihrer Komponenten, sondern auch eine verschiedene Größe und Beschaffenheit derselben, einige erinnern an Furchungsstadien (vgl. Fig.

9: 3, 4, 8). Man merkt ferner an ihrer Größe, daß sie unmöglich aus einem einzigen Archäocyten durch multiple Kernteilung entstanden sein können. Die größeren Gruppen enthalten gewöhnlich eine oder mehrere in Teilung begriffene Zellen, ihre Komponenten sind überhaupt sehr selten von ungefähr gleicher Größe, im Gegenteil, zu mehreren gleich großen gesellt sich öfters eine sehr große und ganz anders beschaffene Zelle, so z. B. in Fig. 9 (10, 12, 23).

Die Gruppen zeigen als Ganzes nicht nur eine große Mannigfaltigkeit bezüglich ihrer Größe, sondern auch hinsichtlich der Gestalt und Anordnung ihrer Komponenten, es sind bald flache Kuchen, bald Zellreihen oder wurstförmige Körper, bald kompakte Haufen von unregelmäßiger Gestalt, oder sphärische Gebilde mit einem Hohlraum im Inneren, oder ringförmig angeordnete Zellen, die entweder einen geschlossenen Ring bilden oder sich hufeisenförmig anordnen.

Hat man Dutzende derartig vielgestaltiger Gruppen durchmustert, so gewinnt man die Überzeugung, daß man aus ihnen ganze Tafeln zusammenstellen könnte, ohne ihre Mannigfaltigkeit erschöpft zu haben. Unsere Fig. 9, Taf. 3 gibt somit in den 27 Skizzen bloß eine ungefähre Vorstellung von dieser Mannigfaltigkeit. In allen, sowohl ganz kleinen als auch ganz großen Gruppen sind die Zellgrenzen gewöhnlich deutlich markiert, so daß sie keineswegs den Eindruck von Syncytien machen können.

Einzelne Gruppen wachsen sowohl durch Teilung ihrer Komponenten als insbesondere durch Aufnahme fremder Zellen von außen, die öfters viel Nährmaterial mitbringen, da es manchmal Archäocyten sind. Sonst können kleinere Nachbargruppen miteinander verschmelzen und ganz kolossale Gruppen bilden, die wieder ihrerseits durch Teilung in kleinere zerfallen können.

Aus obiger Darstellung ist zu entnehmen, daß an der Bildung der Kammern sich mehrere Zellen, und zwar Zellen verschiedener Sorten beteiligen können, ferner daß die Gruppen befähigt sind zu wachsen und sich durch Teilung zu vermehren und daß sie verschiedene Abstufungen der Kammerbildung darstellen.

Es bleibt noch zu erwähnen, daß Jaffè (1912, S. 34) kleine Zellen, „die den Choanocyten in bezug auf Größe und Kernstruktur gleichen“, im Gewebe des Schwammes gefunden hat und sie auf dieselbe Weise entstehen läßt wie die Kragengeißelzellen — es soll aber das ganze Syncytium in seine Bestandteile zerfallen, über deren weitere Schicksale indessen der Verfasser keine Auskunft zu

geben vermag. Ich habe an verschiedenen Stadien kleine Zellen gesehen, deren Kerne den Choanocytenkernen ähnlich sind, konnte jedoch keine Bilder finden, die für ihre Entstehung aus den Archocyten durch multiple Kernteilung beweisend sein könnten.

Über die Entwicklung der Geißelkammern bei Larven, während sie noch im mütterlichen Körper verweilen, liegen bisher nur die oben erwähnten Befunde von Evans vor. Ich habe diesbezüglich recht viele solche Larven von *Eusp. lacustris*, *Spong. fragilis* und *Eph. fluviatilis* in mehreren Entwicklungsphasen auf Schnitten untersucht und vor allem die Überzeugung gewonnen, daß die Bildung der Geißelkammern bei Larven im mütterlichen Körper weder als eine Anomalie noch als eine pathologische Erscheinung zu deuten ist, wie es Delage auffaßt, sondern als ein ganz normaler Vorgang, da ich bei den meisten unter den dutzendweise untersuchten Larven sowohl verschiedene Stadien der Kammerbildung als auch ganz fertige Kammern gefunden habe.

Die ersten Anlagen der Kammern erscheinen kurz nach der Ausbildung der Larvenhöhle, und ihre Zahl nimmt in dem Maße zu, als die Differenzierung der sog. „inneren Masse“ (Evans) fortschreitet und im peripherischen Teile durch mehrfache mitotische Teilungen recht viele kleine Zellen mit hellem, gleichmäßigem Plasma und fein strukturierten Kernen entstehen. Man trifft auch einige derartige Zellen zwischen den Archocyten bald einzeln, bald in einfacher oder doppelter Reihe, bald gruppenweise angehäuft. Manche Gruppen erinnern schon durch ihre sphärische Anordnung an fertige Kammern; die meisten von ihnen findet man in der peripherischen Zone und am Boden der Larvenhöhle. Die ersteren entstehen unter der äußersten Schichte, in der sehr lebhaft, mitotische Teilungen vor sich gehen. Hier befinden sich sehr viele kleine Zellen mit runden Kernen und fein zerteiltem Chromatin gruppenweise angehäuft, so daß es oft den Anschein hat, als wenn jede Gruppe aus einer einzigen Blastomere entstanden wäre, was schon Maas (1890) bei der Larve von *Eph. fluviatilis* aufgefallen ist. Indessen setzt sich jede Gruppe aus einzelnen Zellen zusammen, deren Grenzen sich ganz deutlich unterscheiden lassen. In mehreren, sowohl im peripherischen als auch im inneren Teile der Larve gelegenen Gruppen bemerkt man oft mitotische Teilungen, deren Produkte zur Vergrößerung der betreffenden Gruppe beitragen.

Die Größe und die Art der Zusammensetzung einzelner Gruppen bieten hier ebenso zahlreiche Modifikationen wie bei der Entwicklung aus den Gemmulis (vgl. Taf. 3, Fig. 9). Eine Eigentümlichkeit der Larvenentwicklung besteht nur darin, daß unter den vielgestaltigen Gruppenanlagen auch solche vorkommen, die aus lauter kleinen Komponenten von gleicher Größe bestehen und den fertigen Kammern sehr ähnlich sind. Sie liegen entweder unmittelbar unter dem Geißelepithel oder etwas tiefer, am zahlreichsten im Hinterpol der Larve, ausnahmsweise auch einzeln am Vorderpol zwischen den Wänden der Larvenhöhle. Bei genauer Durchmusterung zahlreicher Schnitte hat sich ergeben, daß diese Kammern direkt aus den Zellen der äußersten Schichte der Larve, dem künftigen Geißelepithel entstehen, dessen definitive Ausbildung dadurch nicht beeinträchtigt wird, da darin noch immer sehr rasche Teilungen vor sich gehen, so daß der Verlust an Zellen schnell ersetzt wird. Die Beteiligung der Epithelzellen an der Kammerbildung liefert den Beweis, daß zwischen jenen und diesen ein Zusammenhang besteht, der aber erst bei der Metamorphose der Larve recht klar zum Vorschein kommt, wo das ganze Geißelepithel zur Bildung der Choanocyten verwendet wird. Ähnliche Vorgänge bei der Larve wären wohl nur als eine vorzeitige Erscheinung, vielleicht überhaupt als eine seltene Ausnahme aufzufassen.

Bei *Esperia* sollen nach Maas die Kammern in ähnlicher Weise entstehen und werden von ihm ebenfalls als vorzeitige Bildungen aufgefaßt.

Bemerkenswert wäre noch der Umstand, daß die zu Kammern sich vereinigenden ektodermalen Zellen entweder spontan ins Innere einwandern oder aber durch amöboide Zellen dahin transportiert werden.

Im Zusammenhange mit der Kammerbildung bei den Larven im mütterlichen Körper steht noch ein sehr interessanter Vorgang, den ich nur bei einigen im Aquarium ausgeschwärmten und unmittelbar darauf konservierten Larven beobachtete. Bekanntlich liegt bei der reifen Spongilliden-Larve unmittelbar unter dem Geißelepithel eine einfache Schicht von ganz hellen Zellen mit fein strukturierten Kernen und pseudopodienähnlichen, oft sternförmig ausstrahlenden Fortsätzen. Sie werden von den Autoren als Epithel- oder Dermalzellen bezeichnet, von Delage als „*cellules ectodermiques*“. Im normalen Zustande enthält ihr Plasma gar keine oder nur ganz

unscheinbare Einschlüsse. Bei einigen Larven aber bieten sie ein ganz eigentümliches Aussehen: einige enthalten nämlich in ihrem Plasma kernartige Gebilde, an anderen hängen solche nur lose oder werden durch kürzere oder längere Fortsätze festgehalten, wieder andere sind mit diesen Gebilden so reich beladen, daß man beinahe die Zelle selbst nicht sieht. Solche Zellen liegen bald einzeln, bald mehrere beisammen, oft durch Plasmabrücken miteinander verbunden, einige stecken mit einem Fortsatze zwischen den Geißelzellen (vgl. Taf. 3, Fig. 8). In den meisten läßt sich der eigene Kern sehr deutlich unterscheiden, in wenigen scheint er aufgelöst zu sein.

Nach näherer Untersuchung hat sich ergeben, daß die ungewöhnlichen Einschlüsse der sog. Dermalzellen Kerne des Geißel-epithels sind, von denen die meisten bereits verschiedene Umformungen erfahren haben, in einigen sind aber ihre charakteristischen Merkmale noch unverseht geblieben. Die im Plasma tiefer liegenden haben ein mehr homogenes, bläschenartiges Aussehen, während die der Oberfläche anhaftenden mit einzelnen Chromatinbrocken oder mit einem einzigen Nukleolus versehen sind.

Wir haben hier offenbar mit einem ähnlichen Vorgang zu tun, wie er nach Delage bei der Metamorphose der Larve vorkommt, nach deren Festsetzen die Geißelzellen in der Regel durch amöboide, ausnahmsweise aber auch durch die ektodermalen Zellen von der Oberfläche weggefressen werden sollen; der Freßprozeß soll gerade bei *E. lacustris* sehr deutlich ausgesprochen vor sich gehen. Seine Darstellung erweckte bei einigen Autoren (Maas, Nöldeke) gewisse Bedenken, besonders mit Rücksicht auf die vermittelnde Rolle, welche die Amöbocyten bei der Bildung der Kammern spielen sollen. Mein Befund scheint wenigstens für die Wahrscheinlichkeit eines derartigen Freßprozesses zu sprechen, zumal ich auch bei der Larve im mütterlichen Körper öfters beobachtete, daß einzelne ektodermale Zellen die Kerne des Geißel-epithels an sich ziehen und inkorporieren. Bei der freischwärmenden Larve dürfte der Freßprozeß entweder als eine vorzeitige oder aber als eine pathologische Erscheinung gedeutet werden, zumal er nur bei wenigen von den vielen untersuchten Larven festgestellt werden konnte und dazu vorwiegend bei solchen, die recht viele Kammeranlagen besaßen. Dieser Befund erscheint noch aus dem Grunde sehr merkwürdig, weil die mit fremden Kernen beladenen Zellen nach dem Festset-

zen der Larve das Plattenepithel und nicht die Geißelkammern zu bilden bestimmt sind. Trotzdem aber weist ein weiterer Befund darauf hin, daß sie doch diese bilden können. Ich bemerkte nämlich an zwei Schnitten kammerartige Gruppen, deren Komponenten sich auffallend von denen anderer Gruppen unterschieden, und ein näherer Vergleich hat gezeigt, daß ihre Kerne genau dieselbe Größe und Struktur besitzen, wie jene in den Phagocyten; die Zellgrenzen waren etwas undeutlich, sonst sah die ganze Gruppe wie eine fertige Kammer aus (T. 3, Fig. 8 *k*). Aus diesem Befunde lassen sich keine weiteren Schlüsse ziehen, als daß zwischen dem Ektoderm (Geißelepithel) der Larve und der Kammerbildung ein Zusammenhang besteht. Sonst dürfte der ganze Vorgang als eine pathologische Erscheinung gedeutet werden.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Entwicklung der Geißelkammern einerseits bei den aus den Gemmulen sich entwickelnden Schwämmchen, andererseits bei den Larven (während sie noch im mütterlichen Körper verweilen) lassen sich mit den bisher vorliegenden Angaben nicht ganz in Einklang bringen. Im ersteren Falle konnten sie die Angaben Zykoff's und Jaffé's, daß die Geißelkammern aus je einer Zelle (Archäocyten) hervorgehen, nicht bestätigen, ebenso wenig die Annahme des letzteren, daß die Choanocyten durch multiple Teilung eines Archäocyten-Kernes entstehen.

Aus diesem Grunde muß ich auch die mit Jaffé übereinstimmende Annahme K. Müller's, daß bei Regeneraten die „*groupes polynuclés*“ ebenfalls durch multiple Kernteilung aus je einem Archäocyten entstehen, für unwahrscheinlich halten, zumal der Verfasser selbst für seine Annahme keine Begründung geben konnte.

Bezüglich der Kammerbildung bei der Larve befinde ich mich vor allem im Gegensatz zu Evans, nach dessen ausführlicher, bereits oben kurz wiedergegebener Darstellung die Kammern aus je einem Archäocyten durch simultane Kernteilung entstehen. Nach meinen Beobachtungen lassen sich für diesen Bildungsmodus keine beweisenden Tatsachen feststellen.

Es erübrigt noch der Vergleich mit den Befunden bei der Metamorphose der Larve. Bei dieser werden die Geißelkammern nach übereinstimmenden Angaben von Delage, Maas und Evans nur aus den Geißelzellen der Larve gebildet, und zwar direkt

(Maas) oder indirekt durch Vermittlung von Amöbocyten (Delage, Evans). Dagegen können nach Nöldeke (1894) die Geißelzellen deshalb keinen Anteil an der Kammerbildung nehmen, weil sie von Amöbocyten wirklich gefressen und verdaut werden. Nun hat sich aus meinen Untersuchungen ergeben, daß das Geißelepithel sogar bei der Larve im mütterlichen Körper zur Erzeugung von Kammern teilweise verwendet wird; umso wahrscheinlicher erscheint somit seine Verwendung zu demselben Zwecke nach dem Festsetzen der Larve. Aus diesem Grunde halte ich die Aussage Nöldekes: „daß der ganze Schwamm auf das larvale Entoderm zurückzuführen ist“ für unhaltbar.

Es wäre überhaupt nach den vorliegenden Angaben unzulässig, die Kammern bei den aus den Larven entstehenden Schwämmen von einem einzigen Keimblatte abzuleiten, denn sie werden bei der Larve im mütterlichen Körper nach Evans ausschließlich aus Archäocyten (Entoderm oder Mesoderm der Autoren), nach meinen Befunden dagegen aus verschiedenen Zellelementen gebildet. Wollte man also nach dem Vorgehen einiger Autoren bei Spongienlarven von bereits differenzierten Keimblättern sprechen, so wäre man zu dem sonderbaren Schluß gedrängt, daß Teile eines und desselben Organs (hier des Ernährungsorgans) einen zum wenigsten doppelten Ursprung haben (aus dem Ektoderm und Entoderm resp. Mesoderm), folglich wären die Nährkammern desselben Organismus untereinander nicht homolog. Diese Erwägungen führen wohl zu der Überzeugung, daß die Annahme gesonderter Keimblätter bei den Larven der Schwämme und ihre Homologisierung mit den Keimblättern höherer Metazoen aufgegeben werden soll, da man sich sonst bei der Ableitung der Organe öfters in Widersprüche verwickeln müßte. Deshalb schließe ich mich gern der Ansicht jener Embryologen an, die nur eine Differenzierung der Zellelemente statt einer solchen der Keimblätter bei Schwämmen annehmen und jene nur als eine Arbeitsteilung auffassen.

Bezüglich der schroffen Gegensätze und Kontroversen in der Erklärung der Kammerbildung, die bis in die allerjüngste Zeit noch nicht ausgeglichen sind, möchte ich zum Schluß betonen, daß sie hauptsächlich daher rühren, daß man den Vorgang dieser Bildung nicht in seiner Kontinuität verfolgen kann, sondern lediglich auf Kombinationen einzelner Phasen angewiesen ist, wodurch dem subjektiven Ermessen ein zu weiter Spielraum eröffnet wird.

Zusammenfassung.

1) Bei der Entwicklung der Gemmulae wird, noch vor der Ausscheidung der sog. inneren Sponginmembran, von den peripheren Zellen des Keimes eine Zellmembran gebildet, die ich bereits im J. 1886 bemerkt und als Primitivmembran beschrieben habe. Eine Nachprüfung lieferte nun den Beweis, daß sie in diesem Stadium tatsächlich erzeugt wird und in späteren, sobald nämlich die Sponginmembran an Dicke zugenommen hat, verschwindet. Die Schrumpfung der sie zusammensetzenden Zellen läßt sich Schritt für Schritt verfolgen.

2) Vor Abschluß der Entwicklung der Gemmulae werden alle Keimzellen (Archäocyten, Statocyten) doppelkernig. Die doppelten Kerne entstehen nicht durch Verschmelzung von je zwei Keimzellen, sondern durch mitotische oder amitotische Teilung der einfachen Kerne, die in einem für einzelne Arten verschiedenen Zeitpunkte stattfindet, jedoch nie vor der Ausscheidung der inneren Sponginmembran.

3) Den Ausgangspunkt der Entwicklung des Schwammes bildet somit immer der Keim mit durchgehends zweikernigen Archäocyten, die oft beobachteten drei- und mehrkernigen sind bereits das Resultat der begonnenen Entwicklung.

Die Differenzierung der Keimmasse findet schon innerhalb der Gemmula-Hülle statt und kann daselbst einen verschiedenen Grad erreichen: man findet dann öfters neben verschieden differenzierten Zellelementen auch Nadeln, Lakunen und Kammeranlagen, ja sogar fertige Kammern.

4) Der Keim wird nicht durch mechanische Faktoren aus seinen Hüllen herausgeschleudert, wie neulich wieder vermutet wird, sondern schlüpft selbständig durch den Porus partieweise aus, wobei die differenzierten Zellen voranrücken.

5) Die Oscula werden bei den aus den Gemmulis entwickelten Schwämmchen erst dann angelegt, wenn bereits recht viele Kammern, Kanäle und Hautporen sich gebildet haben. Ihre erste Anlage erscheint in Gestalt einer kuppelartigen Erhebung des einschichtigen Plattenepithels über einem Auswurfskanal, an deren Gipfel sich ein intrazellulärer Porus befindet. Die Oskularröhre wächst über dem letzteren schornsteinförmig heraus, wird anfangs nur einschichtig; später gewinnt sie gewöhnlich die Struktur der Haut.

6) Für die Annahme einiger Autoren, daß die Geißelkammern aus je einem Archäocyten durch multiple Teilung des Kernes hervorgehen, konnte ich weder bei der Entwicklung aus den Gemmulis noch bei der der Larve im mütterlichen Körper sichere Beweise finden. Dagegen ließ sich in beiden Fällen feststellen, daß die Kammern aus Gruppen von Zellen entstehen, die ihrerseits entweder durch vollständige Teilung einzelner großer Zellen gebildet werden, oder aber aus mehreren kleinen, die sich gruppenweise vereinigen. Die Kammeranlagen vergrößern sich sowohl durch mehrfache Teilungen ihrer Komponenten als auch durch Aufnahme neuer Zellen; einzelne Anlagen können miteinander verschmelzen.

Die zur Kammerbildung verwendeten Zellen entstammen nicht ausschließlich einem Keimblatte, sondern können den beiden (dem Ekto- und Ektoderm der Autoren) angehören.

7) Bei einer freischwärmenden Larve von *Eusp. lacustris* wurde eine Art Phagocytose beobachtet, die darin besteht, daß die unmittelbar unter dem Geißelepithel liegenden Zellen (Dermalelemente) die Kerne des letzteren massenhaft aufnehmen und vielleicht auch verdauen.

Literaturverzeichnis.

- Delage, Y. Sur le développement des Eponges (*Spong. fluviatilis*). Compt. Rend. Acad. Paris, T. 113. 1891.
- Evans, R. A Description of *Ephydatia blembingia*, with an Account of the Formation and Structure of the Gemmulae. Quart. Journ. Mic. Sc., Vol. 42, 1900.
- The Structure and Metamorphosis of the Larva of *Spong. lacustris*. Ebda. 1899.
- Götte, A. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte von *Spong. fluviatilis*. Abb. zur Entwekl. d. Tiere. Heft 3. Hamburg und Leipzig 1886.
- Jaffé, G. Die Entwicklung von *Sp. lacustris* und *Eph. fluviatilis* aus den Gemmulae. Inaug.-Dis. 1912 u. Zool. Anz.
- Maas, O. Über die Entwicklung des Süßwasserschwammes. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1890.
- Die Embryonal-Entwicklung u. Metamorphose der Cornacuspongien. Zool. Jhrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 7, 1893.
- Müller, K. Versuche über die Regenerationsfähigkeit des Süßwasserschwammes. Zool. Anz., Bd. 37, 1911.
- Beobachtungen über Reduktionsvorgänge bei Spongilliden nebst Bemerkungen zu deren äußerer Morphologie u. Biologie. Ebend., Bd. 37, 1911.
- Das Regenerationsvermögen der Süßwasserschwämme. Inaug.-Dis. Marburg 1911.

- Nöldeke, B. Die Metamorphose des Süßwasserschwammes. Zool. Jhrb., Abt. f. Anat. u. Ont., Bd. 8, 1894.
- Weltner, W. Bemerkungen über d. Bau u. d. Entwicklung der Spongill. Biol. Zentrbl., Bd. 13, 1893.
- Spongillidenstudien II. 1893. Arch. f. Naturg. 59.
- Wierzejski, A. O rozwoju pąków gąbek słodkowodnych europejskich. Rozpr. Ak. Um., t. XII, 1884.
- Le développement des gemmules des Eponges d'eau douce d'Europe. Arch. Slav. Biol., T. I. 1886.
- Über Abnormitäten bei Spongilliden. Zool. Anz., Bd. 39. 1912.
- Zykoff, W. Die Entwicklung der Gemmulen bei *Eph. fluviatilis*. Bull. Soc. Imp. Natur. Moscou 1892.
- Entwicklungsgeschichte von *Eph. mülleri*, Lieb. aus den Gemmulae. Biol. Zentrbl., Bd. 12. 1892.

Tafelerklärung¹⁾.

Tafel 3.

Fig. 1. Stücke eines Längsschnittes durch die Randpartie einer in Entwicklung begriffenen Gemmula, um die Bildung der Primitivmembran zu zeigen. 1a—1e ihre drei aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien; *z* Zylinderzellen der Hülle, *pr* Primitivmembran, *dz* Dotterzellen des Keimes. Fig. 1a gezeich. bei Z.D.O₄. 1b u. 1c bei Im. $\frac{1}{12}$ O₄.

Fig. 2. Ein herauspräpariertes Stück der Primitivmembran mitsamt den ihr anhaftenden Zylinderzellen *z* aus einer Gemmula von *E. lacustris*. Vergr. Z.D.O₄.

Fig. 3. Sieben sukzessive Stadien der mitotischen Kernteilung in den Keimzellen einer Gemmula von *E. mülleri* vor Abschluß ihrer Entwicklung. Z. Im. $\frac{1}{12}$ O₄.

Fig. 4. Einige Bilder der amitotischen Kernteilung in den Keimzellen der Gemmulae verschiedener Arten. Die vier Bilder in der letzten Reihe weisen auf einen Knospungsprozeß der Kerne hin. Z. Im. $\frac{1}{12}$ O₄.

Fig. 5. Einige Archäocyten (Statocyten) einer vollständig entwickelten Gemmula, deren Keim aus lauter doppelkernigen Archäocyten besteht, um die verschiedene gegenseitige Lage ihrer Kerne zu zeigen.

Fig. 6. Zwei- bis sechskernige Archäocyten von verschiedener Gestalt und Größe aus einer Gemmula am dritten Tage der Entwicklung zu einem Schwamme. Der Keim befand sich noch innerhalb der Hüllen. In der ersten Reihe sind verschiedene Teilungsfiguren bei den zweikernigen Archäocyten dargestellt, die drei- und vierkernigen zeichnen sich durch ihre verhältnismäßig bedeutende Größe aus, die zwei der letzten Reihe sind schon stark differenziert. Der Dotter ist nur

¹⁾ Wegen der Schwierigkeiten in der Herstellung der Tafeln während der Kriegszeit mußte sowohl die Anzahl der Figuren beschränkt als auch die Ausführung der Zeichnungen möglichst vereinfacht werden.

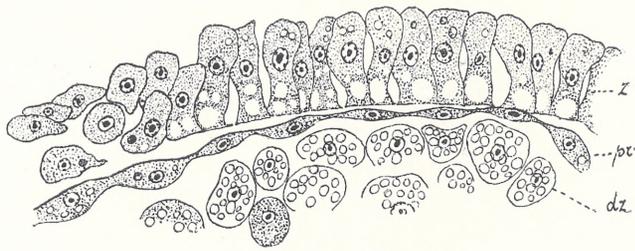


Fig. 1a.

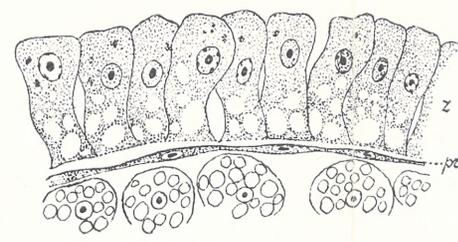


Fig. 1b.

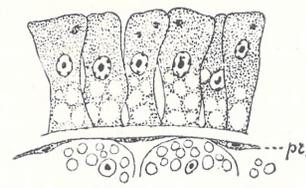


Fig. 1c.

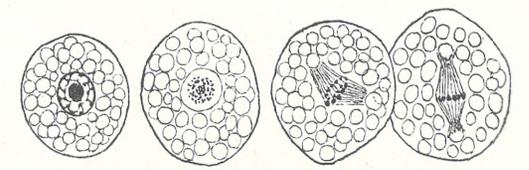


Fig. 3.

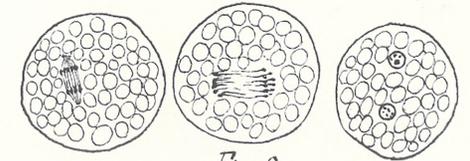


Fig. 4.

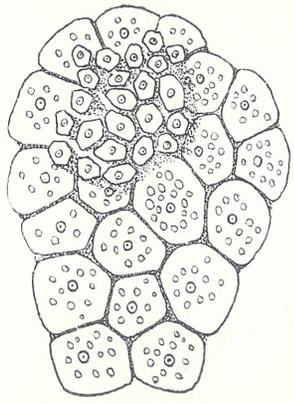


Fig. 2.

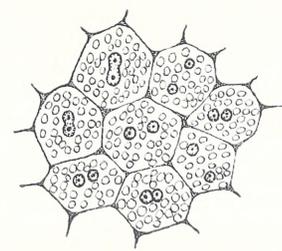


Fig. 5.

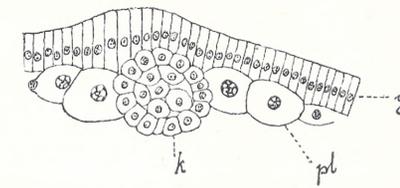


Fig. 7.

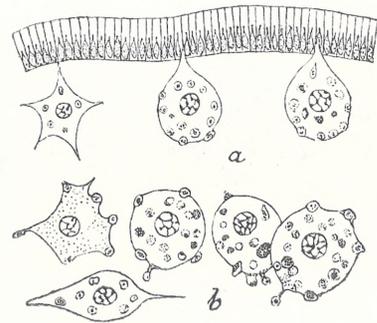


Fig. 8.



Fig. 9.

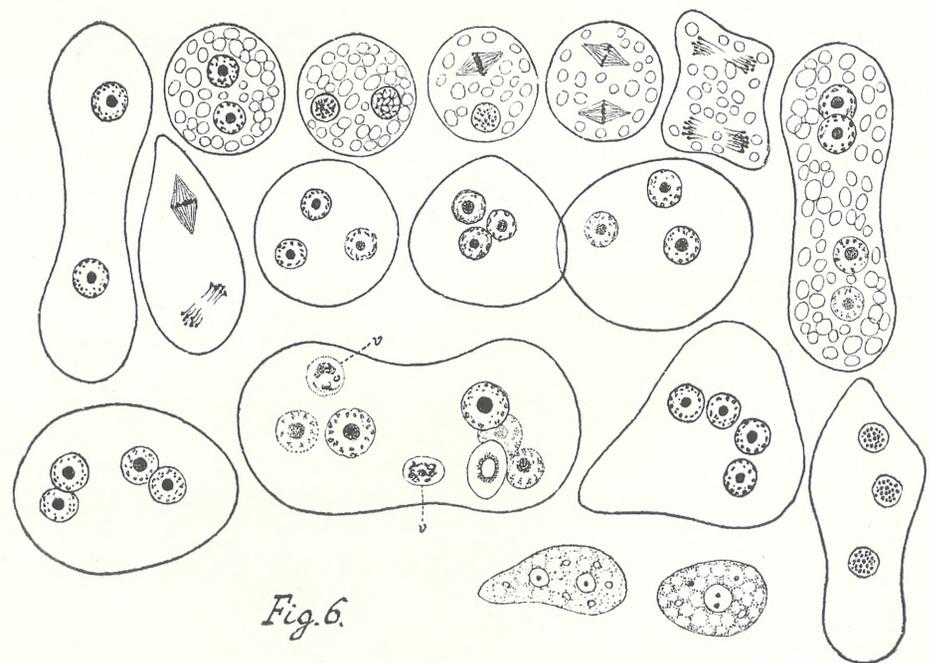
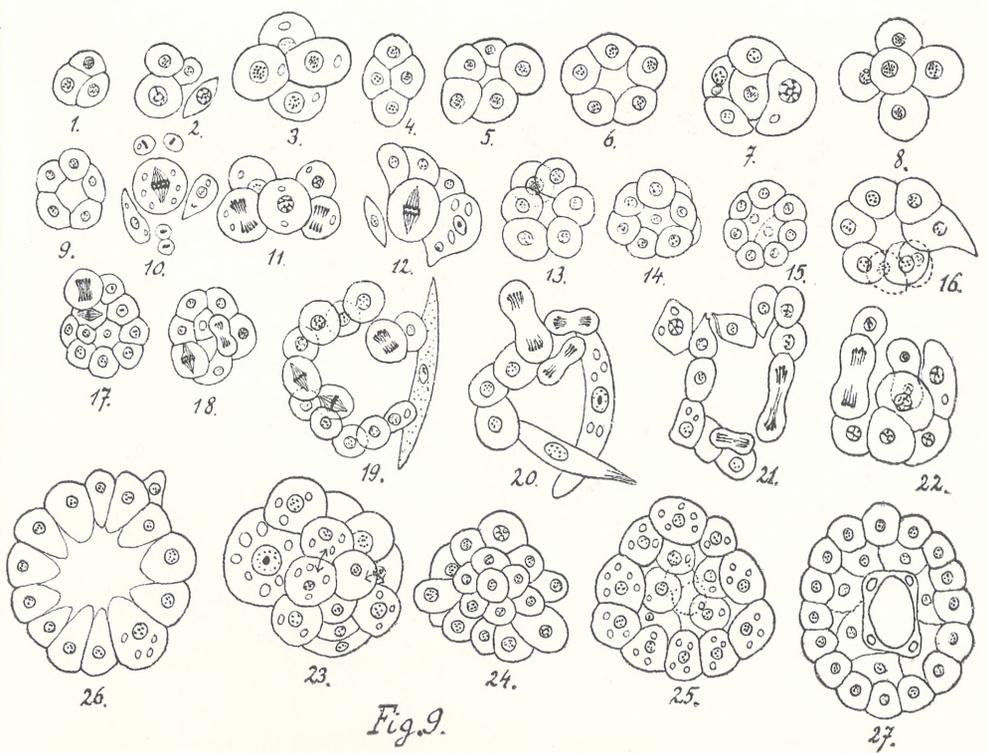


Fig. 6.

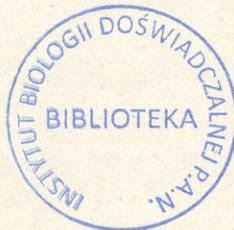


in einigen Zellen eingezeichnet, sonst weggelassen; sämtliche Bilder sind bei gleicher Vergrößerung (Z. Im. $\frac{1}{12}$ O₄) gezeichnet. *V* Vakuole.

Fig. 7. Stück eines Längsschnittes durch die Randpartie einer Larve aus dem mütterlichen Körper. *g* Geißelepithel, *pl* Plattenepithel (Dermalzellen), *k* eine aus dem Geißelepithel gebildete Kammer. Vergr. Z. Im. $\frac{1}{12}$ O₄.

Fig. 8. Randpartie einer freischwärmenden Larve von *E. lacustris*, um die Phagocytose der Dermalzellen zu zeigen, die mit Kernen des Geißelepithels mehr oder weniger stark beladen sind; daneben eine wahrscheinlich von Phagocyten gebildete Kammer *k*. Verg. Z. Im. $\frac{1}{12}$ O₄.

Fig. 9. Reihen von verschieden gestalteten Kammeranlagen, die bei der Entwicklung aus den Gemmulis und in den Larven im mütterlichen Körper vorkommen. In der untersten Reihe ist die in Nr. 23 dargestellte aus sehr ungleichen Zellen gebildet, in Nr. 26 ist die vorletzte, in Nr. 27 die letzte Entwicklungsstufe mit stark erweiterter Öffnung (Apopyle) dargestellt. Vergr. aller Figuren Z. Im. $\frac{1}{12}$ O₄.



BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.

SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES.

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

J. Rothfeld. Über den Einfluß der Kopfstellung auf die vestibulären Reaktionsbewegungen beim Tiere	Juin 1914
S. Waśniewski. Der Einfluß der Temperatur, des Lichtes und der Ernährung mit Stickstoff und Mineralstoffen auf den Stoffwechsel in den Keimpflanzen des Weizens	Juin 1914
J. Jarosz. Fauna des Kohlenkalks in der Umgebung von Krakau. Brachiopoden, I.	Juill. 1914
St. Pietruśki. Mikroskopische Anatomie d. Verdauungskanal bei Knochenfischen	Juill. 1914
W. Poliński. Quartäre Mollusken von Ludwinów	Juill. 1914
J. Małkowska. Jugendblätter von <i>Angiopteris Teysmanniana</i>	Juill. 1914
N. Cybulski, S. Woliczko. Abhängigkeit der Aktionsströme der Muskeln von der Temperatur	Juill. 1914
M. Eiger. Physiologische Grundlagen der Elektrokardiographie. II.	Juill. 1914
L. Adametz, E. Niezabitowski. In Złoczów gefundene Pferde- und Ziegenknochenüberreste	Juill. 1914
N. Cybulski, S. Jeleńska-Macieszyna. Aktionsströme der Großhirnrinde	Juill. 1914
W. Wietrzykowski. Développement de <i>l'Edwardsia Beautempsii</i>	Juill. 1914
M. Bogucki. Régénération du testicule de la salamandre	Juill. 1914
Ch. Hessek. Bedeutung d. normalen Lage der Keimscheibe des Hühnereies	Juill. 1914
S. Teneūbaum. Neue Käferarten von den Balearen	Oct. 1914
E. Estreicher. Über die Kälteresistenz u. den Kältetod der Samen	Oct. 1914
S. Jeleńska-Macieszyna. Über die Frequenz der Aktionsströme in willkürlich kontrahierten Muskeln	Oct. 1914
K. Rouppert. Beitrag zur Kenntnis der pflanzlichen Brennhaare	Oct. 1914
VI. Kulczyński. Fragmenta arachnologica, X	Nov.—Déc. 1914
St. Sumiński. Untersuchungen über die Entwicklung der Behaarung bei der weißen Maus (<i>Mus musculus</i> var. <i>alba</i>)	Nov.—Déc. 1914
J. Nowak. Über d. Loben der oberkretazischen Ammoniten	Janv.—Févr. 1915
A. J. Żmuda. Die polnischen <i>Alchemilla</i> -Arten	Janv.—Févr. 1915
A. J. Żmuda. Über die polnischen <i>Helianthemum</i> -Arten	Janv.—Févr. 1915
A. Macieszka. Brown-Séquard'sche Meerschweinchen-Epilepsie	Janv.—Févr. 1915
M. Siedlecki. Lymphatische Gefäße der fliegenden Drachen	Janv.—Févr. 1915

Avis.

—

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (A) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (B) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série A ... 8 K; Série B ... 10 K.

Les livraisons du «*Bulletin International*» se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie «*Spółka Wydawnicza Polska*»
Rynek Gł., Cracovie (Autriche).
