ZUR

STAMMES-GESCHICHTE

DER

SPONGIEN

VON

KARL ALFRED ZITTEL,

DR. PHILOS., O. Ö. PROFESSOR DER PALAEONTOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT IN MÜNCHEN.

Als *C. Th. von Siebold* im Jahre 1849 den ersten Band seines mit *Stannius* herausgegebenen Lehrbuchs der vergleichenden Anatomie veröffentlichte, fehlten unter den wirbellosen Thieren die Spongien. Sie wurden damals noch vielfach für Pflanzen gehalten. Erst als die bahnbrechenden morphologischen und physiologischen Untersuchungen *Rob. Grant's*[1]) vom Jahre 1825, sowie die mehr systematischen Arbeiten *Johnston's*[2]), *Bowerbank's*[3]), *Carter's*[4]) u. A. die verdiente Würdigung gefunden hatten, gewöhnte man sich daran, die Spongien als unvollkommene Thiere zu betrachten. Man findet sie übrigens bald unter den Protozoen, bald unter den Zoophyten aufgeführt, und auch heute noch ist der Streit über ihre systematische Stellung nicht endgültig entschieden. Für *Carter, Clarke*[5]), *Lieberkühn*[6]), *Bronn*[7]), *Kölliker*[8]), *O. Schmidt*[9]), *Saville Kent* u. A. bilden sie eine Abtheilung der Protozoen; *R. Grant, Johnston, Bowerbank* und neuestens *Huxley*[10]) und *A. Hyatt*[11]) betrachten sie als eine besondere zwischen den Protozoen und Zoophyten stehende Abtheilung des Thierreichs, während sie von *Cuvier, Leuckart*[12]), *Milne Edwards, Haeckel*[13]) u. A. den Zoophyten oder Coelenteraten beigesellt werden.

Mit grosser Entschiedenheit hat namentlich *Haeckel* die Trennung der Spongien von den Protozoa und ihre Vereinigungen mit den Metazoa befürwortet. Nachdem bereits von *Kölliker* gezeigt worden, dass die Gewebe im Schwammkörper bei weitem höher organisirt sind, als bei irgend einem ächten Protozoen, und *O. Schmidt* das Vorkommen contractiler Fasern bei den Spongien nachgewiesen hatte, wodurch sie sich weit über die Radiolarien und Infusorien erheben, schloss man sich in Deutschland mehr und mehr der von *Leuckart* und *Haeckel* vertretenen Ansicht an, dass die Spongien ihre nächsten Verwandten unter den Anthozoen besitzen. Hatte sich *Leuckart* vorzugsweise auf die vergleichend-anatomischen und histologischen Verhältnisse gestützt, so führte *Haeckel*[14]) in erster Linie Gründe aus der Entwicklungsgeschichte ins Feld. Bei den Protozoen schliesst nach *Haeckel* die embryonale Entwicklung im günstigsten Fall mit der Blastula, d. h. einer Kugel, deren Rinde aus einer einfachen Zellenschicht besteht; niemals kommt es zur Bildung einer Gastrula mit zwei

differenzirten Zellschichten. Nur die Metazoen besitzen zwei primäre Keimblätter, ein Exoderm und ein Entoderm, nur sie haben einen wahren Darm und Mund; „sie allein entwickeln aus diesen beiden einfachen epithelialen Zellenschichten wahre Gewebe und bauen aus diesen Geweben wahre Thier-Organe in morphologischem Sinne auf. Die Metazoen erheben sich somit, und zwar schon in ihrer Ausgangsform — ontogenetisch Gastrula, phylogenetisch Gastraea — auf die Individualitätsstufe der *Person*, welche den Protozoen eben so allgemein fehlt".

Haeckel's Anschauungen haben im Einzelnen viele Anfechtungen erfahren. Von *Metschnikoff*[15]), *Carter*[16]), *Barrois*[17]), *Hyatt*[11]), *O. Schmidt*[18]) und neuerdings auch von *Fr. Eilh. Schulze*[19]) wird die Entwicklung einer ächten Gastrula bei vielen (wenn nicht bei allen) Spongien geläugnet, die Homologie zwischen der Leibeshöhle der Coelenteraten und dem Ausfuhrcanal der Spongien wird von *Ehlers*[20]), *Metschnikoff*[15]), *Barrois*[17]), *O. Schmidt*[18]) und *Hyatt*[11]) in Abrede gestellt und endlich von *Metschnikoff*[21]) und *Fr. Eilh. Schulze*[19]) der Nachweis eines Mesoderms zu liefern versucht.

Immerhin bildet aber das Erscheinen der *Haeckel*'schen Monographie der Kalkschwämme eine Epoche in der spongiologischen Literatur. Ganz abgesehen von einer durchgreifenden Bearbeitung der Kalkschwämme selbst, lenkte *Haeckel* die Aufmerksamkeit der Zoologen vor Allem auf die bis dahin vernachlässigte Ontogenie und auf die damit innig zusammenhängenden Fragen allgemeinerer Natur. Die früheren embryologischen Untersuchungen von *Laurent*[22]), *Lieberkühn*[6]) und *Carter*[23]) bezogen sich fast ausschliesslich auf Spongilla, auf einzelne Kalkschwämme und auf die Gattung Euspongia. Sie beschäftigten sich meist nur mit vereinzelten Entwicklungsstadien und lieferten kein vollständiges Bild der Entwicklung des Ei's zum Embryo und zum fertigen Schwamm. Auch die Abhandlungen von *O. Schmidt*[24]) über Dunstervillia corcyrensis (Sycandra Humboldti H.) und von *Miklucho-Maclay*[25]) über Guancha blanca füllten viele der von ihren Vorgängern offen gelassenen Lücken nicht aus.

Haeckel[26]) gibt zum erstenmal folgendes, auf die Beobachtung von 4 Arten gestütztes Bild von der ganzen Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Die Furchung des Ei's ist eine totale und erfolgt in einer Ebene; durch fortgesetzte Theilung der Zellen entsteht ein einfacher kugeliger, aus gleichartigen Zellen bestehender Körper, die *Morula*. Hat sich im Centrum dieser Morula ein Hohlraum (Magenhöhle) gebildet, so tritt eine Differenzirung der ursprünglich gleichartigen Zellen in zwei Schichten ein. Die innere Schicht (Entoderm), welche die Magenhöhle umgibt, besteht aus runden, kugeligen Zellen und ist bedeckt von einer Oberflächenschicht (Exoderm oder Ectoderm), deren Zellen eine cylindrische Gestalt besitzen und mit Wimperfäden versehen sind. Der Embryo befindet sich nunmehr im *Planula*-Stadium. Oeffnet sich an einem Pol der Längsachse dieser Flimmerlarve die Magenhöhle, so wird

die Planula zur *Gastrula*, einem eiförmigen aus zwei differenzirten Zellschichten zusammengesetzten, mit Mund und Magenhöhle versehenen Körper. Nach einiger Zeit heftet sich die frei umherschwimmende Gastrula mit dem aboralen Pole an einem geschützten Ort fest (dieser Vorgang wurde übrigens von *Haeckel* nicht direct beobachtet), die Geisselzellen des Exoderms stellen ihre schwingende Bewegung ein, ziehen den Geisselfortsatz zurück, platten sich ab und verschmelzen mit einander zu einem Syncytium; die Zellen des Entoderms dagegen entwickeln Geisselfortsätze und bilden auf der Magenwand ein Flimmerepithel. Aus dieser festgewachsenen *Ascula* formirt sich durch Entwicklung von Poren zunächst die *Protospongia* und aus dieser durch Hinzufügung von Nadeln der *Olynthus*, welcher sich dann allmälig, je nach der weiteren Ausbildung des Canalsystems, in einen Ascon, Leucon oder Sycon umwandelt.

Auf *Haeckel's* Monographie der Kalkschwämme erschienen in kurzer Folge embryologische Arbeiten von *El. Metschnikoff*[15]), *O. Schmidt*[27]), *Franz Eilhard Schulze*[28. 19a]), *Carter*[16]), *Barrois*[17]) und abermals *O. Schmidt*[18]) und *F. E. Schulze*[19b]). Dadurch wurde die Ontogenie der Kalkschwämme, der Halisarciden und der Kieselspongien genauer als früher verfolgt, gleichzeitig aber auch das von *Haeckel* aufgestellte Entwicklungsschema in ganz wesentlichen Momenten berichtigt.

Nach den Darstellungen der genannten Autoren dürfte für die Ontogenie der Kalkschwämme Folgendes als sicher gestellt gelten.

Die ersten Furchungsstadien des Ei's sind von *F. E. Schulze*[28]) bei Sycandra raphanus, von *Barrois* bei Sycandra (Grantia) compressa, coronata und ciliata auf das sorgfältigste beschrieben worden. Das Ei entwickelt sich nach *Schulze* im Mesoderm, nach *Barrois* in der „couche formatrice du squelette“ und theilt sich zunächst in zwei gleichgrosse Zellen; durch weitere regelmässige und totale Furchung entstehen vier, dann acht in einer Ebene gelegene Zellen, welche in der Mitte einen kleinen Centralraum freilassen. Bei fortgesetzter Theilung bilden sich sodann zwei über einander liegende Zellenkreise, die sich allmälig wölben und zuerst einen einschichtigen, linsenförmigen, dann einen kugeligen Hohlkörper formiren. Nun beginnt eine Differenzirung der Zellen; die an einem (meist etwas abgeplatteten) Pol gelegenen schwellen bedeutend an und färben sich dunkel, während die übrigen cylindrische Gestalt annehmen und durch gleichzeitige starke Vermehrung schmäler werden. Die Larve erscheint in diesem Stadium als Amphiblastula. Vorübergehend stülpen sich, wie *Barrois* und *Fr. Eilh. Schulze* gesehen haben, die grossen Zellen etwas ein und erzeugen dadurch eine der Amphigastrula ähnliche Larve. Die so entstandene Vertiefung schliesst sich jedoch sehr bald wieder durch eine Vermehrung der grossen Zellen, die theils eine mehrschichtige Masse am hinteren Ende der bienenkorbähnlichen Larve bilden, theils, wie *O. Schmidt* bei Ascetta gezeigt hat, sofort nach ihrer Entstehung in den inneren Hohlraum eindringen und dort unter den cylindrischen

Zellen des Exoderms, welche die ganze Larve umschliessen, eine Anhäufung von Entodermzellen bilden. Der Embryo ist mittlerweile frei geworden, die Cylinderzellen haben sich mit Geisseln versehen und die Wimperlarve schwärmt nunmehr in rotirender Bewegung mit dem bewimperten Theil nach vorn gerichtet umher. Nach und nach wird die Begrenzung der durchsichtigen und bewimperten Exodermzellen immer undeutlicher, der Embryo setzt sich mit seinem aus grossen Entodermzellen gebildeten Hinterende fest und nun erfolgt eine leider im Einzelnen noch nicht genau beobachtete, offenbar sehr rasche Metamorphose.

Ganz junge festsitzende Kalkschwämme besitzen eine unregelmässige halbkugelige oder scheibenförmige Gestalt und bestehen aus zwei dicht auf einander gelagerten Blättern. Die Zellen des Exoderms haben ihre Geisseln eingezogen und sind mit einander verschmolzen. Das gemeinsame Protoplasma zieht sich in feine contractile Fortsätze aus und darin befinden sich amöboide Zellen. Unter dieser klaren, durchsichtigen Schicht, in welcher sehr bald Poren und Vacuolen entstehen, befindet sich eine dunkle, körnige Entodermmasse, deren feinere Structur bis jetzt nicht genauer bekannt ist. Nach den übereinstimmenden Angaben von *Metschnikoff*, *Fr. Eilh. Schulze* und *Barrois* sind die ersten Kalknadeln, welche zuweilen schon in der Flimmerlarve, in der Regel aber erst nach der Festheftung erscheinen, nicht dreistrahlig, sondern einfache Stabnadeln. Der fladenförmige junge Schwamm verliert bald durch Contraction seine unregelmässige Gestalt, er nimmt nach und nach die Form eines mit Stabnadeln und Dreistrahlern gespickten Cylinders an und erhält schliesslich Cloake und Osculum.

Dieser Entwicklungsprocess weicht, wie man sieht, weit von der Darstellung ab, welche *Haeckel* in der Monographie der Kalkschwämme und noch neuerdings in seiner Abhandlung über die Physemarien[29]) gegeben hat. Fast alle späteren Beobachter (mit Ausnahme von *C. Keller*[30]) sind darin einig, dass bei den Kalkschwämmen weder eine dichte Morula, noch eine zweischichtige Planula, noch eine ächte Gastrula vorkommt. Ascula und Protospongia sind von Keinem der obengenannten Beobachter gesehen worden, und selbst wenn diese Stadien existiren sollten, so dürften sie nicht in der von *Haeckel* supponirten Weise aus der Gastrula sich entwickeln, denn die Flimmerlarve setzt sich gerade mit demjenigen Pole fest, an welchem die Einstülpung oder Oeffnung der Gastrula erfolgen müsste. Die Hohlräume des erwachsenen Schwammes haben darum ebensowenig Beziehung zu der Furchungshöhle des Embryo oder zu der Einstülpungshöhle der Larve, als das Osculum des fertigen Schwammes zu dem Munde der Gastrula; „es existirt somit auch keine Homologie zwischen dem Osculum oder der Cloake der Spongien und dem Munde der Zoophyten“ (Barrois).

Mit der Ontogenie von Halisarca haben sich *Carter*[16]), *Barrois*[17]) und *Fr. Eilh. Schulze*[19b]) beschäftigt. Die 0,1 mm grossen Eier liegen nach *Schulze* im Mesoderm. Die

Furchung weicht nicht wesentlich von jener der Kalkschwämme ab. Eine centrale Furchungshöhle liess sich erst bei 16 Zellen constatiren, dieselbe wird mit zunehmender Zahl der Zellen immer grösser. Es entsteht allmälig eine von kleinen, prismatischen Geisselzellen umgebene einschichtige Hohlkugel, die darauf cylindrische und endlich eiförmige Gestalt annimmt. Zugleich färbt sich das hintere Ende intensiv braunroth und umgibt sich mit einem rückwärts gerichteten Schopf von Geisseln. Nach *Carter* und *Barrois* werden darauf die Zellen am hinteren Ende der frei schwärmenden Larve voluminöser und verkürzen ihre Geisseln. Eine Gastrula ist nicht beobachtet worden, ebensowenig die Festheftung der Larve. Junge 0,5 mm grosse, festsitzende Schwämme sind von rundlicher Form, äusserlich mit einer Schicht Epithelialzellen überzogen und mit Vertiefungen und Einstülpungen versehen; darunter befindet sich ein Gallertgewebe mit amöboiden Zellen und Geisselkammern. So die Ontogenie von Halisarca.

Ueber die Entwicklung der Hornschwämme ist noch so wenig bekannt, dass dieselben hier füglich übergangen werden können; für die Kieselschwämme dagegen liegen ausser den älteren sorgfältigen Untersuchungen von *Lieberkühn*[6]) neuere Beobachtungen von *Carter*[16]), *O. Schmidt*[27]) und *Barrois*[17]) vor. Dieselben beziehen sich auf die Gattungen Spongilla, Halichondria, Esperia, Amorphina, Reniera, Isodictya und Desmacidon. Um nicht in eine für den vorliegenden Zweck überflüssige Ausführlichkeit zu gerathen, folge ich der Hauptsache nach der summarischen Darstellung von *Barrois*.

Die Furchung der Eier erfolgt bei den Kieselschwämmen in ähnlicher Weise wie bei den Calcispongien und den Halisarciniden; nach mehrfacher Theilung der Zellen entsteht eine Furchungshöhle, welche von einer flimmernden Zellenschicht umschlossen wird. Die Differenzirung dieser Zellen findet darauf in der Weise statt, dass sich der vordere, grössere Theil der Larve mit kleinen Geisselzellen umgibt, während am hinteren Ende die Wimpern verschwinden und ein gefärbtes Plasmodium entsteht, welches auch das ganze Innere der Larve ausfüllt. Die vordere Grenze des Plasmodiums ist durch einen Kranz grosser, rückwärts gebogener Geisseln bezeichnet. Die Kieselnadeln entwickeln sich schon sehr frühe, meist lange bevor die Larve ausschwärmt oder sich festsetzt. Eine Gastrula ist bei den Kieselspongien niemals nachgewiesen worden, dagegen konnte die Festheftung der Larven von *Lieberkühn, Carter, O. Schmidt* und *Barrois* beobachtet werden. Sie erfolgt entweder mit dem hinteren Ende, oder an irgend einer beliebigen anderen Stelle, wo das Plasmodium im Innern das dünne, wimpernde Exoderm durchbricht und einen Vorsprung bildet.

Sobald sich die Larve festgesetzt hat, plattet sie sich zu einer unförmlichen Masse ab. Von den zwei Schichten derselben ist die obere durchsichtig, dünn und enthält Zellkerne und amöboide Zellen; die untere ist dunkel, körnig und mit Nadeln gespickt. Ein

Osculum fehlt in diesem Stadium noch. Mit zunehmender Grösse erscheinen sehr bald Geisselkammern (Wimperkörbe), unregelmässige Canäle und schliesslich auch die Oscula. Letztere stehen in keinem engeren Zusammenhang mit irgend einem bestimmten Theile der Larve, sie sind den Poren homotype Anpassungs-Organe. Die Hornfasern entwickeln sich im Exoderm und zwar erst nach Festheftung des Schwammes und viel später als die Kieselnadeln.

Es könnte die Frage aufgeworfen werden, in welchem Zusammenhang die bisherigen Erörterungen über die Entwicklungsgeschichte der lebenden Seeschwämme mit dem Inhalt einer Abhandlung stehen, welche sich vorzugsweise mit der zeitlichen Verbreitung der fossilen Spongien beschäftigen will. Für die Anhänger der Descendenztheorie und für Diejenigen, welche in *Haeckel's* biogenetischem Grundgesetz eine der fruchtbarsten Hypothesen der Neuzeit, namentlich nach ihrer heuristischen Bedeutung erkennen, bedürfen die obigen Auseinandersetzungen freilich kaum der Rechtfertigung. Aber selbst von Denen, welche einen directen Zusammenhang zwischen Ontogenie und Phylogenie in Abrede stellen, muss die Existenz zahlreicher fossiler „Embryonaltypen" zugestanden werden. Durch den Vergleich der Jugendstadien recenter Spongien mit fossilen Formen würde man somit der Frage näher treten, ob auch von dieser Classe ausgestorbene Repräsentanten in früheren Erdperioden gelebt haben, die das Gepräge der Unvollkommenheit und Unreife zur Schau tragen.

Bis in die allerneueste Zeit schienen von den drei Erscheinungsreihen, welche für die Erkenntniss der Phylogenesis von grösster Bedeutung sind, nämlich von den Thatsachen der Paläontologie, Ontogenie und vergleichenden Anatomie, nur die zwei letzteren bei den Spongien verwerthbar zu sein. Die fossilen Spongien standen den lebenden als eine völlig fremdartige Gruppe gegenüber, sie schienen eine räthselhafte, heutzutage nicht mehr vorkommende Organisation und ein aus mineralischer Masse bestehendes Skelet von ganz eigenartigem Bau zu besitzen.

Es stützte darum *Haeckel*, welchem bei Herausgabe seiner Monographie der Calcispongien kein einziger fossiler Kalkschwamm bekannt war, seine phylogenetischen Betrachtungen lediglich auf Ontogenie und vergleichende Anatomie.

Wenn nun *Haeckel*[31]) jedem Entwicklungsstadium des Embryo eine phylogenetische Stammform gegenüber stellt, die in früheren Erdperioden existirt haben soll; wenn somit dem Cytodenzustand (der Monerula) die Stammform Moneres entsprechen soll, dem Ovulum die Amoeba, der Morula die Synamoeba, der Planula die Planulata, der Planogastrula die Planogastraea, der Gastrula die Gastraea, der Ascula der Protascus, der Protospongia die

Archispongia und dem Olynthus der Olynthus, so lässt sich diese rein naturphilosophische Speculation vom Standpunkt der Paläontologie weder jemals beweisen, noch widerlegen, denn die sämmtlichen hypothetischen Stammformen sind nicht erhaltungsfähig und können darum auch niemals Spuren in den Erdschichten hinterlassen haben.

Von ontogenetischer Seite lassen sich freilich sehr gewichtige Einwürfe gegen die genannte Formenreihe erheben, seitdem man weiss, dass es bei den Spongien weder eine dichte Morula, noch eine Planula, noch eine ächte Gastrula gibt, und seitdem die Existenz der Ascula, Protospongia und des Olynthus wenigstens als directe Fortbildungsformen der Amphiblastula oder Amphigastrula von *Metschnikoff*, *Carter*, *Barrois* und *O. Schmidt* in Abrede gestellt wird.

Wenn dann theils aus ontogenetischen, theils aus vergleichend-anatomischen Gründen die Asconen als die Stammformen der Kalkschwämme angesprochen werden, aus denen sich die Leuconen und Syconen entwickelt haben, wenn ferner hauptsächlich nach der Beschaffenheit der Skeletnadeln die einzelnen Gattungen der Asconen, Leuconen und Syconen in phylogenetische Reihen gebracht werden, worin die ausschliesslich mit Dreistrahlern versehenen Formen als die ältesten und ursprünglichsten, die mit Stabnadeln als die jüngeren und theilweise zurückgebildeten erscheinen, so liessen sich diese Annahmen schon durch das Licht der paläontologischen Erfahrung genauer beleuchten, wenn überhaupt fossile Kalkschwämme zur Vergleichung vorlägen; denn in diesem Falle handelt es sich nicht um schematische Gebilde, sondern um greifbare, erhaltungsfähige Objecte. Dass nun solche fossile Vorläufer der Calcispongien schon im paläolithischen Zeitalter lebten und wie dieselben sich zu den Anschauungen *Haeckel's* verhalten, soll später noch näher auseinandergesetzt werden.

Eine Verallgemeinerung der *Haeckel*'schen Hypothese über die Phylogenie der Kalkschwämme führt mit Nothwendigkeit zur Consequenz, dass auch alle übrigen Spongien eine ähnliche Entwicklung durchlaufen haben. *Haeckel* hat diese Consequenz gezogen (l. c. p. 454). Aus der hypothetischen Archispongia, einem dünnwandigen, aus zwei Blättern bestehenden, festgewachsenen, mit Magenhöhle und Osculum versehenen Schlauch, ohne feste Skelettheile, sollen sich drei Zweige entwickelt haben, und zwar die Myxospongien oder Halisarciniden unmittelbar aus der Archispongia, die Kalkschwämme erst durch das Zwischenstadium des Olynthus, die vereinigten Hornschwämme und Kieselschwämme durch eine entsprechende Stammform, für welche der Name Chalynthus vorgeschlagen wird.

Für eine gemeinsame Stammform aller Spongien hatte sich schon früher *O. Schmidt*[32]) ausgesprochen und seinen Gedanken über die verwandtschaftlichen Beziehungen der verschiedenen Familien der lebenden Spongien in einem Stammbaum Ausdruck verliehen. *O. Schmidt* unterscheidet 4 Ordnungen: 1) Hexactinelliden mit Nadeln des dreiaxigen Typus, 2) Spongien

mit ankerförmigen Nadeln oder mit Nadeln des pyramidalen Typus, 3) Spongien mit einaxigen Nadeln nebst den Hornschwämmen und Halisarcinen und 4) Kalkschwämme.

Die Hexactinelliden lässt *Schmidt* aus den fossilen Ventriculitidae hervorgehen; die zweite Gruppe enthält die Familien der Lithistiden, Ancoriniden und Geodiniden, von denen die beiden letzteren aus den ersten entstanden sein sollen. Die Lithistiden selbst knüpfen an fossile Formen der Urzeit an, welche *Schmidt* unter dem Namen Vermiculatae zusammenfasst. Für die ungemein formenreiche dritte Gruppe kennt *Schmidt* keine fossilen Vorläufer. Hier nehmen die skeletlosen Halisarcinae die unterste Stufe ein; von diesen weisen drei Pfeile auf die Gummineae, die Renierinae und die Ceraospongiae hin. Die Renierinen spalten sich wieder in Suberitidinae und Desmacidinae, die Ceraospongiae in Chalineae und Chalinopsidinae. Ein Pfeil von den Renierinae nach den Chalineae deutet übrigens auch verwandtschaftliche Beziehungen dieser beiden Familien an. Ganz isolirt steht endlich die vierte Hauptgruppe der Calcispongiae.

Dieser Auffassung verleiht die grosse Erfahrung *O. Schmidt's* in der Morphologie und vergleichenden Anatomie der Spongien einen gewissen realen Boden; indessen auch dieser Stammbaum muss erst die Feuerprobe der paläontologischen Kritik bestanden haben, ehe wir darin mehr als eine mit Sachkenntniss begründete Hypothese anzuerkennen vermögen. Daraus macht *O. Schmidt* auch gar kein Hehl, denn seine systematischen und phylogenetischen Erörterungen schliessen mit dem Satz: „Vor Allem verlange ich erst ein specielleres Studium der fossilen Spongien.“

Dieser Anforderung ist theils durch *Carter*[33]), *Sollas*[34]) u. A., theils durch meine eigenen Untersuchungen — wenigstens einigermassen — Genüge geschehen. Wir sind heute in der Lage, sämmtliche genauer untersuchte fossile Spongien in den Rahmen des für die lebenden Formen errichteten Systemes einzufügen und nachzuweisen, dass die meisten überhaupt erhaltungsfähigen Gruppen schon in frühen Erdperioden mehr oder weniger reichlich vorhanden waren.

Ein befriedigendes und allseitig angenommenes System der Spongien ist bis jetzt noch nicht gefunden. Die neuesten Classificationsversuche von *Haeckel*[35]), *O. Schmidt* und *Carter* gehen in fundamentalen Punkten aus einander.

Haeckel zerlegt die Classe der Spongien in drei Gruppen: Myxospongia, Fibrospongia und Calcispongia. Die von *O. Schmidt* vorgeschlagene Eintheilung ist bereits oben erwähnt, jene von *Carter*[36]) enthält acht Ordnungen von sehr ungleichem Umfang.

Meinen weiteren Erörterungen möchte ich nachstehende, theils auf *O. Schmidt* und *Carter*, theils auf eigene Untersuchungen gestützte Eintheilung zu Grunde legen[35]).

Classe: *Spongiae* oder *Porifera.*

1. Ordnung: **Myxospongiae.** Haeck. (Carnosa Cart.)
2. Ordnung: **Ceraospongiae.** Bronn. { (Ceratina Cart.) (Psammonemata Cart.)
3. Ordnung: **Monactinellidae.** Zitt. Kieselspongien mit einaxigen Nadeln. (Raphidonemata, Echinonemata und Holoraphidota z. Th. Carter.)
4. Ordnung: **Tetractinellidae.** Marshall[37]). Kieselspongien mit ankerförmigen Nadeln oder mit den Nadeln des pyramidalen Typus. (Holoraphidota z. Th. Carter.)
5. Ordnung: **Lithistidae.** O. Schmidt. (Holoraphidota z. Th. Carter.)
6. Ordnung: **Hexactinellidae.** O. Schmidt. (Carter.)
7. Ordnung: **Calcispongiae.** Blv. (Calcarea Cart.)

Auf den Nachweis fossiler Myxospongien werden wir wohl für immer Verzicht leisten müssen, da dieselben entweder gar keine erhaltungsfähigen Gebilde oder nur eingestreute Kieselkörper von wenig charakteristischer Form besitzen. Auch die Skelete der Hornschwämme gehen während des Fossilisationsprocesses spurlos verloren; durch ihre Solidität und Resistenzfähigkeit kann indess die äussere Form des Schwammkörpers längere Zeit conservirt bleiben und es wird dadurch die Entstehung von Steinkernen ermöglicht, an deren Oberfläche unter Umständen noch das Fasergewebe im Abguss erhalten sein kann. Ich halte einen Theil der als Rhizocorallium Jenense aus der Trias und als Spongia Saxonica aus der Kreide beschriebenen Körper für Ueberreste von Ceraospongien, und zu den Psammonemata rechnet *Carter*[39]) einen im Kohlenkalk von Schottland aufgefundenen, der Gattung Dysidea zugetheilten fossilen Schwamm.

Ungünstig sind auch die Erhaltungsbedingungen für die Monactinelliden. Bei diesen liegen die einaxigen Nadeln theils in Hornfasern eingeschlossen, theils frei in der Sarcodinmasse. Nach der Verwesung der Weichtheile und der Hornfasern werden die Nadeln in der Regel von den Wellen zerstreut und auf dem Meeresgrund vertheilt. Nur ausnahmsweise, bei besonders charakteristischer Gestalt der Nadeln dürfen wir hoffen, solche isolirten Kieselgebilde generisch zu bestimmen, und noch seltener wird es vorkommen, dass die Nadeln eines Schwammes im ursprünglichen Zusammenhang verbleiben und in den Erdschichten begraben werden. Solche Fälle sind indess mehrfach beobachtet. *Carter*[39]) erwähnt aus dem Kohlenkalk eine Gattung Raphidhistia, die er mit Hymeraphia vergleicht, ferner einen aus glatten, geraden Stabnadeln bestehenden Schwamm (Pulvillus), der wahrscheinlich zu den Renierien gehört. Die charakteristischen Bohrlöcher von Cliona und Vioa kennt man schon

längst aus der Kreide- und Tertiärformation, Nadeln dagegen sind freilich niemals darin gefunden worden.

Ich selbst[40]) habe in der Kreide die typischen Klammern und Grabscheit-ähnlichen Kieselgebilde von Esperia, und ausserdem zwei Suberiten-Gattungen (Opetionella und Scolioraphis) in der Jura- und Kreideformation nachgewiesen.

Isolirte Kieselgebilde von Tetractinelliden aus Kreide- und Tertiär-Ablagerungen wurden von *Carter*[41]), *Wright*[42]), *Rutot*[43]) und mir selbst[44]) beschrieben und abgebildet; neuerdings ist es mir auch gelungen, aus der oberen Kreide zusammenhängende Skelete von Pachytragiden und Pachastrelliden aufzufinden[40]). Die Existenz der Gattungen Geodia, Tethya, Steletta, Pachastrella und Ophiraphidites im mittleren Zeitalter kann heute als erwiesen betrachtet werden; aus einzelnen von *Carter*[39]) abgebildeten Nadeln scheint sogar hervorzugehen, dass die Tetractinelliden bereits während der Steinkohlenformation vorhanden waren.

In erstaunlicher Menge und wunderbarer Differenzirung sind Lithistiden und Hexactinelliden in den Erdschichten erhalten. Beide beginnen schon in den älteren Silurablagerungen und lassen sich von da an bis in die Jetztzeit verfolgen; beide sind heutzutage nur noch spärlich vertreten und zwar durch Formen, die in ansehnlicher oder sehr grosser Tiefe leben und darum zum grössten Theil erst durch die Tiefseeforschungen der Neuzeit zur Kenntniss gelangten.

Bei den Lithistiden herrscht bezüglich der Skeletelemente grosse Einförmigkeit. Die meisten lebenden Formen bestehen aus kleinen unregelmässig gezackten, mehrfach verästelten schlanken Kieselkörperchen, die innig mit einander verflochten einen soliden, steinartigen Körper bilden. Isolirte, vorzüglich an der Oberfläche angehäufte, in geringerer Zahl aber auch im Canalsystem zerstreute Kieselgebilde von mannichfaltiger und zierlicher Gestalt gesellen sich zu den einförmigen Skeletelementen und dienen vorzugsweise zur Unterscheidung der Gattungen. Bei den modernen Lithistiden überwiegen die Formen mit den soeben beschriebenen wurzelförmigen, vielästigen und unregelmässigen Skeletkörperchen, für welche ich[35]) die Bezeichnung Rhizomorina vorgeschlagen habe; neben ihnen gibt es einige Gattungen, bei denen die Skeletelemente deutlich vierstrahlig sind. Die vier, meist unter einem Winkel von 120° zusammenstossenden Arme vergabeln sich an den Enden in ein wurzelartiges ästiges Flechtwerk und enthalten im Innern ein vierstrahliges Axenkreuz. Neben diesen als Tetracladina zu bezeichnenden Formen bildet die Gattung Lyidium Sdt. einen bis jetzt isolirt stehenden recenten Typus mit sehr grossen, glatten, ganz unregelmässig und schwach verästelten Skeletelementen, die an der Oberfläche von zahlreichen Fleischnadeln begleitet sind (Megamorina). Diese drei Lithistiden-Familien scheinen scharf geschieden und durch keine Uebergangsformen mit einander verknüpft zu sein. Eine Menge fossiler Vorläufer zeigen,

dass sich dieselben schon in früher Zeit abgezweigt hatten. Jedenfalls finden wir sie in der Kreideformation ebenso scharf charakterisirt, als heutzutage. Ja schon in der Juraformation gibt es ächte Rhizomorina und Megamorina, allein die beiden Gruppen stehen sich bezüglich der Beschaffenheit der Skeletelemente und deren Axencanäle näher als jene der späteren Formationen. Typische Tetracladina kenne ich aus der Juraformation noch nicht. Sie scheinen ersetzt gewesen zu sein durch eine erloschene Gruppe, bei denen die Skeletkörperchen zwar eine Neigung zur vierstrahligen Ausbildung erkennen lassen, dieselbe aber niemals wirklich erreichen. Diese Anomocladina stehen als ein indifferenter Formenkreis zwischen den drei anderen Familien, sie besitzen Merkmale von allen, ohne sich jedoch der einen oder der anderen so weit zu nähern, dass eine Vereinigung statthaft erschiene.

In der Kreideformation sind die Anomocladina bereits vom Schauplatz verschwunden: ob sie sich in die Tetracladina umgestaltet haben, wie mir am wahrscheinlichsten, ob sie in die Megamorina oder Rhizomorina aufgegangen sind, oder ob sie ausstarben ohne Nachkommen zu hinterlassen, lässt sich vorläufig wegen mangelnder Uebergangsformen nicht entscheiden. Lias und Trias haben bis jetzt zwar keine Lithistiden geliefert, doch dürfte sich dieses eher aus der ungünstigen Beschaffenheit der Ablagerungen dieser Formationen, als aus dem wirklichen Mangel an Repräsentanten erklären; denn dass der Lithistidenstamm noch viel weiter zurückgreift, beweist das Vorkommen der Gattung Aulocopium in der Silurformation.

Diese bemerkenswerthe Gattung habe ich[35b]) an die Spitze der Tetracladina gestellt, da die Formverbindung der Skeletelemente, sowie die äussere Erscheinung und das Canalsystem des Schwammkörpers am meisten an jene erinnern; vielleicht wäre es aber zweckmässiger gewesen, dafür eine besondere Familie aufzustellen, denn dieser bis jetzt älteste Lithistidentypus vereinigt in sich Merkmale, die man später unter die Rhizomorina, Anomocladina und Tetracladina vertheilt findet. Nicht näher bestimmbare Skelettrümmer von Lithistiden scheinen *Carter*[33d]) und *Young*[45]) aus dem Kohlenkalk von Schottland vorgelegen zu haben.

Also auch die Lithistiden reichen wie die Tetractinelliden und Monactinelliden bis ins paläolithische Zeitalter zurück und hatten dort offenbar schon eine ansehnliche Verbreitung, denn neben Aulocopium finden sich in den älteren Silurschichten von Canada noch mancherlei, bis jetzt nicht näher untersuchte Formen, welche höchst wahrscheinlich den Lithistiden zugetheilt werden müssen. Ihre Blüthezeit fällt indessen in die obere Kreide. Dort kennt man ca. 14 Genera von Rhizomorinen, 4 Megamorinen- und nicht weniger als 17—20 Tetracladinen-Gattungen.

Es lässt sich leider vorläufig noch nicht sagen, in welcher Weise diese obercretacischen Formen mit denen der Jetztzeit sich verbinden, denn das einzige Gebiet, welches uns tertiäre Lithistiden in grösserer Menge bietet — die Provinz Oran in Nord-Afrika — ist der Untersuchung schwer zugänglich, und das daselbst gesammelte Spongien-Material bis jetzt erst in

einer Weise bearbeitet, die uns über den feineren Aufbau und die Skeletbildung keinen Aufschluss gewährt.

Dass aber auch zwischen den cretacischen und jurassischen Lithistiden eine vorläufig noch unüberbrückte Kluft besteht, dass keine einzige Gattung von einer Formation in die andere übergeht, das spricht in beredter Weise für die Unzulänglichkeit der paläontologischen Ueberlieferung und mahnt zur höchsten Vorsicht bei allen Speculationen über phylogenetische Beziehungen. Es scheint mir überaus wahrscheinlich, dass sich aus der jurassischen Megamorinen-Gattung Megalithista etwa die cretacischen Genera Doryderma und Carterella, vielleicht auch noch Heterostinia und Isoraphinia entwickelt haben, und ebenso möchte ich zwischen den zahlreichen jurassischen und cretacischen Rhizomorinen einen genetischen Zusammenhang vermuthen, wenn ich denselben vorläufig auch noch nicht genauer zu bezeichnen vermag. Dass in den Anomocladina der Jurazeit wahrscheinlich die Mutterlauge gesehen werden darf, aus welcher sich später die Tetracladinen auskrystallisirten, wurde schon oben angedeutet.

Jedenfalls zeigt uns die Paläontologie in den Lithistiden einen uralten Sprossen des Spongienstammes, welcher selbständig seine eigene Entwicklung durchlief und sich schon im paläolithischen Zeitalter eben so streng von den ihn begleitenden Monactinelliden, Tetractinelliden und Hexactinelliden abgeschlossen zeigt, wie in der Jetztzeit.

Gleiches gilt auch von den Hexactinelliden. Diese ausgezeichneten Tiefseebewohner sind erst in neuester Zeit durch die oceanischen Untersuchungen in grösserer Zahl bekannt und sorgfältiger studirt worden. Eine Zusammenstellung der lebenden Formen verdankt man Dr. *W. Marshall*[46]). Sie zerfallen in zwei natürliche Gruppen, von denen die erste (Dictyonina) ein aus verschmolzenen Kieselnadeln bestehendes gitterförmiges oder maschiges Skelet besitzen, während bei den Lyssakinen die sechsstrahligen Kieselkörper des Skeletes entweder frei in der Sarkode liegen oder mehr oder weniger locker mit einander verflochten oder auch verkittet sind. Die Lyssakinen enthalten jene wundervollen Formen mit langen Glasschöpfen an ihrer Basis (Hyalonema, Euplectella, Meyerina), welche seit ihrer Entdeckung das Interesse der Zoologen in hervorragender Weise auf sich gezogen haben. Sie sind auch am reichsten ausgestattet mit winzigen Fleischnadeln, die an Mannichfaltigkeit und Schönheit bei keiner andern Ordnung der Spongien erreicht werden. Es erscheint darum die Anschauung *Marshall's* nur zu berechtigt, welche in gewissen Lyssakinen mit vielgestaltigen Fleischnadeln die höchste Stufe des Differenzirungstriebes erblickt, welche die Hexactinelliden überhaupt zu erreichen fähig sind.

Nichtsdestoweniger sind die Lyssakinen keineswegs Erzeugnisse der Neuzeit — hervorgegangen, wie man glauben könnte, aus den älteren Dictyoninen. Nein! Beide Gruppen datiren schon aus dem paläolithischen Zeitalter und stehen sich von Anfang an scharf geschieden gegenüber.

Die Silurformation allein hat bereits gegen 8 Dictyoninen-Gattungen geliefert, unter denen Astylospongia und Palaeomanon am häufigsten vorkommen und auch am genauesten untersucht sind. Hinsichtlich des Skeletbaues bieten diese uralten Typen keine besonderen Eigenthümlichkeiten, dagegen stimmen die äussere Gestalt der Schwammkörper und namentlich auch das Canalsystem besser mit Lithistiden als mit den späteren Hexactinelliden überein. In dieser Hinsicht könnten sie als Sammeltypen betrachtet werden und deuten vielleicht auf gemeinsamen Ursprung mit den Lithistiden hin. Von paläolithischen Lyssakinen konnte ich in meiner ersten Studie über fossile Spongien[35b]) nur die problematische Acestra aus der Silurformation und eine nicht minder unvollständig bekannte Gattung Acanthaspongia aus Silur und Kohlenkalk anführen. Seitdem ist letztere durch *Carter*[33d]) und *Young*[45]) genauer untersucht und als eine mit langem Kieselschopf versehene Hyalonema ähnliche Form beschrieben worden. Nach der Beschaffenheit der sternförmigen Kieselkörperchen von Acanthaspongia (Hyalonema) Smithi scheint es mir auch gestattet, die in Silur- und Devon-Formation verbreitete Gattung Astraeospongia zu den Lyssakinen zu stellen. Die lose Verbindung der Skeletelemente bei den Lyssakinen und die dadurch bedingte leichte Zerstörbarkeit der Schwammkörper erklärt nur zu natürlich ihre grosse Seltenheit in den vorweltlichen Ablagerungen. Ich kenne in der That ausser den bereits genannten Formen nur noch eine einzige fossile Gattung (Stauractinella) aus der Juraformation, die mit ihren gewaltig grossen, regelmässigen Sechsstrahler den denkbarst einfachen Typus dieser Gruppe darstellt.

Reich entfalten sich in der mesolithischen Periode die Dictyoninen. Ihr Fehlen in Trias und Lias erklärt sich wohl aus denselben Gründen wie das der Lithistiden. In den Schwammkalken des oberen Jura liefern sie neben zahlreichen Lithistiden geradezu felsbildendes Material. Man hat bis jetzt 12 Genera mit einer beträchtlichen Anzahl von Arten unterschieden, welche sich theils eng an die recenten Gattungen Farrea, Eurete, Sclerothamnus und Aulodictyon anschliessen, theils eigenthümliche, ausgestorbene Typen bilden. In der grössten Mannichfaltigkeit erscheinen dieselben in der mittleren und oberen Kreide. Hier begegnet man bereits der noch jetzt existirenden Gattung Aphrocallistes, ferner einer Anzahl Formen, die geradezu als Vorläufer von Myliusia, Dactylocalyx, Periphragella, Eurete und Farrea betrachtet werden können. An eigenthümlichen, erloschenen Typen zum Theil von seltener Schönheit (wie Coeloptychium, Marshallia, Becksia, Camerospongia) fehlt es übrigens hier nicht. Die Zahl der Gattungen beläuft sich auf 25. Sonderbarer Weise überschreiten nur zwei Genera aus der Jurazeit die Grenze der Kreideformation. In den reichen Fundstellen der oberen Kreide von Ahlten, Coesfeld, Linden, Sussex u. s. w. begegnet man im Vergleich mit der Juraformation einer fast abolut neuen Spongienfauna.

Hiemit hat die Hexactinelliden-Entwicklung in Europa ihr Ende erreicht, denn die spärlichen Trümmer im Eocänsandstein von Brüssel oder im miocänen Sand von Ruditz in Mähren gestatten nur eine annähernde Gattungsbestimmung. Die Continuität mit der Jetztzeit wird indess hergestellt durch die schon oben erwähnten spongienreichen Miocänbildungen in Oran, wo neben Aphrocallistes noch einige andere Genera vorkommen, die theils an cretacische theils an recente Formen anknüpfen.

Im Ganzen zeigt sich die phylogenetische Entwicklung der Hexactinelliden eben so unvollständig, wie jene der Lithistiden. Unsere Kenntniss der fossilen Formen beschränkt sich auf vereinzelte, zeitlich und räumlich getrennte Reste einer Entwicklungsreihe, deren Zwischenglieder vielleicht in Ablagerungen begraben liegen, die jetzt unter dem Meeresspiegel versenkt sind oder sich in noch unerforschten Erdtheilen befinden. Ist es unter diesen Verhältnissen auch noch nicht möglich, einen Stammbaum für die einzelnen Gattungen aufzustellen, so müssen wir doch schon jetzt alle Hypothesen, welche die Hexactinelliden aus den Tetractinelliden oder Monactinelliden ableiten, in eine vorsilurische Zeit verweisen, wo uns zwar nicht mehr das Licht der Erfahrung leuchtet, wo aber die Speculation um so kühner und ungestörter schalten kann.

Es bleibt nun noch die Ordnung der Calcispongien übrig und mit dieser betreten wir zugleich das strittigste und am wenigsten aufgeklärte Gebiet der fossilen Spongiologie. *Haeckel* stellte das Vorkommen fossiler Kalkschwämme entschieden in Abrede, und bis jetzt hat in der That Niemand die Existenz urweltlicher Spongien nachzuweisen vermocht, deren Structur mit den Calcispongien der Jetztzeit übereinstimmte. Ich hatte allerdings schon vor 2 Jahren auf eine eigenthümliche Gruppe fossiler Seeschwämme hingewiesen, bei denen das Skelet aus ziemlich groben, anastomosirenden Kalkfasern besteht; allein die ersten von mir untersuchten Exemplare besassen entweder völlig homogene oder krystallinisch-strahlige Fasern. Bei letzteren strahlten die äusserst feinen Kryställchen von zahlreichen, in den groben Fasern gelegenen Centren nach allen Richtungen aus und verliehen dadurch den Fasern eine sphäroidisch-faserige Struktur. Bald gelang es mir aber auch, namentlich mit Anwendung stärkerer Vergrösserungen bei einzelnen Formen deutliche Nadeln nachzuweisen, ja an gut erhaltenen Stücken erschienen die Fasern lediglich als ein Aggregat winziger Kalknadeln. Dieselbe Beobachtung machte *W. J. Sollas*[34c]); da jedoch die Nadeln der von *Sollas* untersuchten Form sammt und sonders einaxige Gestalt zeigten und die für Calcispongien so charakteristischen Dreistrahler fehlten, so erklärte *Sollas* dieselbe für eine fossile Monactinellide (Holoraphidote), bei welchen sich die ursprünglich vorhandenen Kieselnadeln durch einen auch bei Lithistiden und Hexactinelliden vorkommenden Fossilisationsprocess in Kalkspath umgewandelt hätten. Dieser von *Carter* getheilten Ansicht vermag ich nicht beizupflichten, seitdem ich bei einer Anzahl der oben

beschriebenen Schwämme die Fasern fast ausschliesslich aus Drei- und Vierstrahlern zusammengesetzt gefunden habe. Eine Reihe anderer, hier nicht näher zu erörternder Gründe spricht ausserdem dafür, dass wir es mit ächten Calcispongien zu thun haben[47]).

Vergleicht man nun diese Faserschwämme mit den Calcispongien der Jetztzeit, so können nach der Beschaffenheit des Canalsystems und der Dicke der Schwammkörper nur die Leuconen in Betracht kommen. Bei diesen fehlt jedoch die Anordnung der Nadeln in bestimmte Faserzüge, auch zeigen sich im ganzen Aufbau und in der Wasserführung so viele Differenzen, dass es mir rathsam scheint, vorläufig für die fossilen, faserigen Kalkschwämme eine besondere Familie (Pharetrones) zu errichten, welche als directe Vorläufer der Leuconen angesehen werden können. Die Form der Skeletnadeln ist bei vielen fossilen Gattungen nicht mit wünschenswerther Schärfe festzustellen, da bekanntlich die Nadeln der Calcispongien überaus vergänglich sind und sich sogar in mikroskopischen Präparaten leicht zersetzen[59]). Immerhin war es mir aber möglich, nachzuweisen, dass bei vielen fossilen Gattungen die Skeletfasern nicht aus Drei- und Vierstrahlern, sondern aus einfachen Stabnadeln bestehen.

Die fossilen Pharetronen besitzen eine sehr bedeutende zeitliche und räumliche Verbreitung; ihre ältesten bis jetzt bekannten Repräsentanten aus der formenreichen Gattung Peronella erscheinen zuerst in der Devonformation (Scyphia conoidea Goldf. und Scyphia constricta Sandb.).

Eine reiche Auswahl an Kalkschwämmen liefert die Trias und zwar hauptsächlich an der berühmten Fundstelle bei St. Cassian in Tyrol. Nicht weniger als 12 Gattungen, von denen mehrere in die Jura- und Kreideformation aufsteigen, repräsentiren bereits die wichtigsten Modificationen, welche hinsichtlich des Aufbaus und der äusseren Erscheinung des Schwammkörpers, bei den Pharetronen vorkommen.

Auf mittleren und oberen Jura vertheilen sich circa 15 Genera und fast genau die gleiche Zahl weist auch die Kreideformation auf. Sie finden sich — und dies ist eine bemerkenswerthe Thatsache — nur zum geringsten Theil in Gesellschaft von Lithistiden und Hexactinelliden, sondern meist in Ablagerungen aus seichtem Wasser, denen jene Tiefseebewohner fehlen.

Im Allgemeinen scheinen die Gattungen theils langlebiger zu sein, als jene der andern Spongiengruppen, theils trifft man sie in zeitlich näher gerückten Bildungen (z. B. im oberen Jura und der unteren Kreide), so dass sich eine schroffe Differenz zwischen den Formen zweier benachbarter Formationen nicht geltend macht.

Auffallend bleibt es, dass die Tertiärformation bis jetzt nicht einen einzigen fossilen Kalkschwamm geliefert hat, und dieser Umstand mag wohl auch die Verschiedenheit der fossilen Pharetronen von ihren jetzt lebenden Nachkommen theilweise erklären.

Dass neben Pharetronen in der Jurazeit auch schon Syconen existirten, beweist die Gattung Protosycon (Scyphia punctata Goldf.), deren Aufbau aus Radialtuben schon vollständig mit den recenten Formen übereinstimmt. Bis jetzt steht diese Gattung ganz isolirt — abermals ein Beweis für die Unvollständigkeit der paläontologischen Ueberlieferung.

Von Asconen sind mir keine fossilen Vertreter bekannt.

Wenn wir nun, nach der Betrachtung der einzelnen Ordnungen die paläontologischen Thatsachen in ein Gesammtbild zusammenfassen, so zeigt uns nebenstehende Tabelle (S. 17) eine phylogenetische Entwicklungsreihe, die wesentlich von den bisherigen, auf rein speculativem Wege gewonnenen abweicht.

Wir sehen, dass von den 6 Hauptordnungen der Spongien alle erhaltungsfähigen bis in das paläolithische Zeitalter zurückreichen, und dass namentlich Lithistiden und Hexactinelliden schon in den ältesten Silurschichten reichlich vorhanden waren. Die Ordnungsmerkmale sind bei den fossilen Formen schon ebenso bestimmt ausgesprochen, wie bei ihren jetzt lebenden Nachkommen. Calcispongiae, Hexactinellidae, Lithistidae, Tetractinellidae und Monactinellidae stehen sich von Anfang an schroff gegenüber und liefern den Beweis, dass der Satz „bei den Spongien erscheint Alles mit Allem verwandt“ nur so weit Berechtigung besitzt, als es sich um die allgemeinen genetischen Beziehungen der Angehörigen ein und derselben Thierclasse handelt. Es gibt z. B. zwischen Lithistiden und Hexactinelliden oder Monactinelliden oder zwischen einer dieser Ordnungen und den Kalkschwämmen offenbar keine engeren verwandtschaftlichen Bande, als etwa zwischen den verschiedenen Ordnungen der Anthozoen, Echinodermen oder Mollusken.

Für eine monophyletische Entstehung der Spongien liefert somit die Paläontologie keine Anhaltspunkte. Wollen wir eine solche theoretisch supponiren, so müssen wir die Stammformen in vorsilurische Ablagerungen versetzen, aus denen uns keine organischen Reste überliefert worden sind. Dort mögen die hypothetischen Moneren, Planaeen, Gastraeen, Asculen, Olynthen, Chalynthen, Archispongien und Protospongien gelebt haben, aus denen sich dann in bis jetzt noch unbekannter Weise die einzelnen Seitenzweige des Spongienstammes entwickelt haben sollen.

Ob ferner als gemeinsame Ahne aller Schwämme eine den Myxospongien ähnliche oder eine mit Nadeln versehene Urform anzunehmen sei (an einen Hornschwamm darf man wohl am wenigsten denken, da die Hornfasern zu den am spätesten gebildeten Skeletelementen gehören), wird von der Paläontologie niemals entschieden werden.

	Myxospongiæ	Ceraospongiæ	Monactinellidae	Tetractinellidae	Lithistidae	Hexactinellidae	Calcispongiæ
Jetztzeit			Desmacidinae Chalinopsidinae Suberitidinae Chalineae Renierinae	Pachytragidae Geodinidae Pachastrellidae	Rhizomorina Tetracladina Megamorina	Dictyonina Lyssakina	Ascones Leucones Sycones
Tertiär			Vica Cliona Nadeln verschiedener Gattungen	Nadeln von Pachytragidae Geodinidae Pachastrellidae	Rhizomorina Megamorina Tetracladina	Dictyonina	Leucones Sycones
Kreide		Spongia Saxonica	Cliona Esperia Scolioraphis Opetionella	Pachastrella Tethyopsis Ophiraphidites Monilites Nadeln verschiedener Genera	Rhizomorina Megamorina Tetracladina	Dictyonina	Leucones
Jura		?	Opetionella	Geodia Isolirte Nadeln verschiedener Genera	Anomocladina Megamorina	Dictyonina Lyssakina	Pharetrones Sycones
Trias		Rhizocorallium	Isolirte Nadeln	Isolirte Nadeln und Anker			Pharetrones
Dyas		?				?	Pharetrones
Kohlenkalk		Dysidea	Raphidhistia Pulvillus	Isolirte Nadeln und Anker	Unbestimmbare Skeletelemente	? Lyssakina	
Devon						? Lyssakina	Pharetrones
Silur					Aulocopium (? Aulocopina)	Dictyonina Lyssakina	

Vergleichen wir nun schliesslich die Ergebnisse der Ontogenie mit der paläontologischen Stammesgeschichte, so lassen sich die beiderseitigen Beziehungen vorläufig erst als geringfügig bezeichnen.

Bei den Calcispongien setzt *Haeckel* einen mit Dreistrahlern versehenen Olynthus als Stammform voraus, von dem sich zunächst die Asconen abzweigten, aus welchen dann wieder die Syconen und Leuconen hervorgegangen sein sollen. Für *Haeckel* sind die dreistrahligen Nadeln die wichtigsten und zugleich die ältesten festen Gebilde, denn sie überwiegen bei allen lebenden Gattungen, während die einaxigen in der Regel nur als Schmuck- oder Vertheidigungs-Nadeln auftreten und nur bei einer kleinen Zahl recenter Gattungen das ganze Skelet zusammensetzen. *Haeckel*[48]) leitet darum die Einstrahler geradezu als Rückbildungen aus den Dreistrahlern ab. Dies stimmt nun freilich nicht mit den Beobachtungen von *Metschnikoff*, *Fr. Eilh. Schulze* und *Barrois* überein, welche beweisen, dass die Larve der Calcispongien sich zuerst mit einfachen Stabnadeln, nicht aber mit Dreistrahlern ausstattet. Nach dem biogenetischen Grundgesetz sind somit die einaxigen Nadeln die älteren, und in der That finden sich solche auch vorzugsweise bei den erloschenen Gattungen der Urzeit.

So weit gehen Ontogenie und Phylogenie trefflich zusammen. Wenn aber *Haeckel* die Asconen wegen ihres einfachen Canalsystems als die Urformen der Calcispongien ansieht, so tritt er damit den Erfahrungen der Paläontologie entgegen. Gerade die Pharetronen, in welchen wir die ältesten Ahnen der Kalkschwämme anerkennen müssen, haben theilweise schon ein sehr entwickeltes Canalsystem und dicke Wandungen und schliessen sich somit am engsten an die lebenden Leuconen an. Dass sich auch die Syconen schon in früher Zeit abgezweigt haben, geht aus ihrem Vorkommen in Juraschichten hervor. Es liegt nun kein Grund vor, warum sich nicht auch Asconen hätten erhalten sollen; da aber von diesen bis jetzt keine Spur in den Erdschichten nachgewiesen werden konnte, so ist wenigstens die Vermuthung gestattet, es sei gerade diese Gruppe als jüngster Ausläufer aus den Pharetronen oder Leuconen hervorgegangen.

Für die Kiesel- und Horn-Schwämme fehlt es noch an ontogenetischen Beobachtungen, welche die gesammte Entwicklung des Individuums umfassen. Erst wenn wir von jeder einzelnen Ordnung und Familie wissen, in welcher Weise, in welcher Reihenfolge, unter welcher Gestalt und in welcher Verbindung die Skeletelemente bei den Embryonen auftreten, wird es möglich sein, Ontogenie und Phylogenie in befriedigenden Einklang zu bringen. Dann wird sich endlich auch die Systematik der Spongien auf einer natürlichen Grundlage aufbauen lassen.

Anmerkungen.

1) *Rob. Grant.* Observations and experiments on the structure and functions of the Sponges. Edinburgh Philosophical journal 1825. vol. XIII. p. 94 u. 343.; vol. XIV. p. 113 u. 336. Edinburgh new Philos. Journ. vol. II. p. 121.

2) *Johnston.* History of British Sponges and Lithophytes. 1842.

3) *Bowerbank.* A Monograph of British Spongiadae. vol. I—III. Ray Society 1864—1874.

4) *Carter, H.* Zahlreiche Abhandlungen in Annals and Magazine of natural history 1847—1878.

5) *James Clarke.* Memoirs Boston Soc. nat. history. vol. I. 1866.

6) Archiv für Anatomie und Physiologie 1856. 1857. 1859 und 1865.

7) Classen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. I. Amorphozoa. 1859.

8) Icones histologicae. I. 1864.

9) *O. Schmidt.*
   a) Die Spongien des Adriatischen Meeres nebst zwei Supplementen. Leipzig 1864—1866.
   b) Die Spongien der Küste von Algier. Ebenda 1868.
   c) Grundzüge einer Spongienfauna des Atlantischen Gebietes. Ebenda 1870.

10) A Manual of the anatomy of invertebrated animals. London 1877.

11) Proceedings of the Boston Society nat. hist. 1876. vol. XIX.

12) Archiv für Naturgeschichte 1854. Bd. II. S. 471.

13) *Haeckel.*
   a) Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft 1870. Bd. V. S. 207.
   b) Die Kalkschwämme. Eine Monographie. Berlin 1872.
   c) Studien zur Gastraea-Theorie. Jena 1877.

14) *Haeckel.* Studien zur Gastraea-Theorie. S. 243.

15) *Metschnikoff.* Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. 1874. Bd. XXIV. S. 1.

16) *Carter.* Development of the marine Sponges. Ann. Mag. nat. hist. 4 ser. 1874. vol. XIV. p. 321. 389.

17) *Barrois.* Memoire sur l'embryologie de quelques éponges de la Manche. Annales des Sciences nat. 6 Ser. Zool. 1876. vol. III.

18) *O. Schmidt.* Das Larvenstadium von Ascetta primordialis und Ascetta clathrus. Archiv für mikroskopische Anatomie 1877. Bd. XIV. S. 249.

19) *Fr. Eilh. Schulze.*
   a) Zur Entwicklungsgeschichte von Sycandra. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie 1876. Bd. XXVII. S. 486.
   b) Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien.
      1) Die Gattung Halisarca. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie 1877. Bd. XXVIII.
      2) Die Familie der Chondrosidae. Ebenda 1887. Bd. XXVIII.
      3) Die Familie der Aplysinidae. Ebenda 1878. Bd. XXX.

20) Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1871. Bd. XXI. S. 540.

21) Beiträge zur Morphologie der Spongien. Ebenda 1876. Bd. XXVII. S. 275.

22) Voyage autour du Monde sur la Bonité, Zoophytologie. Paris 1844.

23) *Carter.* Annals and Magaz. nat. hist. 1878. p. 303.

24) Adriatische Spongien. 2. Supplem. 1866. S. 5.

25) Jenaische Zeitschrift für Medicin u. Naturw. 1868. Bd. IV.

26) Die Kalkschwämme. Bd. I. S. 34. 216. 328.

27) *O. Schmidt.* Zur Orientirung über die Entwicklung der Spongien. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie 1875. Bd. XXV. Supplem. S. 127.

28) *Fr. Eilh. Schulze.* Ueber den Bau und die Entwicklung von Sycandra raphanus. Ebenda S. 247.

29) *Haeckel.* Studien zur Gastraea-Theorie. III. Die Physemarien, Gasträaden der Gegenwart. S. 204.

30) *C. Keller.* Untersuchungen über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Spongien des Mittelmeers. Ein Beitrag zur Lösung der Spongienfrage. Basel 1876.

31) Die Kalkschwämme. Bd. I. S. 340—359.

32) Grundzüge einer Spongienfauna des Atlantischen Gebietes. S. 83.

33) *Carter H. W.*
a) On fossil Sponge spicules of the greensand. Annals and Magaz. nat. hist. 1871. 4 ser. vol. VII. p. 112
b) Note on the „tubulations sableuses“ of the étage Bruxellien in the environs of Brussels. Ebenda 1877. 4 ser. vol. XVIII. p. 382.
c) On a fossil species of sarcohexactinellid Sponge allied to Hyalonema. Ebenda 1877. 4 ser. vol. XX. p. 176.
d) Mr. James Thomson's fossil Sponges from the Carboniferous system of the south west of Scotland. Ebenda 1878 5 ser. vol. I. S. 128.

34) *Sollas, W. J.*
a) On Eubrochus clausus. Geological Magazine 1876. p. 398.
b) On Stauronema, a new genus of fossil Hexactinellid Sponges. Annals and Mag. nat. hist. 1877. 4 ser. vol. XIX. p. 1.
c) On a Holoraphidote sponge from the Cambridge Coprolite bed. Quarterly journ. geological Society 1877. vol. XXXIII. p. 242.
d) On the Structure and affinities of the genus Siphonia. Ebenda 1877. vol. XXXIII. p. 790.

35) *Zittel, K. A.*
a) Ueber Coeloptychium. Ein Beitrag zur Kenntniss der Organisationsverhältnisse fossiler Spongien. Abhandlungen der k. bayr. Akad. der Wissenschaften. II. Cl. 1876. Bd. XII.
b) Studien über fossile Spongien.
I Hexactinellidae. Ebenda Bd. XIII. S. 1.
II Lithistidae. Ebenda S. 67.
c) Beiträge zur Systematik fossiler Spongien. Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie 1877. S. 337.

36) *Carter.* Notes introductory to the Study and Classification of the Spongida. Annals and Magazine nat. hist. 1875. 4 ser. vol. XVI.

37) *Marshall, W.* Ideen über die Verwandschaftsverhältnisse der Hexactinelliden. Zeitschr. für wissensch. Zoologie 1876. Bd. XXVII. S. 134.

38) Die Gründe für die Selbständigkeit dieser Ordnung habe ich in der 2. Abtheilung meiner Studien S. 29—32 darzulegen versucht.

39) Vgl. 33. d. S. 139.

40) Die ausführliche Beschreibung der fossilen Monactinelliden, Tetractinelliden und Calcispongien wird demnächst in der dritten Abtheilung meiner Studien über fossile Spongien erscheinen.

41) Vgl. 33. a u. b.

42) Report of Belfast Naturalist's field Club 1873. Appendix.

43) Annales de la Société malacologique de Belgique 1874. vol. IX.

44) Vgl. 35 a.

45) *Young.* On Hyalonema Smithi. Annals and Mag. nat. hist. 1877. 4 ser. vol. XX.

46) *Marshall, W.* Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. XXV. Supplem. und Bd. XXVII.

47) Eine ausführliche Darlegung der Gründe, welche mich veranlassen, Pharetrospongia, sowie die von mir früher als Calcispongia fibrosa bezeichneten Spongien für ächte Kalkschwämme zu halten, findet sich in der demnächst erscheinenden dritten Abtheilung meiner Studien über fossile Spongien.

48) Kalkschwämme. Bd. I. S. 351. 352.

München 1878.
Druck von R. Oldenbourg.