

Morphologie einiger Süßwasserporifera (*Baikalospongia bacillifera*, *Lubomirskia baicalensis*, *Swartschewskia papyracea*) des Baikal-Sees (Sibirien, Rußland)

Peter RÖPSTORF & Joachim REITNER

Morphologie einiger Süßwasserporifera (*Baikalospongia bacillifera*, *Lubomirskia baicalensis*, *Swartschewskia papyracea*) des Baikal-Sees (Sibirien, Rußland).- Peter RÖPSTORF & Joachim REITNER, Berliner geowiss. Abh. (E) 13: 507-525; Berlin.

Zusammenfassung: Während einer 9-tägigen Exkursion auf dem Baikal-See vom 2.-10. September 1993 wurden mehrere Proben der endemischer Baikal-Schwämme (Lubomirskiidae) *Swartschewskia papyracea*, *Lubomirskia baicalensis* und *Baikalospongia* cf. *bacillifera* genommen und histologisch und ultrastrukturell in Hinblick auf die Morphologie der Choanocytenkammern und der Choanocyten, auf Embryonal- und Larvalstadien, Struktur und Anordnung der Spicula sowie den Kontakt zwischen Substrat und Schwamm untersucht. Die Choanocyten aller untersuchten Arten der Lubomirskiidae wiesen ähnliche morphologische Merkmale auf. Das Flagellum ist in einer kleinen Grube eingelenkt. Der Basalkörper (Kinetosom) ist mit senkrecht zu ihm verlaufenden Mikrotubuli verankert. Im September befanden sich in einer Probe von *Baikalospongia* cf. *bacillifera* bereits ausdifferenzierte Parenchymula-Larven, während in *Swartschewskia papyracea* nur Furchungsstadien und in *Lubomirskia* nur Eizellen angetroffen werden konnten. An den Substratansatzstellen wurde ein Biofilm nachgewiesen.

Abstract: During a 9-day excursion at the beginning of September 1993 to Lake Baikal (Siberia) several samples of the endemic Baikal-sponges (Lubomirskiidae) *Swartschewskia papyracea*, *Lubomirskia baicalensis*, and *Baikalospongia* cf. *bacillifera* were collected and afterwards examined at histological and ultrastructural level. Special interest was focused on the morphology of choanocyte-chambers and choanocytes, embryonal stages, larvae, spicules, and the contact between the substrate and the sponge. All choanocytes of the examined lubomirskiid species showed similar morphological patterns. The flagellum is located in a little pit and the kinetosome anchored with microtubules. In September *Baikalospongia* contained already fully developed Parenchymellae, while *Swartschewskia* exhibited cleavage stages and *Lubomirskia* large oocytes only. Between sponge and substrate a biofilm-layer was detected.

Keywords: Baikal-See, Choanocyten, Histologie, Porifera, *Lubomirskia baicalensis*, *Swartschewskia papyracea*, *Baikalospongia bacillifera*, Ultrastruktur.

Adresse der Autoren: Dr. P.RÖPSTORF & PD DR. J. REITNER, Institut für Paläontologie, FU Berlin, Malteserstraße 74-100, Haus D, 12249 Berlin.

1. Einleitung

Der Baikal-See bedeckt mit einer Länge von 635 km und einer maximalen Breite von 80 km eine Fläche von 31.500 km² (Textabb.1). Seine durchschnittliche Tiefe beträgt 730 m, seine maximale Tiefe 1.620 m. Im Baikal sind 230.000 km³ - 20% des auf unserem Planeten verfügbaren Süßwassers gespeichert. Diese riesige Wassermenge bewirkt eine relative Temperaturkonstanz. Selbst das Oberflächenwasser des Litorals erwärmt sich im Sommer nur auf 16°C. Das Wasser ist außerordentlich oligotroph und ionenarm.

Der Baikal ist vermutlich durch einen Grabenbruch vor ca. 23 Mio. Jahren (Tertiär, Miozän/Oligozän) entstanden und ist damit der älteste See

der Erde. Die besonderen Lebensbedingungen des Sees und sein Alter sind die Ursache für den außerordentlich hohen Endemismus - 70% der Fauna sind Endemiten (KOZHOV 1963).

Ein kanadisch-sowjetisches Forscherteam konnte mit Hilfe von speziellen Unterseebooten (Pisces) erstmals unterseeische Thermalquellen nachweisen. An den Stellen, wo das Sediment erwärmt wurde fanden sich spezielle Schwamm-Lebensgemeinschaften (WEBER 1992). Eine Probenahme dieser besonders interessanten Schwämme an den in ca. 450 m tiefen Thermalquellen war während der kurzen Zeit leider nicht möglich.

Die Schwämme des Baikal-Sees sind mit Ausnahme des Süßwasserschwamms *Ephydatia fluviatilis* alle endemisch. Bislang sind sechs endemische

Schwammarten bekannt, die in drei Gattungen unterteilt werden (KOZHOV 1963).⁽¹⁾

1. *Swartschewskia* mit der einzigen Art *S. papyracea* ist ein 1-3 cm großer weißer Schwamm mit einem einzigen, zentralen Osculum, der Steine im Litoral und Sublitoral besiedelt.

2. *Lubomirskia* ist mit drei Arten die bedeutendste Schwammgattung des Baikals. Es handelt sich um große (70 cm), säulenförmige meist verzweigte Schwämme, welche Steine des Litorals und Sublitorals bewachsen. Dabei erreichen die Schwämme erstaunlich hohe Biomassen (1kg/m²) und schaffen Raum für spezielle Biozöosen (KOZHOV 1963). An *Lubomirskia baicalensis*, die aufgrund der symbiontischen Zoochlorellen grün erscheint, leben u.a. die Gammariden *Brandtia parasitica*, *Eulimnogammarus cruentus* und *E. grandimanus* sowie zahlreiche harpactoide Copepoden, Anneliden und Turbellarien (KOZHOV 1963; KAMALTYNOV et al. 1993). Der einzige im Baikals vorkommende Polychaet (*Manayunkia baicalensis*) bewohnt manchmal die Ostien von *Lubomirskia*. Zwischen den Schwämmen leben cottoide Fische wie *Batrachocottus baicalensis*, *Paracottus kessleri* und *P. kneri*.

3. *Baikalospongia*. Die Schwämme dieser Gattung sind nicht verzweigt. Sie bedecken als massive Krusten oder Säulen Steine in Tiefen von 4 bis mehr als 500 m. Von dieser Gattung sind bislang zwei Arten, *B. bacillifera* und *B. intermedia* beschrieben worden.

Alle drei Gattungen der Baikalschwämme unterscheiden sich schon von ihrem Habitus deutlich von allen anderen bekannten Süßwasserschwämmen. Die Unterschiede zu den Spongillidae beschrieb ANNANDALE (1913): Es fehlen ihnen subdermale Räume und das Kanalsystem sowie die Oscularöffnungen sind anders ausgeprägt. ANNANDALE stellt die Baikalschwämme zur Familie der (marinen) Haploscleridae. Der russische Wissenschaftler REZVOJ (1936) hält eine Zuordnung der Baikalschwämme zu irgendeiner anderen systematischen Gruppe der Porifera für unmöglich. Nach seiner Meinung stellen sie eine Gruppe von nahe verwandten Formen dar, die zu einer Familie, den Lubomirskiidae zusammengefaßt werden sollten. Dieser Ansicht stehen jedoch größere Unterschiede im Bau des Skeletts entgegen.

Allen endemischen Poriferen des Baikalsees ist gemeinsam, daß sie keine Gemmulae, d.h. asexuelle Reproduktions- und Dauerstadien bilden (KOZHOV 1963). Die sogenannten Sorite, die SWARTSCHEWSKI noch für asexuelle Reproduktionsstadien hielt, erwiesen sich als telolezithale Eizellen, die sich später im Schwamm zu Paren-

chymula-Larven entwickeln (GUREEVA 1972). ARNDT (1937) hält die Lubomirskiidae für verwandt mit den kaspischen Schwämmen der Gattung *Metschnikovia*, was mit REZVOJS Meinung konform geht, daß die Lubomirskiidae aus dem Meer her einwanderten - unabhängig und später als die Spongillidae. Dies wurde durch serologische Befunde bestätigt (TALIYEV 1940, zitiert nach LINJEWITSCH 1991). Die Gattung *Ochridaspongia* aus dem im Balkan gelegenen See Ochrid (ARNDT 1937), die *Corticospingia* (*Corticospingilla*) aus dem See Tiberiade (ANNANDALE 1913) und die Gattung *Pachydictyum* aus dem See Posso sowie *Malawispongia* aus dem Malawi-See (BRIEN 1973) weisen Ähnlichkeiten mit den Lubomirskiidae auf, doch ist unklar, ob diese auf Konvergenzen und somit nur auf ähnliche Lebensbedingungen in großen Seen oder auf Verwandtschaftsbeziehungen zurückzuführen sind. Die Phylogenie der Porifera des Baikalsees ist somit noch nicht endgültig aufgeklärt.

Paläontologische Untersuchungen ergaben, daß sich Spicula von Lubomirskiidae in Schichten des Tertiärs entlang der Süd-Ostufers des Baikals und im Tunkinsker Graben fanden (MARTINSON 1948, 1958). Diese Schwammgruppe war zumindest mit Beginn der Baikals Entwicklung bereits vorhanden.

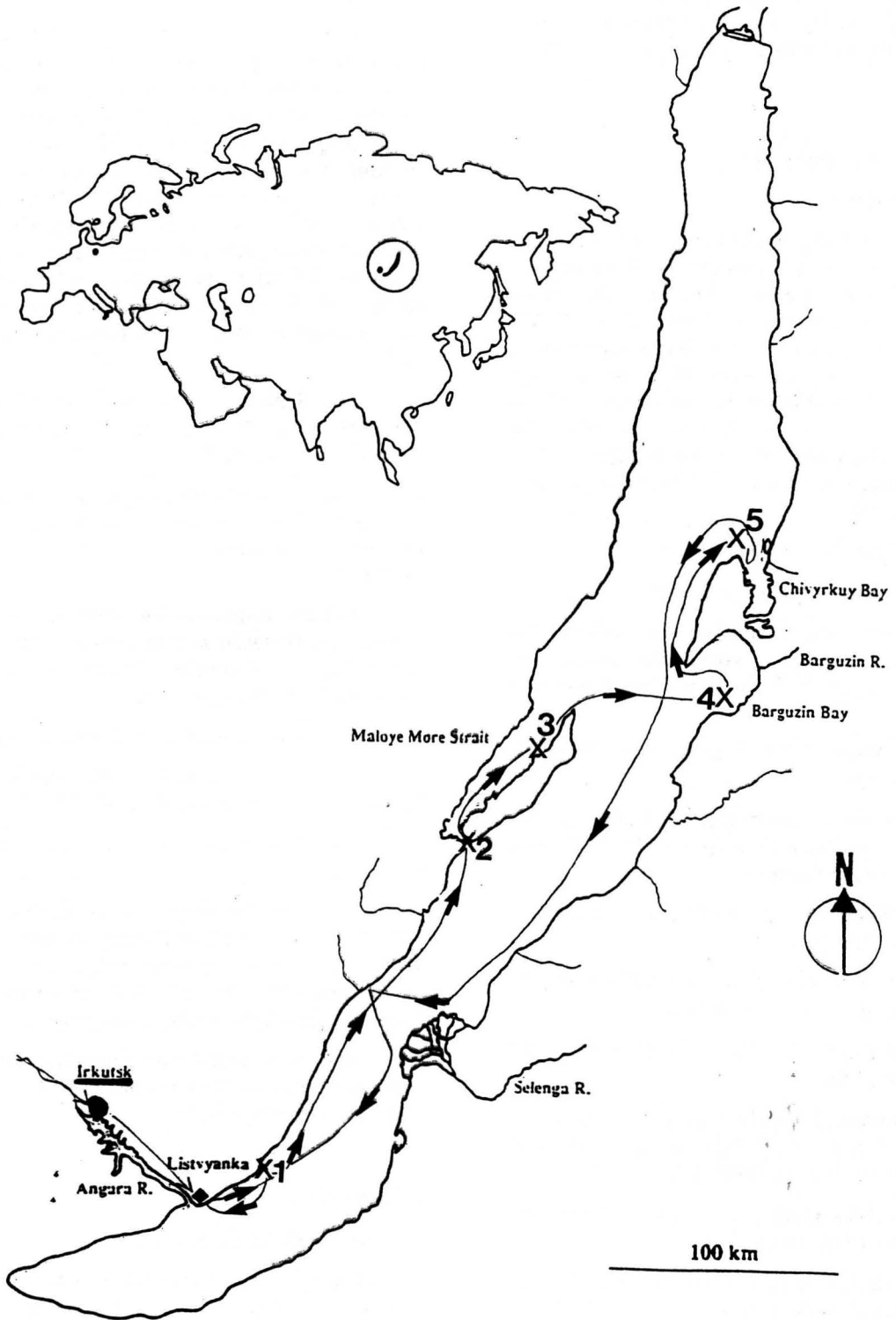
Die Oogenese der Baikalschwämme ist von GUREEVA (1972), Spermatogenese, die Proliferation der Zellen und die Embryogenese des Schwammes *Lubomirskia baicalensis* von EFREMOVA & PAPPKOWSKAJA (1976, 1980) detailliert dargestellt worden. Die begeißelten Zellen der Larven sowie die Choanocyten von *Baikalospongia bacillifera* wurden in Hinblick auf die Verankerung auch auf ultrastruktureller Ebene untersucht (EFREMOVA et al. 1988).

Ziel der Untersuchung

Neben der Morphologie der Larven und der Ausprägung der Spicula ist die Morphologie der Zelltypen, speziell der Choanocyten und die Anordnung dieser Zellen in den Choanocytenkammern von systematischer Relevanz.

Da bislang an den Schwämmen des Baikals nur wenige histologische Untersuchungen mit modernen Methoden (Fluoreszenzmikroskopie) und nur vereinzelte ultrastrukturelle Arbeiten durchgeführt worden sind, sollte diese Studie einen weiteren Beitrag zur Kenntnis der Morphologie der weitgehend unbekanntem Lubomirskiidae leisten. Durch den Einsatz spezifischer Farbstoffe sollten die Zelltypen nicht nur strukturell unterschieden werden, sondern auch Aussagen zu ihrer Funktion ermöglicht werden.

⁽¹⁾ Die Schwämme des Baikalsees wurden überarbeitet, doch sind die Resultate bislang noch nicht veröffentlicht worden (pers. Mitt. von Oleg Timoschkin).



Textabb.1: Karte des Baikalsees mit Fahrtroute und Schwammfundstellen (Kreuze mit Nummern)

Auf ultrastruktureller Ebene sollten vor allem die Choanocyten der verfügbaren Schwammarten dargestellt werden. Alle Schwammproben wurden auf Embryonalstadien und Larven hin untersucht.

2. Material und Methoden

2.1. Probennahme

Während einer 9-tägigen Exkursion auf dem Baikalsee vom 2. bis 10. September 1993 mit dem FS Wereschtschagin wurden Schwämme der Arten *Lubomirskia baicalensis* (Habitus: Tafel 4, 3), *Swartschewskia papyracea* und *Baikalospongia* cf. *bacillifera* (Tafel 4, 3) 1 km nördlich von Bolschije Koty aus ca. 7 m Wassertiefe von einem Taucher geborgen. An anderen Stationen wurden die Schwammproben mit Hilfe einer Dredge gewonnen. Die Fahrtroute und die Stationen sind auf der Karte dargestellt.

Fundorte (vergl. Textabb.1):

1. Bolschije Koty (Wassertiefe 7 m):

6 große, verzweigte Exemplare von *Lubomirskia baicalensis*, 2 Exemplare von *Baikalospongia* cf. *bacillifera* sowie 5 Exemplare *Swartschewskia papyracea*

2. Maloye More 53° 01' 25"N; 106° 55' 12"E (Wassertiefe 30 m):

Gefunden wurden 5 farblose Bruchstücke von *Lubomirskia* cf. *baicalensis* sowie 8 Bruchstücke von *Baikalospongia* (3 farblos)

3. Maloye More (53° 17' 55"N; 107° 34' 20"E ;) (Wassertiefe 30 m):

Gefunden wurden 163 kleine und 4 große Bruchstücke von *Lubomirskia baicalensis*.

4. Barguzin-Bucht (53° 19' 22"N; 108° 43' 42"E) (Wassertiefe 95 m):

Gefunden wurden 3 Bruchstücke von *Lubomirskia baicalensis* (grün) und 2 farblose *Baikalospongia* cf. *bacillifera* auf einem Holzstückchen.

5. Chivyrkuisky Golf (53° 49' 47"; N109° 06' 11"E) (Wassertiefe 100m):

Gefunden wurden zwei farblose Bruchstücke von *Baikalospongia* cf. *Bacillifera*

2.2. Fixierung

Die frischen Schwammproben wurden noch auf dem FS Wereschtschagin in 2,5% Glutaraldehydlösung ca. 1 h lang bei Zimmertemperatur fixiert. Der Fixierlösung enthielt Phosphatpuffer (pH 7,0) und Baikalsee. Mischungsverhältnis: 1

ml 25% Glutaraldehyd, 4,5ml Phosphatpuffer, 4,5ml Baikalsee.

Danach wurden die Proben dreimal mit Baikalsee gespült. Proben, die für histologische Untersuchungen vorgesehen waren, wurden anschließend in einer Ethanol-Reihe (30%, 50%, 70%) dehydriert. Schwammstücke, deren Ultrastruktur studiert werden sollte, wurden in 2% OsO₄ (Osmiumtetroxid) postfixiert (1 h), in Baikalsee gespült und in einer Ethanolreihe bis zu 90% dehydriert. Als Einbettungsmedium verwendeten wir LR-white. Mangels eines Brutschanks erfolgte die Polymerisierung des Kunstharzes im Maschinenraum des FS Wereschtschagin (ca. 50°C).

Die Schnitte wurden mit einem Reichert-Ultramikrotom (Ultracut) bei Verwendung von Glasmessern hergestellt.

Die Nachkontrastierung erfolgte in gesättigter Uranylacetatlösung (WATSON 1958) für 60 min und in 0,5%iger Bleicitratlösung (REYNOLDS 1963) für 5 min.

Für die histologischen Studien wurden die Proben gefärbt. Dazu wurden die Farbstoffe in 70% Ethanol gelöst (gesättigte Lösung) und die Proben 1 d in die Färbelösung gelegt.

Folgende Farbstoffe wurden verwendet:

A) Nicht fluoreszierende Farbstoffe: Methylenblau, Basisch-Fuchsin, Toluidin-Blau O

B) Fluoreszenzfarbstoffe: Calcein, Aureomycin

Nach der Färbung wurden die Proben mit 70% Ethanol gespült, um nichtgebundenen Farbstoff zu entfernen und anschließend in LR-White eingebettet. Die Schnitte (20-30 µm) wurden mit Hilfe eines Hartteilmikrotoms hergestellt.

Die licht- und fluoreszenzmikroskopischen Untersuchungen wurden an einem ZEISS Axiophot Mikroskop durchgeführt.

3. Ergebnisse

Spicula und deren Anordnung

Die Megaskleren von *Swartschewskia papyracea* sind leicht gebogen, stumpf und völlig glatt (Tafel 1, 1A) (Strongyle, vergleichbar mit *Strongylophora*). Sie bilden eine kompakte, krustenartige, äußere Schicht (Tafel 1, 2). Auch das Osculum ist von kompakt angeordneten Spicula begrenzt (Tafel 1, 2 & Tafel 2, 2A). Im Choanosom sind nur wenige, einzelne Spicula verstreut. Neben den Megaskleren finden sich auch Mikroskleren (Tafel 1, 1B und Tafel 2, 2D). Spicula von *Baikalospongia* cf. *bacillifera* sind, ähnlich wie jene von *S. papyracea*

relativ dick, doch langgestreckter und an den Enden bedornt (Tafel 1, 1C). Sie sind von Spongien umgeben und bilden Spicula-Stränge, die mehr oder weniger gleichmäßig im Schwammgewebe angeordnet sind. Parenchymula-Larven von *Baikalospongia* cf. *bacillifera* weisen im Unterschied zu den adulten Schwämmen Acanthoxen auf.

Lubomirskia baicalensis besitzt Acanthoxen (Tafel 1, 1D). Diese sind zu Strängen, die miteinander verbunden sind angeordnet und durchziehen das gesamte Schwammgewebe. Zur Oberfläche (Exopinacoderm) hin verzweigen sich die Spiculastränge, so daß die Spicula dicht nebeneinanderliegen (stakettensaunartig) und so die Stabilität erhöhen (Tafel 1, 3A). Dieser Bereich wird auch als Apikalbereich bezeichnet. Im Querschnitt zeigt *L. baicalensis* in bezug auf die Sklerenbündel eine Zonierung (Tafel 2, 1): Bereiche, in denen die Spiculastränge verzweigen und die Skleren stakettensaunartig angeordnet sind (Pfeile) lassen sich deutlich von Bereichen einfacher Spiculastränge unterscheiden. Die Spiculastränge sind von Spongien umgeben (Tafel 1, 3B).

Embryonalstadien und Larven (Tafel 2 und 3)

In allen Schwammarten wurden Anfang September Geschlechtsprodukte und teilweise auch Embryonalstadien angetroffen. In einem Exemplar von *Baikalospongia* cf. *bacillifera* fanden sich neben Furchungsstadien (Tafel 3, 2) auch fertige Parenchymula-Larven, die bereits Spicula ausgebildet hatten (Tafel 2, 4; Tafel 4, 1A-1C). Diese sind bedornt (Acanthoxen) und liegen ungeordnet im "Parenchym". Am animalen Pol erstreckt sich ein subdermaler Raum. Die Nuclei der Parenchymulae-Zellen sowie die Umrisse der larvalen Spicula fluoreszieren bei Calcein-Färbung intensiv gelb (Tafel 4, 1C), ein Hinweis auf intensive Ca-ATPase-Reaktionen. Die Parenchymulae werden von Hüll-("Follikel")zellen umgeben.

Furchungsstadien (8-Zellstadium und spätere), die von Hüllzellen umgeben sind, wurden bei *S. papyracea* im Choanosom angetroffen (Tafel 3, 3A, B, 4A). Bei *Lubomirskia baicalensis* fanden sich in den Spitzen der Verzweigungen Oocyten von unterschiedlicher Größe (Tafel 2, 3) sowie große, telolecithale Eier (Tafel 3, 1). Der Nucleus der Eizelle liegt unmittelbar unter einer napfartigen Mulde des Eies (Tafel 3, 1 Inset).

Choanocytenkammern und Choanocyten

Die Choanocytenkammern der Baikalspongien sind mit ca. 30-40 µm normal groß.

Die Geißelkammern von *S. papyracea* sind sphärisch. Die Choanocyten sind an der Basis, wo auch die Nuclei der Zellen lokalisiert sind verbreitert (Tafel 5, 1A). Die Nuclei enthalten kondensiertes Chromatin und keine deutlichen Nucleoli. Der "Kragen" besteht aus 26-32 Mikrovilli, die durch filamentöses Material miteinander verbunden sind.

Das Kinetosom ist mit senkrecht zur Längsachse der Geißel verlaufenden Mikrotubuli verankert. (Tafel 5, 1C). Die Geißel liegt in einer Mulde (Tafel 5, 1A & 1C). Die Flagellen tragen keine Vela. Die Choanocytenkammern werden von Endopinacocyten (mit flachen Auswüchsen) und Amöbocyten (z.T. Archaeocyten) umgeben. Letztere sind angefüllt mit Vakuolen, die phagozytierte Algen oder symbiontischen Zoochlorellen enthalten (Tafel 5, 1A und 2).

Lubomirskia baicalensis besitzt ähnlich gestaltete Choanocytenkammern wie *Swartschewskia* (Tafel 6, 1A). Im Bereich des "Kragens", bestehend aus ca. 30 Mikrovilli sind häufig Bakterien zu erkennen (Tafel 6, 1B). Die Geißelbasis liegt in einer Mulde (Tafel 6, 1C und 1E). Der Basalkörper ist im Cytoplasma mittels mehrerer Stränge (Mikrotubuli?) verankert (Tafel 6, 2 & E).

Die Choanocytenkammern von *Baikalospongia* cf. *bacillifera* entsprechen in Form und Größe denen der anderen *Lubomirskiidae* (Tafel 4, 2B). Auch die Ultrastruktur der Choanocyten von *Baikalospongia* sind jenen von *Swartschewskia* ähnlich. Die Geißel scheint aber nicht in einer Mulde eingelenkt zu sein. Möglicherweise handelt es sich aber hier um einen Fixierungsartefakt.

Kanalstrukturen

Kanäle werden bei allen Arten der *Lubomirskiidae* von Endopinacocyten ausgekleidet. Direkt hinter den Endopinacocyten liegen Mesohylzellen (Tafel 2, 2C, Tafel 5, 2), die bei *Swartschewskia papyracea* besonders zahlreich vertreten sind. Die Kanäle münden bei diesem Schwamm in einem zentralen Ostium. Die Einströmporen können, wenn sie nicht benötigt werden, von Exopinacocyten verschlossen werden (Tafel 1, 2)). *Lubomirskia* und *Baikalospongia* besitzen zahlreiche Ocularporen-Komplexe. Bei *Lubomirskia* stehen jeweils 5 Ocularporen sternförmig in einem Komplex, bei *Baikalospongia* ca. 10 in einer kreisförmigen Grube (Tafel 4, 3).

Substratansatzstelle

Bei einem von *Baikalospongia* cf. *bacillifera* umwachsenen Holzstückchens zeigt sich nach Calceinfärbung eine deutlich fluoreszierende Schicht zwischen dem Substrat und dem Schwamm. Einzelne Spicula des Schwammes stehen mit dieser Schicht in unmittelbarem Kontakt, während sich zwischen Substrat und dem Schwammgewebe größerer Räume erstrecken (Tafel 4, 2A). Diese Räume sind in der Regel mit mikrobiellen Filmen angefüllt (Biofilme).

4. Diskussion

Die Fixierung für die transmissionsmikroskopischen Studien ist leider nicht optimal, so daß das Material eine gesicherte Analyse des Geißelappa-

rats der Choanocyten nicht zuläßt. Die Verankerung des Kinetosoms mit Hilfe von Mikrotubuli, die senkrecht zur Längsachse des Kinetosoms verlaufen wurde von Efremova an *Baikalospongia bacillifera* nachgewiesen. Geißeln von adulten Schwämmen und Larven besitzen unterschiedliche Ankerstrukturen: statt Mikrotubuli dienen bei larvalen Geißelzellen Filamentbündel der Verankerung (EFREMOVA et al. 1988). Auffällig ist die Lage der Geißel der Choanocyten in einer Mulde. Möglicherweise ist dieses Merkmal von systematischer Relevanz.

Das Fehlen von velumartigen Flagellenanhängen unterscheidet die Lubomirskiidae von den Spongilliden, wo dieses Merkmal generell vorhanden ist (MEHL et al. 1993). Dies ist ein weiterer Hinweis dafür, daß Lubomirskiidae und Spongilliden voneinander unabhängig das Süßwasser besiedelt haben könnten.

In den Choanocytenkammern adulter *L. baicalensis* wurden Zentralzellen nachgewiesen (EFREMOVA 1981). Diese Zellen sind bislang in keinem anderen Süßwasserschwamm gefunden worden, sind aber weit verbreitet bei marinen Calcarea und Demospongien (REISWIG & BROWN 1977). Zentralzellen in den Choanocytenkammern, wie sie von EFREMOVA (1981) für *Lubomirskia baicalensis* beschrieben wurden, konnten von uns nicht gefunden werden. Da sie aber nur in einem geringen Teil (5% nach REISWIG & BROWN 1977) der Choanocytenkammern vorkommen sollen, könnte das Fehlen mit der geringen Anzahl der geschnittenen Choanocytenkammern zu erklären sein.

Nach GUREEVA (1968, 1972) und EFREMOVA (1981) sind die Baikal-Schwämme getrenntgeschlechtlich. Die Gonocyten gehen aus Archaeocyten, nicht aus Choanocyten hervor (GUREEVA 1972). In gründlichen Untersuchungen gelang es GUREEVA (1972) die Genese der Eizellen, der sogenannten Sorite, von *Lubomirskia baicalensis* und *Baikalospongia bacillifera* zu verfolgen: Die Oocyte wächst in zwei Etappen. In der ersten Phase sind die Oocyten beweglich und phagocytieren Zellen, die reich an Reservestoffen sind. In dieser Phase befindet sich der Kern in der meiotischen Teilung. In der zweiten, unbeweglichen Etappe wird die Oocyte von Hüllzellen umgeben, die Nährzellen (Phagocyten, Thesocyten) zur Oocyte hindurchlassen, selbst aber nur Schutzfunktion haben (GUREEVA 1972). In der Eizelle sammeln sich Dotterkugeln an (Vitellogenese). Der Nucleus, anfangs zentral gelegen, wird in die Peripherie, zum animalen Pol gedrängt.

Die histologische Untersuchung von in verschiedenen Jahreszeiten gesammelten Schwämmen ergab, daß von Juni-September späte Oocyten und Furchungsstadien vorkommen, aber keine Larven (EFREMOVA 1981). Unsere Beobachtungen bestäti-

gen diesen Befund für *L. baicalensis* aber bei *B. bacillifera* scheint es in dieser Hinsicht Ausnahmen zu geben, denn unsere Probe aus ca. 30 m Tiefe zu Anfang September enthielt bereits ausdifferenzierte Parenchymulae. Nach EFREMOVA (1981) finden sich im Oktober Furchungsstadien und Gastrulae. Im November wurden Parenchymula-Larven sowie späte Oocyten angetroffen. Im Januar wurden neben Parenchymulae auch Morulae sowie Oocyten nachgewiesen (EFREMOVA 1981). In bezug auf die geschlechtliche Vermehrung ist keine deutliche saisonale Periodizität wie bei den Spongillidae und einer Reihe von marinen Schwämmen zu konstatieren, aber auch keine ununterbrochene Reproduktion wie beispielsweise bei *Ochridaspongia rotunda* aus dem Ochrid-See (Macedonien im ehem. Jugoslawien) (GILBERT & HADZISCE 1977), bei der im Mesohyl stets alle Stadien der Gametenbildung und der Embryonalentwicklung zu finden sind.

Ein bedeutender Unterschied zu den Spongillidae ist das Fehlen der ungeschlechtlichen Vermehrung in Form von Gemmulae. Einige Autoren meinen, daß das Fehlen der ungeschlechtlichen Vermehrung bei einigen Süßwasserschwämmen mit einer im Vergleich zu den Spongillidae und Meyeniinae späten Besiedelung von lakustrischen Environments in Verbindung steht (PENNY & RACEK 1968, RACEK 1969, RACEK & HARRISON 1975). Als RACEK & HARRISON (1975) die phylogenetische Stellung des mesozoischen Schwammes *Palaeospongilla chubutensis* untersuchten, kamen sie zu dem Schluß, daß die Schwämme der kontinentalen Gewässer, die Gemmulae bilden, weit vor dem Erscheinen von Süßwasserschwämmen ohne Gemmulae entstanden sein müssen. Diese Ansicht stimmt mit der von MARTINSON (1958) entwickelten Vorstellung überein, daß die Lubomirskiidae erst später entstanden sind und ein neolimnisches Faunenelement des Baikals darstellen. Die Spongilliden zählt er zur früheren palaeolimnischen Fauna. Jedoch kann die Fähigkeit Gemmulae auszubilden auch, bedingt durch gleichförmigen Lebensbedingungen des Tiefseesystems Baikal, reduziert worden sein. Dafür spricht auch die ganzjährige Produktion von Geschlechtszellen. Daher ist die Möglichkeit, daß die Lubomirskiidae aus frühen Spongilliden heraus entstanden sind, nicht ausgeschlossen. Aber auch von diesem Standpunkt aus wäre die Familie der Spongillidae zweifelsohne älter als die Fam. Lubomirskiidae.

Ein interessantes Merkmal sind die larvalen Spicula von *Baikalospongia*, die an die für *Lubomirskia* typischen Acanthoxen erinnern. Die larvalen Spicula von *Lubomirskia baicalensis* dagegen sind glatte Oxen. Im Unterschied zu den Spicula der *Baikalospongia*-Parenchymula die keine besondere Ausrichtung aufweisen liegen jene von *Lubomirskia* parallel zur Längsachse der Larve (EFREMOVA & EFREMOV 1980). Die larvalen

Spicula von *L. baicalensis* und *B. bacillifera* unterscheiden sich somit beide deutlich von jenen der adulten Schwämme. Leider ist noch unbekannt wie die larvalen Spicula bei *Swartschewskia* und den mutmaßlich mit den Lubomirskiidae verwandten Schwämmen, z. B. der kaspischen Gattung *Metschnikovia* oder *Ochridaspongia* gestaltet sind.

5. Dank

Prof. Dr. I. ZERBST vom Institut für Tierphysiologie der FU-Berlin, Prof. Dr. GRACHEV und Dr. Oleg TIMOSCHKIN vom Limnologischen Institut Irkutsk sei hiermit für die Planung und Durchführung der Exkursion zum Baikalsee herzlich gedankt. Der Deutsche Akademische Austauschdienst (DAAD) finanzierte die Reisekosten. Die TEM-Untersuchungen konnten dankenswerterweise im Labor von Prof. Dr. K. HAUSMANN (Inst. für Zool. der FU-Berlin) durchgeführt werden. Herr Dr. WEBER (Potsdam) stellte freundlicherweise getrocknete Exemplare der Baikalsee Schwämme zur Verfügung.

6. Literatur

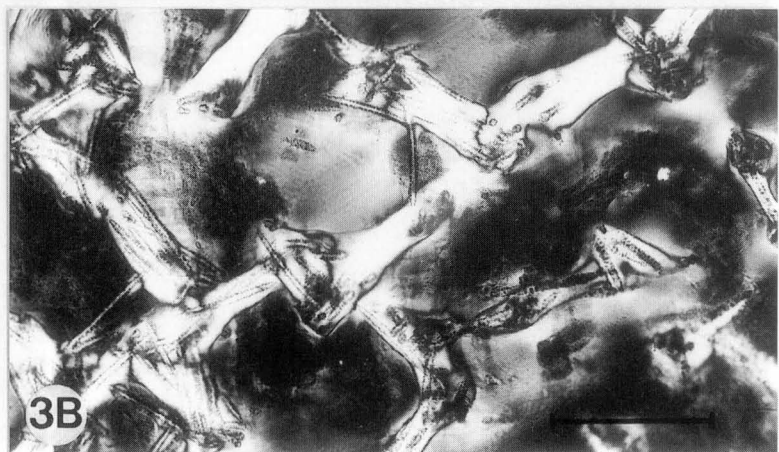
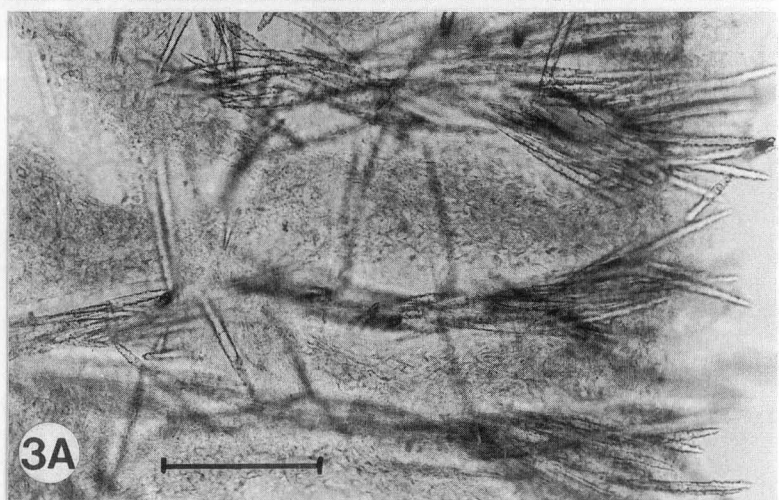
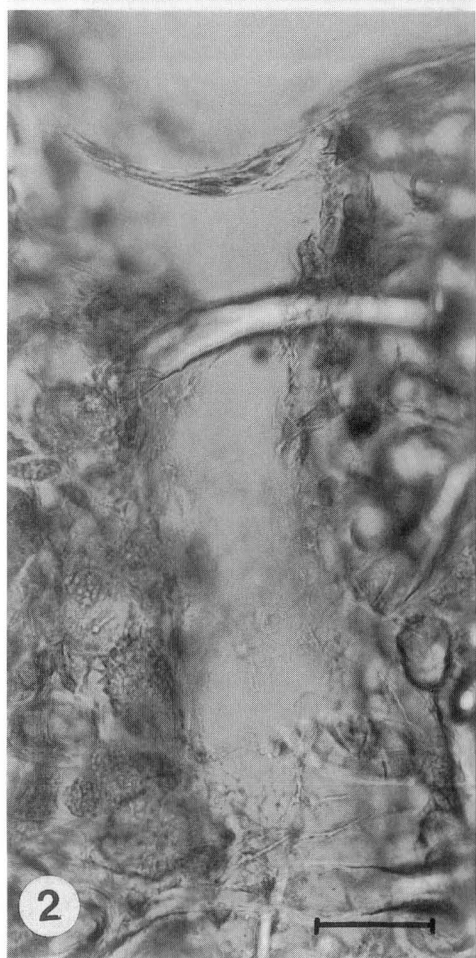
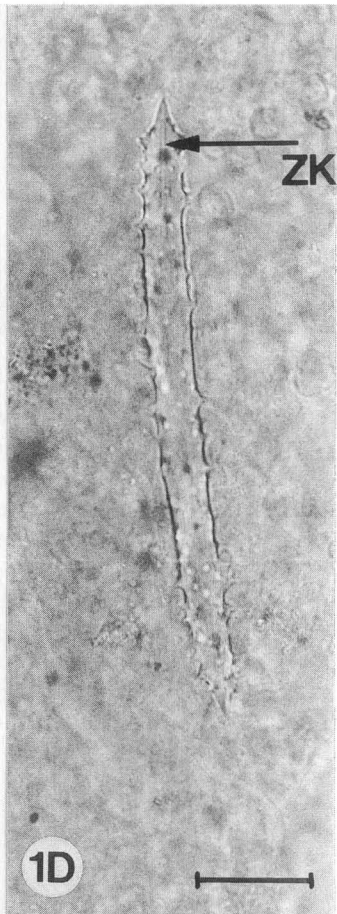
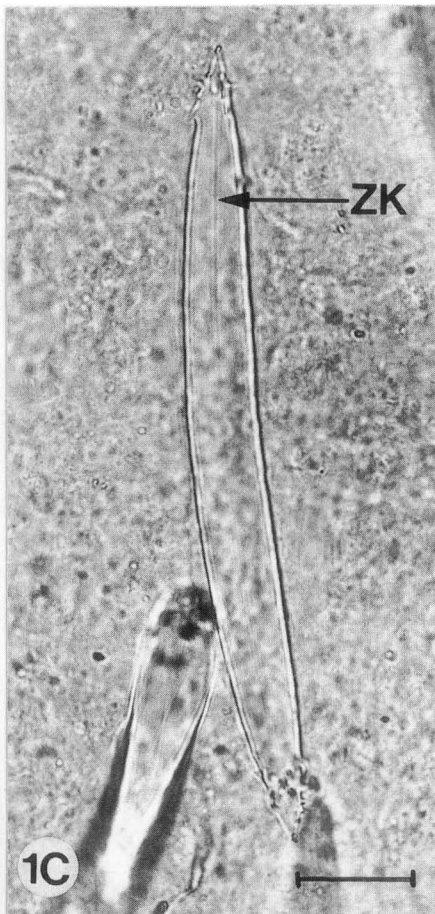
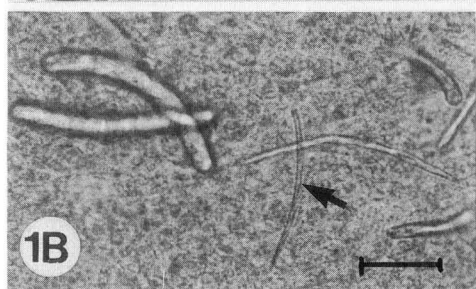
- ANNANDALE, N. (1913): Notes on some Sponges from Lake Baikal in the collection of the Imp. Akad. of Science. *Ezhegodn. Zool. Muz. AN-Sib.*, 18.
- ARNDT, W. (1937): Schwämme. In: Die Rohstoffe des Tierreichs. Pax und Arndt, Berlin, 1, 1577-2000.
- GUREEVA, M. A. (1968): O polovom razmnozhenii baikalskikh gubok (Zur geschlechtlichen Fortpflanzung der Baikalseeschwämme). *Dokl. AN SSSR* 180: 1253-1254. In russisch.
- GUREEVA, M. A. (1972): "Sority" i oogenez u endemitschnykh gubok Baikala ("Sorite" und Oogenese endemischer Baikalseeschwämme) *Cytologija* 14: 32-45. In russisch.
- EFREMOVA, S. M. (1981): O strojenii i embrionalnom pazvitii baikalskoj gubki *Lubomirskia baicalensis* (Pallas) i o filogeneticheskich svjazi Lubomirskidae k drugim Porifera (Über den Bau und die Embryonalentwicklung des Baikalseeschwammes *Lubomirskia baicalensis* (Pallas) und die phylogenetischen Beziehungen der Lubomirskiidae zu anderen Porifera). In: *Morfogenezy u gubok*. Leningrad, 176.
- EFREMOVA, S. M. & PAPKOWSKAYA, M. V. (1976): In: *Evoljuzionnaja morfologija bespozvonotschnykh zhiwotnych*. Leningrad, 26.
- EFREMOVA, S. M. & PAPKOWSKAYA, M. V. (1980): Spermatogenesis of the sponge *Lubomirskia baicalensis* Pallas. Ultrastructural investigation. *Arch. Anat. Histol. Embryol. Leningrad* 79: 88-95.
- EFREMOVA S. M. & EFREMOV W. I. (1980): Ontogenez, 11, 168-174. In russisch.
- EFREMOVA, S.M.; SUCHODOLSKAJA, A. N. & ALEKSEEVA, N. P. (1988): Dualizm strojenija koreschkovoj sistemy kinetosom zhgutikovych kletok litschinki i choanocitov u gubok (The different structure of kinetosome rootlet systems in flagellated cells of the larvae and the choanocytes of sponges). In: *Gubki i knidarii*. Leningrad. 22-24. In russisch mit engl. Summary.
- GILBERT, J. J. & HADZISCE, S. (1977): Life cycle of the freshwater sponge *Ochridaspongia rotunda* Arndt. *Arch. Hydrobiol.* 79: 285-318.
- LINJEWITSCH, A. A. (1991): Itogi issledovanij Fauna Baikala sa 1975-1989 gg. (Ergebnisse der Untersuchungen der Baikalsee Fauna in den Jahren 1975-1989) In: LINJEWITSCH, A. A., AFANASJEVA, E. L.(eds.) *Morfologija i Evoljutija Bespozvonotschnykh.- Fauna Baikala, Nowosibirsk "Nauka"*.
- KAMALTYNOV, R. M.; CHERNYKH, V. I.; SLUGINA, Z. V. & KARABANOV, E. B. (1993): The consortium of the sponge *Lubomirskia baicalensis* in Lake Baikal, East Siberia. *Hydrobiologia* 271: 179-189.
- KOZHOV, M. M. (1963): Lake Baikal and its life. W. Jung, Den Haag.
- MARTINSON, G.G. (1948): Iskopajemye gubki iz Tunkinskoy vpadiny v Pribaikalje (Fossile Schwämme des Tunkinsker Grabens im Baikalseegebiet) *Dokl. AN SSSR*. 61: 897-900. In russisch.
- MARTINSON, G. G. (1958): Proizchozhdenije fauny baikala w svetje paleontologitscheskich issledowanij. (Die Entstehung der Fauna des Baikalsees im Lichte paläontologischer Untersuchungen). *Dokl. Akadem. Nauk SSSR*, 120, 5: 1155-1158. in russisch.
- MEHL, D.; REISWIG, H. M. & IMSIECKE, G. (1993): Is the flagellar velum a constituent character of Porifera? Abstract: 4th International Porifera Congress "Sponges in time and space" April 19.-23., 1993 Amsterdam.
- PENNY, I. T. & RACEK, A. A. (1968): Comprehensive revision of a worldwide collection of freshwater sponges (Porifera, Spongillidae). *U.S. Nat. Mus. Bull.* 273: 1-184.

- RACEK, A. A. (1969): The freshwater sponges of Australia (Porifera: Spongillidae). Aust. J. Mar. Freshwat. Res. **20**: 267-310.
- RACEK, A. A. & HARRISON, F. W. (1975). The systematic and phylogenetic position of *Palaeospongilla chubutensis* (Porifera: Spongillidae). Proc. Linn. Soc. NS Wales **99**: 157-165.
- REISWIG, H. M. & BROWN, M. (1977): The central cells of sponges. Zoomorph., **88**: 81-94.
- REZVOJ, P. D.(1936): Gubki (Schwämme). AN SSSR (Fauna SSSR. Presnovodnye gubki): **125** In russisch.
- REYNOLDS, E. (1963): The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol. **17**: 208-212.
- WATSON, M. L. (1958): Staining of tissue sections for electron microscopy with heavy metals I and II. J. biophys. biochem. Cytol. **4**: 475-478.
- WEBER, B. (1992): Der Baikalsee: Geographische und biologische Aspekte eines außergewöhnlichen Süßwassersees. Natur und Museum **122**: 101-125.
- REYNOLDS, E. (1963): The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in

Tafel 1

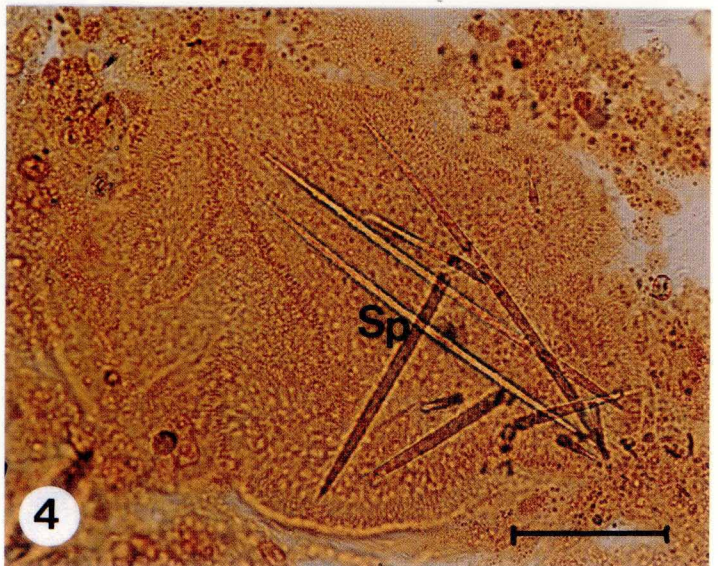
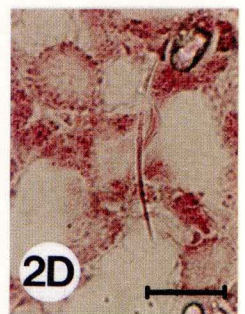
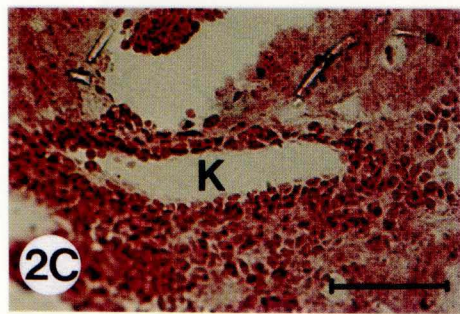
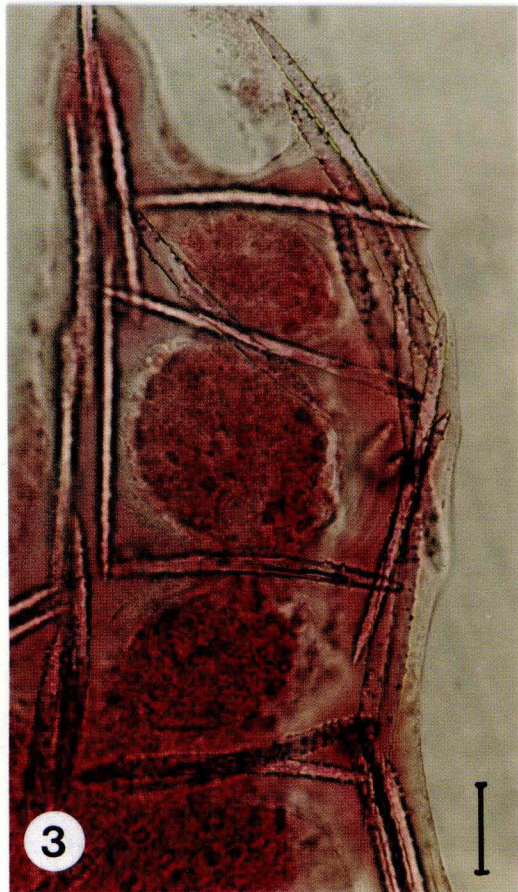
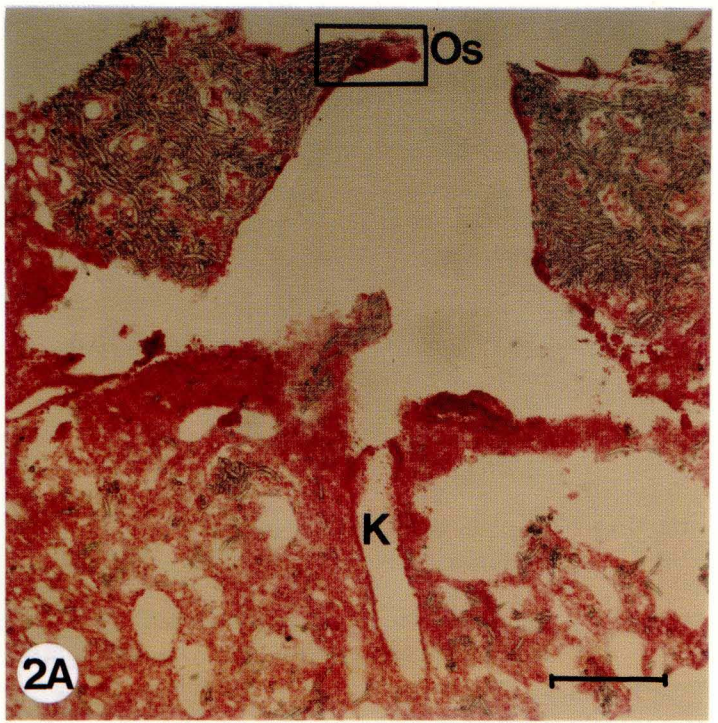
Spicula von Lubomirskiidae:

- Abb. 1A Spicula von *Swartschewskia papyracea*. Enden abgerundet, unbedornt.
Maßstab: 10µm
- Abb. 1B Mikrosklere von *Swartschewskia papyracea* (Pfeil).
Maßstab: 10µm
- Abb. 1C. Spiculum von *Baikalospongia cf. bacillifera*. Zentralkanal (ZK) ist deutlich erkennbar.
Enden bedornt.
Maßstab: 50µm
- Abb. 1D Acanthoxe von *Lubomirskia baicalensis*.
Maßstab: 50µm
- Abb. 2 Ostium (Einströmpore) von *Swartschewskia papyracea*.
Exopinacocyten (Ex) haben diese Pore verschlossen.
Maßstab: 50µm
- Abb. 3A Die Sklerenbündel von *L. baicalensis* im Hellfeld. Im peripheren Apikalbereich bilden die Spicula eine staketenzaunartige Versteifungszone.
Maßstab: 500µm
- Abb. 3B Polarisationsmikroskopie. Spongin, welches die Spicula miteinander verkittet, tritt hell hervor.
Maßstab: 300µm



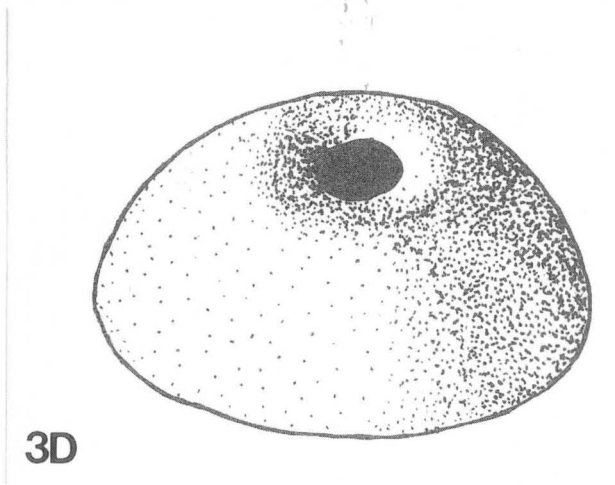
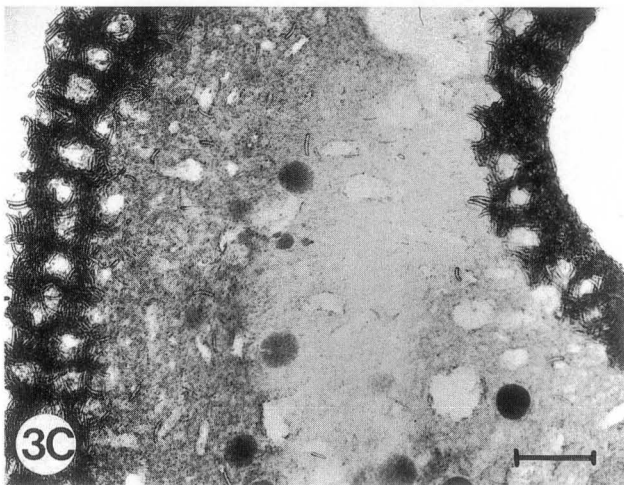
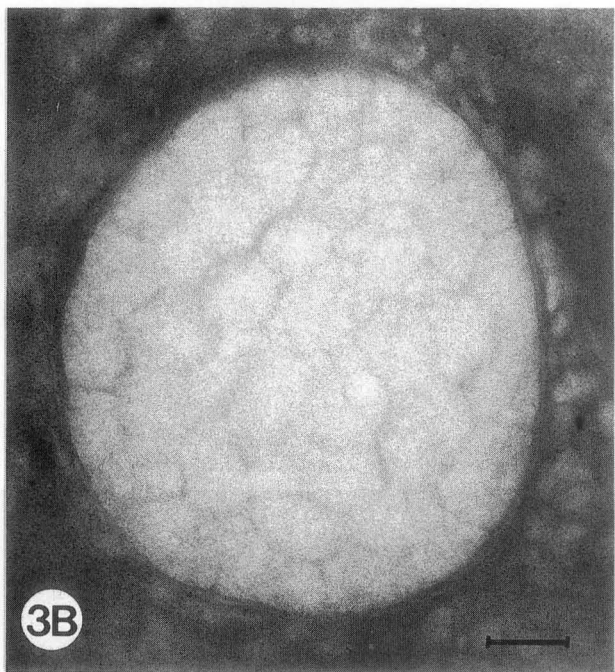
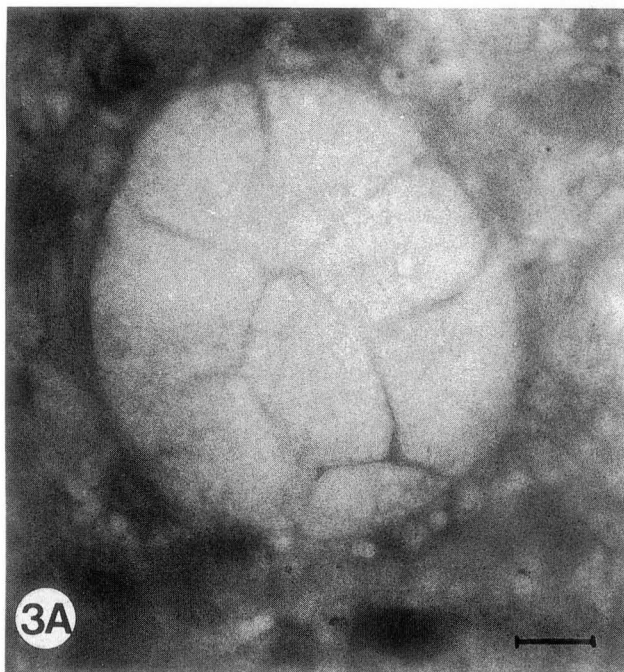
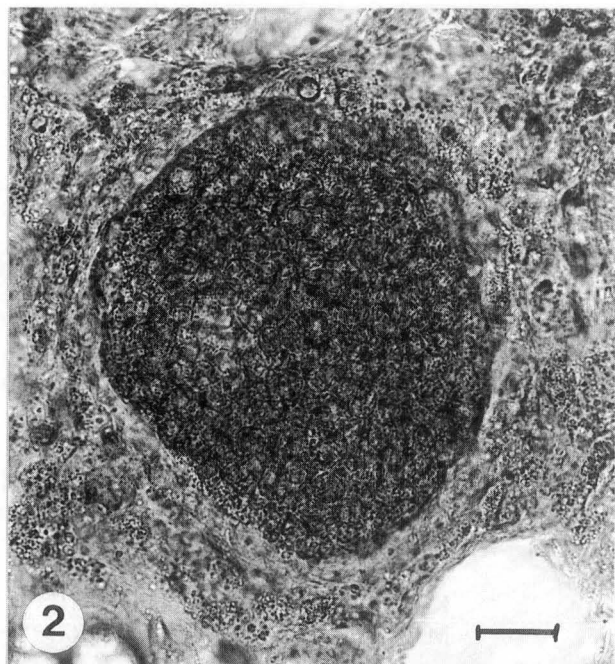
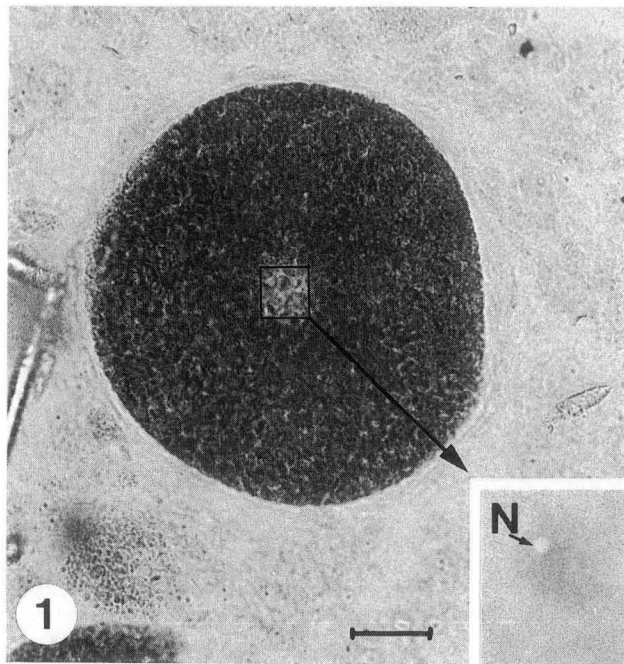
Tafel 2

- Abb. 1 Querschnitt von *Lubomirskia baicalensis*. Pfeile deuten auf stakettenzaunartige Sklerenzonen.
Maßstab: 1mm
- Abb. 2A Längsschnitt von *Swartschewska papyracea* im Oscularbereich. Fuchsinfärbung. Die Skleren bilden eine stabile Wandstruktur. Kanäle (K) führen zum Oscularraum. Der vom Rechteck umfaßte Bereich ist in 2B vergrößert dargestellt.
Maßstab: 1mm
- Abb. 2B und C. Im Oscularbereich sowie entlang der Kanäle liegen zahlreiche intensiv gefärbte Amöbocyten.
Maßstab: 300µm
- Abb. 2D Mikrosklere und Choanocytenkammern von *S. papyracea*.
Maßstab: 30µm
- Abb. 3 Fuchsinfärbung. Oocyten von *Lubomirskia baicalensis*.
Maßstab: 100µm
- Abb. 4 Calceinfärbung. Parenchymula-Larve von *B. cf. bacillifera* mit bedornten larvalen Spicula.
Maßstab: 250µm



Tafel 3

- Abb. 1 Reife Oocyte von *Lubomirskia baicalensis* ("Sorite"). Der Nucleus der telolezithalen Eizelle befindet sich unter der zentralen Grube. Inset: Calceinfärbung/Fluoreszenz. Grubenbereich stärker vergrößert.
Maßstab: 100µm
- Abb. 2 Spätes Furchungsstadium von *Baikalospongia* cf. *bacillifera*.
Maßstab: 100µm
- Abb. 3A Toluidin-Blau/Fluoreszenz. 8-Zell-Stadium von *Swartschewsikia papyracea*
Maßstab: 100µm
- Abb. 3B Späteres Furchungsstadium.
Maßstab: 100µm
- Abb. 3C Die Skleren von *S. papyracea* bilden eine feste Wandstruktur. Im Choanosom liegen nur einzelne Spicula. E= Embryonalstadien, Os= Osculum. 4B Habitus von *S. papyracea*.
- Abb. 3D Einzelne Eizelle (Zeichnung) von *S. papyracea*.



Tafel 4

Abb. 1A-2B Calcein/Fluoreszenz.

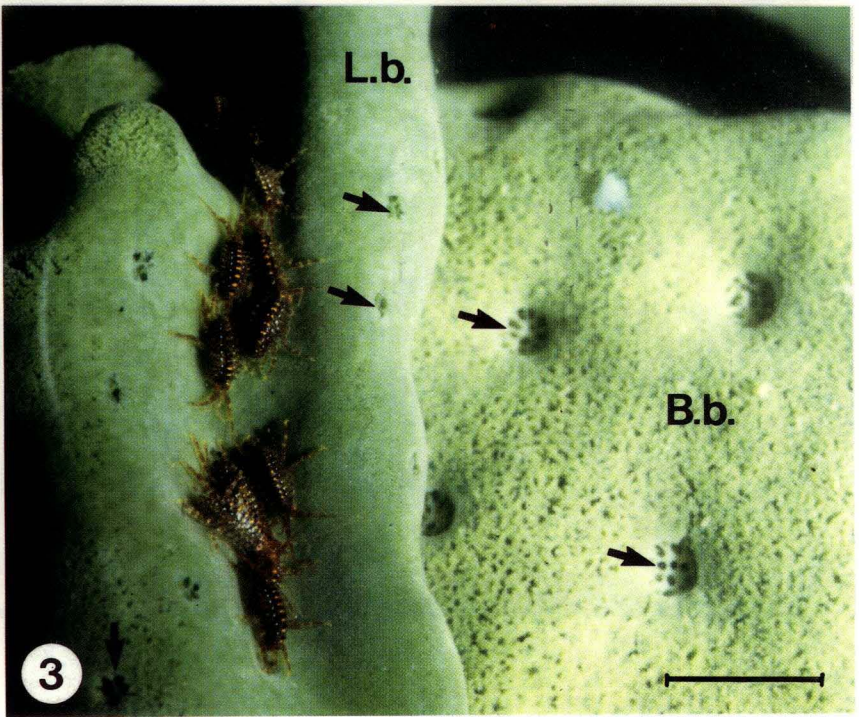
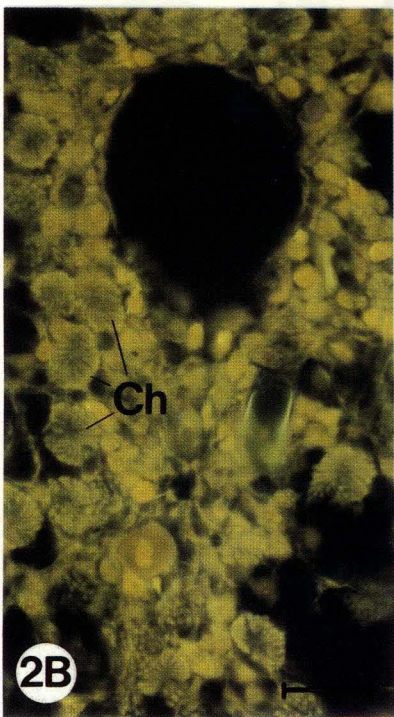
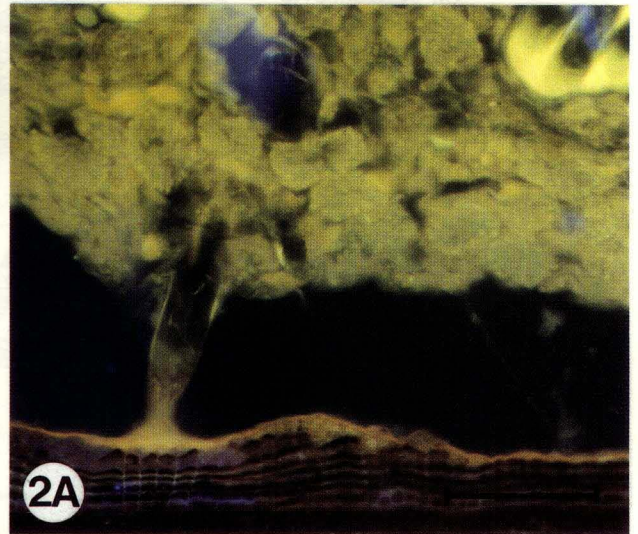
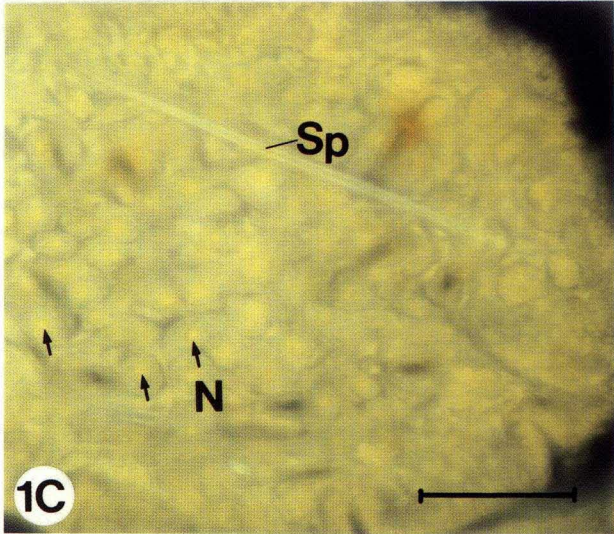
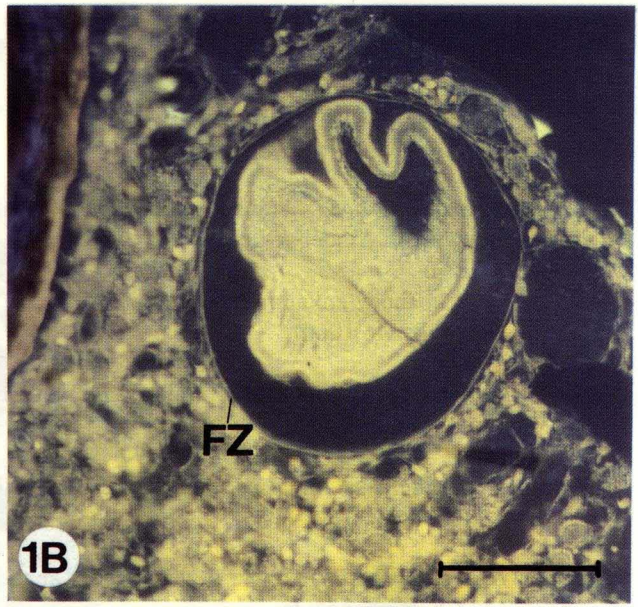
Abb.1A und 1B Parenchymula-Larve von *Baikalospongia cf. bacillifera*. FZ = Hüllzellen.
Maßstab: 400µm

Abb. 1C Ein larvales Spiculum (Sp) in Bildung. Die deutliche Fluoreszenz am Rande des Spiculums deutet auf hohe Syntheseaktivitäten hin. N = Nucleus (Pfeile).
Maßstab: 100µm

Abb. 2A Ansatz von *B. cf. bacillifera* auf einem Holzstück. Zwischen Holz und Schwamm befindet sich eine stark fluoreszierende Schicht (Biofilm).
Maßstab: 100µm

Abb. 2B Kanal und Choanocytenkammern (Ch) von *Baikalospongia*.
Maßstab: 50µm

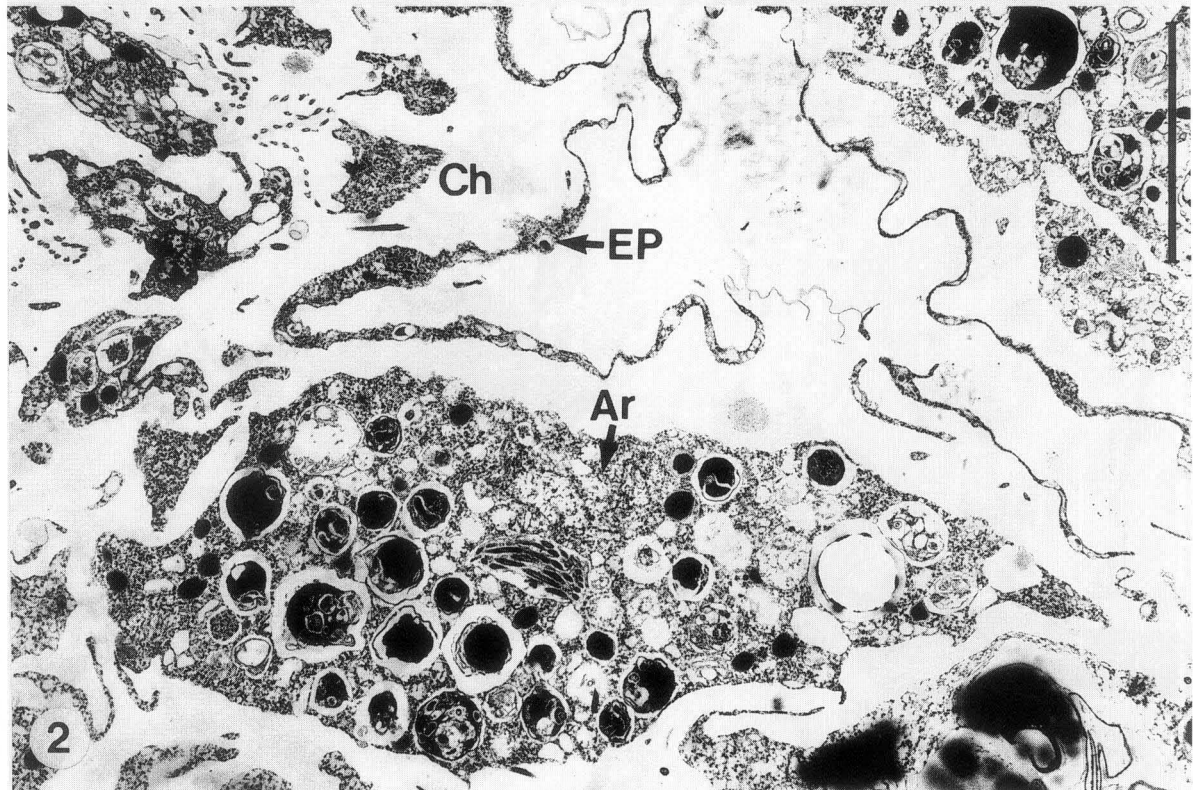
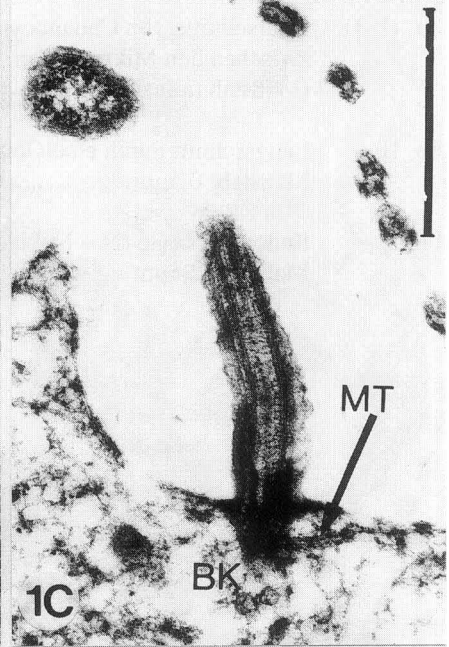
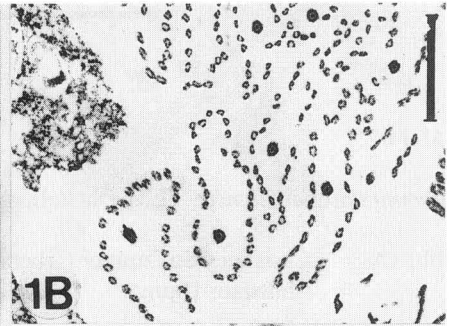
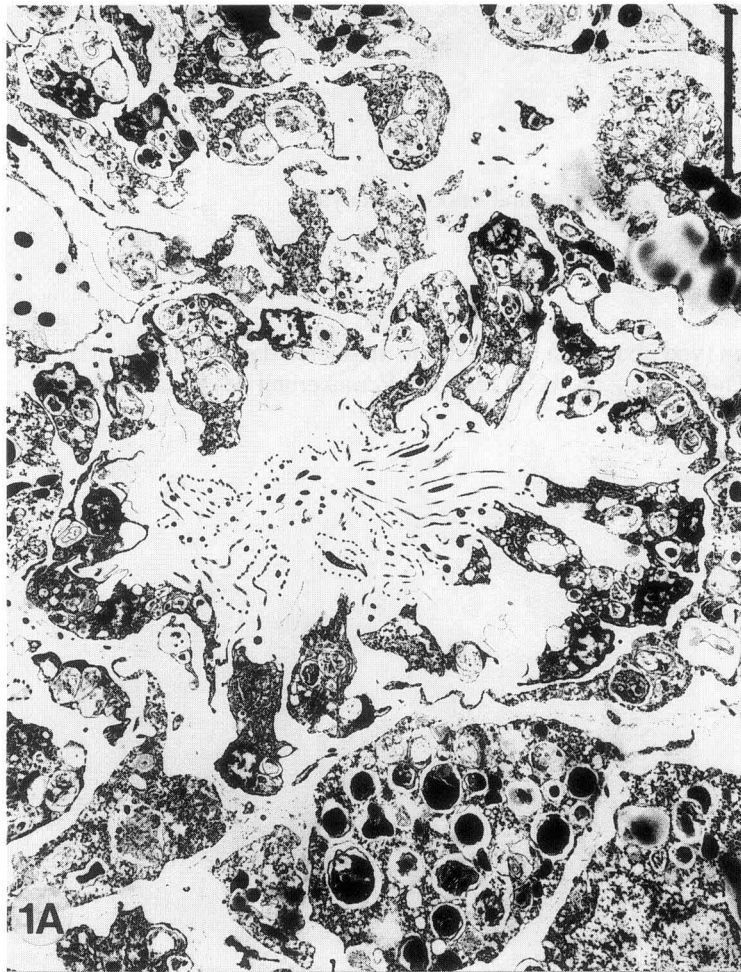
Abb.3 Habitus von *Lubomirskia baicalensis* (verzweigt, Vordergrund) und *Baikalospongia cf. Bacillifera* (krustenförmig; im Hintergrund). Pfeile markieren Oskularporenkomplexe. An *Lubomirskia* sitzen Gammariden (*Brandtia parasitica*).
Maßstab: 1cm



Tafel 5

Swartschewskia papyracea. Transmissionselektronenmikroskopische (TEM) Darstellung von Choanocyten, Endopinacyten und Amöbocyten.

- Abb. 1A Choanocytenkammer (Übersicht).
Maßstab: 10µm
- Abb. 1B Mikrovillisaum und zentrale Geißel der Choanocyten im Querschnitt.
Maßstab: 2,5µm
- Abb. 1C Geißelbasis im Längsschnitt. BK = Basalkörper/Kinetosom, MT- Mikrotubulus
Maßstab: 1µm
- Abb 2. Endopinacyten (EP bilden einen Kanal. Archaeocyten (Ar) enthalten Algen in ihren Vakuolen.
Ch= Choanocyte
Maßstab: 10µm



Tafel 6

Lubomirskia baicalensis. TEM-Darstellung von Choanocyten und Endopinacocyten.

Abb. 1A Choanocytenkammer (Übersicht), N = Nucleus).
Maßstab: 10µm

Abb. 1B-D. Querschnitte von Choanocyten (von oben nach unten) Pfeile markieren das Glykokalix Material zwischen den Mikrovilli an. G=Geißel. Abb. 1C,D zeigt die Verankerung des Basalkörpers (Maßstab (alle): 1µm.

Abb. 1E Längsschnitt durch eine Geißelbasis
Maßstab: 0,5µm.

Abb. 2. Endopinacocyte (N = Nukleus).
Maßstab: 2,5µm

