Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Beobachtungen über den Bau, die Lebensweise und die Entwicklung von *Hedriocystis pellucida* Hertw. et Less.

Von

H. R. Hoogenraad

(Zoologisches Laboratorium der Universität Utrecht).

(Hierzu 21 Textfiguren.)

A. Vorbemerkungen.

Diejenigen Heliozoen, deren Plasmakörper von einer homogenen, zusammenhängenden, meistens gestielten Schale umgeben ist, mit Öffnungen, durch welche die Pseudopodien hindurchtreten, wurden 1874 von R. Hertwig und E. Lesser in die Gruppe der Desmothoraca vereinigt. Diese Gruppe umfaßt nur eine geringe Anzahl Genera, von denen eigentlich nur das Genus *Clathrulina* Cienk., und von diesem wieder nur die Spezies *Clathrulina elegans* Cienk. etwas besser bekannt ist. Diese Art wurde 1867 von Cienkowski entdeckt und ist, obwohl sie eine seltene Form blieb, seitdem sowohl in Amerika wie in Europa mehrere Male beobachtet, so daß ihr Bau, ihre Lebensweise und ihre Entwicklung außer von dem Entdecker auch von anderen Beobachtern (Hertwig und Lesser, Greeff, Leidy, Miss Foulke, Penard) mit einer gewissen Vollständigkeit untersucht und beschrieben wurden.

Dasselbe kann man von der übrigen Genera der Desmothoraca nicht behaupten. Schaudinn (1896 a) nennt als zweite, mit genügender Schärfe umschriebene Form nur das Geschlecht *Orbulinella* Entz sen., mit nur einer Art: *Orbulinella smaragdea* Entz sen. Der Entdecker dieses Tieres selber ist aber der Meinung, daß dieses Genus besser

zu einer besonderen Gruppe zu stellen sei, welche mit den Foraminiferen verwandt ist und zu dieser Gruppe sich so verhalte wie etwa die Heliozoen zu den Radiolarien. Auch Penard, der aber das Tier nicht gesehen hat, meint, daß *Orbulinella smaragdea* näher den thecamoeben Rhizopoden als den Heliozoen steht.

Nicht weniger zweifelhaft ist das von Grimm aufgestellte und nur von ihm beobachtete Genus *Elaster*, während auch *Choanocystis lepidula* Penard nur durch den Entdecker und zudem nur in einigen wenigen Exemplaren beobachtet und infolgedessen nur unvollständig bekannt ist.

Etwas besser steht es um das 1874 von Hertwig und Lesser aufgestellte Genus *Hedriocystis*. Die Entdecker fanden davon (bei Bonn) eine Art: *Hedriocystis pellucida;* später beschrieb Penard eine zweite: *H. reticulata*, während von Brown noch eine dritte Form, *H. spinifera* unterschieden wurde. Diese drei Spezies sind alle nur an wenigen Orten und zum größten Teil nur in vereinzelten Individuen aufgefunden und dadurch nicht gründlich studiert worden. Es braucht daher nicht zu verwundern, daß die älteren Beobachter, Archer, Schaudinn, Bütschli, welche nur die Art *pellucida* kannten, darin eine zweifelhafte Form erblickten, welche vielleicht mit *Clathrulina* zu vereinigen wäre. Und da die späteren Erfahrungen dem älteren Beobachtungsmaterial nicht gerade viel neues hinzugefügt haben, blieb von der Gruppe der Desmothoraca immer nur *Clathrulina elegans* übrig als eine einigermaßen gut bekannte und mit genügender Sicherheit bestimmte Art.

B. Vorkommen.

Im September 1926 sammelte ich nun Material im sog. Wisselsche Veen bei Epe (Gelderland, Niederlande), einem ehemaligen Hochmoorgebiet, das ich schon seit Jahren als eine überaus reiche Fundstelle von Rhizopoden und Heliozoen kannte, darunter der seltensten und merkwürdigsten Arten, welche überhaupt bekannt sind. Von den schon früher daselbst angetroffenen Formen nenne ich als die interessanteren die folgenden: *Amoeba beryllifera* und *spumosa*, *Penardia mutabilis*, *Vampyrella lateritia*, *Hyalodiscus rubicundus*, *Nuclearia caulescens*, *Difflugia urceolata*, *lobostoma* und *elegans*, *Lecquereusia spiralis* und *modesta*, *Nebela collaris* und *flabellulum*, *Quadrula symmetrica*, *Heleopera petricola*, *Cryptodifflugia compressa* und *oviformis*, *Pseudodifflugia fascicularis*, *Euglypha cristata*, *filifera* und *brachiata*, *Sphenoderia lenta* und *dentata*, *Paulinella chromatophora*, *Pamphagus mutabilis*, *Diplophrys Archeri*, *Actinosphaerium Eichhornii*

(auch die Form *viridis*), *Heterophrys myriopoda*, *Raphidiophrys elegans* und *viridis*, *Acanthocystis aculeata* und *turfacea*, *Clathrulina elegans*, *Clathrella Foreli*. Von den genannten Arten sind mehrere bisher sonst nur an einigen wenigen oder nur an einer einzigen Stelle in der ganzen Welt angetroffen worden. Auch das 1926 gesammelte Material war wieder reich an schönen und seltenen Formen, teils solche, welche von diesem Fundorte schon bekannt waren, teils für die Fauna der Niederlande ganz neue Arten (*Difflugia oviformis*, *Gromia nigricans*, *Lieberkuehnia Wageneri*).

Am merkwürdigsten war aber das Vorkommen eines ziemlich reichhaltigen Materials von einer der genannten Heliozoenarten, nämlich von *Hedriocystis pellucida* Hertw. et Less. Diese Art wurde zum ersten Male (um 1870) bei Bonn aufgefunden, von Levander (1890 und 1892) in Finnland wiedergesehen und schließlich von Penard (um 1900) an einigen Stellen in der Umgebung von Genf noch einmal angetroffen; sonst scheint sie nirgends beobachtet worden zu sein. Nur Penard fand (an einer Stelle) eine etwas größere Zahl Individuen des Tieres; im ganzen ist die Art also eine seltene Erscheinung geblieben. Im Gegensatz zu der oben erwähnten Auffassung, als sei *Hedriocystis pellucida* nichts anderes als eine Form von *Clathrulina elegans*, behauptet Penard mit Nachdruck, gestützt auf sein etwas umfangreicheres Beobachtungsmaterial, daß *Hedriocystis pellucida* ohne Zweifel eine vollkommen selbständige Art ist. Dabei beschreibt er den Bau und die Lebensweise des Tieres ziemlich ausführlich; über die Fortpflanzung und die Entwicklung sind aber seine Mitteilungen sehr lückenhaft. Indem nun meine Beobachtungen über *Hedriocystis pellucida*, im besonderen über seine Entwicklung, diejenigen von Hertwig und Lesser und von Penard zum Teil bestätigen, zum Teil auch nicht unwesentlich vervollständigen, möchte ich darüber an dieser Stelle kurz berichten.

Das Material stammte aus einem untiefen Torfstiche im genannten Moor und wurde in einem Präparatenzylinder mittlerer Größe mit einer dicken Schicht des natürlichen Bodenbesatzes (Sapropel nach Potonié) aufbewahrt. Ich studierte die Tiere in gewöhnlichen Deckglaspräparaten, in denen ich sie mit einer kleinen Menge Detritus, Algen usw. zusammenbrachte, in der Absicht, ihnen soweit wie möglich natürliche Existenzbedingungen darzubieten. Die Erfahrung lehrte alsbald, daß, wenn ich nur das verdunstete Wasser regelmäßig durch neues (destilliertes) ersetzte, die Tiere in einem und demselben Präparate tage- und sogar wochenlang vollkommen normal am Leben blieben und sich vermehrten. Die benutzten Ver-

größerungen variierten von etwa 400—800 (Zeiss Obj. D und F, Oc. 3, 4 und 5); die Abbildungen wurden zum Teil aus freier Hand, zum anderen Teil mit Hilfe des Abbe'schen Zeichenapparates in Tischhöhe gezeichnet.

C. Morphologie.

Der Plasmakörper von *Hedriocystis elegans* ist, wie derjenige von *Clathrulina elegans,* umgeben durch ein nahezu kugelförmiges Schälchen, das mittels eines langen, dünnen Stieles an im Wasser liegende Fremdkörper, Detritusteilchen usw. angeheftet ist; in meinen Präparaten entstehende Tiere befestigten ihren Stiel auch nicht selten an das Deckglas oder den Objektträger (Fig. 1). Die allgemeine Form der Schale ist gewöhnlich ziemlich genau die einer Kugel, auf deren Oberfläche aber spitz- oder stumpf-kegelförmige Erhebungen vorkommen, welche an ihrer Spitze durch kleine Öffnungen durchbohrt sind, durch welche die Pseudopodien austreten. Ebensowenig als den älteren Beobachtern ist es mir jemals gelungen, diese Öffnungen direkt zu sehen; durch einen später zu erwähnenden Umstand war ich aber imstande, ihre Weite auf indirektem Wege auf etwa 2 μ abzuschätzen. Im optischen Querschnitt bekommt die Schale durch die genannten Erhebungen die Gestalt eines mehr oder weniger regelmäßigen Vielecks von 4—7 Seiten und mit nach außen ausgezogenen Eckpunkten, eine Gestalt, welche Hertwig und Lesser mit der einer mittelalterlichen Waffe, nämlich einer „Morgenstern" genannten Keule, vergleichen. Bei hoher Einstellung des Mikroskops sieht man die Buckel an der oberen Außenseite der Schale als scharfgezeichnete, dunkle, mondsichelförmige Linien hervortreten, welche dem Bilde des Tieres ein äußerst charakteristisches Aussehen verleihen.

Indem nun die beschriebene Form der Schale den Typus repräsentiert, enthielt mein Material außerdem eine ziemlich große Zahl Exemplare einer zweiten Form, welche zwar im ganzen vollkommen mit der Grundform übereinstimmte, sich aber von dieser unter anderem durch die Struktur und die Farbe der Schale wesentlich unterschied (Fig. 2). Erstens war bei dieser abweichenden Form die Dicke der Schale viel geringer, so daß im optischen Querschnitt der Schalenumriß erheblich feiner und nur als eine äußerst dünne Linie sichtbar war; zweitens waren die Erhebungen der Schalenoberfläche wenngleich nicht immer niedriger, doch jedenfalls viel weniger ausgesprochen und bei hoher Einstellung niemals in der Weise zu beobachten, wie das oben für den Typus beschrieben wurde.

Die Exemplare der aberranten Form waren, vielleicht infolge der geringen Schalendicke immer vollkommen farblos, während diejenigen, welche den Typus darstellten, durch einen schwach rötlichgelben Farbenton auffielen. Ob diese Farbe durch eine Interferenzerscheinung hervorgerufen oder, wie Penard meint, eine Eigenfarbe der Schale darstellt, muß ich unentschieden lassen.

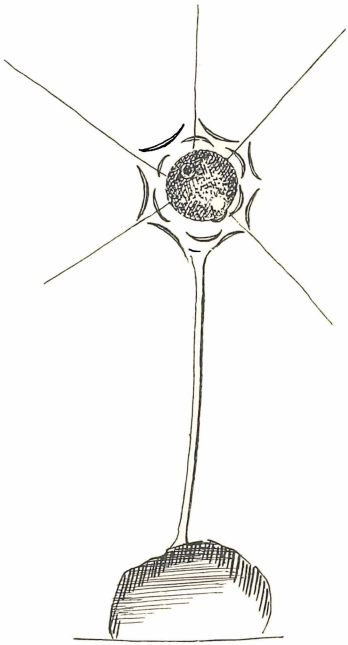

Fig. 1.

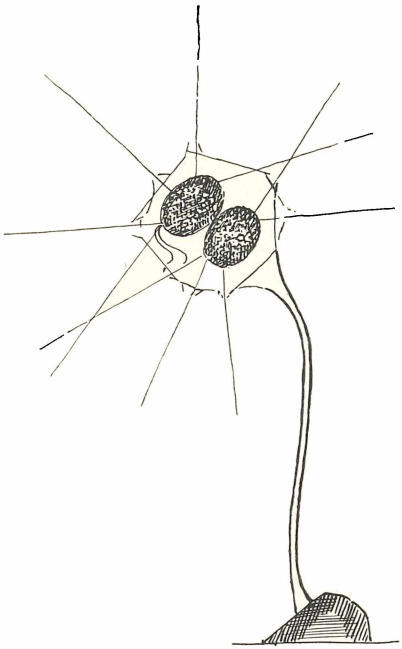

Fig. 2.

(Sämtliche Figuren beziehen sich auf *Hedriocystis pellucida* Hertw. et Less. und sind 1000—1500 × vergrößert, mit Ausnahme der Fig. 13—15 (900 ×) und Fig. 16 (750 ×)).

Fig. 1. Exemplar des Typus. Unten rechts eine kontraktile Vakuole, oben links der Kern.

Fig. 2. Exemplar der aberranten Form einige Zeit nach der Teilung. Das eine Tochtertier, der zukünftige Schwärmer, hat schon die beiden Geißeln.

Ich möchte nun die Aufmerksamkeit auf folgende Tatsachen lenken. Am Ende seiner im allgemeinen genauen Beschreibung von *Hedriocystis pellucida* sagt Penard (1904, p. 284): „Rien n'est plus autonome, en effet, que l'*Hedriocystis pellucida*, et il est d'autant plus étrange qu'on ait hésité à la reconnaître comme telle, que Hertwig et Lesser en avaient donné une description, un peu courte sans doute, mais parfaitement suffisante; il est vrai que la figure explicative

était loin de valoir la description.“ Tatsächlich stimmt die Abbildung, welche Penard von *Hedriocystis* gibt, mit derjenigen von Hertwig und Lesser nur in großen Zügen überein, was zum Teil wohl auf Rechnung der anderen Reproduktionsweise zu stellen ist; wer aber, wie ich, von beiden Formen viele Individuen nebeneinander gesehen hat, muß wohl zu der Auffassung neigen, daß die Penard'schen Figuren den Typus (meines Materials) darstellen, während die zwar dürftige, immerhin aber erkennbare Abbildung von Hertwig und Lesser die aberrante Form repräsentiert.

Eine Vergleichung der Beschreibungen der genannten Autoren verstärkt diese Auffassung. Wie oben dargelegt wurde, sind die auffallendsten Merkmale, durch die sich Typus und aberrante Form im Bilde von einander unterscheiden, die eigentümliche Farbe und die bei hoher Einstellung als mondsichelförmige Linien sichtbaren Projektionsbilder der Schalenerhebungen. Penard nennt beide und bildet die letzteren auch genau ab; Hertwig und Lesser aber machen mit keinem einzigen Wort Meldung davon. Es kommt mir aber fast undenkbar vor, daß solche ausgezeichnete Beobachter diese wirklich sehr auffallenden Merkmale ganz übersehen, oder zwar gesehen, aber in ihre immerhin scharfe Diagnose nicht aufgenommen haben würden.

Nun spricht wohl Penard auch von farblosen Tieren, behauptet aber, daß das junge Individuen sind; doch läßt sich aus seiner Publikation nicht entscheiden, wie er zu dieser Behauptung kommt. Von der Entwicklung hat Penard nichts gesehen; es ist daher nicht ganz deutlich, wie er denn die „jungen“ Tiere von den „alten“ unterscheiden könnte, es sei denn, daß er bei einem und demselben Individuum die Farbe mit dem Alter hätte dunkler werden sehen; aber dies kann man in seiner Beschreibung auch nicht lesen. Ein weiterer Umstand von Bedeutung war, daß in meinem Material Übergangsformen zwischen den beiden Typen vollständig fehlten und nicht nur die jungen, sondern ebenso die alten Exemplare der abweichenden Form niemals auch die geringste Spur einer Farbe zeigten, während die Exemplare des Typus ihren Farbenton ihr ganzes Leben hindurch unverändert beibehielten. Aus alledem scheint mir mit einiger Wahrscheinlichkeit zu folgen, daß die beiden in meinem Material vertretenen Formen von *Hedriocystis pellucida* sich durch konstante Merkmale voneinander unterscheiden; der Unterschied dünkt mir aber nicht bedeutend genug, um eine spezifische Sonderung der zwei Formen zu rechtfertigen.

Wenn dem so wäre, so würde das Besondere der ganzen Sache

das Nebeneinandervorkommen der beiden Formen an demselben Orte sein. Aber in dieser Beziehung würde dann *Hedriocystis pellucida* wieder nicht ganz vereinzelt dastehen. Die Publikation nämlich, in welcher Cienkowski die von ihm entdeckte *Clathrulina elegans* beschreibt, enthält schon die Mitteilung, daß der Autor neben dem Typus dieser Art sehr oft an denselben Fundstellen eine zweite, abweichende Form derselben beobachtet hat, welche zwar in allen wesentlichen Merkmalen mit der Hauptform übereinstimmt, aber kleiner ist und eine Schale von viel zarterem Bau besitzt; diese Form könnte, sagt Cienkowski, als eine „varietas minor" angedeutet werden. Aus allem, was Cienkowski weiter über diese Modifikation von *Clathrulina elegans* berichtet, erhellt, daß bei dieser Art das Verhältnis zwischen Typus und abweichender Form nahezu dasselbe ist, wie bei *Hedriocystis pellucida;* nur sind die beiden Formen der letztgenannten Art in anderen Merkmalen als ihrer Größe voneinander unterschieden.

Der Durchmesser der Schale von *Hedriocystis pellucida* wechselte bei meinen Exemplaren zwischen etwa 20 und 25 μ; diese Größe war dieselbe als diejenige der früher beobachteten Tiere.

Die Schalenöffnungen sind, wie oben schon bemerkt wurde, nicht direkt zu sehen; ihre Existenz geht aber hervor aus dem Austreten der Pseudopodien, welche sich vom zentralen Plasmakörper bis weit außerhalb der Schale erstrecken, und ebenfalls aus der oft zu beobachtenden Erscheinung, daß kleine Nahrungskörper (Bakterien u. dgl.) den Pseudopodien entlang die Schale passieren, bevor sie in den Plasmakörper zur Verdauung aufgenommen werden.

Der Stiel zeigt niemals die deutlich doppelte Kontur des *Clathrulina*-Stieles; er ist demnach wohl nicht hohl, wie dieser, sondern massiv. Seine Länge war nicht immer leicht zu bestimmen, zumal nicht, wenn er einen mehr oder weniger schiefen Stand hatte; in den Fällen, wo eine genügend genaue Messung ausführbar war, variierte die Länge von $\pm$ 50 bis $\pm$ 90 μ; die Dicke mag etwa 1 μ gemessen haben. Bei an das Deckglas oder den Objektträger angehefteten Tieren gelang es oft, zu konstatieren, daß das distale Stielende entweder einfach etwas verbreitert, oder in eine kleine Zahl feiner Fasern wurzelartig aufgespalten war (Fig. 3); dasselbe ist auch bei *Clathrulina* hin und wieder beobachtet.

Über die Substanz, aus welcher Schale und Stiel aufgebaut sind, habe ich bisher nichts Bestimmtes konstatieren können. Penard meint, daß sie von mehr oder weniger chitinöser Natur und nicht, wie bei *Clathrulina,* verkieselt ist. Auf alle Fälle sind — was auch

bei der außerordentlichen Dünne nicht wundernimmt — sowohl Stiel wie Schale einigermaßen biegsam. Die letztere sieht man oft durch äußere Umstände (Druck usw.) deformiert; daß sie aber immerhin eine gewisse Starrheit besitzen muß, scheint aus einer weiter unten besprochenen Tatsache gefolgert werden zu müssen.

Der Plasmakörper, der innerhalb dieser Schale liegt, hat einen viel kleineren Durchmesser als letztere, im Mittel etwa 10—12 μ; er hängt frei, dem Anschein nach nur von den Pseudopodien getragen, mitten oder bisweilen auch etwas exzentrisch im Schalenraum. Ihr Habitus erinnert am meisten an denjenigen von *Actinophrys sol*; es ist daher recht begreiflich, daß Cienkowski seine *Clathrulina*, deren Plasmakörper im großen und ganzen mit dem von *Hedriocystis* übereinstimmt, „eine neue Actinophryengattung" nennt.

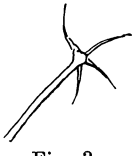

Fig. 3.
Distales Ende des Stieles mit wurzelartigen Fasern.

Die Farbe des Plasmakörpers ist ein schwach grünliches Blau; die Form ziemlich genau jene einer Kugel oder auch etwas sphäroidisch abgeplattet, gewöhnlich mit einer glatten, dunklen Konturlinie; hin und wieder ist er an der Peripherie gezahnt durch die verbreiterten basalen Enden der Pseudopodien. Größere, deutlich erkennbare Nahrungsreste fehlen fast immer; kleine, dunkle Granula, zum Teil wohl aus den aufgenommenen Nahrungskörpern herstammend, sind immer, obgleich verschieden an der Zahl, vorhanden.

Die augenscheinlich dichte Beschaffenheit des Körperplasmas ist mutmaßlich die Ursache, daß der Kern nicht immer leicht zu beobachten ist. Ist er aber sichtbar, so erkennt man seine exzentrische Lage, seine nahezu regelmäßige Kugelform und sein großes, dunkles Binnenkörperchen.

Vakuolen kommen im Plasma meistenteils nur in geringer Zahl vor; deutliche Nahrungsvakuolen beobachtet man nur, wenn einmal ein besonders großer Nahrungskörper in das Plasma aufgenommen ist. Kontraktile Vakuolen sind immer, 2 oder 3 an der Zahl, vorhanden. Sie ragen niemals über die Oberfläche des Plasmakörpers hervor, wie bei *Actinophrys sol*; ihre Größe ist schwankend, erreicht aber bisweilen etwa ein Drittel des Körperdurchmessers. Sie zeigen regelmäßige Kontraktionen von gewöhnlich kurzer Periode; in einem Falle, wo ich eine kontraktile Vakuole längere Zeit unaufhaltsam beobachtete, war die Zeit zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Kontraktionen im Mittel $\pm$ 30 Sekunden

(bei 18° C). Auswerfen unverdauter Nahrungsreste habe ich niemals beobachtet.

Pseudopodien besitzt *Hedriocystis pellucida* meistens nur in geringer Zahl, etwa 6—8, höchstens 12—15. Unter normalen Umständen sind sie dünn, gerade, unverzweigt und ziemlich lang, bis etwa viermal so lang als der Schalendurchmesser; gewöhnlich sind sie mit unverbreiterter Basis scharf gegen den Plasmakörper abgesetzt, im Gegensatz zu den Pseudopodien von *Clathrulina*, welche sich an ihrer Basis stark verbreitern, sich verzweigen und öfters auch anastomosieren. Bei

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

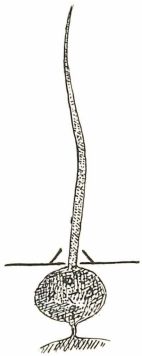
Fig. 7.

Fig. 8.

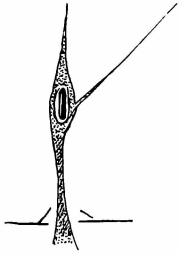
Fig. 9.

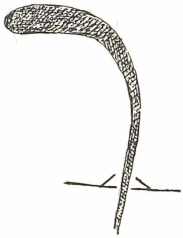
Fig. 10.

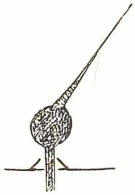
Fig. 11.

Fig. 4—11. Verschiedene Formen der Pseudopodien, einige davon mit eingeschlossenen Nahrungskörpern.

der Nahrungsaufnahme aber nehmen die Pseudopodien von *Hedriocystis* allerlei unregelmäßige Gestalten an, indem Krümmungen, Verzweigungen, Varikositäten und Vakuolen daran auftreten (Fig. 4—11). Eine ausgesprochene Körnchenströmung scheint nicht vorzukommen; was man bisweilen dafür halten möchte, ist tatsächlich nichts anderes als die einem Pseudopodium entlang zentripetal gerichtete gleitende Bewegung einer oder der anderen als Nahrung aufgenommenen Mikrobe.

D. Nahrung und Nahrungsaufnahme.

Die Nahrung meiner Exemplare von *Hedriocystis pellucida* bestand — in Übereinstimmung mit den Erfahrungen Penard's — der Hauptsache nach aus Bakterien; hin und wieder wurden auch kleine Flagellaten oder Algenschwärmer eingefangen. Die Aufnahme geschieht in der bei *Actinophrys* und anderen Heliozoen üblichen Weise (Fig. 4, 9, 19). Das Pseudopodium, mit dem die Beute in Berührung kommt, bildet um dieselbe eine geräumige Vakuole, in der dann der Nahrungskörper schalenwärts befördert wird; das Pseudopodium bleibt dabei ausgestreckt und behält auch übrigens sein normales Aussehen. Kleinere Objekte passieren die Schale und verschwinden schnell in den Plasmakörper; größere bleiben dagegen längere Zeit an der Schalenaußenseite liegen, eingebettet in eine Plasmamasse, welche ihrerseits wieder mit dem zentralen Plasmakörper in Verbindung steht (Fig. 12). Mehrere Male konnte ich dabei beobachten, wie der Nahrungskörper nachgerade immer kleiner und sein Umriß immer weniger scharf gezeichnet wurde, um schließlich entweder sich ganz in das Plasma aufzulösen, oder aber zu einem Minimum reduziert, der Schale hindurch dem zentralen Plasmakörper einverleibt zu werden. Der ganze Prozeß machte sehr bestimmt den Eindruck, als ob jedenfalls ein Teil der Nahrung, und zwar besonders die Beutestücke, deren Größe den Durchtritt durch die feinen Poren der Schale nicht gestattet, außerhalb der Schale verdaut wurde, wie dies auch bei *Clathrulina* vorkommt.

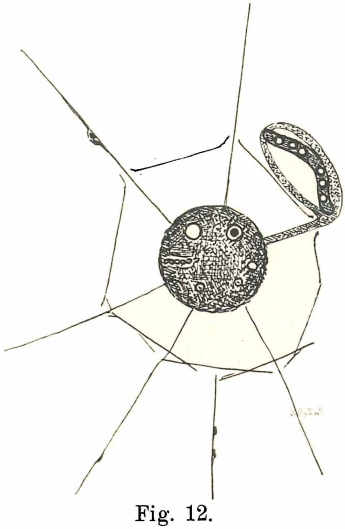

Fig. 12.
Verdauung eines großen Nahrungskörpers (Schwefelbakteriums?) außerhalb der Schale. Der Nahrungskörper ist in einer großen Vakuole eingeschlossen. Im Plasmakörper der Kern (rechts oben), zwei kontraktile Vakuolen (links oben und links unten) und kleine Nahrungskörper.

In dieser Meinung bestärkte mich folgende Beobachtung. In einem Teil meiner Präparate war ein großes, bewegliches Bakterium, wahrscheinlich ein Schwefelbakterium, sehr gewöhnlich; es bildete die beliebteste Nahrung der *Hedriocystis*-Exemplare dieser Präparate (Fig. 12). Niemals aber gelang dieses Bakterium durch die

Schale in den Plasmakörper des Tieres; es blieb immer in der beschriebenen Weise an der Außenseite der Schale festgehalten liegen; wenn es dann endlich losgelassen wurde, hatte es ein gleichsam beschädigtes Äußere und war immer ganz bewegungslos; zweifelsohne war es also durch das Tier getötet und vielleicht auch zum Teil verdaut. Genau das gleiche beobachtete ich einige Male an etwas größeren Schwärmern einer Alge.

Normalerweise nehmen die Tiere viel Nahrung auf und nicht selten kann man an verschiedenen Pseudopodien zugleich Bakterien sehen, welche soeben gefangen wurden und nun auf dem Wege sind, in den Plasmakörper transportiert zu werden. Der Verdauungsprozeß scheint in den meisten Fällen schnell vonstatten zu gehen; einige mittelgroße Nahrungskörper verfolgte ich von ihrer Aufnahme bis zu ihrer Auflösung in das Plasma; dazwischen verliefen etwa 2—3 Stunden. Durch die reichliche Aufnahme und die schnelle Assimilation der Nahrung wächst der Plasmakörper rasch heran; im Mittel in 2 Tagen nach der Teilung hat das Tier seine endgültige Größe, d. h. die Größe des Muttertieres erreicht.

E. Teilung und Schwärmerbildung.

Die Zweiteilung, die einzige bisher bekannte Vermehrungsweise von *Hedriocystis pellucida*, scheint den älteren Beobachtern entgangen zu sein. Zwar berichten sowohl Hertwig und Lesser wie Penard über Individuen, bei denen zwei Plasmakörper innerhalb einer Schale lagen, welche also unzweifelhaft geteilte Tiere waren, über den Teilungsakt selber aber schweigen sie. Ich habe diesen Prozeß wiederholt vom Beginn bis zum Ende verfolgen können; soweit ich sehe, spielt er sich immer in der gleichen Weise ab.

Das Tier teilt sich innerhalb der Schale in aktivem Zustande, d. h. mit ausgestreckten Pseudopodien und ohne jede Andeutung einer Encystierung oder irgendeines anderen Ruhestadiums (Fig. 13 bis 16). Die von Penard abgebildeten und beschriebenen Cysten, denen auch Hertwig und Lesser Erwähnung tun, habe ich nicht gesehen; meines Erachtens ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß diese sog. Cysten nur zeitweilige Ruhezustände darstellen, in denen das Tier die Pseudopodien auf einige Zeit ganz eingezogen und der Plasmakörper eine glatt abgerundete Form angenommen hat. Penard sagt übrigens selber, daß die Wand der Cyste „lisse et peu apparente“ ist, und Hertwig und Lesser äußern sich in demselben Sinne.

Die Teilung selbst zeigt nichts Besonderes; sie nimmt im Mittel etwa eine halbe Stunde in Anspruch und gleicht im äußeren Verlauf genau derjenigen von *Actinophrys sol.* Die Teilung des Kernes entzieht sich der direkten Beobachtung. Gewöhnlich steht die Teilungsebene etwa rechtwinklig auf die Stielachse oder, wenn der Stiel gekrümmt ist, auf die Richtung desjenigen Stielteiles, welche unmittelbar an die Schale grenzt. Hertwig und Lesser berichten das gleiche über die Teilungsebene eines schalenlosen Tieres. Nach Ablauf der Teilung zeigen aber die beiden Tochtertiere oft Lageänderungen, wodurch sie ihre bestimmte Orientierung innerhalb des Schalenraumes verlieren (Fig. 16). Sie bekommen dabei nicht selten eine breit-elliptische Form, stellen ihre großen Körperachsen einander parallel und platten sich an den einander zugewendeten Seiten oft

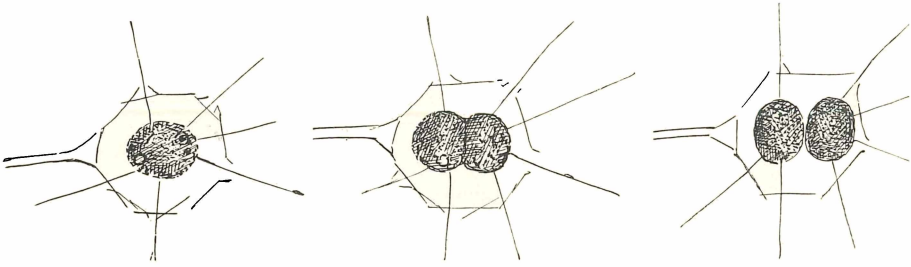

Fig. 13. Fig. 14. Fig. 15.

Fig. 13—15. Zweiteilung eines Exemplars der aberranten Form.

mehr oder weniger ab. Die Pseudopodien sind inzwischen normal ausgebreitet und das Einfangen und Verdauen der Nahrung geht dabei ununterbrochen weiter.

Wie lange die Tiere in diesem Zustande verharren, konnte ich nicht genau feststellen, im Mittel aber vielleicht 2 oder 3 Tage. Das Ende dieser Periode wird dadurch angekündigt, daß eines der beiden Tochtertiere, allem Anschein nach immer dasjenige, welches am weitesten von der Insertionsstelle des Stieles entfernt ist, anfängt, amöboide Bewegungen zu machen, zuerst mit Zwischenpausen, später mehr ununterbrochen. In kurzem erscheinen dann auch zwei Geißeln, welche nebeneinander auf den Plasmakörper eingepflanzt sind; bald nachher beginnen sie schon langsam schwingende Bewegungen auszuführen (Fig. 2). Die Geißeln sind außerordentlich dünn und zart und dadurch nur mit großer Mühe zu unterscheiden. Es dauert nun nicht lange, da schickt sich das Tier, nachdem es seine Pseudopodien eingezogen hat, an, durch eine der Öffnungen der Schale nach außen zu kriechen (Fig. 17). Meistens ist zuerst

nur ein kleiner, hyaliner Plasmatropfen an der Außenseite der Schale zu sehen; dieser vergrößert sich aber alsbald, indem immer mehr Plasma nachfließt, wodurch der innerhalb der Schale zurückgebliebene Teil des Tieres entsprechend kleiner wird. Während dieser ganzen Zeit ist das Tier, der geringen Weite der Schalenpore zufolge, stark sanduhrförmig eingeschnürt; der Durchmesser des verschmälerten mittleren Teiles beträgt etwa 2 μ; dies wird also auch nahezu den Durchmesser der Öffnung darstellen. Aus der starken Einschnürung und der konstanten Größe deren Querschnittes kann darauf geschlossen werden, daß das Tier die Öffnung, durch die es sich nach außen hindurchzwängt, kaum erweitert, was eine gewisse Starrheit der Schalensubstanz voraussetzt.

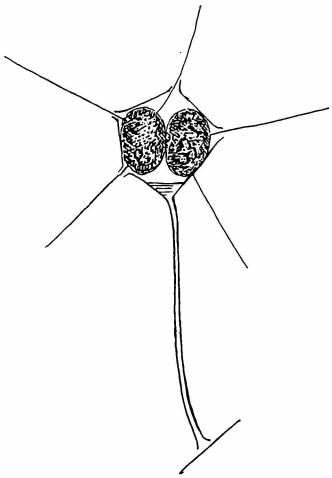

Fig. 16.

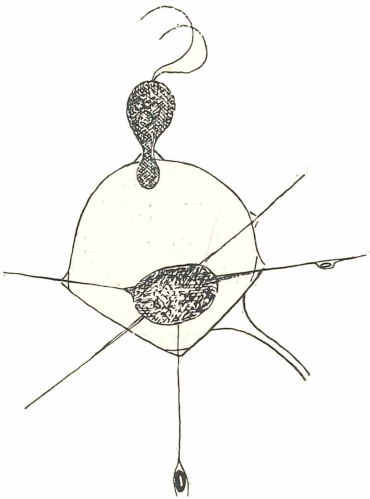

Fig. 17.

Fig. 16. Exemplar der aberranten Form mit geteiltem Plasmakörper.
Fig. 17. Austreten des Schwärmers.

Noch während der Zeit, wo sich der hinterste Teil des Tieres innerhalb der Schale befindet, sind nun auch die beiden Geißeln nach außen getreten; ihre Schwingungen werden immer lebhafter und versetzen schließlich den freien Vorderteil in eine schnelle Rotation um seine Längsachse. Bald wird nun auch die letzte Verbindung des jungen Tieres mit der Schale des Muttertieres gelöst, der Sprößling verlängert und verschmälert sich und schwimmt unter eigentümlich schwingenden und drehenden Bewegungen von dannen. Das in der Schale zurückgebliebene Tier rundet sich ab und stellt sich in die Mitte des Schalenraumes; damit ist für dieses Tier der normale Zustand wiederhergestellt.

Der Schwärmer (Fig. 18) hat eine kurzzylindrische Gestalt mit stumpfgerundeten Enden; das Hinterende ist bisweilen etwas zugespitzt. Die Länge der beiden am Vorderende befindlichen Geißeln ist um ein wenig größer als die Längsachse des Körpers. Der Schwärmer ist etwa 15 μ lang und 3 μ breit, durchscheinend, farblos, regelmäßig granuliert, mit am Vorderende schwer sichtbarem Kern und im hinteren Teil eine deutliche kontraktile Vakuole. Der Rhythmus der Schwimmbewegungen, eine Art Resultierende von seitwärts gerichteten Pendelschwingungen und schraubenförmigen Drehungen, ist so charakteristisch, daß der *Hedriocystis*-Schwärmer schon dadurch auch bei schwacher Vergrößerung leicht von anderen schwärmenden Organismen von gleicher Größe und Habitus zu unterscheiden ist.

Fig. 18.
Der Schwärmer. Vorn der Kern, hinten die kontraktile Vakuole.

Die Zeit, während welcher sich der Schwärmer in allen Richtungen durch das Wasser hin und her tummelt, ist immer nur kurz, etwa 2 oder 3 Minuten. Allmählich werden die Bewegungen träger und endlich kommt der Schwärmer zur Ruhe, indem er sich abrundet zu einem Plasmakörper von $\pm$ 10 μ Durchmesser und sich festsetzt. Die Geißeln, welche während des Schwärmens durch die große Geschwindigkeit der Bewegung der Beobachtung entzogen waren, sind nun wieder sichtbar; noch eine geraume Zeit führen sie eigentümliche, langsame Schwingungen aus, um schließlich zu verschwinden. Was ihr endgültiges Schicksal ist, ob sie eingezogen oder abgeworfen werden, konnte ich nicht ermitteln; ihre außerordentliche Feinheit erschwert die Beobachtung sehr.

F. Bildung des jungen Tieres.

Fast momentan nachdem der Schwärmer sich festgesetzt hat, erscheinen nun auch die Pseudopodien, welche an allen Seiten des Körpers zugleich hervorsprossen; ihre Bildung nimmt kaum 1 Minute in Anspruch (Fig. 19). Im Aussehen gleicht das Tier nun sehr einem kleinen Individuum von *Actinophrys sol.* In der ersten Zeit nach seiner Fixierung, während welcher auch die beiden Geißeln noch immer sichtbar und beweglich sind, scheinen die Pseudopodien sich in einem noch sehr labilen Zustande zu befinden: Abweichungen von der typischen Gestalt in Form von Verbreiterungen, Krümmungen und Verzweigungen sind gerade in dieser Periode häufig. Zugleich setzt nun auch die Nahrungsaufnahme ein (Fig. 20).

Auch die Entwicklung des Stieles erfolgt in nur wenigen Minuten (Fig. 19, 20). Er entsteht aus einem Ausläufer des Plasmakörpers, und die Vermutung von Penard, daß er ursprünglich als ein gewöhnliches Pseudopodium angelegt wird, hat vieles für sich. Jedenfalls ist es aber bald durch seine viel größere und im allgemeinen auch gleichmäßige Dicke von einem normalen Pseudopodium zu unterscheiden. Vielleicht infolge eines thigmotaktischen Reizes steht der Stiel im Anfang ziemlich genau rechtwinklig auf der Oberfläche des Fremdkörpers, an den er sich anheftet. Besonders

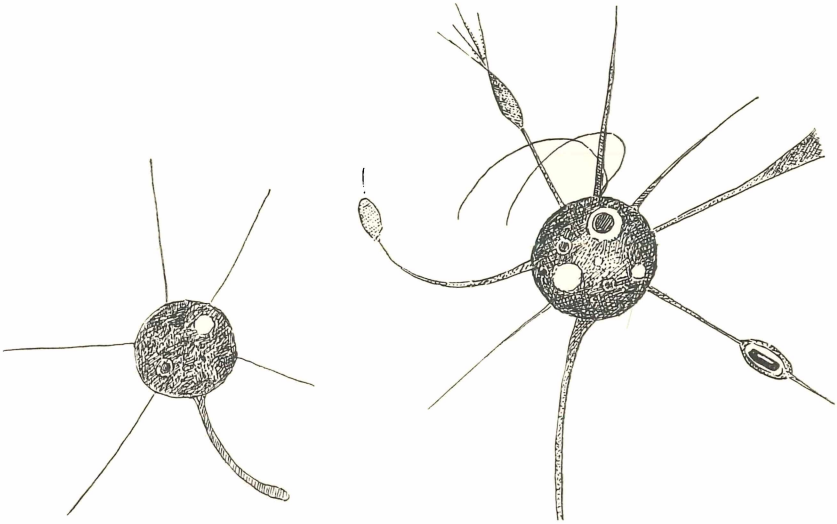

Fig. 19. Fig. 20.

Fig. 19. Junges, eben festgesetztes Exemplar. Links unten der Kern, rechts oben die kontraktile Vakuole; der Stiel ist in der Entwicklung begriffen.

Fig. 20. Junges Exemplar mit auswachsendem Stiel, abnormale Pseudopodienformen und den zwei Geißeln. Unten links und rechts zwei kontraktile Vakuolen, oben der Kern, im Plasma kleine Nahrungskörper. Das Pseudopodium rechts unten hat ein Bakterium gefangen.

bequem war das zu beobachten, wenn dieser Fremdkörper das Deckgläschen oder der Objektträger war. Die Richtung des Stieles war in diesen beiden Fällen nahezu vertikal, und genau wie dies Hertwig und Lesser für *Clathrulina* angeben, war seine Projektion auf die Bildebene dann sichtbar als ein kleiner, dunkler Kreis mit scharfem Umriß, und zwar, wie die Einstellung des Mikroskops lehrte, entweder über oder unter dem Plasmakörper; mittels der Mikrometerschraube mit Dickenmessung konnte ich seine Länge dann leicht bestimmen. Setzte der Stiel sich aber an einen im Wasser liegenden

Fremdkörper fest, dann hatte er meistens eine ungefähr horizontale Lage und war seine Länge mit dem Objektmikrometer genau zu messen.

Nach seiner Anheftung wächst der Stiel, wie bei *Clathrulina*, noch während etwa einer halben Stunde bedeutend in der Länge aus. Unterdessen sieht man in demjenigen Teile des Stieles, welcher dem Plasmakörper am nächsten ist, noch deutliche amöboide Bewegungen auftreten in Form von Plasmaausstülpungen, welche bald wieder verschwinden (Fig. 21). Einige Male beobachtete ich auch ein Übertreten und Hin- und Hergleiten von Granula des Plasmakörpers darin; bei *Clathrulina* geben Hertwig und Lesser im jungen Stiele eine deutliche Körnchenströmung an. Diese Tatsachen machen einen genetischen Zusammenhang von Stiel und Pseudopodien recht wahrscheinlich, wenn auch vielleicht die oben zitierte Vermutung Penard's, daß der Stiel ontogenetisch aus einem echten Pseudopodium entsteht, nicht ganz richtig ist; daß aber phylogenetisch der Stiel von *Clathrulina* und *Hedriocystis* aus einem Pseudopodium abgeleitet werden muß, dünkt mir keinem Zweifel zu unterliegen.

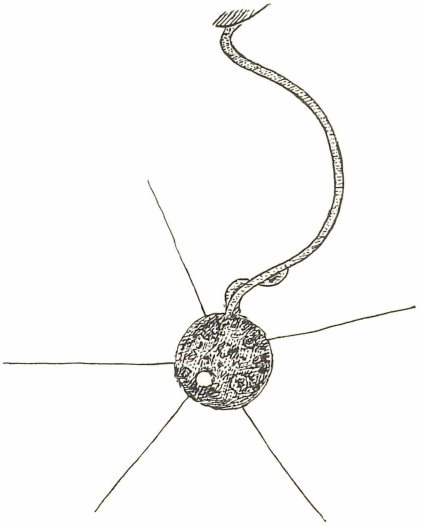

Fig. 21. Junges Exemplar mit ausgebildetem Stiel; im proximalen Teil desselben amöboide Plasmaausbreitungen. Links unten eine kontraktile Vakuole.

Einige Stunden nach seiner Entstehung beginnt der *Hedriocystis*-Stiel sein Aussehen zu verändern; er wird dünner und dunkler von Kontur, was wohl ein Anzeichen davon ist, daß auch seine chemische Beschaffenheit sich ändert, indem die Substanz sich bildet, aus welcher der definitive Stiel besteht. Eine noch ungelöste Schwierigkeit liegt dabei in der Frage, wie der Zusammenhang zwischen Stiel und Schale zustande kommt. Indem ersterer nämlich zweifelsohne als Produkt des Plasmakörpers entsteht, ist er beim ausgewachsenen Tier gar nicht mehr mit diesem, sondern nur mit der Schale verbunden; es muß sich also der ursprüngliche Zusammenhang mit dem Plasmakörper gelöst und eine neue mit der Schale an dessen Stelle

getreten zu sein. Bei *Clathrulina* tritt die gleiche Erscheinung auf; auch dort ist sie, soweit ich sehe, bisher unerklärt geblieben. Bei diesem Tiere liegt die Sache aber insofern anders, als *Clathrulina* einen hohlen Stiel besitzt, der zwar ebenfalls als ein rein plasmatisches Produkt angelegt wird, um welchen sich aber nachher der definitive röhrenförmige, festere, verkieselte Stiel absetzt, welcher beim ausgewachsenen Tier die gegitterte Schale trägt; Hertwig und Lesser nehmen an, daß der plasmatische Ausläufer, der ursprünglich das Lumen des Stieles ausfüllte, sich später daraus zurückzieht.

Es verdient in dieser Beziehung Erwähnung, daß es einen Organismus gibt, bei dem zwei Stieltypen vorzukommen scheinen, welche mit denen von *Hedriocystis* bzw. *Clathrulina* eine gewisse Ähnlichkeit aufweisen. Ich meine *Nuclearia caulescens* Penard, von der ich schon früher Gelegenheit hatte, einige Exemplare zu beobachten. Penard wirft den Gedanken auf, daß diese Art vielleicht gar keine *Nuclearia*, sondern ein echtes Heliozoon, zu den Desmothoraca gehörend und mit *Clathrulina* und *Hedriocystis* verwandt sein würde. Die gewöhnliche Entstehungsweise des *Nuclearia*-Stieles ist folgende. Eines der Pseudopodien verlängert und verbreitert sich, krümmt sich oder spaltet sich in verschiedene Zweige, von denen einer sich an einen festen Gegenstand anheftet; dann rundet er sich ab und wächst noch etwas in die Länge, womit der Stiel fertig ist. Hin und wieder beobachtet man aber Organismen, übrigens vollkommen mit *Nuclearia caulescens* übereinstimmend, aber davon verschieden durch den Besitz einer „pédoncule véritable, hyaline, lisse, bien égal dans son épaisseur, probablement durci de chitine et dont on ne saurait dire, s'il était creux ou plein". Die Entstehung des Stieles vom ersten Typus stimmt, wie man sieht, mit der des *Hedriocystis*-Stieles überein.

Über die Bildung der Schale von *Hedriocystis* kann ich nur weniges mitteilen; auch bei *Clathrulina* ist davon so gut wie nichts bekannt. Bei beiden Arten entsteht die Schale immer später als der Stiel; Hertwig und Lesser sahen sogar einmal ein Individuum von *Hedriocystis pellucida* sich teilen bevor es eine Schale gebildet hatte.

Wenn der Umriß der neuen Schale im optischen Querschnitt als eine äußerst feine Linie eben sichtbar wird, befindet diese Linie sich nicht, wie man erwarten würde, unmittelbar an der Oberfläche des Plasmakörpers, sondern sofort in normaler Weite davon entfernt, d. h. von dem Plasmakörper geschieden durch einen Zwischenraum von nahezu demselben Durchmesser als der Plasmakörper selber.

Der Prozeß machte also den Eindruck, als ob die neue Schale unabhängig vom Plasmakörper vollkommen frei im Raume niedergeschlagen wurde, eine ganz fremdartig anmutende Erscheinung. Man würde sich das vielleicht so erklären können, daß der Plasmakörper umgeben wäre von einer dicken Schicht einer durchsichtigen Substanz, an deren Oberfläche dann die Schale abgeschieden würde. Etwas derartiges scheint wirklich vorzukommen bei der schon genannten *Nuclearia caulescens*. Von dieser Art existiert nach Penard außer einer „forme nue" auch noch eine zweite Form, „tout aussi commune: c'est celle où le corps est entouré d'une épaisse enveloppe de mucilage, bien arrondie, et si transparente que souvent on ne la distingue que grâce aux microbes, qui y sont collés" (Penard 1904, p. 299). Leider habe ich von *Nuclearia caulescens* nur einige wenige Exemplare gesehen; meine Beobachtungen stimmen aber mit denjenigen Penard's genau überein.

G. Vergleichung von *Clathrulina* und *Hedriocystis*.

Wie in der Einleitung schon bemerkt wurde, war eigentlich bis jetzt *Clathrulina elegans* das einzige zu den Heliozoa Desmothoraca gehörende Heliozoon, über deren Bau und Entwicklung wir mit einer gewissen Vollständigkeit unterrichtet waren. Über *Hedriocystis pellucida* waren die früheren Berichte viel unbestimmter. Die Diagnose Hertwig und Lesser's ist sehr kurz und nicht zu vergleichen mit der ausführlichen Beschreibung, welche sie der damals aus den Mitteilungen Cienkowski's schon bekannten *Clathrulina elegans* weihen. Der Aufsatz Penard's über *Hedriocystis* bringt etwas mehr Besonderheiten, diese beziehen sich aber ebenso wie jene der erstgenannten Autoren fast nur auf den Bau und die Lebensweise; Erfahrungen über die Fortpflanzung fehlten allen diesen Beobachtern nahezu gänzlich. Nun wir aber durch die vorhergehenden Beobachtungen auch über diese Art etwas nähere Auskunft bekommen haben und diese vom Rätselhaften, das sie umgab, einen Teil verloren hat, lohnt es vielleicht die Mühe, die auf Bau, Lebensweise und Entwicklung beider Arten sich beziehenden Tatsachen kurz vergleichend zusammenzustellen. Die ihnen gemeinsamen Merkmale wird man dann vorderhand als allgemeine Charakteristika der kleinen, aber so besonders interessanten Gruppe der Heliozoa Desmothoraca anzusehen haben.

Clathrulina elegans und *Hedriocystis pellucida* sind festsitzende, gestielte Heliozoen, deren Plasmakörper allseitig von einer zusammenhängenden, kugelförmigen Schale umgeben ist, mit Poren, durch

welche die Pseudopodien nach außen sich erstrecken. Die Substanz von Schale und Stiel, welche beide vom Plasmakörper ausgeschieden werden, ist bei beiden Arten in der Anlage wahrscheinlich chitinartig, scheint aber bei der erstgenannten später mehr oder weniger zu verkieseln. Der Stiel ist hohl bei *Clathrulina*, massiv bei *Hedriocystis*, bei beiden Arten am distalen, festgehefteten Ende oft in wurzelartige Fasern gespalten. Über die Größenverhältnisse gibt untenstehende Tabelle Auskunft.

	Durchmesser der Schale	Durchmesser des Plasmakörpers	Länge des Stieles	Dicke des Stieles	Breite der Schalenporen
Clathrulina elegans	30—90 μ	20—60 μ	60—250 μ	3—4 μ	6—10 μ
Hedriocystis pellucida	20—25 μ	10—12 μ	50—90 μ	1 μ	2 μ

Der Plasmakörper der beiden Arten füllt den Schalenraum nur zum kleinsten Teile aus; der Durchmesser desselben ist bei *Hedriocystis* relativ noch etwas kleiner als bei *Clathrulina*. Der allgemeine Bau ist ungefähr der gleiche; die Kernverhältnisse beider Tiere sind ungenügend bekannt. Typische kontraktile Vakuolen kommen bei beiden vor; zwei oder drei bei *Hedriocystis* und jungen Exemplaren von *Clathrulina*, meistens nur eine bei erwachsenen Individuen der letzten Art.

Im Bau der Pseudopodien machen sich gewisse Differenzen bemerkbar. Diejenigen von *Hedriocystis* sind nur in kleiner Zahl vorhanden, dünn, gerade, unverzweigt, meistens scharf vom Plasmakörper abgesetzt und niemals anastomosierend; die Pseudopodien von *Clathrulina* dagegen sind sehr zahlreich, oft verzweigt, an ihrer Basis stark verbreitert und bilden manchmal Anastomosen.

Die Nahrung von *Clathrulina* besteht in kleinen Diatomeen und anderen Mikroorganismen, während *Hedriocystis* vorwiegend Bakterien aufnimmt; beide Tiere verdauen größere Beutestücke ganz oder zum Teile außerhalb der Schale.

Die Vermehrung von *Clathrulina* ist noch ungenügend bekannt; jedenfalls aber kann sie in verschiedener Weise vor sich gehen. Erstens durch normale Zweiteilung des Plasmakörpers; nach der Teilung verläßt die eine Hälfte die Schale des Muttertieres, um nach Bildung einer neuen Schale und eines neuen Stieles zu einem selbständigen Individuum auszuwachsen. Zweitens kann sich der Plasmakörper in mehr als zwei, in vier bis sieben Stücke teilen; die Teilstücke treten dann entweder sogleich in amöboider Form aus der Schale oder sie encystieren sich zuerst. Weiterhin kann sich das

ganze Tier ohne vorhergehende Teilung encystieren. Aus beiden Arten Cysten entwickeln sich Schwärmer, und zwar immer nur einer aus je einer Cyste; ihre Entwicklung zu neuen Individuen ist schon von Cienkowski verfolgt, von Hertwig und Lesser und Penard aber nicht wiederbeobachtet. Die Mitteilungen von Miss Foulke sind in diesem Punkt nicht ganz deutlich. Hertwig und Lesser beschreiben aber noch eine andere, von ihnen entdeckte Bildungsweise von Schwärmern. Dabei teilt sich zuerst der Plasmakörper in zwei gleiche Teile und dann einer dieser Teile noch einmal. Die zwei kleineren Plasmamassen entweichen nun aus der Schale als Schwärmer, während der dritte, größere, Teil darin zurückbleibt; das weitere Schicksal dieses Teiles ist nicht bekannt. Ein einziges Mal haben Hertwig und Lesser eine leere Schale und in der Nähe davon zwei Schwärmer von *Clathrulina* beobachtet, aus welchem Umstande sie folgerten, daß möglicherweise das dritte Plasmastück noch einmal zwei Schwärmer gebildet hatte. Der Bau und die weitere Entwicklung dieser Schwärmer kommt der Hauptsache nach mit den von Cienkowski beschriebenen Schwärmern überein.

Von *Hedriocystis pellucida* ist nach obigen Mitteilungen zurzeit nur eine einzige Fortpflanzungsweise bekannt und zwar durch gewöhnliche Zweiteilung mit darauffolgender Bildung eines Schwärmers aus einem der beiden Tochtertiere. Natürlich sind andere Vermehrungsweisen auch bei diesem Tiere möglich; bisher sind solche aber noch nicht beobachtet.

Vergleichen wir diesen Entwicklungsmodus von *Hedriocystis* mit denen von *Clathrulina*, dann sehen wir, daß er mit keinem von diesen ganz übereinstimmt, aber in gewissem Sinne eine Mittelstellung zwischen zwei davon einnimmt. Mit der ersten derselben hat er gemein, daß die eigentliche Vermehrung eine typische Zweiteilung ist, mit der letzten, daß das frei werdende Tochtertier sofort ohne sich zu encystieren die Schale verläßt. Bau und Entwicklung der Schwärmer von *Clathrulina* und *Hedriocystis* scheinen einander in hohem Grade ähnlich zu sein.

Eine Entwicklungsweise, welche mit derjenigen von *Hedriocystis* direkt vergleichbar ist, findet sich bei der interessanten *Mikrogromia socialis* R. Hertw. Auch bei dieser Art teilt sich das Muttertier in zwei Tochtertiere; eins davon schlüpft aus der Schale der Mutter, entweder als zweigeißliger Schwärmer, oder als actinophrysartiger Organismus; die weitere Entwicklung dieser Stadien ist aber noch nicht verfolgt worden.

Die Entwicklung von *Hedriocystis pellucida*, wenigstens soweit

sie heute bekannt ist, kombiniert also die Zweiteilung mit der Bildung eines Schwärmers aus einem der beiden Tochtertiere. Indem sich dieser Prozeß bei einem und demselben Individuum stetig wiederholt, erhält dieses Individuum den Charakter einer Amme, welche eine ganze Generation von Tochtertieren durch einfache Zweiteilung, also auf rein vegetativem Wege, erzeugt. Die eigentliche Teilung bewirkt dabei die Vergrößerung der Individuenzahl; die Produktion von Schwärmern fördert die Verbreitung der Tiere im Raume.

Beide Prozesse, Zweiteilung und Schwärmerbildung, kommen auch bei *Clathrulina* vor, obgleich, wie es scheint, nicht in gesetzmäßiger Weise miteinander verknüpft; die Verwandtschaft von *Clathrulina* mit *Hedriocystis*, zuerst nur aus dem Bau von Plasmakörper und Schale abgeleitet, wird also durch die Entwicklungsgeschichte näher bestätigt. Die Gruppe der Heliozoa Desmothoraca umfaßt daher mindestens zwei Formen, *Clathrulina elegans* und *Hedriocystis pellucida*, welche jetzt sowohl im Bau wie in der Entwicklung genugsam erforscht sind, um die Aufrechterhaltung der Gruppe zu rechtfertigen. Die übrigen Genera, welche bisher als zu dieser Gruppe gehörend beschrieben sind, bleiben nach wie vor mehr oder weniger problematisch.

H. Die Bedeutung der Schwärmer bei den Heliozoen.

In der Gruppe der Heliozoen waren Schwärmer bisher außer bei *Clathrulina elegans* auch bei *Acanthocystis*-Arten beschrieben; bei anderen Protozoengruppen, im besonderen bei Radiolarien, treten sie ebenfalls, entweder fakultativ oder mehr regelmäßig auf. In seiner bekannten Arbeit über die Verwandtschaftsbeziehungen von Flagellaten und Rhizopoden bestreitet Pascher, vorwiegend auf botanische Argumente gestützt, die Ansicht von Doflein, daß in allen Rhizopodengruppen die Formen mit geißeltragenden Stadien die primitivsten seien. Unsere Kenntnisse über die systematische Stellung der Heliozoen im allgemeinen, sowie über diejenige der dazu gehörigen kleineren Gruppen im besonderen, sind nun wohl noch sehr dürftig; mit großer Wahrscheinlichkeit darf man aber doch wohl annehmen, daß die Desmothoraca, wie *Clathrulina* und *Hedriocystis*, mit ihrer eigentümlichen gegitterten und gestielten Schale einen weniger ursprünglichen Typus darstellen als die nackten Aphrothoraca, wie *Actinosphaerium* und *Actinophrys*. Das Vorkommen von Schwärmern gerade bei diesen mehr spezialisierten Formen widerspricht also in Hinsicht der Heliozoen der Dofleinschen Meinung.

Pascher, der bekanntlich in der genannten Arbeit die Auffassung verteidigt, daß die Flagellaten mehr primitive, die Rhizopoden dagegen abgeleitete Organismen sind, kennt den Schwärmern der Rhizopoden im Sinne des sog. biogenetischen Grundregels einen hohen phyletischen Wert zu: „sie sind das nur mehr fakultativ gebildete, oft auch reduzierte Flagellatenstadium, auf das die betreffenden Organisationen phyletisch zurückgehen .... In den Schwärmern haben wir demnach das oft vereinfachte primäre, aber nur mehr fakultativ gebildete Flagellatenstadium vor uns. Und gerade diese als Schwärmer bezeichneten rudimentären Stadien der Flagellatenorganisation werden oft lange erhalten, finden sich oft bei unglaublich weit vorgeschrittenen Organismen. Das hängt damit zusammen, daß sie bei vielen Organismen Organe der räumlichen Verbreitung oder Träger der geschlechtlichen Funktion geworden sind“ (Pascher, 1917, p. 73, 74).

Wenn diese Auffassung zu Recht besteht, dann stellt das Vorkommen von an primitiveren, flagellatenartigen Organismen erinnernden Schwärmern gerade bei hoch spezialisierten Formen, während sie bei mehr ursprünglichen fehlen, uns vor neue Probleme. Ihre Anwesenheit aber bei festsitzenden Tieren, wie *Clathrulina* und *Hedriocystis*, bei welchen von einer geschlechtlichen Funktion der Schwärmer nichts bekannt ist, könnte dann vielleicht, wie dies auch Pascher andeutet, in Beziehung gesetzt werden mit einer vergrößerten Möglichkeit der räumlichen Verbreitung der Individuen außerhalb der unmittelbaren Umgebung des Muttertieres.

Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Dr. G. Entz jun., Utrecht, meinen verbindlichen Dank aussprechen für seine freundliche Hilfe bei der Fertigstellung des Manuskriptes, sowie Herrn A. J. de Boer, Deventer, für die Herstellung der druckfertigen Zeichnungen nach meinen Originalen.

Deventer (Niederlande), 18. Januar 1927.

Literaturverzeichnis.

1) Cienkowski, L. (1867): Über die Clathrulina, eine neue Actinophryengattung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 3 p. 311—315.

2) Entz sen., G. (1877): Über die Rhizopoden des Salzteiches von Szamosfalva. Termész. füzet. Bd. 1 p. 195, 196.

3) Foulke, Miss S. G. (1884): Some Phenomena in the Life-history of Clathrulina elegans. Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1885 p. 17—19.
4) Hertwig, R. (1874): Über Mikrogromia socialis usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10, Supplementheft, p. 1—34.
5) Hertwig u. Lesser, E. (1874): Über Rhizopoden und denselben nahestehenden Organismen. Ibid. p. 225—235.
6) Leidy, J. (1879): Freshwater Rhizopoda of North America. U. S. Geol. Surv. p. 273—276.
7) Levander, K. (1894): Materialien zur Kenntnis der Wasserfauna usw. Act. Soc. pro Faun. et Flor. fennica Vol. 12 p. 25.
8) Pascher, A. (1917): Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. Jena, p. 72—76.
9) Penard, E. (1904): Les Héliozoaires d'eau douce. Genève, p. 270—286.
10) Schaudinn, F. (1896 a): Heliozoa, in: Das Tierreich. Berlin, p. 21, 22.
11) — (1896 b): Über das Centralkorn der Heliozoen usw. Verh. d. deutsch. Zool. Ges. Bonn.
12) Wailes, G. H. (1921): Heliozoa, in: Cash, J., Wailes, G. H. and Hopkinson, J., The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa Vol. 5, London, p. 58—66.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: 58_1927

Autor(en)/Author(s): Hoogenraad H.R.

Artikel/Article: Beobachtungen über den Bau, die Lebensweise und die Entwicklung von Hedriocystis pellucida HERTW. et Less. 321-343