

Zelleib-, Schalen- und Kern-Verschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung.

Von Ludwig Rhumbler in Göttingen.

(Drittes Stück.)

3. Dauernde Schalenverschmelzungen bei den Testaceen.

Bei den beschalten, lobosen Süßwasserrhizopoden, den *Testaceen*, kommen zweierlei Arten von dauernden Schalenverschmelzungen vor.

In dem einen Falle sind die Schalen bloß äußerlich zusammengekittet, jede der beiden Schalen die sich an der Verschmelzung beteiligt hat, besitzt ihren eignen abgeschlossenen Wohnraum, der mit je einer Mündung mit der Außenwelt kommuniziert. Ich bezeichne die auf diese Weise zusammengeschmolzenen Schalen, als „Zwillingschalen“.

In dem anderen Falle sind zwei Schalen derart mit einander verschmolzen, dass sie gemeinsam bloß einen Wohnraum einheitlich umschließen. Dieser gemeinsame Wohnraum besitzt entweder eine oder zwei Mündungen. Ich bezeichne solche Schalen als „Doppelschalen“; sie sind für das gegenwärtige Thema von besonderer Wichtigkeit.

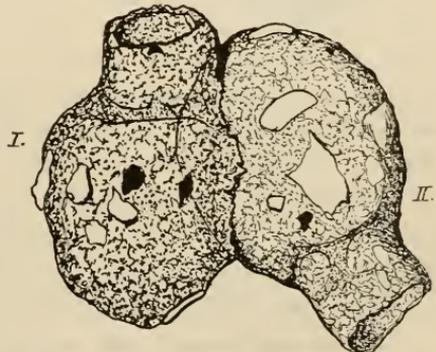
a) Zwillingschalen.

Zwillingschalen habe ich beobachtet bei den drei von mir beschriebenen *Pontigulasia*-Arten¹⁾. Wenn die Zwillingschalen nicht völlig ausgestorben waren, so war doch nur die eine der beiden verschmolzenen Schalen bewohnt (etwa 6 Fälle beobachtet).

Die bewohnte Schale zeichnete sich in der Regel vor der unbewohnten dadurch aus, dass sie nach der Seite hin, wo ihr die unbewohnte Schale anhaftete, stark verzogen war; während die unbewohnte Schale selbst normale Gestalt trug.

Fig. 3. Zwillingschale von *Pontigulasia incisa* Rhblr.

Vergr. $\frac{450}{1}$.



Es kann gar keinem Zweifel unterliegen, dass die leere Schale von normaler Gestalt bei diesen Zwillingschalen nur die Rolle eines

1) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXI, 1895, S. 105.

„übergroßen“ Bausteins, in dem von mir gebrauchten Sinne¹⁾ versteht, dass sie also von einem in Knospung befindlichen Tier als Baumaterial benutzt worden ist, und durch ihre Größe die neugebildete Schale verzerrt hat. Solche Verzerrungen kommen auch sonst vor, wenn großes Baumaterial in das Schalengefüge aufgenommen wird; sie lassen sich auf Grund der Mechanik des Gehäuseaufbaues leicht verstehen. (Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. LII, 1891, S. 522.)

In einer sehr reichen Kultur von *Pontigulasia incisa* Rhblr. fand ich fast 15% der Schalen zu Zwillingsschalen verschmolzen, während ich in anderen Kulturen derselben Species immer recht lange suchen musste, um nur eine einzige Zwillingsschale zu finden. Viele der in der erstgenannten Kultur liegenden ausgestorbenen Schalen zeichneten sich durch besondere Klebrigkeit aus; sie blieben leichter als gewöhnlich an Nadeln hängen, mit denen ich sie anstieß. Vielleicht hat diese Klebrigkeit, deren Ursache ich nicht sicher ermitteln konnte²⁾ zu ihrer häufigen Verwendung als Baumaterial beigetragen; sie mögen leichter als weniger klebrige Schalen an den Pseudopodien der extrathalam aufspeichernden Mutterdifflugien oder an der bereits zu einer Gehäuseknospe ausgetragenen Protoplasmanasse derselben hängen geblieben sein.

Auffallend muss es erscheinen, dass nie bewohnte Schalen, trotzdem ich auch einigemal Klebrigkeit bei ihnen konstatieren konnte³⁾, als Baumaterial zu Zwillingsschalen herangezogen worden waren. Ich glaube, dass etwa als Baumaterial aufgegriffene Schalen, die noch bewohnt sind, von ihrem Träger aus dem Verbande des Baumaterials vor ihrer Verwendung wieder herausgezogen werden. Bei *Cyphoderia* machte ich die sichere Beobachtung, dass Tiere die vermöge eines klebrigen zähflüssigen, wahrscheinlich protoplasmatischen vielleicht aber auch secernierten schleimigen Schalenüberzuges mit ihren Schalen aneinanderklebten, sich stets wieder kurz nach der Verklebung von einander losrissen (Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXI, S. 60 u. 61).

Wenn bei den von mir aufgefundenen Zwillingsexemplaren stets bloß eine leere Schale als Baumaterial benutzt worden war, so liegt das wohl einfach daran, dass zur Verwendung von mehreren Schalen auf der im Ausbau begriffenen Schalenknospe der nötige Platz fehlte. Bei großen Difflugien-Arten, welche gelegentlich die ausgestorbenen Schalen kleinerer Arten ebenfalls in ihr Baumaterial mit aufnehmen, ist die Zahl der aufgenommenen Schalen nicht eine derartig beschränkte; so habe ich z. B. Exemplare von *Difflugia globulosa* Duj. gesehen, die fünf, sechs oder noch mehr kleinere Schalen in ihre Gehäusewand aufgenommen hatten (cf. die spätere Fig. 10).

1) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LII, S. 518.

2) Manchmal glaubte ich einen Ueberzug von Zoogloen an ihnen zu erkennen.

3) Ein schleimiger Schalenüberzug, wie ihm *Cyphoderia* besitzt, kommt bei *Pontigulasia* nicht vor.

Irgendwelche höhere biologische Bedeutung kommt dem Gesagten zu Folge, den Zwillingsschalen nicht zu²⁾; die leere Schale bildet nur, wie jedes andere Sandkorn, einen Baustein der bewohnten Schale.

b) Doppelschalen und die in ihnen vorkommende Karyogamie.

Zwei Gehäuse, deren Form sich äußerlich trotz mannigfacher Verzerrungen noch recht deutlich erkennen lässt, erscheinen zu einem einzigen mit einheitlichem Wohnraum verschmolzen. Das Doppelgehäuse trägt zwei Hälse mit je einer Mündung: jeder Hals entspricht dem Halse je eines der verschmolzenen Gehäuse. Außer durch ihre Form und durch den Besitz je eines Halses lassen sich die beiden, zu einem Gehäuse verschmolzenen Schalen auch gelegentlich noch dadurch unterscheiden, dass beide aus einem verschiedenen Baumaterial zusammengesetzt sind, z. B. das eine vorwiegend aus Diatomeen, das andere vielleicht vorzüglich aus kleinen Quarzkörnchen.

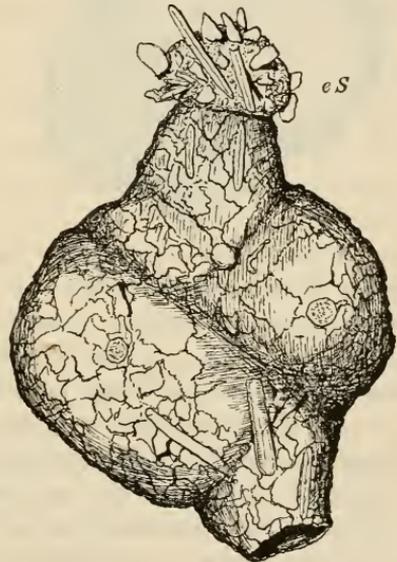


Fig. 4. Doppelschale von *Pontigulasia spiralis* Rhblr. mit extrathalam aufgespeicherten Bausteinchen (*eS*) vor der einen Schalenmündung.

Vergr. $\frac{450}{1}$.

3) In ähnlicher Weise, wie bei den genannten Testaceen findet man auch bei der Foraminifere *Saccammina sphaerica* M. Sars zusammengekittete Schalen, von denen nur eine bewohnt ist; auch sie müssen als Zwillingsschalen in dem hier erörterten Sinne angesehen werden. Bei der variablen Größe der *Saccammina*-Schalen findet man gelegentlich auch mehrere leere Schalen als Baumaterial verwendet (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVII, 1894, S. 457 u. 464). — Anders verhält es sich bei *Saccammina socialis* Brady. Hier sind stets zwei oder mehrere Schalen zusammengekittet. Die Schalen zeigen aber alle dieselbe Ausbildungsstufe, es kann nicht bezweifelt werden, dass die verschmolzenen Schalen alle bewohnt waren, dass sie alle einer Brut ihren Ausgang verdanken, und es ist mir sehr wahrscheinlich, dass die Weichkörper der Schalen außerhalb der Schalen in plasmodienartiger Verbindung stehen. Eine weitere Art von Schalenverkittungen bei Foraminiferen wird weiter unten besprochen werden.

Das hier Fig. 4 kopierte Doppelgehäuse ist dadurch besonders interessant, dass es vor einer seiner Mündungen Bausteine extra-thalam aufgespeichert hat (Fig. 4 *eS*), während die andere Mündung eine derartige Aufspeicherung nicht zeigt. Das Doppeltier stand im Begriff ein Tochtergehäuse aufzubauen als es abstarb; aber nur ein Tochtertier, nicht zwei, sollten erzeugt werden, denn die zweite Mündung besitzt keine Vorlagerung.

Auch von *Diffugia constricta* Ehrbg. habe ich neuerdings ein leeres Doppelgehäuse aufgefunden (Fig. 5), welches sich gleichfalls durch besondere Größe und durch den Besitz von zwei Mündungen einfachen Gehäusen derselben Art gegenüber auszeichnet.

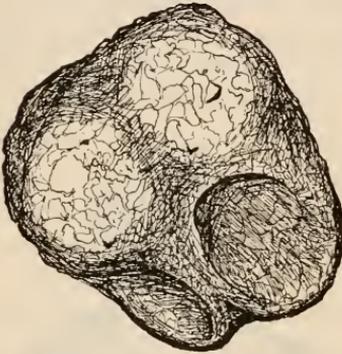


Fig. 5. Doppelschale von *Diffugia constricta* Ehrbg.
Vergr. $\frac{450}{1}$.

Ueber den Weichkörper der vorgenannten Doppeltiere kann ich keine Mitteilungen machen, da ich bloß die ausgestorbenen Schalen zu Gesichte bekommen habe; dagegen habe ich von *Diffugia lobostoma* Leidy eine ganze Zahl von lebenden Doppelindividuen aufgefunden und während des Lebens beobachtet.

Die Doppelschalen von *Diffugia lobostoma* sind der einfacheren Form gewöhnlicher Einzelschalen entsprechend sehr viel weniger auffallend als diejenigen von *Pontigulasia spiralis* und *Diffugia constricta*. Sie unterscheiden sich von gewöhnlichen Schalen einmal durch ihre Größe. Während nämlich gewöhnliche, einfache Schalen einen Durchmesser

Fig. 6.

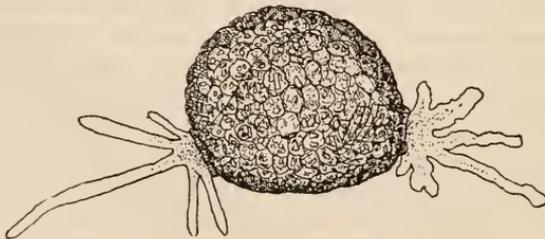


Fig. 6. Doppelindividuum der *Diffugia lobostoma* Leidy nach dem Leben gezeichnet. Die Pseudopodien links sind im Ausstrecken, die Pseudopodien rechts im Einziehen begriffen. Vergr. $\frac{300}{1}$.

von 114 bis höchstens 132 μ besitzen, ist derjenige der von mir beobachteten Doppelschalen nie unter 144 μ herabgesunken und erreichte bisweilen eine Länge von 159 μ . Dann aber, und das charakterisiert sie hauptsächlich als Doppelschalen, besitzen sie in der Regel zwei meist sehr deutlich ausgebildete Schalenmündungen (Fig. 6).

Nur einmal fand ich ein Doppalexemplar, das nur eine Mündung besaß, die eine Mündung bewies aber durch ihre sanduhrförmige Gestalt, dass sie aus ursprünglich zwei Mündungen entstanden war, welche bis zur vollständigen Verschmelzung zusammengerrückt sind. Die gegenseitige Lagerung der beiden Mündungen ist keine gesetzmäßige. Sie können ganz dicht zusammenliegen und können auch direkt entgegengesetzte Pole der Schale einnehmen. Die Kugelform einfacher Schalen, wird meist auch von den Doppelschalen gewahrt, doch kommen Schalenverzerrungen, besonders eine einseitige Abplattung, bei Doppelschalen häufiger vor als bei einfachen Schalen.

Die Tiere schicken aus beiden Schalenmündungen -- wie diese auch gelegen sein mögen -- Pseudopodien aus; dabei benehmen sich die Pseudopodien beider Mündungen gerade als wenn sie nur aus einer Mündung ausgeschickt würden¹). Auch der innere Bau der Doppeltiere ist ein durchaus einheitlicher. Wie bei gewöhnlichen einfachen Tieren treten in gefärbten Canadabalsampräparaten zwei gegen einander scharf abgesetzte Zonen in der Sarkode hervor; die im Schalenrunde gelegene stark färbbare, den Kern enthaltende, perinukleäre Zone, und die der Schalenmündung zugekehrte, bei künstlichen Färbungen blass bleibende, vordere Zone, welche die Nahrungsballen enthält und an ihrem vorderen Rande die Pseudopodien ausschickt. Nur eine besondere Anhäufung von Nahrungskörpern an den beiden Mündungen des Doppeltieres (cf. Fig. 1 *D. Na*) lässt auch innerhalb der Sarkode noch die ursprüngliche Duplizität desselben erkennen; sie beweist, dass durch beide Schalenmündungen Nahrung aufgenommen wird, ist aber nicht etwa der Ausdruck einer besonderen doppelten Organisation, denn auch zwischen den beiden Nahrungsspeichern finden sich gelegentlich versprengte Nahrungskörper.

Alle von mir untersuchten Doppeltiere besaßen wie die einfachen Tiere bloß einen Kern. Dieser Kern war aber besonders groß, er maß 38,6—45 μ im mittleren Durchmesser, während die Kerne einfacher Tiere nach sehr zahlreichen Messungen bloß einen mittleren Durchmesser von 26,5—37,3 μ haben²).

1) Findet eine Lokomotion nach einer Richtung hin statt, so lassen alle Pseudopodien, welche nicht in dem Sinne der Fortbewegung verlaufen, von ihrer Unterlage los, gerade wie bei einem einfachen Tier; einen Widerstreit in den Bewegungstendenzen der Pseudopodien beider Mündungen habe ich nie wahrgenommen.

2) Weitere Eigentümlichkeiten konnte ich an den Kernen der Doppeltiere nicht auffinden. Ihr bläschenförmiger Kern enthielt wie die Kerne normaler

Zu den aufgezählten, von mir beobachteten Fällen von Doppelbildungen bei Testaceen kommen frühere Mitteilungen über ähnliche Vorkommnisse bei andren Species von Blochmann und Pénard.

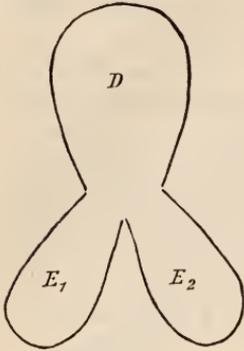


Fig. 7. Bildung einer Doppelschale von *Euglypha alveolata* Duj. nach Blochmann. E_1 u. E_2 = die beiden Einzeltiere, welche nach Aneinanderlagerung ihrer Schalenmündungen die Doppelschale D erzeugt haben.

Blochmann beobachtete wie zwei mit ihren Mündungen aneinandergelagerte *Euglyphen* gemeinsam eine einzige Schale von doppelter Größe aufbauten (cf. Fig. 7 D). Der Weichkörper in der Doppelschale besaß bloß einen Kern. Die beiden ursprünglichen Schalen (E_1 und E_2) waren nach dem Aufbau der Doppelschale leer; ihre Weichkörper waren offenbar unter Vereinigung vollständig in die Doppelschale übergetreten. Die Beobachtung Blochmann's ist deshalb von besonderer Wichtigkeit, weil sie in unzweideutiger Weise über die Entstehung der Doppelschalen von *Euglypha* Auskunft giebt.

Pénard²⁾, der die Doppelschalen als „monstre double“ bezeichnet, bildet solche ab: von *Assulina semilunum* Leidy, von *Assul. minor* Pén., von *Trinema enchylis* Leidy und von *Trin. lineare* Pén. Sie besitzen wie Blochmann's *Euglypha* und das eine von mir erwähnte Doppel-exemplar von *Difflugia lobostoma* bloß eine Mündung. Zweimündige Doppelschalen waren bislang unbekannt. Mit Ausnahme der auf Taf. VIII Fig. 88 loc. cit. abgebildeten *Assulina semilunum*, deren Kleinheit mir ganz unverständlich ist³⁾, zeichnen sich auch bei Pénard alle Doppel-

Einzeltiere 8—20 stark färbare große Binnenkörper (jedenfalls Chromatinkörper) und daneben eine große Zahl kleiner Chromatinkörnchen, die vielleicht einem festeren Gerüst eingelagert waren; doch konnte ich über die Anwesenheit eines solchen Gerüsts in beiden Fällen keine Sicherheit erlangen. Die Schale stört zusehr und Schnitte habe ich nicht hergestellt.

1) Morphol. Jahrb., Bd XIII, 1888.

2) Mém. de la soc. de Phys. et l'Hist. Natur. de Genève, Bd. XXXI, Nr. 2, p. 1—230.

3) Offenbar liegt hier nur ein Zeichenfehler vor. Leider hat Pénard keine Angaben über die Vergrößerungen oder über die Größe der abgebildeten Exemplare gemacht; auch scheint er nicht mit einem Zeichenapparat gearbeitet zu haben, so ist die Taf. V Fig. 97 abgebildete *Arcella* viel kleiner als die Abbildung Taf. VI Fig. 1, welche dasselbe Exemplar darstellen soll.

schalen vor den einfachen Exemplaren durch besondere Größe aus. In den Weichkörpern waren nach Pénard manchmal ein Kern, manchmal zwei Kerne vorhanden.

Was die Häufigkeit der Doppelschalen anlangt, so habe ich bereits früher dieselbe für *Pontigulasia spiralis* auf ca. 3% angegeben, für *Diffugia lobostoma* mag sie etwa 1% betragen, bei *Diffugia constricta* sind Doppelschalen augenscheinlich sehr selten, denn ich habe hier unter großem Material erst ein typisches Doppel-exemplar gefunden. Weitere Angaben über die Häufigkeit der Doppelschalen liegen nicht vor. Im Uebrigen wird aus meiner späteren Auffassung der Bedeutung der Doppelschalen hervorgehen, dass die Häufigkeit derselben keine konstante sondern eine in verschiedene Perioden wechselnde sein wird.

Wenn man auf der einen Seite den geringen Prozentsatz der Doppelschalen berücksichtigt und auf der andern Seite bedenkt, dass sie jetzt schon bei relativ vielen (8) ganz verschiedenen Gruppen angehörig Species nachgewiesen sind, so wird man mutmaßen dürfen, dass sie unter den Testaceen sehr viel weiter, als man bis jetzt weiß, wenn nicht allgemein verbreitet sind.

Welche Bedeutung haben nun diese Doppelschalen?

Blochmann berichtet in derselben Arbeit, welche die Entstehung der Doppelschale von *Euglypha* behandelt, über Fälle, wo bei *Euglypha* nach Bildung einer Tochterschale und nach stattgefundener Kernteilung, die neugebildete Tochterschale mit dem einen Tochterkern abgeworfen wurde, während sich das Protoplasma mit dem anderen Tochterkern in die Mutterschale zurückzog (Fig. 8).

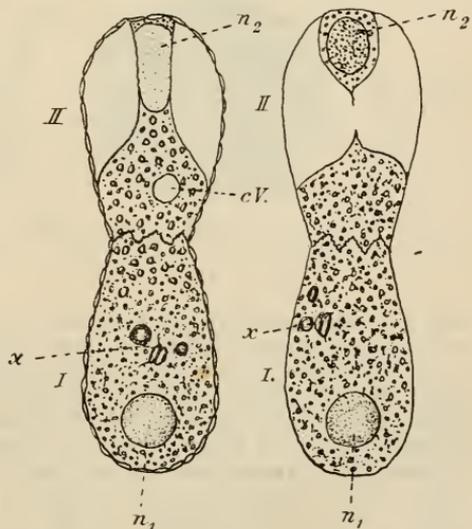
Fig. 8. Erzeugung und Abstoßung eines Krüppelindividuums von *Euglypha alveolata* Du.

a) Aus der Schale des durch Knospung vom Muttertier I entstandenen Tieres II beginnt das Plasma sich zurückzuziehen. Im Grunde der Schale sitzt es noch fest und umschließt hier den etwas in die Länge gezogenen Kern n_2 .

b) Die letzte Plasmabrücke zwischen dem Muttertier I und dem Tochtertier II ist durchgerissen; der Kern n_2 ist abgestorben.

n_1 = im Muttertier zurückbleibender Tochterkern; cV = kontraktile Vakuole; x = Nahrungskörper.

Nach Blochmann.



Bütschli hat Blochmann gegenüber, wie Blochmann in dem gleichen Aufsätze mitteilt, die Vermutung ausgesprochen, dass

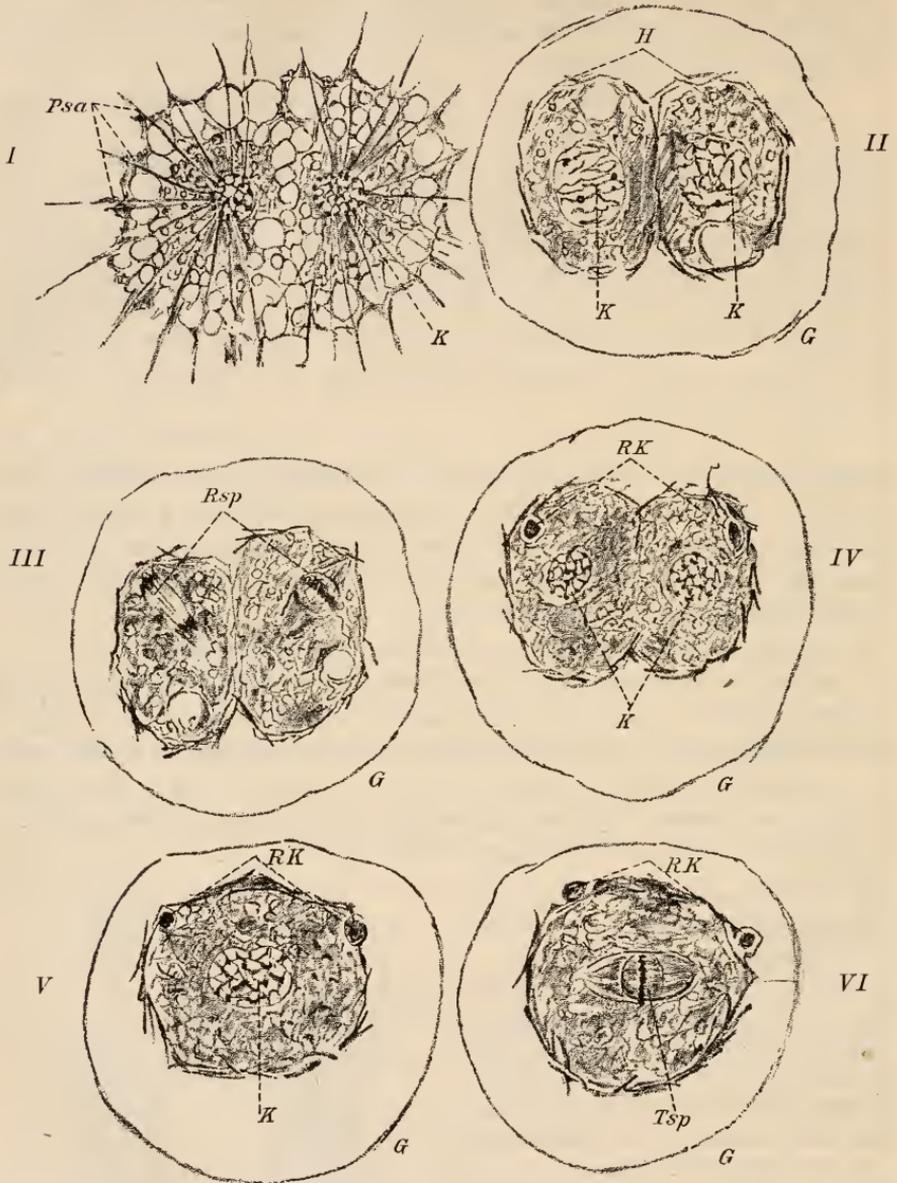


Fig. 9. Reduktionskörperbildung und Karyogamie von *Actinophrys sol* Ehrbg. nach Schaudinn. Vergr. ca. 850/1. Conserv.: Sublimatalkohol. Färbung: mit Eisenoxydammoniak-Hämatoxylin nach Benda-Heidenhain. Fig. I zwei kopulierte freischwimmende Individuen; *K* = Kern; *Psa* = Pseudopodienaxen. Fig. II: Beginn der Encystierung; *G* = Gallerthülle; *H* = innere Cysten-hülle; *K* = Kerne, die in der Knäuelbildung begriffen sind. Fig. III: Bildung der Reduktionsspindeln (*Rsp*). Fig. IV: Bildung der Reduktionskörper (*RK*), die reduzierten Kerne (*K*) liegen schon zentral in ihren Zellen, Beginn der Zellverschmelzung. Fig. V: Kernverschmelzung, die Reduktionskörper durchwandern die Cysten-hülle. Fig. VI: Ausbildung der Teilungs- oder besser Furchungsspindel (*Tsp*), die Reduktionskörper, die breits außerhalb der Cysten-hülle liegen, werden rückgebildet, sie haben schon ihre starke Färbbarkeit verloren.

möglicherweise solche Tiere, welche nach den letztgenannten Vorgängen die Hälfte ihrer ursprünglichen Kernsubstanz eingebüßt hätten, später zur Kopulation schritten und die in Frage stehenden Doppelindividuen mit einem Kern erzeugten¹⁾.

Diese Deutung hat in neuerer Zeit außerordentlich an Wahrscheinlichkeit gewonnen, nachdem es Schaudinn gelungen ist, diesen Vermutungen genau entsprechende Vorgänge bei der Heliozoe *Actinophrys sol* direkt zu beobachten. Bei dieser im System von den Testaceen nicht weit abstehenden Protozoe — sie gehören gemeinsam zu der Klasse der *Sarcodina* Btschli — vereinigen sich, d. h. verschmelzen zwei freischwimmende Tiere miteinander, ziehen ihre Pseudopodien ein, umhüllen sich mit einer gemeinsamen Gallerthülle und scheiden dann, während dieser Vorgänge zu Boden sinkend, jedes für sich eine in der Gallerthülle liegende Cystenmembran ab. Innerhalb dieser Cystenmembran schieben sich jetzt die beiden Individuen — beide Tiere gleichzeitig oder ungleichzeitig — zu einer Kernteilung an, bei welcher der eine Tochterkern über die Oberfläche des Plasmahaltes der Cyste, wie bei den Metazoen ein Richtungskörperchen über die Eioberfläche hinaustritt und mit nur geringen Mengen von Plasma umgeben, dem Untergange geweiht, schließlich vollständig vom übrigen Weichkörper als „Reduktionskörper“ (Schaudinn) abgeschnürt, d. h. ausgestoßen wird. Hierauf lösen sich die beiden Cystenmembranen an der Stelle, wo sie sich gegenseitig berühren, auf; die in den beiden Weichkörpern verbliebenen zwei Tochterkerne, rücken von der Oberfläche nach dem Zentrum der Weichkörper zurück und verschmelzen dann an der Stelle wo die beiderseitigen Cystenwände gelöst worden sind.

Dass in dem Weichkörper der Doppeltiere eine Kernverschmelzung, „Kryogamie“, stattgefunden hat, ist so gut wie sicher.

Es kann dem ganzen Aussehen der Doppelindividuen, der Größe derselben . . . und der Mitteilung Blochmann's zu Folge nicht in Zweifel gezogen werden, dass die Doppeltiere aus der Vereinigung zweier einfacher Tiere entstanden sind. Diese Entstehung muss die Doppelindividuen anfänglich mit zwei Kernen ausstatten; so hat Pénard manchmal Doppeltiere mit zwei Kernen gefunden. Der ohne

1) Blochmann schließt sich dieser Auffassung Bütschli's an und führt sie weiter aus, in dem er die Konjugation der Ciliaten, sowie die Richtungskörperbildung und die Befruchtung der Metazoeneier zum Vergleiche heranzieht. Den verglichenen Fällen ist gemeinsam, dass zwei Individuen einen Teil ihrer Kernsubstanz nach außen absetzen, und dass dann eine Vereinigung noch zwei in dieser Weise reduzierten Kernen stattfindet.

2) Das große Tier kroch dann mehrere Tage lebhaft herum, um sich schließlich zu encystieren.

Frage sehr viel häufigere Fall, dass das entstandene Doppelindividuum bei seiner Auffindung bloß einen Kern (Blochmann, Pénard, Rhumbler) besitzt, kann aus dem auch für diese Fälle notwendigen ursprünglichen zweikernigen Stadium nur dadurch hervorgegangen sein, dass entweder ein Kern ausgestoßen worden, vielleicht auch auf andere Weise zu Grunde gegangen ist, oder aber dass sich die beiden ursprünglichen Kerne zu einem vereinigt haben.

Auch wenn nicht die lückenlose Beobachtung Schaudinn's bei *Actinophrys* vorläge, so wäre doch die Annahme, dass in den Doppelindividuen die ursprünglich vorhandenen zwei Kerne zu einem verschmelzen weit wahrscheinlicher als die, dass der Kern eines der beiden Kopulationstiere ganz nach Außen geworfen wird. Einmal zeichnet sich ja der Kern der Doppeltiere nach meinen Untersuchungen immer durch besondere Größe aus¹⁾, dann aber kennen wir keinen einzigen normalen Fall²⁾, dass eine Zelle eine andere als lebenden

1) Wenn der größere Kern der Doppeltiere aus der Konfluenz zweier einfacher Kerne entstanden ist, so wird sein Inhalt voraussichtlich dem Inhalte von zwei einfachen Kernen entsprechen müssen. Man wird daher erwarten dürfen, dass der Kerninhalt, welchen man aus dem Mittel der Durchmesser der großen Kerne berechnet, den doppelten Wert des Kerninhaltes vorstellt, den man aus dem Mittel der Durchmesser der gewöhnlichen Einzelkerne erhält. Bezeichnet man das Mittel der Radien der Doppelkerne mit R, das Mittel der Radien gewöhnlicher Kerne mit r, so muss also

$$\frac{4}{3} R^3 \pi = \left(\frac{4}{3} r^3 \pi \right) 2$$

oder $R^3 = 2 r^3$ oder schließlich $R = r \sqrt[3]{2}$ sein, wenn der große Kern aus der Verschmelzung von zwei kleinen entstanden sein soll.

Für die oben angegebenen Werte ergibt sich:

$$\text{als Mittel der Durchmesser der Kopulationskerne } \frac{38,6 + 45}{2} = 41,8; R \text{ ist}$$

demnach = 20,9,

$$\text{als Mittel für die Durchmesser der einfachen Kerne } \frac{26,5 + 37,3}{2} = 31,9;$$

r ist demnach = 15,95; dieses r mit $\sqrt[3]{2}$ multipliziert (15,95 · 1,26) ergibt 20,097. Man sieht wie dieser Wert dem erwarteten (20,9) nahe kommt; die Abweichung lässt sich zur Genüge aus Unsicherheiten in der Messung, aus der vielleicht nicht genügenden Anzahl derselben und aus dem Umstände erklären, dass die Kerne manchmal nicht ganz kuglig sondern ellipsoid sind. Die vermutete Kernverschmelzung ist aber auch durch diese Rechnung so gut wie außer Frage gestellt.

2) Als anormal auszunehmen sind eventuell Boveri's (89 u. 95) bekannte experimentelle Versuche mit *Echinus*-Eiern, wo ein Spermatozoenkern kernlose Eifragmente zur Erzeugung von Larven zu veranlassen scheint, indem er für sich allein die Rolle des Furchungskerns übernimmt. Diese Auslegung, die Boveri seinen Versuchen giebt, ist aber in neuerer Zeit durch Seeliger's Studien (94 u. 96) wieder fraglich geworden, und Boveri (95) hat selbst be-

Zuschuss in sich aufnimmt und dass sie dann den Kern der anderen Zelle an Stelle ihres eigenen Kernes einsetzt und ihren eigenen Kern ausstößt oder umgekehrt; während wir die Verschmelzung von Kernen nach einer Verschmelzung von Zellen in weitester Verbreitung bei den Befruchtungsvorgängen im ganzen Organismenreiche eintreten sehen; sei es, dass die zusammengetretenen Zellen gleich groß sind, wie z. B. bei *Actinophrys*, vielen einzelligen Algen etc. [= Isogamie Hartog¹⁾] oder dass sie von sehr ungleicher Größe sind wie Sperma und Ei der Metazoen [= Anisogamie; speziell für das Ei = Oogamie; Hartog ibidem].

Die Doppelschalen verdanken also ihre Entstehung einer Kopulation, d. h. einer vollkommenen, dauernden Verschmelzung zweier Individuen, welche mit „Karyogamie“ d. h. mit Kernverschmelzung verbunden ist.

Wenn es nun auch späteren Erörterungen zufolge durchaus wahrscheinlich ist, dass die in den Doppeltieren festgestellte Karyogamie mit einer Reduktionskörperbildung verbunden ist, so lässt sich doch jetzt schon mit großer Wahrscheinlichkeit behaupten, dass die Reduktionskörperbildung der Karyogamie nicht bei allen Rhizopoden notwendig voraufgehen muss, sondern dass sie auch später stattfinden kann.

Die Zeitfolge von Reduktionskörperbildung und Karyogamie ist bei einigen Rhizopoden noch nicht genau fixiert. So habe ich²⁾ zweimal *Cyphoderien* in gegenseitiger Aneinanderlagerung gefunden, von denen zwar die eine ganz ohne Frage kurz vorher eine Kernteilung (vielleicht eine Reduktionsteilung) durchgemacht, die andere ebenso sicher aber schon lange Zeit hindurch eine Kernteilung nicht mehr erlebt hatte. Es kann für ausgeschlossen gelten, dass es sich bei diesen Aneinanderlagerungen um Plastogamie gehandelt habe, weil die *Cyphoderien*, wie ich gleichfalls an der früheren Stelle mitgeteilt habe, sich sofort wieder von einander trennen, wenn man sie durch

tont, dass eine Nachprüfung und Vervollkommnung seiner Experimente sehr erwünscht sei.

Th. Boveri (89): „Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften“. Berichte der Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol., München 1889, S. 73.

Derselbe (95): „Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und über die Möglichkeit ihrer Bastardierung“. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. II, S. 394—443, Taf. XXIV u. XXV.

C. Seeliger (94): „Giebt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften?“ Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. I, 1894, S. 203—223, Taf. VIII—IX, 3 Textfiguren.

Derselbe (96): „Bemerkungen über Bastardlarven der Seeigel“. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. III, 1896, S. 477—526, Taf. XXIII—XXV, 10 Textfig.

1) The Quart. Journ. of micr. science, Vol. 33, 1892. p. 1—75.

2) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 61, 1895, S. 46—79.

gegenseitiges Aneinanderrücken zur künstlichen Verklebung gebracht hat. Ich habe damals bereits vermutet, dass das mit der Kernteilung rückständige Tier seine Kernteilung (Reduktionsteilung) nachholen würde, und dass dann der frisch geteilte Kern dieses Tieres mit dem schon kurz vor dem Zusammentritt der Tiere geteilten Kern des anderen Tieres verschmelzen würde. Diese Vermutung gewinnt durch eine Beobachtung Jickeli's die größte Wahrscheinlichkeit.

Jickeli¹⁾ fand zwei Exemplare von *Diffflugia globulosa* Duj. Mundöffnung gegen Mundöffnung mit einander vereinigt. Die eine Schale war viel durchsichtiger als die andere, beide waren mit Protoplasma erfüllt. Nach 48 Stunden wichen die beiden Schalen wieder auseinander. Die helle Schale war gänzlich leer. Im Plasma der dunkler gefärbten Schale fanden sich dagegen nach Konservierung und Färbung zwei ganze und ein in Zerfall begriffener Kern. Ich vermute, dass das hellchalige Individuum kurz vor dem Zusammentritt der beiden Tiere eine Teilung (daher: helle Schale) durchgemacht hatte, dass dann Plastogamie der beiden Tiere erfolgte und während der Plastogamie erst die Reduktionsteilung des Kernes vom dunkelchaligen Tier eintrat, deren abgestoßene Kernhälfte in dem zerfallenen Kern vorlag, während die für die Karyogamie bestimmte Kernhälfte neben dem eingeführten Kern des hellchaligen Tieres den zweiten intakten Kern darstellte. Höchst wahrscheinlich wäre nach diesen Vorgängen Karyogamie (vielleicht unter Bildung einer Doppelschale eingetreten), da *Diffflugia globulosa* sonst nach meinen Erfahrungen stets einkernig ist.

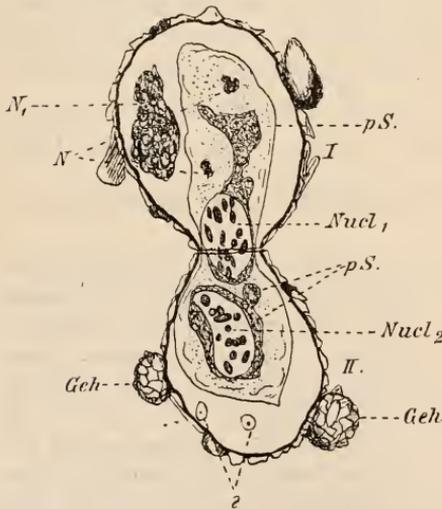


Fig. 10. Optischer Durchschnitt durch ein Kopulationspaar von *Diffflugia globulosa* Duj. Der Kern des Individuums I bewegt sich nach demjenigen von II hin. Die beiden Kerne sind annähernd gleich groß.

N = Nahrungskörper, zum Teil ausgestoßen (N_1).

pS = perinukleäre Sarkode.

?, fragliche Gebilde frei im Gehäuseraum von II.

Geh, leere Gehäuse kleiner *Diffflugien* als Bausteine benutzt.

Vergr. ca. $\frac{215}{1}$.

Ich selbst besitze einen Paarling von derselben *Diffflugia globulosa* Duj. im Präparat, der in der zusammengefloßenen Sarkode beider

1) Zool. Anz., VII. Jahrg., 1884, S. 449.

Tiere zwei intakte Kerne deutlich zeigt, von denen der eine aus der Schale des einen Tieres in die andere Schale übergewandert ist und sich gegen den anderen Kern hin bewegt hat. Die beiden Kerne besitzen dasselbe Aussehen und sind ungefähr gleich groß. Entweder haben sie beide schon ihre Reduktionsteilung bereits hinter sich, oder sie haben sie beide noch zu erledigen. Die in der Fußnote S. 78 aufgestellte Berechnung für *Difflugia lobostoma* lässt gleichfalls auf eine Verschmelzung noch nicht reduzierter Kerne schließen.

Auf alle Fälle sind also bei den Rhizopoden speziell bei den Testaceen noch Variationen in der Aufeinanderfolge von Reduktionsteilungen und Karyogamie vorhanden, die der Zuchtwahl die Möglichkeit an die Hand gegeben haben, die günstigste Folge von Reduktionsteilung und Karyogamie auszusuchen, und sie in die feste Form zu bringen, wie sie „vielleicht“ bei der unter den Testaceen sehr hoch stehenden *Euglypha* bereits vorkommt, „sicher“ nach Schaudinn's Untersuchung bei der Heliozoe *Actinophrys* vorhanden ist, und wie sie dann weiterhin für die Befruchtung der Metazoeneier als allgemeine Regel gilt.

Wie aus der vorgeführten Deutung der Doppeltiere hervorgeht und wie ihre schon jetzt festgestellte weite Verbreitung unter den Testaceen nahelegt, spielt die zu ihrer Entstehung führende Kopulation augenscheinlich eine wichtige Rolle im Lebenszyklus der Testaceen. Der geringe Prozentsatz ihres Vorkommens den gewöhnlichen Einzelindividuen derselben Species gegenüber weist darauf hin, dass ihre Entstehung nur dann und wann, und nicht sehr häufig in den Lebenszyklus der Tiere eingeschaltet ist; denn dass die Doppeltiere normal weiter leben und einfache Tochtertiere erzeugen, darf aus dem Doppeltiere geschlossen werden, das Baumaterial zu einer neuen Tochterchale und zwar bloß an einer seiner Mündungen aufsammelte. Wir werden zu Wechselverhältnissen zwischen Fortpflanzungs- und Kopulationsvorgängen hingewiesen, wie sie uns von den Infusorien her zur Genüge bekannt sind; wie bei ihnen wird man voraussichtlich zu manchen Zeiten mehr Doppelindividuen antreffen als zu andern, man wird Kopulationsperioden und Fortpflanzungsperioden unterscheiden können. Die von mir lebend beobachteten Doppelindividuen stammten alle aus dem Frühjahr¹⁾; doch muss ich durchaus dahingestellt sein

1) Ich habe schon früher (Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. LXI, 1895, S. 104) für *Difflugia pyriformis* Perty angegeben, dass die Schalen lebender Tiere obgleich sie kein sekundäres Schalenwachstum besitzen, im Frühjahr größer sind, als im Sommer und Herbst. Vielleicht deutet auch diese Thatsache auf eine Bildung von Doppelschalen im Frühjahr hin, was ganz besonders interessant wäre, weil es dann nahe läge, dass die Schalen bei den periodischen Vermehrungen nach und nach an Größe abnehmen, dass also auch in dieser Beziehung ähnliche Verhältnisse vorlägen wie bei den Infusorien.

lassen, ob sie nicht auch zu anderen Zeiten vorkommen, da ich durch andere Arbeiten verhindert war, in diesem Sommer und Herbst mit der nötigen Sorgfalt nach ihnen zu suchen und da überdies meine Kulturen an Individuenzahl sehr abgenommen haben bezw. vollständig ausgestorben sind.

4. Die Cytogamie und die Fortpflanzungsarten der Foraminiferen.

Eine Verschmelzung der Zelleiber ohne Karyogamie kommt auch bei einigen Foraminiferen vor. Schaudinn hat sie bei *Patellina corrugata* Will und *Discorbina globularis* d'Orb festgestellt ¹⁾. Sie trägt hier aber anscheinend nicht den Charakter des Zufalls und des Bedeutungslosen wie bei den Testaceen, sie stellt sich hier vielmehr als eine gewöhnliche Einleitungserscheinung der Vermehrung durch Embryonenbildung dar. Wegen dieser Besonderheiten subsumiere ich diese Vorgänge nicht unter den Begriff der „Plastogamie“, sondern wähle für sie den neuen Ausdruck „Cytogamie“. Bei *Patellina* kann die Fortpflanzung zwar auch ohne vorausgegangene Vereinigung von zwei oder mehr Tieren stattfinden; sehr häufig rücken aber zwei, auch drei, vier, selbst fünf Patellinen vor der Fortpflanzung mit ihren Schalen aneinander und verkitten sie, da wo sie sich gegenseitig berühren; dann treten die Weichkörper der zusammengekitteten Tiere aus der Schale hervor und vereinigen sich im Schutze der Nabelhöhlen der zusammengekitteten Schalen zu einer gemeinsamen Plasmamasse, welche dann sich in mehrere Embryonen zerteilt. In allen Fällen waren die Tiere bei Beginn der Verschmelzung einkernig. Nach der Verschmelzung trat die Kernvermehrung ein. Um die auf diese Weise vermehrten Kerne bildeten sich die Embryonen.

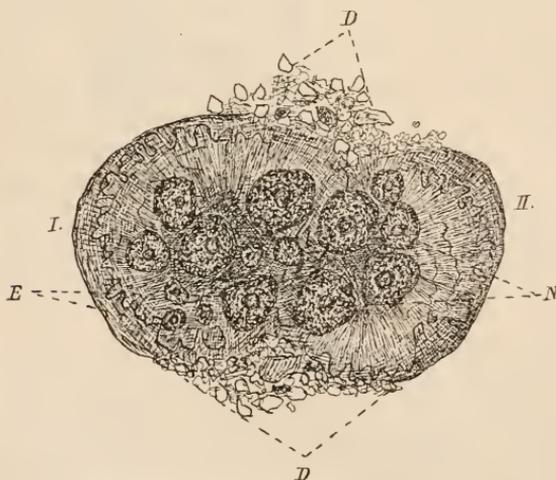


Fig. 11. Zwei cytogamisch vereinigte Individuen (I u. II) von *Patellina corrugata* Will. in der Embryonenbildung begriffen, von unten gesehen.
 D = neben den Schalen abgelagerte Detritushaufen.
 E = Embryonen.
 N = Kern derselben.

Nach Schaudinn.

1) Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, Jahrg. 1895, Nr. 10, S. 179–190.

Es wurden weder bei lebenden noch bei konservierten Tieren in irgend einem Stadium des Kopulationsprozesses auch nur Andeutungen von Kernverschmelzungen beobachtet.

Aehnlich verhält sich *Discorbina*. Zwei kopulierende Tiere legen sich mit ihren Basalseiten so aneinander, dass die beiden Mündungen gegenüberliegen. Die Mündungen werden dabei häufig durch Resorption der sie umgebenden Schalenmasse sehr erweitert, auch können die Wände beider Schalen an anderen Berührungstellen resorbiert werden, so dass die Weichkörper durch breite Plasmabrücken in Verbindung stehen. Bei der Verschmelzung sind auch hier die kopulierenden Tiere einkernig, bei den kopulierten Tieren erfolgt die Kernvermehrung und Embryonenbildung in beiden Individuen gleichzeitig. Während aber *Patellina* nach der Verschmelzung sofort zur Fortpflanzung schreitet, kriechen die kopulierten *Discorbina* noch lange Zeit umher und nehmen Nahrung auf, ehe die Fortpflanzungsvorgänge eintreten.

Durch die Verkittung der Schalen, welche die geschilderten Vorgänge einleitet, entstehen auch hier wie bei den Testaceen Doppelformen. Wie bei den „Zwillingsschalen“ der Testaceen handelt es sich um ausgebildete selbständige Schalen, welche sekundär mit einander verkittet worden sind.

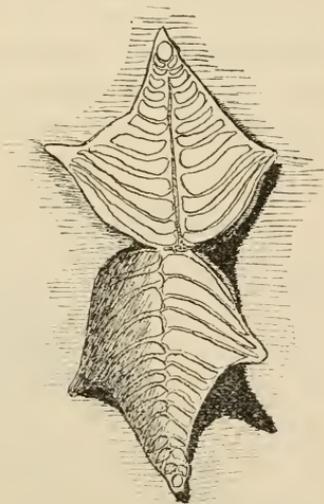
Fig. 12.

Koppelschale

von

Testularia folium Park. u. Jones.

Vergr. $\frac{80}{1}$.



Diese Aehnlichkeit ist aber bloß eine äußerliche, während nämlich bei den Zwillingsschalen der Testaceen die zweite Schale nur als gelegentliches Baumaterial und offenbar nur leer aufgenommen wird, treten hier zwei oder mehr lebende Tiere zusammen und verkitten ihre Schalen, um die Vereinigung ihrer Weichkörper zu erleichtern. Es ist daher zweckmäßig, die zusammengelagerten Schalen der betreffenden Foraminiferen mit einem besonderen Namen zu belegen; ich bezeichne sie als „Koppelschalen“.

Solche Koppelschalen hat schon H. B. Brady¹⁾ bei *Textularia folium* Park und Jones und bei mehreren Spezies von *Discorbina* aufgefunden, er deutete sie irrthümlicher Weise als Fortpflanzungsstadien (84, pag. 357), indem er meint, dass ein Individuum das andere aus sich hervorknospen lasse, wie dies bekanntlich bei der Testacee *Euglypha* der Fall ist.

Früher hatte schon Moebius²⁾ solche Koppelschalen gleichfalls von *Textularia folium* beobachtet und sie richtig auf Konjugation zurückgeführt³⁾.

Von besonderem Interesse ist der Umstand, dass Schaudinn eine Verschmelzung zweier *Patellinen* zu Koppelschalen durch Annäherung nur dann erzielen konnte, wenn sich der Kern beider Tiere im Ruhezustand in der Embryonalkammer befand; Verschmelzung der Tiere erfolgte nie, sobald das eine andere Kernverhältnisse darbot als das andere Versuchstier.

Für die Cystogamie der Foraminiferen ist also charakteristisch, dass sie sofort oder später Embryonenbildung zur Folge hat und dass in beiden konjugierenden Tiere gleiche Kernverhältnisse als Vorbedingung erforderlich zu sein scheinen.

Die Cytogamie der Foraminiferen dürfte, wie die Bildung der Doppelschalen bei den Testaceen eine bedeutsame Episode in der Lebensgeschichte der Foraminiferen darstellen; die jedenfalls ab und an in die gewöhnlichen Fortpflanzungsperioden ebenso eingeschaltet werden muss, wie die Konjugation in die Teilungsgenerationen der Infusorien.

1) Merkwürdigerweise sind die von Moebius sowohl als die von Brady abgebildeten verkoppelten Schalen in ihrer Größe sehr ungleich; Moebius fand sogar in jedem der von ihm konstatierten vier Fälle, dass die größere Schale zweimal soviel Kammern als die kleinere hatte. Die Abbildung bei Brady (loc. cit. Taf. XLII Fig. 5) zeigt gleichfalls die Verkoppelung von zwei sehr ungleich großen Schalen, die beiden Schalen haben aber annähernd gleiche Kammerzähl (Fig. 12). Ich habe Koppelschalen von *Textularia folium* in großer Menge in Grundproben von Süd- und West-Australien gefunden, welche Herr E. H. V. Matthews in Yorktown (Süd-Australien), die Güte hatte, mir zuzusenden. Obgleich auch bei diesen Exemplaren öfters eine große und eine kleine Schale mit einander verkittet sind, so kommen doch ebenso häufig auch Koppelpaare aus gleich großen Schalen vor. Dasselbe gilt von den Koppelschalen einer neuen *Verneuilina* aus denselben Grundproben, die ich anderwärts zu beschreiben gedenke. Offenbar spielt bei der Verkoppelung der Schalen weder die Größe der Schalen noch ihre Kammerzähl eine hervorragende Rolle. Von *Discorbina* besitze ich bloß eine Koppelschale, welche aus ungleichgroßen Individuen besteht.

2) Chall. Rep. Zool., Vol. IX, 1894.

3) „Foraminiferen von Mauritius“. Berlin 1882. S. 92.

Auch bei *Discorbina* kommt nämlich, wie Schaudinn schon früher ¹⁾ nachgewiesen hat, Embryonenbildung ohne voraufgegangene Cytogamie vor.

Wir stoßen hier auf zweierlei Arten der Vermehrung, die eine mit voraufgegangener Cytogamie, die andere ohne solche.

Außer bei *Patellina*, *Discorbina* und *Textularia* habe ich auch bei einer *Spirillina* Koppelschalen angetroffen; von anderen Genera sind sie bis jetzt noch nicht angetroffen worden; ich halte es auch nicht für wahrscheinlich, dass sie noch in weiterer Verbreitung vorgefunden werden. Bei der Häufigkeit, welche sie bei ein und derselben Spezies oft erreichen (bei *Textularia* 25% und darüber), hätten sie voraussichtlich auch bei anderen Arten gefunden werden müssen, wenn sie auch dort eine regelmäßige Erscheinung vorstellten.

Bei anderen Foraminiferen, welche zu den Genera: *Polystomella*, *Rotalia*, *Truncatulina*, *Calcarina*, *Cycloclypeus*, *Peneroplis* und *Orbitolites* gehören, kommt zwar gleichfalls eine doppelte Fortpflanzungsweise vor; sie verläuft aber in ganz anderer Weise. Außer der gewöhnlichen Embryonenbildung vermehren sich die letztgenannten Foraminiferen nämlich durch Schwärmerbildung. Embryonen und Schwärmerbildung wechseln in größeren oder kleineren Perioden miteinander ab. Diejenigen Schalen, welche von den Embryonen ihren Ursprung genommen haben, zeichnen sich in der Regel durch eine große Embryonalkammer aus. Man hat sie deshalb als megalosphärische Schalen bezeichnet. Diejenigen Schalen aber, welche von den Schwärmern abgeleitet werden müssen, besitzen meist eine sehr viel kleinere Embryonalkammer und sind auch, bei den Milioliden wenigstens nach einem anderen — augenscheinlich höheren Typus (Rhumb-

Fig 13.

Koppelschale
von

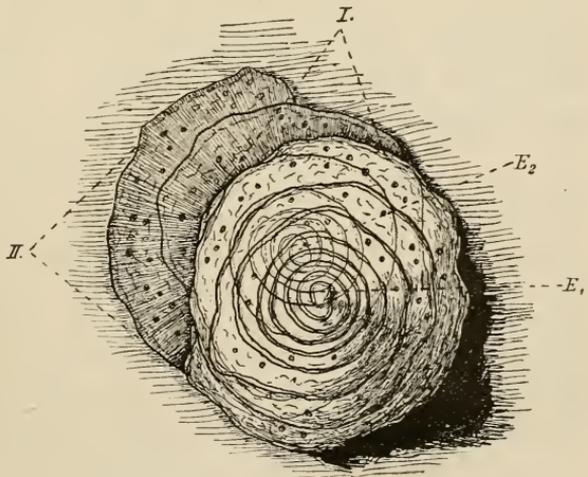
Spirillina vivipara Ehrbg.

I u. II = die beiden cyto-
gamisch verbundenen
Schalen.

E_1 = Embryonalkammer
von I.

E_2 = Embryonalkammer
von II.

Vergr. $\frac{400}{1}$.



1) Biol. Centralblatt, 1894, S. 162.

ler¹⁾ — aufgewunden, als die megalosphärischen Schalen. Wegen der kleinen Embryonalkammer hat man sie als mikrosphärische Formen bezeichnet.

Wie aus den Schwärmern die mikrosphärischen Schalen ihren Ausgang nehmen, ist im Einzelnen noch nicht sichergestellt, wenn auch nach den vorliegenden Thatsachen (vgl. Schaudinn) an die Herkunft der mikrosphärischen Schalen von den Schwärmern an sich nicht zu zweifeln ist. Lister²⁾, dem wir neben Schaudinn die Aufklärung über die Fortpflanzungsverhältnisse der Foraminiferen zu danken haben, hat die Vermutung ausgesprochen, dass die Schwärmer miteinander konjugieren, bevor sie die mikrosphärische Schale aufzubauen beginnen; ich habe mich³⁾, weitere Gründe beibringend, dieser Vermutung Lister's angeschlossen. Schaudinn hat die Kopulation von Schwärmern direkt bei dem zwar nicht zu den Foraminiferen selbst gehörigen aber ihnen doch nah verwandten und ebenfalls eine doppelte Fortpflanzungsweise besitzenden *Hyalopus*⁴⁾ beobachtet.

Es ist also sehr wahrscheinlich, dass auch die zuletzt angeführten Foraminiferen abwechselnd eine Vermehrung ohne Konjugationserscheinungen und eine Vermehrung, bei der Konjugation stattfindet, in mehr oder minder regelmäßigen Zeitperioden durchmachen.

(Viertes Stück folgt.)

Ueber die Bewegung der Lungenschnecken, ein Wort der Entgegnung.

Von Dr. H. Simroth.

Als ich vor achtzehn Jahren mich mit schwerem Herzen entschloss, die Theorie von den extensilen Muskelfasern, die sich mir bei der Untersuchung der Schneckenlokomotion aufgedrängt hatte, zu veröffentlichen, geschah es in der Hoffnung, zur Nachprüfung des nicht eben leichten Problems anzuregen, und in der Erwartung, auf vielfachen Widerspruch zu stoßen. Im Allgemeinen hat wohl inzwischen die morphologische Seite der Zoologie, speziell die Malakozoologie, die besten Kräfte absorbiert; und was für physiologisch-biologische Fragen frei bleibt, findet an den elementarsten Vorgängen noch so viel zu thun, dass für die Beschäftigung mit einer speziellen und beschränkten physiologischen Ausprägung zunächst kaum Zeit bleibt. Gelegentlich ist wohl einmal meine Theorie erwähnt und mit ein paar Zeilen nebenbei abgethan worden, aber eben nur nebenbei und flüchtig und dann an Objekten, welche meiner Meinung nach in keiner Weise

1) Verhandl. der deutsch. zool. Gesellschaft, 1897.

2) Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 186, 1895, p. 401—453.

3) Zool. Centralblatt, S. 449.

4) Sitzungsber. Gesellschaft naturf. Freunde, Jahrg. 1894, Nr. 1, Nr. 21.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Rhumbler Ludwig

Artikel/Article: [Zelleib-, Schalen- und Kern-Verschmelzungen bei den Rhizopoden und deren wahrscheinliche Beziehungen zu phylogenetischen Vorstufen der Metazoenbefruchtung. 69-86](#)