

Die seitlichen Blindschläuche, die bei geschlechtsreifen Tieren besonders entwickelt sind, führen reife Eier und fungieren demnach als Ovidukte, ein Verhältnis, wie es auch in ähnlicher Weise bei den Gastrodelphyiden angetroffen wird.

Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen.

Von **Friedrich Dreyer** in Berlin.

Während des bisherigen Verlaufes meiner Studien über Rhizopoden und speziell über Radiolarien haben sich mir verschiedene Betrachtungen allgemeineren Charakters aufgedrängt. Aehnliche Ideen sind zum Teil schon von frühern Autoren berührt worden und finden sich an den verschiedensten Stellen der umfangreichen Literatur verstreut, verschiedene der im Folgenden zu besprechenden Punkte habe ich schon in die speziellen Untersuchungen des ersten Heftes meiner „Radiolarienstudien“¹⁾ eingeflochten, gleichwohl halte ich es für eine nicht undankbare Aufgabe, den vollständigen Gedankengang meiner Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen im Folgenden im Zusammenhange wiederzugeben, da er wie ich hoffe auch für manche, die sich nicht speziell mit der betreffenden Protistenabteilung beschäftigten, von Interesse sein wird.

Schon bei oberflächlicher Betrachtung der ungeheuren Formmenge der Rhizopoden kann man bei denselben eine wesentliche Verschiedenheit im allgemeinen Habitus der Schale wahrnehmen und hiernach 2 Formengruppen unterscheiden. Ein Teil der Rhizopoden besitzt eine Schale, welche von zahlreichen, gleichmäßig verteilten oder doch mehreren, jedenfalls mehr als 2 Poren durchbohrt ist und zeigt in der Mehrzahl der Fälle eine kuglige oder polyaxone Grundform ohne scharf ausgesprochene verlängerte Hauptaxe. Ein anderer Teil der Rhizopoden zeigt eine deutlich ausgeprägte, meist verlängerte Hauptaxe der Schale, an deren einem, zuweilen auch an beiden Polen, sich eine Mündungsöffnung befindet. Diese Mündungsöffnung ist entweder die einzige Oeffnung, welche in der Schale vorhanden ist oder zeichnet sich bei perforierter Schalenwandung vor den Poren der Schale durch bedeutendere Größe, oft auch durch Randverzierungen und ähnliche Differenzierungen mancherlei Art aus. Nach den eben genannten Merkmalen kann man bei sämtlichen Rhizopodenschalen 2 Bauarten unterscheiden, die man passender Weise als perforat-

1) Friedrich Dreyer, Morphologische Radiolarienstudien. — I. Heft: Die Pylombildungen in vergleichend-anatomischer und entwicklungsgeschichtlicher Beziehung bei Radiolarien und Protisten überhaupt, nebst System und Beschreibung neuer und der bis jetzt bekannten pylomatischen Spumellarien. Jena, Gustav Fischer, 1889.

polyaxonen und pylomatisch¹⁾ - monaxonen Formtypus bezeichnen kann. Das hauptsächlichste und charakteristische Moment dieser beiden Formtypen ist die Beschaffenheit der Schalenöffnungen, ob gleichmäßig perforiert oder polymatisch. Erst in zweiter Linie kommt das Verhältnis der promorphologischen Axen in betracht, dasselbe ist in den meisten Fällen von der Beschaffenheit und Verteilung der Schalenöffnungen abhängig und steht mit derselben in Korrelation, es ist dies auch sehr natürlich, da die letzteren mit der Verteilung und der Verlaufsrichtung der nach außen tretenden bildenden Sarkode im ganzen übereinstimmen. Die dem polymatischen Formtypus angehörigen Rhizopoden sind der Natur der Sache nach ohne Ausnahme monaxon, das Pylom befindet sich an dem einen Pole der Hauptaxe. Die Rhizopodenschalen des perforaten Formtypus sind in der Regel kuglig-homaxon oder polyaxon, in einer Reihe von Fällen ist zwar auch hier eine verkürzte oder verlängerte Hauptaxe ausgebildet, nie hat dieselbe aber an ihren Polen ein Pylom aufzuweisen.

Die mehr oder weniger gleichmäßige Perforierung übt ihrem indifferenten Charakter entsprechend auf die Form der Schale auch keinen nachhaltigen Einfluss von Bedeutung aus und ist daher über den perforaten Formtypus auch weiter nichts besonderes zu bemerken.

Anders verhält es sich mit dem pylomatischen Formtypus. Hand in Hand mit der Ausbildung einer Hauptöffnung, einem Pylom, treten an der Rhizopodenschale eine Reihe von Umgestaltungen und Differenzierungen auf, welche besonders auch dadurch interessant werden, dass sie unabhängig vom Baumaterial der Schale und selbständig in den verschiedensten Gruppen der Radiolarien und Thalamophoren entwickelt sind. Es geht daraus hervor, dass wir es hier mit reinen Analogiebildungen zu thun haben, welche, mit der Pylombildung in Korrelation stehend sich nur bei den Rhizopodenschalen finden, welche durch eine Hauptmündungsöffnung ausgezeichnet sind. Es dürfte sich daher wohl lohnen, auf diese Eigentümlichkeiten des monaxon-pylomatischen Formtypus etwas näher einzugehen.

Der regelmäßigste Begleiter der Pylombildung ist eine Längsstreckung der Schale in der Richtung der Hauptaxe, seltener ist die

1) Für die Hauptmündungsöffnung der Rhizopodenschalen habe ich in meinen „Radiolarienstudien“ das Wort „Pylom“ vorgeschlagen. Ich habe es dort in erster Linie für die an Radiarienskeleten vorkommenden Mündungsöffnungen in Anwendung gebracht, besonders um einer Verwechslung vorzubeugen mit dem Osculum (Häckel) der Zentralkapsel der Nassellarien und Phäodarien (Osculosa Häckel). Da für die Hauptmündungsöffnung der Schale auch der Thalamophoren bis jetzt noch keine einheitliche Benennung existiert, dürfte es sich empfehlen, die betreffenden Bildungen der Rhizopoden überhaupt unter dem Begriffe „Pylom“ zusammenzufassen. Ueber die in vieler Beziehung interessante vergleichende Morphologie der Pylome und verwandter Bildungen vergleiche die ausführlichen Auseinandersetzungen im ersten Hefte meiner „Radiolarienstudien“.

Hauptaxe verkürzt. Ist die Schale im Besitz von radialen Skelet-elementen, Stacheln u. dgl. so macht sich auch bei diesen ein entsprechender Einfluss geltend, dieselben ordnen sich, der Richtung der Hauptaxe folgend, in der Weise an, dass diejenigen der oralen Schalenhälfte nach dem oralen Schalenpole zu gerichtet sind, die der aboralen nach dem aboralen resp. apikalen Pol. Meist geht dieser Differenzierungsprozess noch weiter, indem sich an den äquatorealen Partien der Schale überhaupt keine Stacheln mehr ausbilden und solche nur auf die beiden Pole beschränkt bleiben. Es resultiert dann eine langgestreckte, elliptische oder ovale Schale, deren einer Pol durch die Hauptmündungsöffnung eingenommen ist. Außerdem sind beide Pole der Hauptaxe durch Radialstacheln oder sonstige Gebilde ausgezeichnet; am ovalen Pol umstehen dieselben als radiale Randverzerrungen mancherlei Art das Pylom, während der gegenüberliegende apikale Pol entweder mit einem Stachelbüschel, oder einigen meist regelmäßig gruppierten Stacheln oder einem einzigen starken Apikalstachel versehen ist. Diese Ausbildung der Schale ist in den verschiedensten Abteilungen der Rhizopoden außerordentlich verbreitet und als Typus des monaxon-pylomatischen Formtypus zu betrachten. Entsprechende Formen finden sich bei *Difflugia*, *Euglypha*, *Quadrula*, *Campascus*, *Lagena*, bei zahlreichen polythalamen Thalamophoren, in größter Verbreitung bei Nassellarien, pylomatischen Spumellarien, Challengeriden, Circoporiden, Tuscaroriden, Medusettiden, Castanelliden. — An der Stelle einer Randbestachelung ist das Pylom zuweilen in eine Röhre ausgezogen. In manchen Fällen tritt auch am aboralen Pole ein Pylom auf, so dass die Schale, an beiden Polen der Hauptaxe von einer Mündungsöffnung durchbohrt, einen amphistomen Charakter erhält. Alle diese morphologischen Charaktere des monaxon-pylomatischen Formtypus sind Erscheinungen verwandter Natur und stehen sowohl unter einander als auch mit der Pylombildung in naher Korrelation. Dies erklärt sich einfach dadurch, dass allen dieselbe physiologische Ursache an dem die Schale ausscheidenden Weichkörper zu Grunde liegt. Alle Eigentümlichkeiten des monaxon-pylomatischen Formtypus, die Pylombildung selbst mit eingeschlossen, sind zurückzuführen auf eine einaxige Differenzierung des Sarkodekörpers, der seine Pseudopodien nicht mehr in allseitig gleicher Verteilung aussendet, sondern zum größten Teil oder sogar ausschließlich (imperforate Formen) von einem Punkte aus, nämlich durch das Pylom; nächst diesem Hauptausströmungsort ist die Sarkodeströmung am gegenüberliegenden Pole am stärksten, ja sogar zuweilen, wie bei den amphistomen Rhizopoden, an beiden Polen gleich stark ausgebildet. Durch diese Orientierung des Weichkörpers in der Richtung einer Hauptaxe ist auch seine bildende resp. secernierende Thätigkeit nicht mehr allseitig gleichmäßig wirksam, sondern in entsprechender Weise lokalisiert, so dass beide Pole der Hauptaxe in der oben angedeuteten Art

und Weise durch radiale Anhangsgebilde mancherlei Art bevorzugt sind gegenüber den indifferenten äquatoralen Schalenpartien.

Bei einer sehr großen Anzahl von Fällen ist es durch Beobachtung nachgewiesen, dass eine einseitig verstärkte Hauptsarkodeströmung durch das Pylom seinen Weg nimmt, ganz abgesehen von den imperforaten Thalamophoren und Radiolarien, bei denen ja der Natur der Sache noch sämtliche Pseudopodien durch das Pylom als einzige überhaupt vorhandene Oeffnung hindurchtreten müssen. Man kann daher wohl unbedenklich ein solches Verhalten als allgemeingiltige Regel aufstellen, ohne für jede einzelne pylomatische Rhizopodenschale den direkten Nachweis zu fordern. Aus Gründen der Analogie, d. h. gestützt auf die zahlreichen wirklich beobachteten Fälle und das wohl von Niemandem angezweifelte harmonische Ineinandergreifen der verschiedenen Teile eines Organismus ist diese Annahme wohl berechtigt. — Es könnte vielleicht noch eingeworfen werden, dass die Pylome der Rhizopoden von einem verstärkten Sarkodestrome durchzogen würden, beweise noch nicht, dass dieser letztere auch die Bildungsursache der Mündungsöffnungen sei, es könne im Gegenteil der umgekehrte Kausalnexus vorliegen, und die Sarkodestränge da hauptsächlich austreten, wo ihnen ein bequemer Weg geboten ist. Diesem Einwande gegenüber genügt einfach der Hinweis darauf, dass der lebendige Protoplasmakörper das Ursprüngliche und die Hartgebilde eine sekundäre Abscheidung desselben sind. Der Weichkörper bildet sich die Schale seinen Bedürfnissen entsprechend, statt sich umgekehrt nach der Schale zu richten; die Oeffnungen der Schale dienen naturgemäß zum Durchtritt der Pseudopodien nach außen, kleinere Poren für einzelne, eine große Pylomöffnung für eine größere Menge von Pseudopodien.

Bei einer Anzahl von pylomatischen Rhizopoden bleibt es nicht bei der Ausbildung einer Hauptaxe, sondern die Grundform derselben erfährt noch weitere Differenzierungen. Zunächst macht sich eine Verschiedenheit der Kreuzaxen geltend in der Weise, dass eine lange und eine kurze Kreuzaxe sich nachweisen lässt, welche beide aufeinander und auf der Hauptaxe senkrecht stehen. Das Resultat entspricht der Grundform der amphitekten Pyramide (Häckel), die hierher gehörigen Formen sind seitlich, d. h. parallel zur Hauptaxe, linsenförmig abgeplattet. Bei derartigen Rhizopodenschalen ist auch das Pylom oft nicht mehr rund, sondern schlitzförmig ausgezogen; etwa vorhandene Stacheln am aboralen Pole sind meist in der Richtung der langen Kreuzaxe orientiert, zuweilen ist die Peripherie der monaxon-linsenförmigen Schale gekielt. Es findet sich eine solche mehr oder weniger ausgeprägte amphitekt-pyramidale Promorphe bei *Hyalosphenia*, *Quadrula*, *Difflugia*, *Euglypha*, *Gromia*, *Lagena* (*Fissurina* Rss.), *Lingulina*, bei einzelnen polymatischen Spumel-

larien¹⁾, verschiedenen Nesselarien und durchgehends in der Phäodarienfamilie der *Challengerida*.

Ein weiterer Schritt zu höherer Differenzierung ist der Uebergang zur endipleuren (bilateral-symmetrischen) Grundform, welcher entweder von amphitekten oder auch direkt von einfach monaxonen Formen ausgehen kann. Derselbe findet in der Regel statt infolge einer Verlagerung des Pyloms, welches sich bei monaxonen und amphitekten Rhizopoden an einem Pole der Hauptaxe und zwar direkt senkrecht unter dem apikalen Schalenpole befindet, nach vorn resp. hinten, wodurch ein Vorn und Hinten, Links und Rechts unterscheidbar wird. Interessant ist die Uebereinstimmung dieses Vorganges mit der Umwandlung der Grundform bei der hypothetischen Entwicklung der Turbellarien aus Ctenophoren (A. Lang): Die Ctenophoren und ursprünglichsten Turbellarien sind durchaus amphitekt gebaut; der Mund liegt auf der Mitte der Unterseite senkrecht unter dem agitalen Pole des Körpers, vorn und hinten, rechts und links ist noch nicht zu unterscheiden, dieser Unterschied entsteht erst durch die bei den meisten Turbellarien (Polycladen) stattfindende Verlagerung des Mundes nach vorn oder hinten, wodurch dann auch die endipleure Grundform gegeben ist. Außerdem werden manche Rhizopoden endipleur durch eine entsprechende Anordnung der oralen und aboralen radialen Anhangsgebilde oder durch eine Umbiegung des Mündungshalses der Schale. Endipleure Ausbildung der Schale begegnet uns bei *Diffflugia*, *Trinema*, *Cyphoderia*, *Campascus*, *Lieberkühnia*, *Mikrogromia*, *Platoom*, *Plectophrys*, *Lecythium*, vielen polythalamen Thalamophoren, einzelnen pylomatischen Spumellarien²⁾ und den Phäodarienfamilien der Challengeiden, Medusettiden und Tuscaroriden.

Eng an die endipleuren Formen schließen sich die spiralig gewundenen Rhizopodengehäuse an und sind eigentlich nur als eine durch den gleich näher zu besprechenden terminalen Wachstumsprozess bedingte Fortführung der endipleuren Grundform zu betrachten. Es finden sich denn auch, besonders bei Süßwasserrhizopoden, ganz allmähliche Uebergänge von einfach endipleuren zu spiralig gewundenen Schalen. Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die Diffflugien, bei denen alle Uebergänge von monaxonen zu endipleuren und von diesen zu spiraligen Schalen vertreten sind; so ist z. B. *Diffflugia corona* typisch monaxon, *D. marsupiformis* bei nach vorn verlagertem Pylom endipleur, während endlich *D. spiralis* bereits einen halben

1) Von dieser Reihe der Erscheinungen auszunehmen sind dagegen die pylomatischen Discoideen und Larcoideen. Näheres hierüber siehe in meinen „Radiolarienstudien“, Heft I, S. 93—99.

2) Die bei einer großen Zahl von Nassellarien durch das Verhalten der Basal- und des Apikalstachels angedeutete Bilateralität ist ursprünglicherer Natur und gehört nicht hierher. Vergl. hierzu „Radiolarienstudien“, Heft I, S. 100, Anmerkung 2.

Umgang einer Spirale deutlich erkennen lässt¹⁾. In ähnlicher Weise wie bei diesen ersten, vielleicht heute noch individuell schwankenden Anfängen der Süßwasserrhizopoden haben sich jedenfalls auch die oft hoch entwickelten, viele Spiralumgänge aufweisenden marinen Thalamophoren entwickelt, worauf unter andern auch die monaxone, zentrale Anfangskammer (sog. Embryonalkammer) hinweist.

Nachdem wir im vorstehenden die Rhizopodenschalen inbezug auf ihre Form einer kurzen Betrachtung unterzogen haben, wollen wir sie jetzt von einem andern Gesichtspunkte aus, nämlich nach der Art ihres Wachstums etwas näher untersuchen. Hierbei tritt uns gleich auf den ersten Blick ein interessanter Parallelismus mit den soeben besprochenen beiden Formtypen entgegen. Ebenso wie bei den Formtypen können wir auch nach der Art des Wachstums bei den Rhizopodenschalen zwei Haupttypen unterscheiden, welche sich den beiden Formtypen an die Seite stellen lassen und im ganzen und großen als eine durch Wachstum bedingte Fortsetzung der letztern aufzufassen sind. So entspricht dem perforaten Formtypus der konzentrische Wachstumstypus, dem pylomatischen Formtypus der terminale Wachstumstypus.

Der konzentrische Wachstumstypus besteht wie schon sein Name sagt darin, dass der Weichkörper bei weiterem Wachstum um seine erste kuglige perforate Schale, welche ihm allmählich zu klein wird, nach außen successive größere konzentrische Kugelschalen abscheidet. Die Schalen eines solchen Systems ineinandergeschachtelter Gitterkugeln werden untereinander durch radial verlaufende Stäbe, die sogenannten Radialbalken, verbunden. Das Wachstum der auf die erste Schale folgenden Hohlkugeln geht sogar in einer großen Anzahl von Fällen (vielleicht stets?) von den Radialbalken aus, indem die nach außen als Radialstacheln frei ausstrahlenden Enden derselben ein System von seitlichen Apophysen aussenden, welche untereinander verwachsen und die nächste Schale zum Abschluss bringen. Dies ist die typische und ursprüngliche Form des konzentrischen Schalenwachstums; sie findet sich, wie das konzentrische Wachstum überhaupt, nur bei Radiolarien und zwar bei Sphaeroideen, vielen Prunoideen, den Phacodisciden und den Phractopeltiden. Modifikationen erfährt dieses ursprüngliche Verhalten dadurch, dass das Wachstum nicht mehr allseitig, sondern statt dessen nur in bestimmten Richtungen stattfindet. So wachsen die scheibenförmigen Discoideen nur in einer Ebene durch Ansatz von konzentrischen Ringen, viele Prunoideen nur in der Richtung einer Axe, indem sie bei denselben an beiden Polen successive eine Reihe von kuppelförmigen Kugelsegmenten ansetzt. Beide Modifikationen lassen sich aber leicht auf ein System von konzentrischen Kugeln zurückführen und naturgemäß in der Weise

1) Vergl. „Radiolarienstudien“, Heft I, Taf. VI, Fig. 88, 89, 90.

erklären, dass bei den Discoideen nur die in der Wachstumsebene gelegenen Teile der Gitterkugeln als Ringe, bei den Prunoideen nur die an den beiden Polen der Hauptaxe, in welcher das Wachstum stattfindet, befindlichen Kugelsegmente zur Entwicklung kommen.

Wie wir gesehen haben, findet bei dem konzentrischen Wachstumstypus ein Anwachsen von neuen Schalentteilen ursprünglich nach allen Richtungen des Raumes hin gleichmäßig statt oder bei den zuletzt erwähnten modifizierten Erscheinungsweisen doch in wenigstens mehr als einer Richtung. Im Gegensatze hierzu wachsen die Schalen des terminalen Wachstumstypus nur in einer Richtung weiter. Ebenso wie der konzentrische Wachstumstypus an den perforaten Formtypus, so schließt sich der terminale Wachstumstypus an den pylomatischen Formtypus an. Das terminale Schalenwachstum geht in der Weise vor sich, dass der Sarkodekörper einer pylomatischen Schale, sobald ihm diese zu klein wird, zum teil aus dem Pylom hervorquillt und vor diesem eine 2. Schale (hier gewöhnlich Kammer oder Glied genannt) ansetzt, welche durch ein neues endständiges Pylom nach außen mündet. Bei dem weitem Wachstum des Weichkörpers wiederholt sich dieser Prozess in bestimmten Intervallen immer wieder, vor dem Pylom der 2. Kammer wird ein 3. angebaut, vor dieser ein 4. und so fort. Es entstehen so kürzere oder längere Kammerreihen, welche an ihrem Ende, dem Mündungspole der jüngsten Kammer, weiterwachsen. Die Kammerreihe ist entweder grade, wie bei Cyrtoiden und Nodosarien, oder gebogen wie bei *Dentalina*, oder endlich zu einer Spirale eingerollt (z. B. *Cristellaria*) ähnlich den Schalen der Nautiloiden und Ammoniten, nur befindet sich bei den letztern der Weichkörper ausschließlich in der letzten, jüngsten Kammer, während bei den Rhizopoden sämtliche Kammern von dem Sarkodekörper ausgefüllt werden.

Während sich unter den beiden Formtypen sämtliche Rhizopodenschalen unterbringen lassen, ist dies bei den Wachstumstypen nicht der Fall, aus dem einfachen Grunde, weil bei vielen Rhizopoden ein nachträgliches Wachstum der Schale überhaupt nicht stattfindet. Es sind dies die einschaligen resp. einkammerigen Formen ohne sekundäres Wachstum¹⁾, welche sowohl im perforaten als auch pylomatischen Formtypus, sowohl bei Radiolarien als auch bei Thalamophoren in ziemlicher Anzahl nachweisbar sind und zu den Schalen mit sekundärem, nach einem der beiden Wachstumstypen stattfindenden Weiterwachsen in einem gewissen Gegensatz stehen. Interessant ist es, dass sich diesem morphologischen Unterschiede, wie es scheint, auch

1) Auch einige monothalamen Thalamophoren zeigen ein sekundäres Schalenwachstum, wie besonders die Cornuspiriden. Diese pylomatischen Formen gehören natürlich dem terminalen Wachstumstypus an und sind daher hier auszunehmen.

ein physiologischer an die Seite stellen lässt. Verworn¹⁾ machte nämlich die Beobachtung, dass künstliche Verletzungen der Schale von einem einkammerigen Rhizopoden (*Diffugia urceolata* Carter) nicht ausgebessert wurden, während dies bei mehrkammerigen Rhizopoden, wie nach den Untersuchungen des Verfassers an *Polystomella crispa* und denen Carpenter's an *Orbitolites tenuissima* und *O. complanata*, in ausgedehntestem Maße der Fall ist. Aus diesen Befunden ist mit dem Verfasser der Schluss zu ziehen, dass die Fähigkeit des Weichkörpers, Schalenmaterial zu sezernieren, nur so lange andauert, wie das normale Wachstum der Schale selbst, woraus sich dann das soeben erwähnte verschiedene Verhalten der ein- und mehrkammerigen Rhizopoden erklärt.

Wie schon erwähnt wurde, sind die beiden Form- und Wachstumstypen in der Weise mit einander verbunden, dass die Schalen des perforaten Formtypus nach dem konzentrischen Wachstumstypus, die pylomatische Schalen dagegen nach dem terminalen Wachstumstypus sich weiter entwickeln. Von dieser Regel ist meines Wissens nur eine wirkliche Ausnahme bekannt und zwar die der Phäodarienfamilie der *Canosphaerida*. Die Angehörigen dieser interessanten Gruppe besitzen nämlich eine kleine zentrale pylomatisch-monaxone Markschale, welche in weitem Abstände von einer großen kugelrunden homaxonen Gitterkugel umgeben ist, beide Schalen sind durch lange Radialbalken mit einander verbunden. Es wird hier jedenfalls der zur Zeit der Abscheidung der Markschale vorhandene einseitig orientierte Sarkodestrom während des Verlaufs der weiteren Entwicklung rückgebildet, um wieder einer gleichmäßig radiären Anordnung Platz zu machen.

Nachdem wir nun in kurzen Umrissen das Verhältnis der mehrschaligen zu den einschaligen Formen kennen gelernt haben, drängt sich uns natürlich die Frage auf, welche von den letztern, den Schalen ohne sekundäres Wachstum, wieder als die ursprünglichsten zu betrachten sind. Eine genauere Untersuchung der in betracht kommenden Verhältnisse lehrt uns, dass eine eindeutige Antwort auf diese Frage jedenfalls überhaupt nicht zu geben ist. Die perforaten, mehr oder weniger homaxonen Monothalamen zeigen in fast allen Fällen ein ursprüngliches Verhalten, dies lässt sich aber mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit auch für viele pylomatische Einkammerige annehmen. Andererseits ist jedoch höchstwahrscheinlich ein großer Teil der pylomatischen Monothalamien erst sekundär aus perforaten kugligen Formen hervorgegangen. Dies wird besonders durch einige wichtige gelegentlich vorkommende Uebergangsformen höchst plausibel gemacht. So schwankt die Zahl der Poren bei der kugelrunden Schale

1) M. Verworn, Biologische Protistenstudien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVI, S. 455—470 u. Taf. XXXII.

von Mikrokometes von 5—1, so dass im letztern Falle bereits die Andeutung einer monaxon-pylomatischen Ausbildung vorliegt und bei *Thurammia* und *Orbulina* ist zuweilen ein Schalenpore durch bedeutendere Größe vor den übrigen ausgezeichnet. Bei Radiolarien findet sich die sekundäre Entstehung eines Pyloms in großer Verbreitung und verweise ich inbezug hierauf auf die ausführliche Behandlung dieses Punktes in meinen Radiolarienstudien (Heft I: Die Pylombildungen).

Während nach dem Vorstehenden ein Formtypus in den andern übergehen kann, ist dies durchaus nicht der Fall bei den Wachstumstypen. Nie kommt es vor, dass eine Form, welche eine Zeit lang terminal gewachsen ist, sich später dem konzentrischen Wachstum zuwendet oder umgekehrt. Es kann nach den gegenwärtigen Beobachtungen wenigstens als ausnahmslose Regel gelten, dass dieselbe Form stets ihrem einmal gewählten Wachstumstypus treu bleibt. Besonders bezeichnend ist hierfür das Verhalten der pylomatischen Spumellarien. Außer bei manchen einschaligen bildet sich auch bei vielen Spumellarien, bei welchen bereits mehrere konzentrische Kugel- oder Ringsysteme vorhanden sind, ein Pylom aus, gleichwohl fahren diese Formen aber ungestört fort, konzentrisch zu wachsen, ohne dass der Einfluss des Pyloms so wichtig wäre, das konzentrische Wachstum zu unterdrücken und die Schale terminal weiter wachsen zu lassen. Die betreffenden Rhizopoden vermögen wohl ihren Formtypus, nicht jedoch ihren Wachstumstypus zu ändern. —

In dem bisher gesagten war verschiedene mal von Entwicklungsrsp. Umbildungsvorgängen der Rhizopodenskelette die Rede; inbezug hierauf ist noch Folgendes in Erinnerung zu bringen. Zur genetischen Erklärung der unzähligen Differenzierungserscheinungen sind je nach den verschiedenen einzelnen Befunden 3 Möglichkeiten gegeben. Eine große Anzahl von Bildungen ist auf einfaches appositionelles Wachstum zurückführbar, andere Veränderungen sind im Gegenteil nur durch Schwund von früher vorhandenen Skelettpartien zu erklären, während endlich gewisse Veränderungen nur durch Biegung der betreffenden Skeletteile verständlich sind. Wenn wir nun in betracht ziehen, dass die Hartteile der Rhizopoden aus starrem mineralischem Materiale bestehen, so ist es einleuchtend, dass ontogenetische Entwicklungsvorgänge nur durch den erstgenannten Modus, durch Anlagerung neuen Materiales möglich sind. Es ist zwar schon zu wiederholten Malen ein Resorptionsvorgang bei Thalamophorenschalen angenommen worden und wäre ein solcher Prozess ja auch vielleicht durch lokale Säureproduktion des Weichkörpers denkbar, es erscheint dies jedoch noch so problematisch, dass man mit diesem Faktor nicht eher rechnen kann, als bis sein Vorhandensein etwa einmal sicher nachgewiesen wird. Bei den Kieselskeletten der Radiolarien ist aus begreiflichen Gründen die Annahme eines Resorptionsvorganges von

vornherein zu verwerfen. Ebenso ist natürlich eine Biegung von starren Kalk- und Kieselteilen nicht möglich. Hieraus ergibt sich, dass die ontogenetische Entwicklung der Hartteile der Rhizopoden nur durch appositionelles Wachstum vor sich gehen kann und alle Bildungen, welche sich hierdurch nicht erklären lassen, auf Rechnung der phylogenetischen Entwicklung geschrieben werden müssen, da ja natürlich auf dem Wege der Phylogenie jede denkbare Formwandlung möglich ist. —

Der Umstand, dass bei den einmal abgeschiedenen Hartteilen eine nachträgliche Wiederauflösung oder Veränderung durch totale oder lokale Resorption, Biegung, Dehnung und dergleichen nicht mehr möglich ist, hat noch eine andere höchst wichtige Konsequenz zur Folge. Da bei den höher entwickelten Protisten, bei denen man schon von einer eigentlichen individuellen Entwicklung reden kann und die demnach auch ihre Stammesgeschichte hinter sich haben, natürlich auch das biogenetische Grundgesetz ebenso wie bei Pflanzen und Tieren seine Gültigkeit hat, so gibt auch die Ontogenie der Skelette der Rhizopoden eine mehr oder weniger getreue Wiedergabe ihrer Phylogenie. Während jedoch bei den höhern Organismen nach Vollendung der Ontogenie die einzelnen während der letztern durchlaufenen Stadien meist längst verschwunden sind, ist bei den Rhizopodenskeleten die ganze durchlaufene Entwicklung am ausgewachsenen Exemplar noch vollständig erhalten. Um sich ein genaues Bild der Entwicklung der Schale zu verschaffen, hat man nur nötig, die zuerst gebildeten Teile bis zu den jüngsten zu untersuchen, also bei konzentrisch gewachsenen Schalen vom Zentrum nach der Peripherie, bei terminal gewachsenen von der sogenannten Embryonalkammer an die Kammerreihe bis zu Ende entlang zu gehen. Es ist daher ebenso wie bei dem bekannten Beispiele der Cephalopodenschalen auch bei den Rhizopodenschalen sehr oft möglich, die Anfangsteile differenzierterer Skelette mit ausgewachsenen primitiven Formen direkt zu vergleichen. Für Thalamophorenschalen ist dies schon in verschiedenen speziellen Fällen durchgeführt worden, und bei den Radiolarien ist dies wegen ihrer weit größern Differenzierung in noch ausgedehnterem Maße und mit mehr Erfolg möglich. Es fällt in diesen Fällen vergleichende Anatomie und Ontogenie zusammen, ein für die morphologische Forschung gar nicht hoch genug anzuschlagender Vorteil, der nur leider bisher, wie die vergleichende Behandlung der Rhizopoden überhaupt, sich noch lange nicht der genügenden Beachtung erfreut.

Nachdem wir im vorstehenden einige der wichtigsten Momente im Bau der Rhizopodenschalen kennen gelernt haben, bleibt uns noch eine Erklärung dieser Erscheinungen übrig. Es kann sich hier natürlich nur um einen vorläufigen Versuch handeln, einiges Licht über die Aetiologie des ungeheuren Formenlabyrinths der Rhizopoden zu

verbreiten, denn eine auch nur annähernd vollständige Lösung dieses schwierigen Problems liegt noch im weiten Felde.

Die hauptsächlichste Ursache der Formtypen des Weichkörpers und der Schale ist wohl in der Lebensweise der betreffenden Rhizopoden zu suchen. Rhizopoden mit dem perforaten Formtypus angehörigen Schalen und allseitig gleichmäßig ausstrahlenden Pseudopodien werden eine im Wasser frei schwebende und rotierende Lebensweise führen. Die monaxonen und amphitekten Schalen des pylomatisehen Formtypus werden Rhizopoden angehören, welche beim Schwimmen oder Kriechen eine bestimmte, senkrecht stehende Hauptaxe festhalten. Die endipleure Ausbildung verdankt endlich dem Kriechen in einer bestimmten Richtung ihren Ursprung ganz ebenso, wie bei dem schon oben bei dieser Gelegenheit herangezogenen Beispiele der Polycladen.

Die morphologische Ausbildung resp. der spezifische Charakter der Formtypen kehrt, wie oben schon erwähnt wurde, unabhängig von Verwandtschaftsverhältnissen und Schalenmaterial in überall ganz analoger Ausbildung wieder. Ueber den perforaten Formtypus ist in dieser Beziehung wegen seines indifferierten Charakters nichts Besonderes zu sagen und es kommen hier hauptsächlich die erwähnten Begleiterscheinungen der Pylombildung, wie orale Randauszeichnungen des Pyloms, apikale Bestachelung etc. in betracht. Die spezifische Ausbildung des einmal gewählten Formtypus ist, wie gesagt, von dem Schalenmaterial unabhängig, bei der Auswahl des Formtypus selbst spielt das letztere jedoch schon eine bedeutende Rolle und in noch höherem Grade gilt dies für den Wachstumstypus, indem für die Art des weitem Wachstums der Rhizopodenschalen das Baumaterial eine gradezu bestimmende Rolle spielt.

Die wichtigsten hier in betracht kommenden Materialien, welche die Rhizopoden zum Aufbau ihrer Schalen verwenden sind dreierlei Natur¹⁾. Ein Teil der Thalamophoren baut seine Schalen aus agglutinierten Fremdkörpern, teils anorganischer (Sand, Schlamm), teils organischer Natur (Thalamophoren und Radiolarienschalen, Spongienadeln etc.) auf, während der größere Teil der Thalamophorenschalen

1) Die primitive Chitinschale vieler Süßwasserrhizopoden spielt bei den hier in betracht kommenden Verhältnissen eine zu untergeordnete Rolle, um besonderer Erwähnung zu bedürfen. Das Schalenmaterial der Phäodarienfamilien der *Circoporida*, *Tuscarorida* und *Challengerida* bedarf noch näherer Untersuchung. Es scheint übrigens eine ähnliche Konsistenz zu haben, wie der Kalk der Thalamophorenschalen, auch ist die Bauart dieser Phäodarien der der Thalamophoren ähnlich. Das Akanthin scheint inbezug auf seine Festigkeit die Mitte zu halten zwischen dem kohlen-sauren Kalk und der Kieselsäure, dies gilt wenigstens für den Habitus der Akantharienskelette, welche einerseits differenzierter und zierlicher wie die Thalamophorenschalen sind, ohne jedoch anderseits die leichte Bauart und hohe Komplikation der Kieselskelette der Polycystinen und Phäodarien zu erreichen.

durch Sekretion von kohlenurem Kalk gebildet wird und drittens endlich bestehen die Skelete der Radiolarien aus Kieselsäure. Die beiden erstgenannten Materialien der Thalamophorenschalen haben das Gemeinsame, dass sie eine weit geringere Festigkeit besitzen wie die Kieselsäure der Radiolarien. Dieser Unterschied hat nun auch eine entsprechende Differenz in Habitus und Bauart der beiden großen Hauptgruppen der Rhizopoden zur Folge.

Schon bei oberflächlicherer Betrachtung fällt es auf, dass die Schalen der Thalamophoren bei weit geringerer Formenmannigfaltigkeit und Differenzierung weit massiger und plumper sind wie die oft höchst komplizierten, graziösen und zierlichen Radiolarienskelete. Das verhältnismäßig weiche Material, welches die Thalamophoren zur Herstellung ihrer Schalen verwenden, gestattet es diesen Rhizopoden eben nicht, unbeschadet der Dauerhaftigkeit ihrer Gehäuse so luftige und komplizierte Gerüste aufzuführen, wie die aus festen, mehr oder weniger elastischen Kieselbalkenzusammengefügten Radiolarienskelette.

Die Unterschiede sind jedoch noch tiefliegenderer Natur und erstrecken sich nicht nur auf den äußern Habitus, sondern auch auf den ganzen Bauplan der Schalen und Skelette. Schon bei den einschaligen Formen gibt sich dies, wie schon angedeutet, in der Auswahl resp. Verteilung der Formtypen auf die beiden großen Schwestergruppen der Rhizopoden deutlich zu erkennen. Die einkammerigen Thalamophorenschalen sind fast alle pylomatisch und nur wenige Formen wie *Orbulinella*, *Orbulina* und einige Sandschaler gehören dem perforaten Formtypus an. Umgekehrt sind bei den Radiolarien die Mehrzahl der Einschaler perforat und die pylomatisch-monaxonen Formen sind in der Minderzahl, wengleich sie immerhin nicht so zurücktreten wie bei den monothalamen Thalamophoren der perforate Formtypus. Noch ausgeprägter wird dieser Unterschied aber bei den mehrschaligen Formen mit sekundärem Wachstum in der Verteilung der beiden Wachstumstypen. So kommen bei den Radiolarien beide Wachstumstypen in größter Verbreitung neben einander vor, jedoch immerhin so, dass sich ein Ueberwiegen des konzentrischen Wachstums nicht verkennen lässt, während grade im Gegenteil bei den Thalamophoren ausschließlich¹⁾ der terminale Wachstumstypus vertreten ist.

Der Grund dieses verschiedenen Verhaltens der Thalamophoren und Radiolarien liegt nun darin, dass die beiden in betracht

1) Nur eine merkwürdige Ausnahme von dieser Regel macht *Thuramina papillata* Brady, deren agglutinierte Schale sich aus 2 konzentrischen, durch einige Radialbalken mit einander verbundenen Kugelschalen zusammensetzt (Brady, Challenger-Report, pl. 36, Fig. 12). Die plumpe und ziemlich unregelmäßige Ausführung dieser Form zeigt uns jedoch, dass wir es hier gleichsam nur mit einem misslungenen Versuch zu thun haben, mit weniger festem Material die leichte Bauart der Kieselenskelette nachzuahmen.

kommenden Bauarten verschiedene Ansprüche an die Festigkeit des Materiales stellen. Die perforat-konzentrische Schalenkonstruktion verlangt viel festeres Material wie die pylomatisch-terminale und daher kommt es, dass während bei den Kieselskeleten der Radiolarien beide Schalenkonstruktionen in höchster Vollendung und Komplikation vertreten sind, die Thalamophoren genötigt sind, ausschließlich pylomatisch-terminale Gehäuse aufzuführen, denn bei ihrem im Vergleich zur Kieselsäure weichern Baumaterialie wäre es ihnen nicht möglich, unbeschadet der Festigkeit ihrer Schalen den Radiolarien ähnliche konzentrische, luftige Skelette zu bilden, sie müssen ihre Schalen eben solider und massiger herstellen, um ihnen die nötige Festigkeit zu geben.

Es ist im Wesen der perforat-konzentrischen Bauart begründet, dass dieselbe eine luftigere Ausführung verlangt. Da keine Hauptmündungsöffnung vorhanden ist, ist der Verkehr der Sarkode mit der Außenwelt und, bei mehrschaligen Formen auch zwischen den einzelnen Schalenzwischenräumen, ausschließlich auf die Poren der Schalen angewiesen, welche im Interesse einer leichten Kommunikation nicht zu eng, die dazwischenliegenden Skeletteile nicht zu massiv sein dürfen; ebenso ist eine Verbindung der konzentrisch ineinander geschachtelten Gitterkugeln der mehrschaligen Formen nur durch freie Radialstäbe möglich, welche auch eine gewisse Stärke nicht überschreiten dürfen. Anders liegen die Verhältnisse bei der pylomatisch-terminalen Konstruktionsart. Hier treten die Poren gegenüber der Hauptmündungsöffnung, dem Pylom, in ihrer Bedeutung sowohl, als auch in ihrer Ausbildung sehr in den Hintergrund, fehlen bei den imperforaten Formen sogar ganz, die Schalenwand kann daher auch kompakter und fester ausgeführt werden. Ebenso ist eine Verbindung der einzelnen Schalen bei mehrkammerigen Formen nicht durch freie Radialbalken nötig, sondern dieselben legen sich mit ihren Wänden direkt aneinander. Bei den pylomatischen Kieselschalen der Nasselarien stehen die Poren an Ausbildung denen der perforat-konzentrischen Spumellarien allerdings nicht nach, es kommt dies jedenfalls einfach daher, dass die Kieselsäure den Skeleten schon an und für sich eine solche Festigkeit verleiht, dass hierdurch eine Verstärkung der Schalenwand und eine diesbezügliche Ausnutzung des pylomatischen Formtypus überflüssig gemacht wird. Anders ist dies bei den Schalen der *Challengerida*, *Medusettida* und *Tuscarorida*, welche zwar kieselig Natur jedoch nicht von homogener Beschaffenheit sind, sondern mehr oder weniger komplizierte innere Struktur besitzen oder aus einer Masse von einzelnen untereinander verkitteten Kieselspikulitis bestehen. Die hiehergehörigen Formen lassen denn auch ein Zurücktreten der Perforation bei gleichzeitig dicker Wandung deutlich hervortreten. — Höchst instruktiv und für die hier entwickelte Auffassung dieser Verhältnisse gradezu beweisend ist das Verhalten der Spongo-

pyliden, spongiöser Discoideen, bei welchen sich sekundär am Rande der Scheibe ein Pylom ausgebildet hat und die ich nach diesem Merkmale in der Gattung *Spongopyle* vereinigt habe. So zeigt die aus einem regellosen Geflecht von dünnen Kieselbalken bestehende *Spongopyle aspera*, wie schon ihr Name andeutet, auch eine raue ungleichmäßige Oberfläche, bei *Spongopyle osculosa*, *Sp. setosa*, *Sp. craticulata* und *Stöhrri* macht sich bereits ein äußerer gleichmäßiger Abschluss geltend und dieser Prozess erreicht endlich seinen Höhepunkt bei *Spongopyle circularis*, *Sp. ovata*, *Sp. elliptica* und *Sp. variabilis*. Bei diesen Formen ist das spongiöse Geflecht des Innern nach außen durch eine einheitliche Schale, in welcher sich nur mehr sehr kleine Poren befinden, abgeschlossen. Am Rande der Scheibe befindet sich als einzige größere Oeffnung das Pylom. Durch die Ausbildung dieses letztern als Hauptausströmungsöffnung der Sarkode ist ein kompakter Abschluss der übrigen Partien der schwammigen Scheibe gestattet, welcher seinerseits durch die äußere Festigung des spongiösen Skelettgeflechtes und durch Schutz gegen schädliche äußere Eingriffe von Nutzen ist. Die aus der vergleichenden Anatomie der *Spongopyle*-Arten sich ergebende phylogenetische Entwicklung eines äußern Schalenmantels wird durch meine Beobachtungen über die Ontogenie von *Spongopyle osculosa* ergänzt und bestätigt. Die Jugendstadien dieser Art besitzen noch eine allseitig offene, raue Oberfläche und ein äußerer einheitlicher Schalenabschluss bildet sich erst nach volendetem Wachstum der Schwammscheibe aus¹⁾.

Wie wir sahen, stimmt das agglutinierte und kalkige Material darin überein, dass es gegenüber der Kieselsäure geringere Festigkeit besitzt, was zur Folge hat, dass die Thalamophorenschalen kompakter und einfacher gebaut sind, wie die Kieselskelete der Radiolarien. Bei genauerer Prüfung lässt sich jedoch auch ein Unterschied zwischen agglutinierenden und kalkigen Thalamophoren konstatieren, welcher darin besteht, dass die erstern gröber und einfacher strukturiert sind wie die letztern und jedenfalls auch darin begründet ist, dass das agglutinierte Baumaterial an Festigkeit wieder der homogenen Kalkmasse nachsteht. Wenn auch diese Differenz nicht so groß ist wie zwischen Thalamophoren- und Radiolarienschalen, so ist sie doch vorhanden und allem Anscheine nach von nicht zu unterschätzender Bedeutung. In neuester Zeit hat Neumayr besonders auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht und sie für eine Phylogenie der Thalamophoren verwertet, indem er annimmt, dass die höher differenzierten kalkschaligen Formen aus den einfachen Sandschalern als ihren Stammformen sich entwickelt haben²⁾. Es wird am zweckmäßigsten sein,

1) Näheres hierüber siehe in meinen „Pylombildungen“, Abschnitt V und Taf. V, Fig. 64—69 und Taf. VI, Fig. 97—100.

2) M. Neumayr, Die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse der schalentragenden Foraminiferen. Wiener Sitzungsberichte, XCV. Bd., I. Abt., April-

diese Theorie Neumayr's hier zunächst mit den eignen Worten des Verfassers wiederzugeben: „Die niedrigstehenden, mit der unvollkommensten Schalenbildung versehenen Formen, welche Brady's sehr gut begründete Familie der Astrorhiziden bilden, sind ausschließlich sandig, die höchst entwickelten, mit verzweigtem Kanalsystem, doppelten Scheidewänden, Zwischenskelet u. s. w. versehenen Foraminiferen sind ausschließlich kalkig, während die zwischen beiden stehenden Formen teils sandig, teils kalkig sind und mannigfache Uebergänge von der einen zur andern Entwicklung zeigen. Dieses Verhältnis legt von selbst die Vermutung nahe, dass sandige Formen ohne jede Spur einer verwickelten Bildung, wie wir sie bei den Astrorhiziden finden, die Stammtypen darstellen, aus welchen sich die übrigen Foraminiferen entwickelt haben. . . . Für die Auffassung, dass die sandigen Foraminiferen in Wirklichkeit den ursprünglicheren Typus darstellen, spricht in erster Linie ihr geologisches Vorkommen, indem sie in alten Ablagerungen in verhältnismäßig weit größerer Zahl auftreten als später; das zeigt sich allerdings beim Vergleiche der jetzt lebenden mit den tertiären und mesozoischen Arten nicht so auffallend, in voller Deutlichkeit aber, wenn wir uns den paläozoischen Bildungen und namentlich dem Kohlenkalke zuwenden, der hier allein eine reiche Foraminiferenfauna geliefert hat. . . . Noch in einer weitem Erscheinung finden wir eine Bestätigung der Ansicht, dass die kalkigen Foraminiferen sich aus den sandigen Formen entwickelt haben. Es wurde schon erwähnt, dass vielfach in beiden Abteilungen Parallelformen auftreten, die in ihrer ganzen Gestalt große Aehnlichkeit miteinander zeigen; bei näherer Betrachtung fällt aber, wenigstens bei einer Anzahl von Gruppen, der Umstand in hohem Grade auf, dass die Differenzierung und Selbständigkeit der verschiedenen Typen innerhalb der sandigen Reihe eine sehr viel geringere ist als in der kalkigen. . . . Wenn wir auch in beiden Abteilungen dieselben Typen verfolgen können, so treten doch bei den kalkigen Formen die Merkmale viel deutlicher und reiner hervor; wenn auch Uebergänge vorhanden sind, so verschwimmen doch die einzelnen Typen nicht in so vollständiger Weise als bei den sandigen, und die Mannigfaltigkeit ist viel größer als bei diesen“ (Stämme des Tierreiches, S. 168 u. 169.)

Es ist diese neueste Auffassung des natürlichen Systems resp. der Phylogenie der Thalamophoren entschieden als ein sehr glücklicher Griff zu bezeichnen und verdient den verschiedenen bisher gemachten Versuchen einer natürlichen Gruppierung der Thalamophoren bei weitem vorgezogen zu werden. Ein besonderer Vorzug der Neumayr'schen Theorie ist besonders darin zu erblicken, dass sie nicht das Hauptgewicht auf ein einzelnes mit mehr oder weniger Willkür herausgegriffenes Merkmal, wie die durchbohrte oder undurchbohrte Beschaffenheit der

Schale, das Schalenmaterial, die Zahl und Anordnung der Kammern, legt, an welchem Fehler wie der Verfasser mit Recht rügt, fast alle bisher aufgestellten sogenannten natürlichen Gruppierungen der Thalamophoren krank, sondern alle in betracht kommenden Verhältnisse gleichmäßig berücksichtigt. Es kommt auf diese Art eine Phylogenie zu stande, welche mit den morphologischen sowohl als auch den paläontologischen Thatsachen besser übereinstimmt, als dies bei den ältern Systemen der Fall ist. Die Thalamophoren werden danach zunächst in eine größere Anzahl enger begrenzter Gruppen zerlegt, welche im ganzen und großen mit denen Brady's übereinstimmen. Diese verteilen sich auf eine geringe Anzahl (4) größere Stämme, welche parallel und unabhängig neben einander herlaufen und nur an der Wurzel, bei den primitiven agglutinierenden Astrorhiziden, der gemeinsamen Stammform aller 4 Stämme, zusammenhängen. An die irregulär agglutinierenden Astrorhiziden schließen sich die regulär agglutinierenden Formen an, von denen sich die einfachsten noch unmittelbar an die gemeinsame Stammgruppe anschließen, während die höher entwickelten Formen bereits eine divergente Richtung einschlagen und sich auf die 4 von Neumayr aufgestellten Hauptstämme verteilen, unmittelbar mit denselben sind entsprechende kalkige isomorphe Formen verbunden, während die höchst entwickelten und am meisten differenzierten Endtypen der Stämme ausschließlich kalkiger Natur sind. Auch mit unserer Auffassung der Bedeutung des Baumateriales der Rhizopodenschalen harmoniert diese Neumayr'sche Phylogenie der Thalamophoren vollständig und beide Theorien erhalten gegenseitig aneinander eine nicht zu unterschätzende Stütze. Die niedrigeren und niedrigsten Formen reichen zum Aufbau ihrer einfachen Schalen mit dem groben agglutinierten Material noch vollständig aus, die Formen mittlerer Komplikation wenden sich bereits zum größten Teil dem kohlensauren Kalke zu, während endlich die am meisten differenzierten Typen ihre Schalen ausschließlich aus Kalk herstellen, aus dem Grunde, weil nur dieses feinere und festere Material den komplizierten Bau möglich macht, welcher sich von dem groben und weniger festen agglutinierten Materiale nicht aufführen ließe. Nur bei einer Annahme Neumayr's würde ich eine gewisse Einschränkung für nötig halten. Wie aus der letzten der oben zitierten Stellen hervorgeht, hält Neumayr die unvollkommene und rohere Ausführung der sandigen Formen im Vergleich mit den isomorphen kalkigen für ein primitives Verhalten und einen besondern Beweis dafür, dass die sandigen Formen als Vorläufer der kalkigen anzusehen sind. In den meisten Fällen wird sich dies aller Wahrscheinlichkeit nach auch so verhalten; jedoch nicht ausnahmslos. Es ist die Möglichkeit, ja hohe Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass ebenso wie heute noch das Schalenmaterial bei gewissen Formen mit dem Wechsel der äußern Verhältnisse, unter denen die betreffenden Rhizo-

poden leben, ebenfalls wechselt, dies auch während der phylogenetischen Entwicklung hin und wieder vorgekommen ist und es können kalkige Formen so genötigt worden sein, ihre Schalen wieder aus Sand herzustellen. Die letztern werden dann schon infolge des gröbern Materials roher und weniger differenziert ausfallen als die kalkigen Stammformen. Obgleich der Sarkodekörper solcher Formen die Tendenz zur Abscheidung morphologisch ebenso gut ausgebildeter Hartteile geerbt haben wird, wird er diese seine Fähigkeit wegen der gröbern Natur des sandigen Materiales doch nicht zu voller Entwicklung bringen können, wie es bei dem kalkigen Material der Fall war. Ebenso wie die Thalamophoren im Laufe der phylogenetischen Entwicklung gezwungen waren, selbständig in den einzelnen Stämmen behufs höherer morphologischer Ausbildung ihrer Schalen vom agglutinierten Materiale, welches hierzu nicht mehr ausreichte, zum kohlen sauren Kalk überzugehen, wird eine Form, welche genötigt wird, umgekehrt von der kalkigen zur sandigen Ausbildung zurückzugehen, auch einen entsprechenden Rückgang in morphologischer Beziehung erkennen lassen. Ein solcher Wechsel des Materials ebenso wie das Vorhandensein von isomorphen sandigen und kalkigen Formen ist jedoch nur bei Thalamophoren von mittlerer Höhe der Ausbildung vorhanden und auch nur hier möglich, weil sich hier die entsprechende morphologische Umwandlung nur auf unbedeutendere Einzelheiten erstreckt, unmöglich aber bei den höchststehenden und differenziertesten Typen, wie z. B. den Nummuliten, bei denen ein Rückgang zur sandigen Entwicklungsstufe von tiefgreifender Umwälzung im ganzen Schalenbau begleitet sein müsste.

So haben wir denn gesehen, dass sich bei den drei hauptsächlichsten Materialien, welche bei den Hartgebilden der Rhizopoden in betracht kommen, ebenso viele Grade von Festigkeit und Feinheit konstatieren lassen, welche auf die Struktur der Schalen und Skelete einen ganz bedeutenden Einfluss ausüben. Wenn wir diese Verhältnisse durch ein Beispiel aus dem täglichen Leben erläutern wollen, so können wir passender Weise das agglutiniert-sandige Material, den kohlen sauren Kalk und die Kieselsäure als die Materialien der Rhizopodenschalen einerseits vergleichen mit Lehm, Stein und Eisen, den drei bei den menschlichen Bauten besonders in betracht kommenden Substanzen anderseits. Die Lehmbauten ebenso wie die sandigen Rhizopodenschalen können wegen der groben Beschaffenheit und geringen Festigkeit des verwendeten Materiales auch nur in grober und mehr oder weniger primitiver Weise ausgeführt werden, ebenso wie die aus Lehm agglutinierten Vögel- (z. B. Schwalben-) Nester; grade mit den zu mehreren an einer Hauswand zusammengeklebten Schwalbennestern haben übrigens auch die aneinander geklebten Kammern vieler *Agglutinantia* unter den Rhizopoden eine auffallende Aehnlichkeit. Die steinernen menschlichen Bauten und die kalkigen Rhizopodenschalen

nehmen eine Mittelstellung ein, während die Kieselskelete der Radiolarien und die eisernen Konstruktionen mannigfaltigster Art des täglichen Lebens wegen der bedeutenden Festigkeit des Materiales der Komplikation und Differenzierung und damit zugleich auch der Formenmannigfaltigkeit den größten Spielraum gestatten. Nicht allein die ererbte Fähigkeit des Weichkörpers zum Baue von mehr oder weniger differenzierten und komplizierten Skeletteilen ist für den Schalenbau maßgebend, sondern ebenso wie die menschlichen Baumeister sind auch die Rhizopoden mehr oder weniger vom Baumaterialie abhängig und müssen mit den Eigenschaften desselben rechnen.

Wie wir bereits früher sahen, stellt das konzentrische Wachstum größere Ansprüche an die Festigkeit des Materiales wie das terminale und findet sich daher auch nur bei den kieseligen Radiolarienskeleten, während es bei den Thalamophoren nicht vorkommt. Gleichwohl hat aber die konzentrische Skeletstruktur einen Vorteil, welcher der terminalen an und für sich abgeht. Ein System mehrerer ineinander geschachtelter Kugelschalen oder von Teilen solcher, bildet ein nach außen abgeschlossenes, abgerundetes Ganze, welches äußern mechanischen Angriffen eine möglichst geringe Oberfläche darbietet; grade umgekehrt verhält es sich bei den Produkten des terminalen Wachstumsprozesses, bei welchen die einzelnen Kammern in Form einer mehr oder weniger langen Kette aneinander gereiht sind. Ganz abgesehen davon, dass eine solche Kammerreihe von bedeutender Länge für die Lokomotion sehr hinderlich ist, ist sie verhältnismäßig sehr zerbrechlich und von statischem resp. mechanischem Gesichtspunkte aus unvorteilhaft. Diese Nachteile des terminalen Wachstums umgehen die Thalamophoren und vereinigen die Vorteile der konzentrischen Schalensysteme mit dem terminalen Wachstum dadurch, dass sie ihre Kammerreihe meist nicht in gestrecktem Zustande belassen, sondern bei der Mehrzahl der Formen spiralig einrollen. Als weitere Fortführung der spiraligen Aufrollung ist die gegenseitige Umgreifung der Kammern anzusehen, welche in mehr oder weniger ausgeprägter Weise sich bei vielen Thalamophorengruppen findet. Besonders typisch tritt dieser Umgreifungsprozess bei den Milioliden auf und zwar lässt sich hier eine successive Steigerung konstatieren von *Cornuspira* und *Spiroloculina*, wo noch alle Windungen frei zutage liegen durch *Quinqueloculina*, *Triloculina*, *Biloculina* bis zu *Uniloculina*. Bei der letztgenannten Gattung hat der Prozess seinen Höhepunkt erreicht, denn es soll hier nur die jüngste Kammer außen frei zutage liegen, während alle vorhergehenden Kammern von ihr vollständig umschlossen sind. Es ist somit hier auf einem ganz andern Wege dasselbe Endresultat erreicht, wie bei den konzentrisch gewachsenen einander umschließenden Schalensystemen der Radiolarien. Findet die Umgreifung der Kammern nur in einer Ebene statt, so führt dies zu dem sogenannten zyklischen Wachstum, wie es sich bei *Orbiculina*,

Orbitolites, *Cycloclypeus* und ähnlichen Formen findet. Es entsteht so innerhalb des terminalen Wachstumstypus ein anscheinend konzentrisches Wachstum, ebenso wie eine Anzahl von diskoiden Radiolarien spiralgig, d. h. terminal zu wachsen scheinen. Diese scheinbaren Ausnahmen von der oben aufgestellten Regel, dass keine Rhizopodenschale ihren Wachstumstypus wechseln kann, stellen sich jedoch bei genauerer Untersuchung stets als, zuweilen allerdings täuschende, sekundäre Konvergenz- resp. Analogiebildungen heraus¹⁾. In derselben Weise, wie sich die durch allseitige Umgreifung entstandenen Thalamophorenschalen mit den konzentrischen Kugelsystemen der Radiolarien vergleichen lassen, entsprechen die zyklischen Thalamophorenschalen den konzentrischen Ringsystemen der diskoiden Radiolarien.

Zum Schlusse möge endlich noch die höchst interessante und bedeutsame Thatsache Erwähnung finden, dass nach den Untersuchungen Naumann's und v. Möller's Mollusken und Thalamophorenschalen denselben Windungsgesetzen folgen. Hieraus geht mit voller Bestimmtheit hervor, dass die spiralgige Aufrollung, welche in derselben spezifischen Art und Weise unabhängig bei zwei ganz verschiedenen Organismengruppen, welche absolut nichts miteinander zu thun haben, wiederkehrt, in letzter Linie nicht in der Natur der betreffenden Organismen selbst begründet ist, sondern ihre Ursache in den Verhältnissen der Außenwelt hat, von den Forderungen der Gesetze der Statik und Mechanik bedingt ist. Einen ganz analogen Fall haben wir in der statisch und mechanisch zweckmäßigen Struktur der Substantia spongiosa der Wirbeltierknochen vor uns und eine Reihe eigener Beobachtungen machen es mir schon jetzt sehr wahrscheinlich, dass auch die Kieselbälkchen einer Anzahl spongiöser Radiolarien, nicht wie es auf den ersten Blick scheint regellos, sondern zum teil nach bestimmten Gesetzen angeordnet sind. Die nächste Frage, welche sich uns bei der Betrachtung dieser Befunde aufdrängt, ist die, ob dieser zweckmäßige Bau tierischer Skelette durch funktionelle (Roux) oder selektuelle (Darwin, Weismann) Anpassung entstanden ist. Eine Erörterung der Gründe, welche sich für und wider diese beiden Möglichkeiten anführen ließen, würde jedoch hier zu weit führen und geht über den Rahmen dieser Betrachtungen hinaus, besonders da wir unvermerkt auf die grade heute so viel umstrittene Frage nach der Vererbbarkeit erworbener Eigenschaften gelangt sind. Der Hauptzweck der vorstehenden Betrachtungen war besonders der, auf die große Fruchtbarkeit einer vergleichenden Behandlung des ungeheuren Formenreichtums der Protisten hinzuweisen. Die hier ganz besonders in betracht kommenden zierlichen und mannigfaltigen Hartgebilde der Rhizopoden sind durchaus nicht, wie zuweilen angenommen zu werden pflegt, einfache *lusus naturae*, sondern auch sie befolgen be-

1) Vergl. Pylombildungen S. 112, 113 und S. 101 Anm. 1.

stimmte Bildungsgesetze. Wenn wir erst in der Erkenntnis der letztern durch eingehendere Forschungsergebnisse mehr vorgeschritten sind, wird auch die Morphologie der Protisten nicht mehr, wie es heute leider noch oft geschieht, als ein bloßer Tummelplatz unwissenschaftlicher Specieskrämerei angesehen werden, sondern sich der heute weit mehr gepflegten und ausgebildeten Physiologie der Einzelligen als ebenbürtig an die Seite stellen lassen.

Internationaler zoologischer Kongress zu Paris 1889.

Die Sitzungen finden statt in der Ecole supérieure de pharmacie, Avenue de l'Observatoire; nur die Eröffnungssitzung im Trocadero-Palast.

Montag, 5. August: 2 Uhr Eröffnungssitzung; nach derselben Besuch der Ausstellung.

Dienstag, 6. August: 9 Uhr Sitzung; 2 Uhr Besuch des Museum d'histoire naturelle.

Mittwoch, 7. August — wie Dienstag.

Donnerstag, 8. August: 9 Uhr Sitzung; 2 Uhr Besuch der Ecole des mines.

Freitag, 9. August: 9 Uhr Sitzung; 2 Uhr Besuch des Jardin d'acclimation.

Samstag, 10. August: 9 Uhr Sitzung, Schluss des Kongresses; wenn erforderlich noch eine Sitzung am Nachmittag.

Präsident des Organisations-Komités: Herr A. Milne-Edwards, Membre de l'Institut, 57 rue Cuvier. — Sekretär: Herr Dr. R. Blanchard, 32 rue du Luxembourg. — Schatzmeister: Herr G. Schlumberger, 21 rue du Cherche-Midi.

Am 2., 3. und 4. August von 9¹/₂—12 und von 1¹/₂—4 Uhr werden der Sekretär und Schatzmeister in der Ecole de pharmacie gegenwärtig sein; daselbst werden auch die Einlasskarten zur Eröffnungssitzung ausgegeben. — Auskunft erteilt auch die Société zoologique de France, 7, rue de Grands-Augustins.

Preis-Ermässigung

des

Biologischen Centralblattes Band I—VIII.

Um neu eintretenden Abonnenten die Anschaffung der ganzen Serie zu erleichtern, liefern wir bis auf weiteres Exemplare

Biologisches Centralblatt Band I—VIII

(1881—1888). (Ladenpreis des Bandes 16 Mark.)

(statt Mark 128.—) zu dem ermässigten Preis von Mark 80.—

Zu beziehen durch jede Buchhandlung sowie durch die

Verlagsbuchhandlung von **Eduard Besold.**

Verlag von Eduard Besold in Erlangen. — Druck von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1889-1890

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Dreyer Friedrich

Artikel/Article: [Betrachtungen über den Bau der Rhizopodenschalen.
333-352](#)